

БЮЛЛЕТЕНЬ
МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА
ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

Основан в 1829 году

ОТДЕЛ БИОЛОГИЧЕСКИЙ

Том 116, вып. 5 **2011** Сентябрь – Октябрь

Выходит 6 раз в год

BULLETIN
OF MOSCOW SOCIETY
OF NATURALISTS

Published since 1829

BIOLOGICAL SERIES

Volume 116, part 5 **2011** September – October

There are six issues a year

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Нанова О.Г.</i> Анализ изменчивости формы верхнего щечного ряда зубов у трех видов псовых (<i>Alopex lagopus</i> , <i>Vulpes vulpes</i> , <i>V. corsac</i> ; Mammalia: Canidae) методами геометрической морфометрии	3
<i>Романов А.А., Голубев С.В.</i> Песочник–красношейка (<i>Calidris ruficollis</i>) на плато Путорана, Средняя Сибирь	16
<i>Буш М.Г.</i> Шашечницы рода <i>Mellicta</i> (Lepidoptera, Nymphalidae) Европейской России: изменчивость гениталий и молекулярная диагностика	21
<i>Абрамова Л.М., Мустафина А.Н., Андреева И.З.</i> Современное сосотояние и структура природных популяций <i>Dictamnus gymnostylis</i> Stev на Южном Урале	32
<i>Анищенко Л.Н.</i> Фитоценотическая активность сфагновых мхов на болотах и заболоченных землях в условиях Брянской области	39
<i>Намзалов Б.Б., Алымбаева Ж.Б., Холбоева С.А.</i> Овсяницы Байкальской Сибири: эколого-географический анализ и некоторые аспекты филогении	47
<i>Недосеко О.И.</i> Разнообразие жизненных форм ивы козьей (<i>Salix caprea</i> L.)	55
<i>Широкова Н.Г.</i> Изменчивость проявлений самонесовместимости у представителей подсемейства Spiraeoideae (Rosaceae)	65
<i>Научные сообщения</i>	
<i>Галинская Т.В.</i> Фауна семейства Ulidiidae (Diptera) Сибири и Дальнего Востока	74
<i>Потери науки</i>	
Памяти Людмилы Евгеньевны Гатцук (1934–2010)	79
<i>Критика и библиография</i>	
Рецензия на книгу: <i>Нотов А.А.</i> «Адвентивный компонент флоры Тверской области: динамика состава и структуры». Тверь, 2009	83

УДК 599.742.12

АНАЛИЗ ИЗМЕНЧИВОСТИ ФОРМЫ ВЕРХНЕГО ЩЕЧНОГО РЯДА ЗУБОВ У ТРЕХ ВИДОВ ПСОВЫХ (*ALOPEX LAGOPUS*, *VULPES VULPES*, *V. CORSAC*; MAMMALIA: CANIDAE) МЕТОДАМИ ГЕОМЕТРИЧЕСКОЙ МОРФОМЕТРИИ

О.Г. Нанова

Исследована структура изменчивости формы верхнего зубного ряда у трех близких видов мелких псовых (Mammalia: Canidae) – песца (*Alopex lagopus*), лисицы (*Vulpes vulpes*), корсака (*V. corsac*). Методическую основу работы составляет геометрическая морфометрия. По форме зубного ряда видовые отличия песца от лисицы и корсака значительны, а между лисицей и корсаком они отсутствуют. Уровень географической изменчивости материкового песца уступает уровню географической изменчивости лисицы и корсака. Уровни различий между географическими выборками лисицы и корсака близки. Медновский песец резко отличается по форме зубного ряда от всех прочих выборок песца, лисицы и корсака. Половые различия по форме зубного ряда в исследованных выборках не выражены. Наиболее изменчивыми в щечном ряду зубов, как между географическими выборками одного вида, так и между видами, являются малые премоляры и передний край четвертого премоляра.

Ключевые слова: геометрическая морфометрия, изменчивость, зубной ряд, *Alopex lagopus*, *Vulpes vulpes*, *V. corsac*.

Зубная система неспециализированных псовых является популярным объектом морфометрических исследований (Kurten, 1953, 1967; Gingerich, Winkler, 1979; Pengilly, 1984; Szuma, 2000, 2002, 2004, 2007; Dayan et al., 2002). Такие факторы, как широкое распространение лисицы (*Vulpes vulpes*) и песца (*Alopex lagopus*), а также наличие резко уклоняющихся островных форм у последнего (Огнев, 1931; Цалкин, 1944; Загребельный, Пузаченко, 2006) делают их привлекательным объектом для исследования изменчивости. Для лисицы Голарктики описана изменчивость первого нижнего хищнического зуба (Szuma, 2004, 2007); показаны различия между особями азиатской и европейской частей Палеарктики, а также между особями, обитающими в неарктической и палеарктической частях ареала. В недавней работе (Daitch, Guralnick, 2007) исследована географическая изменчивость верхнего первого моляра песца на всем циркумполярном ареале этого вида, включая несколько тихоокеанских островов.

Изменчивость зубной системы можно исследовать с точки зрения анализа как формы отдельных зубов (Pavlinov, 2001; Kieser et al., 2007), так и зубного ряда в целом (Павлинов, 2004; Molnar, Molnar, 2005). При исследовании структуры изменчивости зубной

системы удобен комплекс методов геометрической морфометрии (Павлинов, Микешина, 2002; Bookstein, 1991; Rohlf, 1993). Эти методы позволяют работать с формой “в чистом виде”, исключая размерную компоненту (Павлинов, Микешина, 2002; Bookstein, 1991; Rohlf, 1993). Геометрическая морфометрия предоставляет возможность количественной оценки изменения формы и визуализации этих изменений. Эффективность данного метода при выявлении видовой и географической специфичности формы зубного ряда показана, например, на землеройках-бурузубках *Sorex* (Павлинов, 2004).

Цель настоящей работы состояла в исследовании структуры морфологического разнообразия формы верхнего ряда щечных зубов у трех близких видов псовых: песца, обыкновенной лисицы и корсака. Под структурой разнообразия следует понимать, по М. Футу (Foot, 1997), соотношение разных форм изменчивости у исследуемых видов – межвидовой, географической и половой.

Методы

Изменчивость щечных зубов исследована у трех видов по нескольким выборкам (в скобках указано число исследованных самцов, самок соответственно).

Песец. 1 – Архангельская обл. (10, 15); 2 – Чукотка (11, 12); 3 – о. Беринга (8, 14); 4 – о. Медный (11, 4).

Лисица. 5 – Московская обл. (12, 16); 6 – Приморье (14, 3); 7 – Туркмения (10, 6); 8 – Чукотка (15, 5); 9 – Восточный Казахстан (6, 6).

Корсак. 10 – Северный Казахстан (7, 8); 11 – Монголия (3, 4).

В выборки включены только черепа с минимально стертymi зубами. Все исследованные черепа хранятся в Зоологическом музее МГУ. Работали только с левым зубным рядом, так как в предыдущей работе (Павлинов, Нанова, 2008) было показано строгое соответствие структуры сходственных отношений правого и левого зубных рядов.

Череп фотографировали (вид снизу), закрепляя их таким образом, чтобы плоскость твердого нёба была параллельна фокальной плоскости объектива. Каждый череп фотографировали три раза. На оцифрованных изображениях зубных рядов расставляли метки (рис. 1, а) с помощью компьютерной программы TPSdig (Rohlf, 1996); каждое изображение зубного ряда размечали тоже по три раза. Эти отдельные разметки применяли для вычисления с помощью программы TPSrelw (Rohlf, 1998a) усредненной конфигурации зубного ряда каждого экземпляра. Эту конфигурацию использовали затем при сравнении выборок.

Для сравнения выборок использовали метод тонких пластин (TPSrelw). При вычислениях принимали следующие значения коэффициента шка-

лирования, позволяющего вводить разные формы взвешивания главных деформаций: $\alpha = 0$ и $\alpha = 1$. В первом случае всем главным деформациям приписывается одинаковый вес, во втором – больший вес имеют слаболокализованные изменения, затрагивающие наиболее удаленные друг от друга метки (Павлинов, Микешина, 2002; Bookstein, 1991; Rohlf, 1996). Сравнение результатов позволяет оценить вклад степени взаимной удаленности в различия меток. Для количественной оценки разницы между относительными деформациями (RW), полученными при разных значениях названного коэффициента, вычислили дистанции Маханлобиса между выборками по всем относительным деформациям. Матрицы дистанций сравнили между собой с помощью теста Мантеля (Smouse et al., 1986).

Для оценки вклада разных форм изменчивости в общее морфологическое разнообразие зубных рядов использовали анализ компонент вариации (Straney, 1978; Leamy, 1983), основанный на методе *Variance components* (иерархическая модель 1) в программе Statistica 6.0. В качестве переменных формы для анализа брали значения всех 28 относительных деформаций. Рассчитывали вклады половой, географической и видовой изменчивости, рассматриваемой в качестве случайной переменной.

Различия между выборками по их обобщенным конфигурациям оценивали с помощью прокрустовых дистанций, вычисления проводили в программе TPSsmall (Rohlf, 1998b). Для визуального («качественного») анализа преобразования форм исполь-

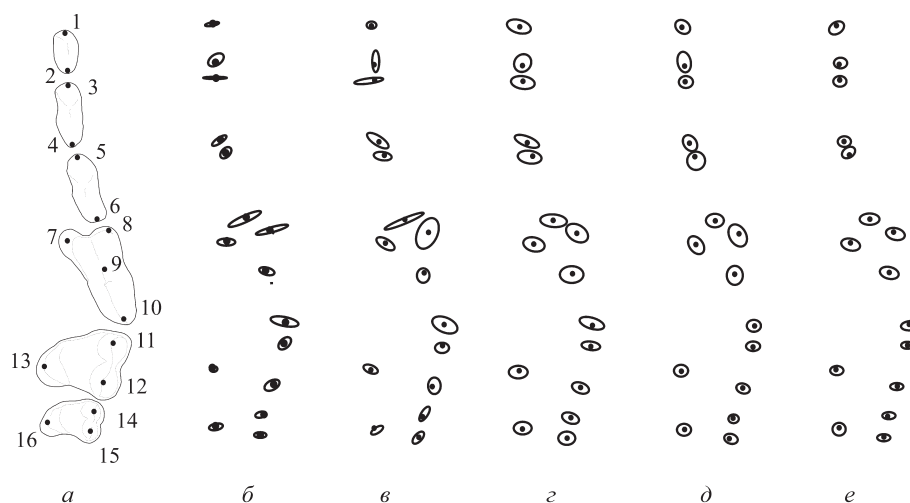


Рис. 1. Верхний левый ряд щечных зубов (вид снизу) и размещение меток (а); дисперсия вокруг меток, в программе GRF (б–е)

б – вся выборка в совокупности (медновская выборка песка исключена из анализа); в – вся выборка в совокупности (медновская выборка песка включена в анализ); г – песец (медновская выборка песка исключена из анализа); д – лисица; е – корсак

зовали трансформационные решетки. Изменения формы получали сначала наложением зубных рядов на эталонную (среднюю) конфигурацию при экстремальных значениях первой и второй относительной деформации (RW1 и RW2 соответственно) для более четкого представления характера изменений формы. Эту операцию проводили в программе TPSrelw при $\alpha = 0$. Затем исследовали изменения путем наложения обобщенной конфигурации одного вида на обобщенную конфигурацию другого вида. В этом случае различия конфигураций представляли в векторном виде (программа TPSsplin, $\alpha = 0$, Rohlf, 1997).

Для локализации точек, вносящих наибольший вклад в структуру изменчивости, анализировали нагрузки отдельных меток (TPSrelw) на первые три относительные деформации. Последние относительные деформации можно считать избыточными, так как первые относительные деформации берут на себя значительную часть доли общей дисперсии (Павлинов, Микешина, 2002).

Для демонстрации уровня и характера изменчивости в окрестностях каждой метки использовали программу GRF (метод наименьших квадратов, Rohlf, Slice, 1990). Вычисления проводили на выборке из обобщенных конфигураций видов и для каждого вида в отдельности.

Для оценки связи изменчивости конфигурации зубного ряда с размерной изменчивостью использовали множественный регрессионный анализ (Statistica 6.0). В качестве размерной переменной использовали длину щечного ряда зубов (от точки 1 до точки 15). Измерения длины зубных рядов проводили по их электронным изображениям, сделанным в программе TPSdig. В качестве переменных формы брали значения трех первых относительных деформаций.

Результаты и обсуждение

Общая характеристика разнообразия. Анализ соотношения половой, географической и межвидовой изменчивости показал, что вклад половых различий в общее разнообразие составляет 2,9%, географических (в пределах каждого вида) – 18,8%, межвидовых – 23,8%. Этот результат подтверждается анализом прокрустовых дистанций (табл. 1). Среднее значение дистанции при сравнении разных полов составляет 0,017, географических выборок – 0,027, видов – 0,039. Приведенные цифры показывают, что половой диморфизм по конфигурации

зубных рядов у исследуемых видов очень незначителен (см. также следующий раздел статьи), а различия между видами в целом выражены сильнее, чем географические в пределах каждого вида.

При сравнении матриц дистанций, вычисленных при разных значениях α с помощью теста Мантеля, получили высокий коэффициент корреляции между матрицами, равный 0,99 (тысяча пермутаций); $t = 12,22$; $p = 1,00$. Сходство относительных деформаций, вычисленных при разных весовых значениях слаболокализованных изменений, свидетельствует об отсутствии влияния взаимодальности точек на результат. У исследуемых видов нет преобладания изменений какого-либо одного типа (либо только глобального, либо только локального).

Для локализации наиболее изменчивых частей верхнего зубного ряда проанализировали нагрузки меток на первые три относительные деформации (TPSrelw). Наибольшие нагрузки (табл. 2) на первые относительные деформации (RW1–3) и при $\alpha = 0$, и при $\alpha = 1$ оказывают малые премоляры (точки 2–6) и передний край четвертого премоляра (точка 8). Кроме того, при $\alpha = 1$ в третью относительную деформацию значительный вклад вносят метки 11 и 14.

Анализ эллипсов (рис. 1, б–е), отражающих степень разброса значений в окрестностях каждой метки, дал следующие результаты. При сравнении видов наибольший вклад в дисперсию вносят третий и четвертый премоляры (метки 6, 8, 10). Наименьший вклад вносят первый и второй премоляры (метки 1 и 3). Минимальную дисперсию имеют моляры (метки 11–16). Включение и исключение из общей выборки песцов с о. Медный (существенно отличающихся от прочих выборок этого вида, см. далее) картину в целом не меняет (рис. 1, б, в). Анализ внутривидового разнообразия каждого из трех видов показывает (рис. 1, г–е), что метки слабо различаются между собой по уровню дисперсии. Вместе с тем дисперсия вокруг меток на молярах меньше, чем на премолярах, из чего следует, что в целом коренные зубы не столь изменчивы, как предкоренные.

Как видно из анализа, основной вклад в различия между видами и географическими выборками вносит изменчивость малых премоляров и переднего края верхнего хищнического зуба. Моляры являются наименее изменчивым элементом верхнего зубного ряда.

Вопрос о том, с чем связана разная изменчивость зубов, активно рассматривается в литературе

Таблица 1

Прокрустовы дистанции между выборками. Номера выборок см. в разделе «Методы»; *m* – самцы, *f* – самки

Номер выборки	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10		11		
	<i>m</i>	<i>f</i>	<i>m</i>	<i>f</i>	<i>m</i>	<i>f</i>	<i>m</i>	<i>f</i>	<i>m</i>	<i>f</i>	<i>m</i>	<i>f</i>	<i>m</i>	<i>f</i>	<i>m</i>	<i>f</i>	<i>m</i>	<i>f</i>	<i>m</i>	<i>f</i>	<i>m</i>	<i>f</i>	
1	<i>m</i>	0																					
	<i>f</i>	0,015																					
2	<i>m</i>	0,015	0																				
	<i>f</i>	0,014	0,014	0																			
3	<i>m</i>	0,029	0,023	0,031	0																		
	<i>f</i>	0,026	0,022	0,025	0,021	0																	
4	<i>m</i>	0,046	0,040	0,045	0,038	0,047	0																
	<i>f</i>	0,055	0,049	0,054	0,030	0,039	0,015	0															
5	<i>m</i>	0,039	0,034	0,036	0,044	0,043	0,058	0,066	0														
	<i>f</i>	0,039	0,034	0,034	0,038	0,037	0,047	0,054	0,015	0													
6	<i>m</i>	0,040	0,034	0,040	0,044	0,047	0,066	0,074	0,019	0,030	0												
	<i>f</i>	0,037	0,034	0,033	0,045	0,042	0,055	0,061	0,023	0,024	0,030	0											
7	<i>m</i>	0,049	0,043	0,047	0,054	0,053	0,065	0,070	0,021	0,027	0,027	0,026	0										
	<i>f</i>	0,047	0,040	0,045	0,051	0,051	0,066	0,072	0,018	0,026	0,019	0,029	0,013	0									
8	<i>m</i>	0,035	0,034	0,030	0,038	0,034	0,039	0,046	0,027	0,019	0,037	0,024	0,032	0,035	0								
	<i>f</i>	0,038	0,037	0,033	0,040	0,038	0,043	0,049	0,029	0,021	0,038	0,026	0,034	0,036	0,010								
9	<i>m</i>	0,042	0,038	0,037	0,042	0,039	0,048	0,054	0,021	0,016	0,032	0,024	0,024	0,026	0,021	0							
	<i>f</i>	0,040	0,034	0,036	0,041	0,039	0,051	0,057	0,018	0,017	0,026	0,024	0,018	0,019	0,024	0,027	0,013	0					
10	<i>m</i>	0,037	0,031	0,034	0,039	0,041	0,060	0,068	0,019	0,025	0,024	0,032	0,031	0,029	0,034	0,030	0						
	<i>f</i>	0,031	0,027	0,027	0,034	0,033	0,048	0,056	0,022	0,021	0,029	0,028	0,033	0,031	0,024	0,025	0,025	0,027	0				
11	<i>m</i>	0,041	0,037	0,041	0,049	0,046	0,063	0,070	0,018	0,028	0,023	0,026	0,023	0,023	0,031	0,029	0,024	0,017	0				
	<i>f</i>	0,039	0,036	0,035	0,045	0,042	0,052	0,058	0,022	0,020	0,032	0,028	0,028	0,027	0,024	0,023	0,026	0,022	0,024	0,024	0,024	0,024	0,025

Т а б л и ц а 2

Нагрузки меток на первые относительные деформации (RW1-3) при $\alpha = 0$ и $\alpha = 1$. Цифрами (1–16) обозначены номера меток, x, y – координаты меток на плоскости

Метка и ее координата на плоскости		Коэффициент шкалирования α					
		0			1		
		RW1	RW2	RW3	RW1	RW2	RW3
1	x	36,577	-49,958	19,298	37,269	-82,194	44,241
	y	-175,360	33,730	84,869	-214,866	70,681	-118,607
2	x	-254,497	202,260	-166,367	-275,954	372,243	-139,365
	y	607,373	-63,007	-358,868	756,588	-172,115	391,151
3	x	333,997	-199,064	266,340	370,898	-408,643	77,400
	y	-549,535	-22,258	304,947	-693,460	76,596	-266,537
4	x	-497,233	51,135	-767,729	-584,349	355,273	392,782
	y	612,968	380,232	-77,728	812,277	226,351	-148,508
5	x	460,401	-3,311	780,923	541,107	-275,422	-428,906
	y	-545,096	-418,843	65,205	-732,918	-292,095	193,094
6	x	-391,149	-134,396	-381,395	-462,781	-21,764	135,533
	y	266,775	492,536	-23,419	383,376	504,263	-364,261
7	x	101,456	-9,529	-55,683	114,019	1,944	111,668
	y	38,835	-44,548	49,067	45,800	-102,146	16,699
8	x	291,570	204,096	362,364	368,999	97,052	-272,110
	y	-306,697	-399,978	-10,650	-420,064	-360,361	336,428
9	x	-109,548	1,287	-22,397	-141,009	26,447	11,913
	y	52,240	-9,424	-51,001	55,222	-3,714	-6,993
10	x	120,050	-199,665	-146,723	127,238	-194,447	255,142
	y	-108,721	210,140	130,155	-95,920	214,678	-331,548
11	x	-120,188	217,821	156,262	-122,682	227,408	-263,865
	y	133,106	-225,482	-93,444	117,414	-237,514	443,470
12	x	22,699	-133,094	38,421	-0,986	-205,468	134,072
	y	-18,236	67,230	8,709	2,629	48,151	-259,135
13	x	13,636	-41,946	-76,351	14,502	-29,696	63,049
	y	-22,606	9,926	-64,053	-25,518	34,321	13,224
14	x	8,967	125,841	-53,016	51,469	224,428	-147,932
	y	63,851	-134,753	-21,820	34,524	-126,089	333,608
15	x	47,033	-121,246	41,587	21,257	-206,883	97,631
	y	-65,329	98,041	28,059	-54,779	100,422	-221,543
16	x	-63,769	89,771	4,465	-58,999	119,721	-71,253
	y	16,432	26,457	29,973	29,698	18,568	-10,541

на основе анализа их размерных характеристик (Яблоков, 1966; Gingerich, Winkler, 1979; Pengilly, 1984; Szuma, 2000; Dayan et al., 2002; Meiri et al., 2005). Обсуждается связь изменчивости с размером и степенью сложности зубов: показано, что чем зуб крупнее и чем сложнее его структура, тем он менее изменчив. Считается, что наиболее функционально нагруженные зубы (почти всегда самые крупные в ряду) должны быть наиболее стабильными, так как они в первую очередь находятся под жестким контролем отбора (Pengilly, 1984).

В наших результатах наиболее стабильными элементами, по сравнению с малыми премолярами, являются наиболее крупные, сложные и функционально нагруженные моляры. Верхний хищнический зуб по уровню изменчивости сходен с малыми премолярами, хотя он является основным функциональным сегментом среди щечных зубов, а по размеру превосходит верхние моляры. Таким образом, проведенный анализ лишь отчасти подтверждает результаты, полученные с помощью стандартных методов морфометрии: увеличенные размеры и функциональная нагрузка зуба не обязательно ведут к его пониженной изменчивости.

Половые различия. Как было показано при общей характеристике структуры изменчивости, половые различия по конфигурации зубных рядов у трех исследованных видов выражены слабо. Значения прокрустовых дистанций (см. табл. 1) между обобщенными конфигурациями половых групп каждой географической выборки показывают, что половой диморфизм (0,010–0,030) играет наименьшую роль в общей структуре разнообразия. Наиболее высокий уровень половых различий оказался у приморской лисицы (0,030), монгольского корсака (0,025) и беринговского песца (0,021). Для всех остальных географических выборок дистанции между самцами и самками не превышают 0,020.

Географические различия самцов (0,019–0,037) и самок (0,017–0,036) у лисицы одинаковы, у корсака различия между самцами (0,024) несколько выше, чем между самками (0,017). У песца самки медновской популяции сильнее отличаются от самок других популяций (0,039–0,059), чем самцы (0,038–0,046), что и определяет несколько более высокую изменчивость самок песца (0,012–0,059) по сравнению с самцами (0,015–0,046). Какой-либо общей закономерности в степени географической изменчивости формы зубных рядов разных полов у исследуемых видов не обнаружено.

Устоявшееся мнение о том, насколько половой диморфизм характерен для зубной системы разных видов, отсутствует. Например, у человека (Kieser et al., 2007) не найдено половых отличий по форме зубного ряда. Для песца (Daitch, Guralnick, 2007) не найдено достоверных различий по форме первого верхнего моляра, однако показаны достоверные половые различия по центроидному размеру этого зуба. У лисицы (Szuma, 2000) найдены достоверные различия в размерах щечных зубов между самцами и самками, но наиболее четко половой диморфизм выражен все-таки по клыкам. Найдены также (Szuma, 2000) достоверные различия для верхнего и нижнего хищнических зубов по качественным признакам (морфотипам). Названный автор объясняет это различиями в характере питания разных полов.

Согласно нашим результатам, половая изменчивость формы зубного ряда у исследованных видов псовых практически не выражена. Вряд ли возможна приспособительная дифференциация формы зубного ряда в связи с разным типом питания самцов и самок. Это особенно маловероятно, если учесть, что существует широкая индивидуальная изменчивость в кормодобывательных стратегиях (Нанова и др., 2006; Sidorovich et al., 2001).

Географическая изменчивость лисицы и корсака. В географической изменчивости лисицы четких тенденций не выявлено, хотя общий уровень ее достаточно высок (0,017–0,037) (см. табл. 1). Судя по матрице прокрустовых дистанций, наиболее обособленной оказалась чукотская выборка: средняя прокрустова дистанция от других популяций лисицы равна 0,028. В несколько меньшей степени обособлены от других популяций приморская (0,027) и туркменская (0,026) лисицы. Наименьшая обособленность отмечена для московской (0,022) и казахстанской (0,023) выборок.

Наши данные по географической изменчивости формы зубного ряда лисицы не согласуются с подвидовой системой этого вида. Все пять исследованных выборок лисицы принадлежат к хорошо географически обособленным подвидам, занимающим различные по своим характеристикам природные зоны (Гептнер, Наумов, 1967). Московская выборка относится к среднерусской лисице (*V.v. vulpes*), занимающей лесную зону западной части России. Выборка с Чукотки относится к анадырскому подвиду (*V.v. beringiana*). Приморская выборка относится к подвиду забайкальской лисицы (*V.v. daurica*). Два

вышеназванных подвидов занимают зоны тундры и лесотундры. Казахская выборка относится к караганке (*V.v. caragan*), населяющей степную и полупустынную зоны Казахстана. Выборка из Туркмении относится к туркменскому подвиду *V. v. flavescens*, заселяющему пустынную зону. Существует предположение, что северные лисицы являются более продвинутыми по морфологии зубов по сравнению с южными. Это было показано при исследовании формы поверхности талонида первого нижнего моляра (Szuma, 2004). Наиболее простые примитивные морфотипы характерны для азиатской части ареала, а наиболее усложненные – для северной и дальневосточной частей. Изменчивость формы зубного ряда лисицы подобной закономерности не выявила. Данный признак не позволяет различать отмеченные группы подвидов. Вероятно, нужен более детальный анализ репрезентативных материалов по большему числу выборок данного вида.

Корсак в наших выборках представлен двумя подвидами – казахским (*V.c. corsac*) и забайкальским (*V.c. scorodumovi*). Уровень отличий между двумя нашими выборками (0,017–0,024) сопоставим с уровнем географической изменчивости лисицы.

Географическая изменчивость песца. Изменчивость материкового песца меньше (0,012–0,015), чем лисицы и корсака (см. табл. 1). Фактически две выборки материкового песца из Архангельской обл. и с Чукотки неотличимы друг от друга по форме зубного ряда. Командорские выборки песца значительно отличаются от материковых выборок (0,022–0,059), при этом отличия беринговского и медновского песцов от материкового выражены в разной степени. Медновский песец отличается от материкового сильнее (0,040–0,059), чем беринговский (0,022–0,031). Медновский и беринговский песцы также довольно сильно различаются между собой по форме зубного ряда (0,030–0,047). Эти отличия командорских популяций песцов друг от друга и от материкового песца даже несколько превышают географическую изменчивость лисицы.

Такой характер сходственных отношений находит свое объяснение в структуре населения песца. Материковая часть ареала песца в Евразии представляет собой единую популяцию (Гептнер, Наумов, 1967; Frafjord, 1993; Dalen et al., 2005). Островные формы представляют собой генетически обособленные изоляты (Огнев, 1931; Гептнер, Наумов, 1967; Goltsman

et al., 2005; Джикия и др., 2006), расположенные намного южнее ареала материкового песца. Каждая из островных форм обладает выраженной спецификой в размерах и пропорциях черепа (Огнев, 1931; Гептнер, Наумов, 1967; Загребельный, Пузаченко, 2006). Именно изоляция, судя по комплексу резких отличий достаточно длительная (Goltsman et al., 2005), в необычных для песца условиях привела к различиям в форме зубного ряда материкового и командорского песцов, а также к различиям между самими командорскими популяциями.

Одними из внешних причин, обусловивших различия между материковым и командорским песцами, могут являться особенности питания материковых и островных форм песца. Кормовые базы материкового и командорского песцов резко различаются, причем существенно различаются размеры кормовых объектов (Суворов, 1912; Огнев, 1931; Ильина, 1950; Загребельный, 2000). Для материкового песца основным кормовым ресурсом являются мелкие грызуны, в норме преобладают лемминги *Lemmus*, *Dicrostonyx* (Огнев, 1931; Назаров, 1976; Насимович, Исаков, 1985; Angerbjorn et al., 1999; Elmhagen et al., 2000). Это так называемый “лемминговый” экологический тип песца (Назаров, 1976). Песцы тихоокеанских островов (Командорских, Курильских и Алеутских) по своей экологии являются “береговыми” (Назаров, 1976; West, 1987). Нативные грызуны на Командорских островах отсутствуют. Основным кормом для песца на Командорах являются колонии морских птиц, в основном глупыша *Fulmarus glacialis* (Суворов, 1912; Барабаш-Никифоров, 1939; Ильина, 1950; Загребельный, 2000; Нанова и др., 2006).

Следует подчеркнуть, что хотя беринговская и медновская популяции ближе друг к другу, как по краниологии, так и по генетике, чем к материковому песцу (Огнев, 1931; Гептнер, Наумов, 1967; Загребельный, Пузаченко, 2006; Джикия и др., 2006; Goltsman et al., 2005), между ними найдены четкие различия по конфигурации зубных рядов. Объяснить этот факт только экологическими причинами вряд ли возможно: острова расположены всего в 49 км друг от друга, принципиальных различий в климате и кормовой базе здесь нет (Ильина, 1950; Загребельный, 2000). Следовательно, необходим более детальный анализ причин существенной обособленности медновского песца от беринговского по морфологии зубов; очевидно, для этого необхо-

дим сравнительный материал по другим островным формам этого вида.

Межвидовые различия. Как показано выше, на различия между тремя исследованными видами псовых по конфигурации зубных рядов приходится наибольшая доля объясненной дисперсии.

По рассмотренным признакам наиболее обособлен песец, между лисицей и корсаком различия меньше. Прокрустовы дистанции между обобщенными конфигурациями видов составляют: между песцом и корсаком – 0,029, между песцом и лисицей – 0,033, между лисицей и корсаком – 0,016. При сравнении конфигураций географических выборок, относящихся к этим трем видам, получены следующие цифры (см. табл. 1): попарные дистанции между выборками песка и лисицы составляют 0,030–0,074, песка и корсака – (0,027–0,070). Попарные различия между географическими выборками лисицы и корсака (0,018–0,034) соизмеримы с географической изменчивостью в пределах каждого из этих видов (для лисицы 0,017–0,037, для корсака 0,017–0,024).

Визуальный анализ распределения выборок в пространстве первых двух относительных деформаций дает результаты, хорошо согласующиеся с только что приведенными количественными оценками. Большинство выборок лисицы и корсака расположены в области положительных (RW1) и отрицательных (RW2) значений относительно эта-

лонной конфигурации (рис. 2). Выборки песка, за исключением медновской, расположены в областях отрицательных (RW1) и положительных (RW2) значений. Медновская выборка песка расположена в области отрицательных значений первой и второй относительных деформаций.

В области положительных значений RW1 (рис. 3) происходит сужение роstralной части (имеются в виду малые премоляры) по сравнению с эталонной конфигурацией, в области отрицательных – расширение. При положительных значениях RW2 происходит выдвигание антериального края четвертого премоляра наружу, при отрицательных значениях – его смещение внутрь.

Наложение обобщенных конфигураций разных видов друг на друга дало следующие результаты (рис. 4). Как видно из соотношения размеров и направлений векторов при наложении выборки лисицы на выборку песка (рис. 4, а, медновская выборка исключена из расчетов) у лисицы наблюдается сужение роstralной части по сравнению с песцом: происходит сдвиг внутрь малых премоляров и переднего отдела четвертого премоляра. Основной тенденцией для медновского песка, по сравнению с прочими выборками этого вида, (рис. 4, б) является вращение молярного ряда вокруг своей оси. Зубные ряды лисицы и корсака (рис. 4, в) мало различаются: особенностью корсака по сравнению с лисицей являются несколько более широко рас-

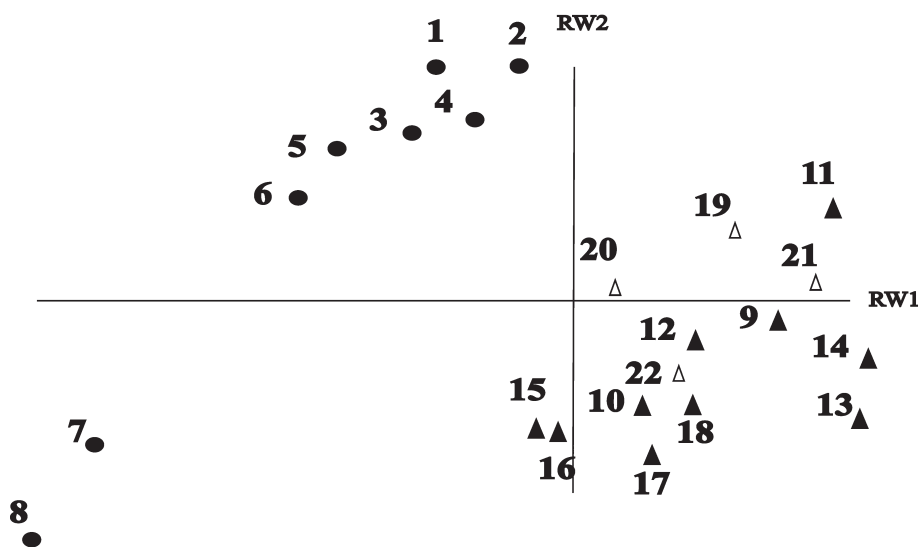


Рис. 2. Распределение конфигураций зубных рядов в пространстве первых двух относительных деформаций при $\alpha = 0$. **Песец:** 1, 2 – Архангельская обл. (самцы и самки соответственно); 3, 4 – Чукотка; 5, 6 – о. Беринга; 7, 8 – о. Медный. **Лисица:** 9, 10 – Московская обл.; 11, 12 – Приморье; 13, 14 – Туркмения; 15, 16 – Чукотка; 17, 18 – Восточный Казахстан. **Корсак:** 19, 20 – Северный Казахстан; 21, 22 – Монголия

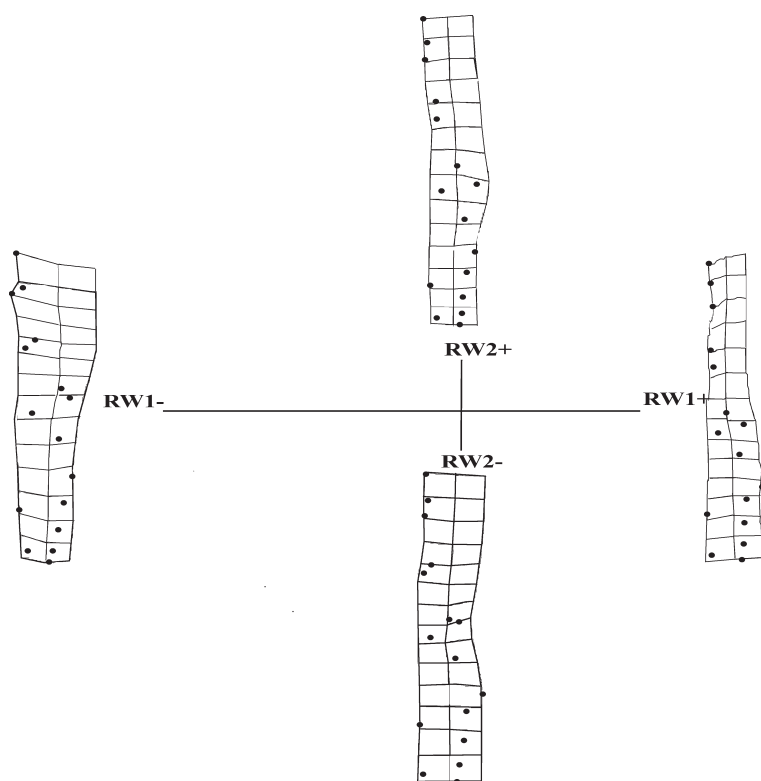


Рис. 3. Конфигурации трансформационной решетки, соответствующие экстремальным значениям первой и второй относительной деформаций

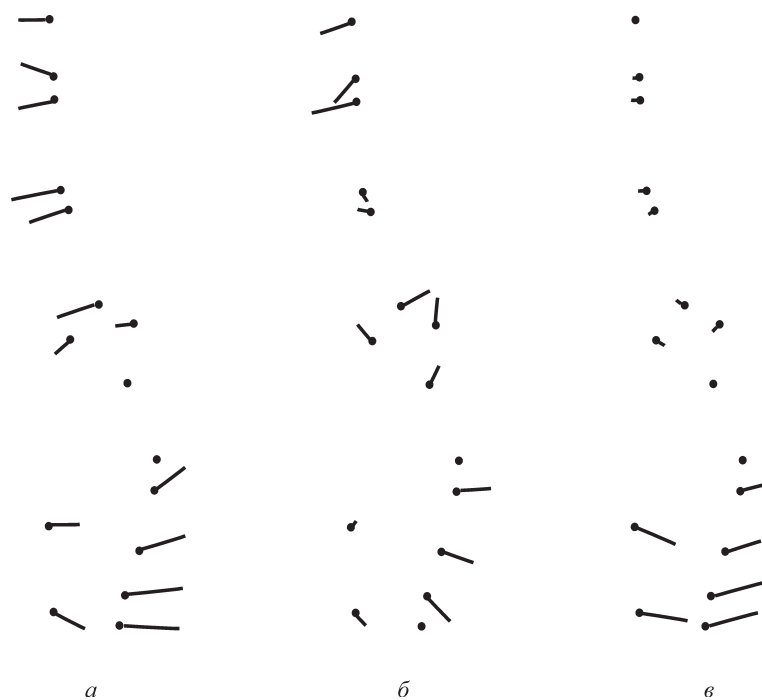


Рис. 4. Векторное представление трансформаций ряда: а – лисица относительно песка (медновская выборка песка исключена из анализа); б – медновский песок относительно прочих выборок песка; в – корсак относительно лисицы

ставленные моляры. Наши данные по различиям зубных рядов у исследованных видов согласуются с их принятой классификацией: песец, выделяемый в отдельный род или подрод *Alopex* (Павлинов, 2006; Wozencraft, 2005), четко отличается от исследованных нами двух представителей рода *Vulpes*.

Связана ли межвидовая дифференциация по форме зубного ряда с экологическими особенностями исследованных видов? Песец наиболее северный из этих видов, обитатель арктической и субарктической зон. Как северный вид он более короткомордый по сравнению с лисицей и корсаком, с более округлой головой (Огнев, 1931; Гептнер, Наумов, 1967). Компактная форма черепа песца, сформировавшаяся в северных условиях, могла повлиять и на форму зубного ряда. Характер отличия зубных рядов песца от двух других видов подтверждает это предположение: премоляры песца расставлены более широко (относительно моляров), чем у лисицы и корсака. Широкоареальная лисица встречается в высоких широтах, но здесь она не столь многочисленна, как песец (Насимович, Исаков, 1985). Южные подвиды лисицы симпатричны корсаку – обитателю степных и пустынных территорий. В связи с этим хотелось бы особо отметить, что в распределении выборок в пространстве относительных деформаций (рис. 2, а) присутствие “географического фактора” выявить не удастся: степной и пустынный подвиды лисицы не обнаруживают особого сходства с корсаком. Таким образом, можно полагать, что климатический фактор не оказывает значимого воздействия на форму зубного ряда.

Межвидовые различия формы зубного ряда могут быть связаны с некоторыми особенностями питания исследованных видов. Все три вида по типу питания являются хищниками-оппортунистами. Хотя в связи с широким географическим распространением список их кормовых объектов сильно варьирует, преобладающим кормом в большинстве случаев (кроме островных форм песца, см. выше) являются мышевидные грызуны (Огнев, 1931; Гептнер, Наумов, 1967). Песец охотится в открытой местности с малопротаявшей почвой и предпочитает леммингов, поскольку добывать полевков из более глубоких нор песцу сложнее, чем лисице с ее удлиненной мордой (Насимович, Исаков, 1985). Возможно, данное обстоятельство обуславливает показанную выше специфику конфигурации его верхнего зубного ряда. Различий в питании лисицы и корсака на данном уровне анализа выявить не удалось (Насимович, Исаков, 1985), что объясняет высокое сходство их зубной системы.

Связь изменчивости формы и размеров. Одной из серьезных проблем многих морфометрических исследований является соотношение между изменчивостью формы и размеров морфологических структур. Литература по этой теме, основанная на стандартных методах морфометрии, очень обширна; исследования, использующие методы геометрической морфометрии, напротив, весьма ограничены (Павлинов, 2000а, 2000б; O’Higgins, Jones, 1998).

Мы исследовали связь между конфигурацией и общей длиной верхнего зубного ряда у трех видов псовых. Среди них самой крупной является лисица, корсак – самый мелкий, песец занимает промежуточное положение (Огнев, 1931; Гептнер, Наумов, 1967). В качестве размерного показателя использовали не центроидный размер зубного ряда, поскольку он не имеет однозначной “биологической” интерпретации (Павлинов, Микешина, 2002), а его общую длину.

Для размерной изменчивости длины ряда щечных зубов у лисицы характерны особенности, соответствующие ранее опубликованным данным (Огнев, 1931; Гептнер, Наумов, 1967). Наибольшая длина зубного ряда (58,67 мм) отмечена для выборки из Приморья. Наиболее южная туркменская лисица – самая мелкая, длина ее зубного ряда составляет 51,69 мм. Выборки с Чукотки (55,02 мм), из Московской обл. (54,47 мм) и Восточного Казахстана (55,17 мм) занимают промежуточное положение. Размеры зубного ряда казахстанского и монгольского корсака близки (43,17 и 44,17 мм соответственно), монгольский корсак только немного превосходит казахстанского по размеру, что не противоречит литературным данным (Гептнер, Наумов, 1967). Длина зубного ряда песца сходна для всех четырех выборок: Чукотка – 46,52 мм, Архангельская обл. – 46,27 мм, о. Беринга – 44,63 мм, о. Медный – 46,21 мм. Интересно заметить, что длина щечного ряда зубов у всех четырех выборок песца одинакова, хотя по общим размерам тела и черепа командорский песец превосходит материкового (Огнев, 1931; Гептнер, Наумов, 1967; Загребельный, Пузаченко, 2006).

Регрессионный анализ связи длины зубного ряда и трех первых относительных деформаций дал следующие результаты (R – коэффициент множественной регрессии, F – F -статистика, p – уровень значимости):

	R	F	p
Вся выборка	0,41	40,62	<0,00
Песец	0,23	4,49	0,04
Лисица	0,21	4,38	0,04

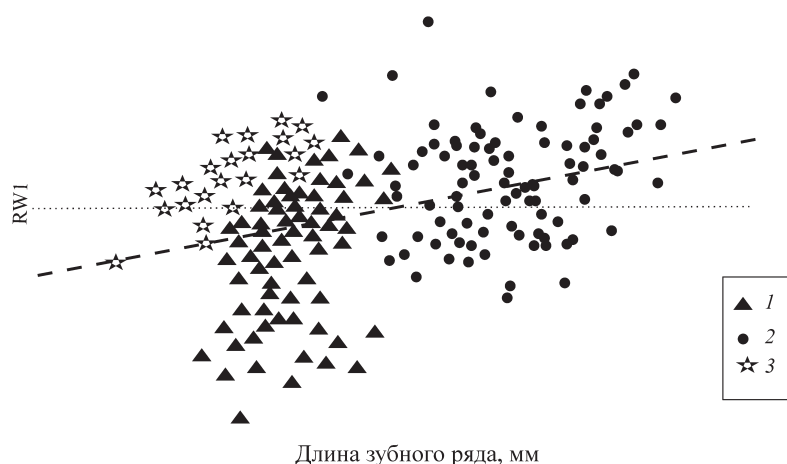


Рис. 5. Скаттер-диаграмма распределения видов по размерному градиенту и градиенту первой относительной деформации (RW1): 1 – песец, 2 – лисица, 3 – корсак

Как видно из этих цифр, у первых двух видов связь изменчивости формы и размеров практически не выражена, у корсака, напротив, довольно высока. Однако диапазон размерных различий у последнего вида весьма невелик, так что, возможно, в данном случае имеет место “статистический артефакт”.

Заслуживает внимания анализ распределения видов на общей скаттер-диаграмме (рис. 5). Как видно, каждый из них занимает особое место, но при этом они “расходятся” по разным характеристикам. Лисица наиболее четко обособлена по размерному фактору, тогда как песец и корсак – по переменной форме. При этом форма зубного ряда лисицы и корсака одинакова, несмотря на существенные различия в размерах между этими видами.

Таким образом, полученные результаты позволяют говорить о том, что межвидовые и внутривидовые различия формы зубного ряда у исследованных псовых в целом слабо сопряжены с размерной изменчивостью. Наиболее изменчивыми элементами в верхнем щечном зубном ряду песца, лисицы и корсака являются премоляры. При этом передний край хищнического зуба по уровню изменчивости

сходен с малыми премолярами. Половой диморфизм по форме зубного ряда на исследованном материале почти не выражен. Межвидовые различия по форме зубного ряда в целом соответствуют таксономическим отношениям и экологическим особенностям исследованных видов. Песец, наиболее выделяющийся по своей экологии, наиболее отличается и по одонтологическим признакам. Два близких в таксономическом и экологическом отношении вида – лисица и корсак – наиболее сходны между собой. У лисицы и корсака уровень географических отличий одинаков. Направленной географической изменчивости у этих видов не обнаружено. Характер географической изменчивости песца определяется структурой его ареала. На материковой части ареала песца географическая изменчивость отсутствует, две изолированные командорские популяции песца сильно отличаются от материкового песца и друг от друга. При этом наиболее специфичен по форме зубного ряда песец с о. Медный. Изменчивость формы зубного ряда слабо связана с размерной изменчивостью, как на межвидовом, так и на внутривидовом уровне.

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (проект № 09-04-00283-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барабаш-Никифоров И.И. Материалы по питанию медновского песца *Alopex beringensis semenovi* Ognev // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1939. Т. XLVIII. С. 74–80.

Гептнер В.Г., Наумов Н.П. Млекопитающие Советского Союза. Т. 2. Ч. 1. М., 1967.

Джикия Е.Л., Чудакова Д. А., Гольцман М.Е., Загребельный С.В., Колесников А.А. Генетические свидетельства островной изоляции командорских популяций песца // Матер. VII науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский, 2006. С. 329–331.

- Загребельный С.В. Экология питания двух подвидов песцов Командорских островов: о. Беринга (*Alopex lagopus beringensis* Merriam 1902) и о. Медного (*A.l. semenovi* Ognev 1931; Carnivora, Canidae) // Зоол. журн. 2000. Т. 79. Вып. 5. С. 595–697.
- Загребельный С.В., Пузаченко А.Ю., Изменчивость черепа песцов беринговского *Alopex lagopus beringensis*, медновского *A.l. semenovi* и материкового *A.l. lagopus* подвидов (Carnivora, Canidae) // Зоол. журн. 2006. Т. 85. Вып. 8. С. 1007–1023.
- Ильина Е.Д. Островное звероводство. М., 1950.
- Назаров А.А. Эколого-географическая изменчивость песца // Хищные млекопитающие. М., 1976. С. 118–151.
- Нанова О.Г., Гольцман М.Е., Сергеев С.Н. Использование кормовых ресурсов песцом *Alopex lagopus semenovi* Ognev на острове Медный (Командорские о-ва) // Матер. VII науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский, 2006. С. 347–350.
- Насимович А.А., Исаков Ю.А. Промысловые животные СССР и среда их обитания. Песец, лисица и енотовидная собака. Сб. статей. М., 1985. 159 с.
- Огнев С.И. Звери Восточной Европы и Северной Азии. Т. 2. М.;Л., 1931. 776 с.
- Павлинов И.Я. Дополнительные материалы по использованию геометрической морфометрии при анализе изменчивости коренных зубов у полевок (род *Alticola*, Rodentia, Mammalia) // Зоол. журн. 2000. Т. 79. Вып. 1. С. 104–107.
- Павлинов И.Я. Геометрическая морфометрия формы черепа мышевидных грызунов (Mammalia: Rodentia): связь формы черепа с пищевой специализацией // Журн. общ. биол. 2000. Т. 61. Вып. 6. С. 583–600.
- Павлинов И. Я. Анализ изменчивости верхних промежуточных зубов у землероек-бурозубок (Mammalia: Sorex) методами геометрической морфометрии // Зоол. журн. 2004. Т. 83. Вып. 7. С. 869–875.
- Павлинов И.Я. Систематика современных млекопитающих // Сб. тр. Зоологического музея МГУ. Т. 47. М., 2006. С. 196.
- Павлинов И.Я., Микешина Н.Г. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журн. общ. биол. 2002. Т. 63. Вып. 6. С. 473–493.
- Павлинов И.Я., Нанова О.Г. Геометрическая морфометрия верхних зубных рядов песцов (*Alopex lagopus*; Mammalia: Canidae) Евразии // Зоол. журн. 2008. Т. 87. Вып. 3. С. 344–347.
- Суворов Е.Н. Командорские острова и пушной промысел на них. СПб., 1912. 324 с.
- Цалкин В.И. Географическая изменчивость в строении черепа песцов Евразии // Зоол. журн. 1944. Т. 23. Вып. 4. С. 156–169.
- Яблоков А. В. Изменчивость млекопитающих. М., 1966. 363 с.
- Angerbjorn A., Tannerfeldt M., Erlinge S. Predator-prey relationships: Arctic foxes and lemmings // J. Anim. Ecol. 1999. Vol. 68. P. 34–49.
- Bookstein F.L., Morphometric tools for landmark data: geometry and biology. Cambridge, 1991. 198 p.
- Daitch D. J., Guralnick R. P., Geographic variation in tooth morphology of the arctic fox, *Vulpes (Alopex) lagopus* // J. Mammalogy. 2007. Vol. 88. N 2. P. 384–393.
- Dalen L., Fuglei E., Hersteinsson P., Kapel C. M. O., Roth J. D., Samelius G., Tannerfeldt M., Angerbjorn A. Population history and genetic structure of a circumpolar species: the arctic fox // Biological Journal of the Linnean Society. 2005. Vol. 84. P. 79–89.
- Dayan T., Wool D., Simberloff D. Variation and covariation of skulls and teeth: modern carnivores and the interpretation of fossil mammals // Paleobiology. 2002. Vol. 28. N 4. P. 508–526.
- Elmhagen B., Tannerfeldt M., Verucci P., Angerbjorn A. The arctic fox (*Alopex lagopus*): an opportunistic specialist // J. Zool. 2000. Vol. 251. № 2. P. 705–714.
- Fraford K. Circumpolar size variation in the skull of the arctic fox *Alopex lagopus* // Polar Biology. 1993. Vol. 13. P. 235–238.
- Foot M. The evolution of morphological diversity // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1997. Vol. 28. P. 129–152.
- Gingerich P.D., Winkler D.A. Patterns of variation and correlation in the dentition of the red fox, *Vulpes vulpes* // J. Mammalogy. 1979. Vol. 60. № 4. P. 691–704.
- Goltsman M.E., Kruchenkova E.P., Sergeev S.N., Volodin I., Macdonald D.W., “Island syndrom” in a population of Arctic fox (*Alopex lagopus*) from Mednyi Island // J. Zool. 2005. Vol. 267. P. 1–14.
- Kieser J.A., Bernal V., Waddell J. N., Raju S. The Uniqueness of the Human Anterior Dentition: A Geometric Morphometric Analysis // J. Forensic Sciences. 2007. Vol. 52. N 3. P. 671–677.
- Kurten B. On the variation and population dynamics of fossil and recent mammal population // Acta zool. fennica. 1953. Vol. 76. P. 1–122.
- Kurten B. Some quantitative approaches to dental microevolution // J. Dental res. 1967. Vol. 46. № 5. P. 817–828.
- Leamy L. Variance partitioning and effects of sex and age on morphometric traits in randombred house mice // J. Mammalogy. 1983. Vol. 64. № 1. P. 55–61.
- Meiri S., Dayan T., Simberloff D. Variability and correlations in carnivore crania and dentition // Functional Ecology. 2005. Vol. 19. P. 337–343.
- Molnar S., Molnar I. M. Dental arch shape and tooth wear variability // American J. Physical Anthropology. 2005. Vol. 82. № 3. P. 385–395.
- O’Higgins P., Jones N. Facial growth in *Cercocebus torquatus*: an application of three-dimensional geometric morphometric techniques to the study of morphological variation // J. Anat. 1998. Vol. 193. P. 251–272.
- Pavlinov I. Ja. Geometric morphometrics of glirid dental crown patterns // Trakya University J. Scientific Research. Series B. 2001. Vol. 2. № 2. P. 151–157.
- Pengilly D. Developmental versus functional explanations for patterns of variability and correlation in the dentitions of foxes // J. Mammalogy. 1984. Vol. 65. № 1. P. 34–43.
- Rohlf F.J. Relative warps analysis and example of its application to mosquito wings // Eds. Marcus L.F., Bello E., Garcia-Valdecasas A. Contributions to morphometrics. Madrid, 1993. P. 131–160.

- Rohlf F.J. TPSdig. Version 1.11 // N.Y., 1996.
- Rohlf F.J. Morphometric spaces, shape components and the effect of linear transformations // *Advances in morphometrics* / Eds. L. Marcus, M. Corti, A. Loy, D. Slice. N.Y.;L., 1996. P. 131–152.
- Rohlf F.J. TPSspline: Thin-Plate Spline. Version 1.15 // N.Y., 1997.
- Rohlf F.J. TPSrelw: Relative warps. Version 1.18 // N.Y., 1998.
- Rohlf F.J. TPSsmall: is shape variation small? version 1.19 // N.Y., 1998.
- Rohlf F.J., Slice D. GRF: a program for generalized rotational fitting // N.Y., 1990.
- Sidorovich V.E., Macdonald D.W., Piculik M.M., Kruuk H. Individual feeding specialization in the European mink, *Mustela lutreola* and the American mink, *M. vison* in north-eastern Belarus // *Folia Zool.* 2001. Vol. 50. N 1. P. 27–42.
- Smouse P.E., Long J.C., Sokal R.R. Multiple regression and correlation extension of the Mantel test of matrix correspondence // *Syst. zool.* 1986. Vol. 35. N 4. P. 627–632.
- Straney D. O. Variance partitioning and nongeographic variation // *J. Mammology.* 1978. Vol. 59. N 1. P. 1–11.
- Szuma E. Variation and correlation patterns in the dentition of the red fox from Poland // *Ann. Zool. Fennici.* 2000. Vol. 37. P. 113–127.
- Szuma E. Dental polymorphism in a population of the red fox (*Vulpes vulpes*) from Poland // *J. Zool., L.*, 2002. Vol. 256. P. 243–253.
- Szuma E. Evolutionary implications of morphological variation in the lower carnassial of red fox *Vulpes vulpes* // *Acta Theriologica.* 2004. Vol. 49. № 4. P. 433–447.
- Szuma E. Geography of dental polymorphism in the red fox *Vulpes vulpes* and its evolutionary implications // *Biol. J. the Linnean Society.* 2007. Vol. 90. P. 61–84.
- West E.W. Food habits of Aleutian island arctic foxes // *The Murrelet.* 1987. Vol. 68. P. 33–38.
- Wozencraft W. Order Carnivora // Eds. D.E. Wilson, D.M. Baltimore, L., 2005. P. 532–628.

Поступила в редакцию 25.03.11

VARIABILITY OF THE CHEEK TEETH IN THREE CANID SPECIES (*ALOPEX LAGOPUS*, *VULPES VULPES*, *V. CORSAC*; MAMMALIA: CANIDAE) BY GEOMETRIC MORPHOMETRICS

O.G. Nanova

Variability of the cheek tooth row shape in three canid species (*Alopex lagopus*, *Vulpes vulpes*, *V. corsac*) were studied by geometric morphometry. There are no differences in shape of the cheek tooth row between red fox and corsac fox. Arctic fox is quite different from both red fox and corsac fox. Geographical variability of mainland arctic fox is smaller than geographical variability of both red fox and corsac fox. Arctic foxes from Mednyi Island are most specific, whereas those from Bering Island take an intermediate position between them and the mainland populations. Geographical variability of red fox and corsac fox is nearly the same. There is no sexual dimorphism of the cheek tooth row shape in all three species. The variation of the tooth row is not conspicuous, most differences being associated with the position of the premolars.

Key words: geometric morphometrics, disparity, variability, shape, teeth, *Alopex lagopus*, *Vulpes vulpes*, *V. corsac*.

Сведения об авторе: Нанова Ольга Геннадьевна – науч. сотр. Научно-исследовательского зоологического музея МГУ имени М.В. Ломоносова, отдел териологии, канд. биол. наук (nanova@mail.ru).

УДК 598.333.2

ПЕСОЧНИК-КРАСНОШЕЙКА (*Calidris ruficollis*) НА ПЛАТО ПУТОРАНА, СРЕДНЯЯ СИБИРЬ

А.А. Романов, С.В. Голубев

В 2010 г. впервые обнаружена обособленная горная группировка песочника-красношейки в гольцовом поясе северо-запада плато Путорана в районе озер Богатырь и Нералак (69°35'–69°43' с.ш., 92°15'–92°37' в.д.). От ближайших известных мест гнездования на Таймыре она удалена на 600 км к юго-западу. В пределах гнездового ареала песочника-красношейки, охватывающего значительную часть приполярных областей Азии, плато Путорана образует юго-западный форпост его распространения. Подтверждены прерывистое распространение песочника-красношейки в пределах гнездового ареала и его привязанность к горным ландшафтно-биотопическим условиям. В гольцах плато Путорана этот вид обнаружен в прибрежных тундрах наиболее крупных рек и озер. Средняя плотность гнездования вида в наиболее благоприятных местообитаниях составляет 4,2 особи на 1 км². Находкой окольцованной особи доказано, что песочники-красношейки, гнездящиеся на плато Путорана, зимуют в Австралии.

Ключевые слова: Песочник-красношейка, *Calidris ruficollis*, плато Путорана, Средняя Сибирь, Австралия, распространение, численность, гнездование, ареал, тектонические горные озера, альпийский (гольцовый) пояс, горная тундра.

Песочник-красношейка (*Calidris ruficollis* (Pallas, 1776)) на гнездовании распространен в тундровой зоне к востоку от п-ва Таймыр до северо-восточного края Азии. Спорадично он встречается также на западном побережье Аляски (Морозов, Томкович, 1984; Степанян, 1990; Лаппо и др., в печати). В пределах этого обширного ареала распространение вида не сплошное (Козлова, 1962; Морозов, Томкович, 1984; Лаппо и др., в печати). Вероятно, это в значительной степени объясняется недостаточной обследованностью большинства горных областей азиатской Арктики и Субарктики. Западная популяция населяет значительную часть восточного и центрального Таймыра (Лаппо и др., в печати). До сих пор считалось, что юго-западная граница гнездового ареала на п-ва Таймыр проходит приблизительно по границе южных и типичных тундр в области междуречья приустьевых частей рек Блудная и Попигай, а самая юго-западная точка достоверного гнездования на Таймыре имеет координаты 72°51' с.ш., 106°03' в.д. (Головнюк и др., 2004).

В 2010 г. нам удалось обнаружить прежде неизвестную гнездовую группировку песочника-красношейки на 600 км юго-западнее указанной точки – на плато Путорана, в обширном горном регионе, расположенном уже за пределами

п-ва Таймыр. Сведения об экологии вида в разных зональных и высотно-ландшафтных условиях на севере Средней Сибири остаются пока весьма фрагментарными. Поэтому есть все основания относить песочника-красношейку на западе гнездового ареала к слабоизученным видам (Рогачева, 1988).

Район и методика исследований

Материалы по экологии песочника-красношейки собраны с 6 июля по 5 августа 2010 г. на плато Путорана – крайней северо-западной части Средне-Сибирского плоскогорья. Обследованная территория расположена в подзоне северной тайги. В связи с распространением горного ландшафта здесь хорошо развита вертикальная поясность, и растительность принято подразделять на три высотных пояса (Нурин, 1986).

Сведения, приводимые в настоящем сообщении, получены во время стационарных наблюдений и пеших маршрутов в пределах гольцового пояса северо-запада плато Путорана. Гольцовый пояс охватывает вершины плато, где при полном отсутствии деревьев и кустарников перемежаются участки, покрытые горной тундровой растительностью и лишенные какой-либо растительности. Район исследований расположен на высотах 900–1400 м над ур. моря (в пределах 69°35'–69°43' с.ш., 92°15'–92°37'

в.д.) и занимает площадь 225 км². Подробно обследованы котловины горных озер Богатырь (970 м над ур. моря) и Нералак (920 м над ур. моря). Их длина имеет протяженность соответственно 9 и 17 км при ширине обоих водоемов не более 0,5–1 км. Котловины озер имеют тектонический генезис, а современный облик окружающих низкогорных ландшафтов сформировался под воздействием позднеплейстоценового оледенения.

Маршрутные учеты птиц осуществляли по методике Ю.С. Равкина (1967). Их суммарная протяженность составила 227 км. Дистанция обнаружения не превышала 50 м. Высоту местности определяли по приборам глобального позиционирования (GPS), а длину пройденных маршрутов по крупномасштабным картам.

На маршрутах учитывали всех встреченных птиц, но при этом отмечали статус их пребывания (результаты приведены с указанием статуса). Гнездо песочника-красношейки найдено случайным образом при вспугивании птиц во время маршрутов и экскурсий. Настойчиво беспокоившихся особей относили к местным размножающимся птицам, т.е. находящимся при гнездах или выводках.

Для определения численности вида в регионе использованы итоги проведенных нами учетов, а также результаты экстраполяции обилия в некоторых районах на основе экспертной оценки площади пригодных местообитаний по топографическим картам и космическим снимкам. Экстраполяции предшествовало выявление на космических снимках и топографических картах всех участков территории, сходных с теми, где было обнаружено гнездование, и где постоянно держались настойчиво беспокоившиеся песочники-красношейки, в том числе выполнявшие отвлекающие действия.

Распространение в пределах плато Путорана

До настоящего времени ни нам, ни другим исследователям песочник-красношейка на плато Путорана в гнездовой период не попадался (Сыроечковский, 1961; Кречмар, 1966; Мичурин, Мироненко, 1968; Ирисов, 1982; Морозов, 1984; Зырянов, 1988; Романов, 1996, 2003, 2004, 2006а, 2006б; Романов и др., 2007; Лисовский, Лисовская, 2002; Рупасов, Журавлев, 2006), но был встречен в период весеннего пролета (Зырянов, Ларин, 1983). Первый и пока единственный известный относительно небольшой по площади (около 225 км²) участок гнездования это-

го вида обнаружен нами в 2010 г. в гольцовом поясе северо-запада плато Путорана. Очевидно, что в пределах всего плато Путорана песочник-красношейка встречается редко.

Высотно-ландшафтное размещение. Песочников-красношеек удалось наблюдать в горных тундрах гольцового пояса плато Путорана в интервале высот 920–1200 м над ур. моря (в основном в пределах 920–1000 м над ур. моря). Там повсеместно господствуют мохово-лишайниковые и мохово-осоковые тундры. Сухие пологие склоны котловин гольцовых озер изобилуют мерзлотными медальонами, покрыты лишайником, кассиопеей и дриадой. Широко распространены песчано-щебнистые холмы (морены позднеплейстоценовых ледников), мозаично поросшие куртинами лишайников, дриады, злаков и незабудочника. Холмы чередуются с обширными плоскими переувлажненными долинами речек и ручьев, задернованная мелкобугристая поверхность которых обычно занята густым сомкнутым растительным покровом из мхов, лишайников, дриады, кассиопеи, злаков, осок и карликовых ив. Повсюду в большом количестве встречаются снежники, каменистые россыпи и скопления валунов.

В гнездовой период песочников-красношеек наблюдали как на приречных или приозерных участках днищ долин (в том числе и у уреза воды по берегам рек и озер), так и вдалеке от побережий – в открытой тундре. Птиц встречали по всему обследованному району, хотя они были распределены неравномерно, в результате чего показатели обилия на разных участках отличались.

Подавляющее большинство беспокоившихся песочников-красношеек встречено в прибрежных тундрах наиболее крупных рек и озер, а также в низовьях и устьях ручьев и небольших речек, впадающих в них. Значительно меньше беспокоившихся птиц наблюдали в более высоких частях гольцового пояса, представляющих собой приозерные террасы и пологие склоны отдельных горных массивов. Эту закономерность подтверждают проведенные учеты, в соответствии с которыми в нижней части гольцового пояса (920–1000 м над ур. моря) обилие беспокоившихся птиц составляло 4,2 особи на 1 км², а в средней и верхней частях (1000–1200 м над ур. моря) – не превышало 2,0 особей на 1 км².

Гнездовые местообитания песочника-красношейки в гольцах северо-запада плато Путорана связаны с побережьями самых крупных элементов гидросети, что позволяет охарактеризовать пространственное

распределение вида в обследованном районе как «ленточное». Песочники-красношейки охотно селятся прежде всего в выположенных позднеплейстоценовыми ледниками котловинах гольцовых озер Богатырь и Нералак, где широко распространены подходящие биотопы. Сжатые сроки сезона, пригодного для гнездования птиц, на вершинах плато Путорана неизбежны при весьма позднем таянии снега. Однако очевидно, что это не является жестким лимитирующим фактом для песочника-красношейки при проникновении в регион, как впрочем и суровые неустойчивые погодные условия лета, характеризующиеся низкими суточными температурами, сильными ветрами, обильными снегопадами и продолжительными дождями.

От берегов крупных водоемов вверх по пологим горным склонам гольцового пояса песочники-красношейки проникают по ручьям, питающимся от многочисленных снежников. Несмотря на то что подобные «русла проникновения» в ряде случаев отсутствуют, редкие единичные пары, вероятно, все же находят возможность устраивать гнезда на локальных изолированных участках подходящих местообитаний. Например, единичные беспокоившиеся особи отмечены в горных тундрах верхних приозерных террас у северной оконечности оз. Нералак на высоте 1200 м над ур. моря. В этом случае распространение птиц приобретает в буквальном смысле точечный характер.

Песочники-красношейки в сезон размножения держатся преимущественно там, где множество ручейков, многократно пересекаясь и образуя густую сеть, формируют участки обширного поверхностного стока талой воды. В пределах таких проточно-переувлажненных участков птицы предпочитали местообитания, где мозаично чередовались галечные, песчаные и илистые участки, фрагментарно задернованные и покрытые кочками из мхов, злаков и осок. Именно в таких местообитаниях были отмечены все настойчиво беспокоившиеся особи в период насиживания кладок и вождения птенцов. Там же было найдено гнездо и обнаружен погибший пуховой птенец.

Сведения о размножении. Единственное гнездо обнаружено нами 10 июля 2010 г. в 3 км к востоку от восточной оконечности оз. Богатырь (69°41' с.ш., 92°27' в.д.) на высоте 950 м над ур. моря. Оно было размещено в 15 м от наледи и снежника, на вершине одной из многочисленных влажных мохово-злаково-осоковых кочек (диаметром 0,5 и высотой 0,25 м), повсеместно разбросанных среди камней в широком русле низовьев мелкого медленно текущего ручья.

Долина ручья ограничена двумя крупными песчано-галечными холмами (моренами). Гнездовая лунка диаметром 80 и глубиной 30 мм была сформирована в примятом мху и сухой траве. Довольно обильная выстилка лотка состояла из мелких сухих листочков карликовой ивы, растущей на кочке по периметру гнезда. Полная кладка из 4 яиц оказалась сильно насиженной. Яйца этой кладки имели длину 29,1–30,0 мм (в среднем 29,5±0,4 мм; $M \pm m$; C.V. = 1,4%) и ширину 21,9–22,5 (в среднем 22,1±0,2 мм; $M \pm m$; C.V. = 0,9%). Погибший пуховой птенец (не старше 4–5 дней) был найден 2 августа 2010 г.

Кочевки и миграции. На всей обследованной территории кроме песочников-красношейек, беспокоившихся и отводивших своими действиями от гнезд или птенцов, мы регулярно отмечали птиц, широко перемещавшихся, державшихся поодиночке, по двое и стайками из 3–25 особей. Обилие таких птиц, встречавшихся обычно в прибрежной полосе озер и рек, составило в среднем 7,6 особей на 1 км².

17 июля 2010 г. между озерами Богатырь и Нералак (69°41' с.ш., 92°28' в.д.) была встречена стайка птиц, выполнявших отвлекающие действия, одна из них была окольцована. На левой ноге птицы было алюминиевое кольцо, а на правой – издали заметное ярко-оранжевое пластиковое кольцо с флажком, какими австралийские орнитологи метят куликов, зимующих в штате Виктория на юго-востоке Австралии. На основании вышесказанного правомерно предположить, что песочники-красношейки, гнездящиеся на плато Путорана, имеют наиболее протяженный миграционный путь и преодолевают от мест гнездования до зимовок расстояние около 14 000 км.

Наша находка подтверждает недостаточность накопленных знаний об общей структуре гнездового ареала песочника-красношейки и полностью соответствует представлению об объективно существующем прерывистом распространении вида. Кроме того, наши наблюдения согласуются с имеющимися в специальной литературе сведениями о его привязанности к «предгорно-низкогорным» местообитаниям (Морозов, Томкович, 1984; Кищинский, 1988; Лаппо и др., в печати). Впервые установлено, что на плато Путорана расположен юго-западный форпост распространения песочника-красношейки, при этом граница гнездового ареала находится в пункте с координатами 69°35' с.ш., 92°15' в.д. Обнаруженная на плато Путорана в 2010 г. гнездовая группировка песочника-красношейки, возможно, представляет собой обособленную горную популяцию, удаленную от

ближайших известных мест достоверного гнездования на Таймыре на 600 км к юго-западу. От наиболее западного пункта предполагаемого гнездования в долине р. Пясины (73°20' с.ш., 92°20' в.д.) (Винокуров, 1971) путоранская популяция удалена к югу на 400 км.

Общая численность популяции песочника-красношейки на обследованной территории северо-запада плато Путорана площадью 225 км² оценивается нами в 170–180 особей. В гнездовой период 2010 г. проявлявшие беспокойство особи ($n = 51–54$) составляли 30%, а не проявлявшие беспокойства и широко перемещавшиеся кулики ($n = 119–126$) – 70%.

Как оказалось, этот вид экологически не связан с вертикально расчлененным рельефом, бурными горными потоками и т.п., поэтому нет оснований относить его к категории горных (альпийских) видов. Тем не менее явная приверженность песочника-красношейки к тундрово-долинным местообитаниям в горах и предгорьях определила специфику широтного распространения вида в некоторых частях гнездового ареала. Так, наши наблюдения показали, что в пределах севера Средней Сибири по гольцовым вершинам плато Путорана песочник-красношейка способен проникать намного южнее границ зональной тундры и образовывать изолированные участки гнездования в более южных

широтах бореальной зоны – в пределах зональной лесотундры и северной тайги. В частности, обнаруженные нами на Таймыре гнездовья вида оказались удаленными от южной границы тундровой зоны на 250 км. Известно, что аналогичным образом по горно-тундровым ландшафтам вершин плато Путорана и хребтов северо-восточной Якутии проникают далеко к югу в районы зональной лесотундры и северной тайги, например, равнинно-тундровый вид – лапландский подорожник (*Calcarius lapponicus* L.) или арктоальпийский вид – пуночка (*Plectrophenax nivalis* L.) (Сыроечковский-мл. и др., 1996; Романов, 2010).

Выяснено, что даже из этого самого западного района гнездования (плато Путорана) по крайней мере некоторые песочники-красношейки улетают зимовать в Австралию. Это самая западная на Таймыре и в Арктике в целом регистрация птиц с австралийских зимовок.

Вероятно, распространение песочника-красношейки на гнездовании в северных частях плато Путорана, а также в аналогичных экологических условиях других горных систем Арктики и Субарктики может оказаться гораздо более широким, чем это предполагалось ранее. Отсутствие таких сведений до настоящего времени правомерно объяснить крайней скудностью орнитологических наблюдений в этих исключительно труднодоступных районах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Винокуров А.А. Фауна позвоночных животных района таймырского стационара (Западный Таймыр) // Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971. С. 212–223.
- Головнюк В.В., Соловьев М.Ю., Рахимбердиев Э.Н. Интересные гнездовые находки птиц на юго-востоке Таймыра // Орнитология. Вып. 31. 2004. С. 214–216.
- Зырянов В.А. Орнитофауна окрестностей оз. Нерангда // Животный мир плато Путорана, его рациональное использование и охрана // Сб. науч. трудов ВАСХНИЛ. Сиб. отделение НИИ СХ Крайнего Севера. Новосибирск, 1988. С. 88–96.
- Зырянов В.А., Ларин В.В. Видовой состав птиц плато Путорана // Науч.-техн. бюл. ВАСХНИЛ. Сиб. отделение. Новосибирск, 1983. Вып. 7. С. 3–9.
- Ирисов Э.А. К фауне куликов плато Путорана // Орнитология. Вып. 17. 1982. С. 166.
- Кищинский А.А. Орнитофауна северо-востока Азии. М., 1988. 288 с.
- Козлова Е.В. Фауна СССР. Птицы. Ржанкообразные. Т. 1. Вып. 1. Ч. 2. М.;Л., 1961. 501 с.
- Кречмар А.В. Птицы Западного Таймыра // Биология птиц. М.;Л., 1966. С. 185–312.
- Лаппо Е.Г., Томкович П.С., Сыроечковский Е.Е.-мл. Атлас гнездящихся куликов Российской Арктики (в печати).
- Лисовский А.А., Лисовская Е.В. Материалы по авифауне долины озера Глубокого (плато Путорана) // Изучение биологического разнообразия на Енисейском экологическом трансекте. Животный мир. М., 2002. С. 342–347.
- Мичурин Л.Н., Мироненко О.Н. О птицах центральной части гор Путорана // Сб. науч. тр. НИИСХ Крайнего Севера. Вып. 15. Новосибирск, 1968. С. 203–206.
- Морозов В.В. Орнитофауна окрестностей озера Капчук, плато Путорана // Орнитология. Вып. 19. 1984. С. 30–40.
- Морозов В.В., Томкович П.С. Закономерности распространения и гнездовые места обитания песочника-красношейки // Биол. науки. 1984. № 4. С. 42–48.
- Норин Б.Н. Общая характеристика растительности // Горные фитоценологические системы Субарктики. Л., 1986. С. 164.
- Равкин Ю.С. К методике учета птиц лесных ландшафтов // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск, 1967. С. 66–75.

Рогачева Э.В. Птицы Средней Сибири. Распространение, численность, зоогеография. М., 1988. 309 с.

Романов А.А. Птицы плато Путорана. М., 1996. 297 с.

Романов А.А. Орнитофауна озерных котловин запада плато Путорана. М., 2003. 144 с.

Романов А.А. Орнитофауна плато Путорана // Фауна позвоночных животных плато Путорана. М., 2004. С. 92–286.

Романов А.А. Видовой состав, численность и ландшафтно-биотопическое размещение птиц в бассейне р. Северной // Изучение и охрана животных сообществ плато Путорана. Сб. науч. тр. М., 2006а. С. 9–70.

Романов А.А. Фауна и население птиц центральной части котловины оз. Кета // Изучение и охрана животных сообществ плато Путорана. Сб. науч. тр. М., 2006б. С. 71–102.

Романов А.А. Закономерности формирования и динамики авифауны гор Азиатской Субарктики: Дис. ... докт. биол. наук. М., 2010. 50 с.

Романов А.А., Рупасов С.В., Журавлев А.Е., Голубев С.В. Птицы бассейна р. Курейки // Биоразнообразие горных

экосистем плато Путорана и сопредельных территорий. Сб. науч. тр. М., 2007. С. 8–59.

Рупасов С.В., Журавлев Е.А. Орнитофауна долины р. Микчангда и прилегающих территорий // Изучение и охрана животных сообществ плато Путорана. Сб. науч. тр. М., 2006. С. 122–154.

Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны СССР. М., 1990. 728 с.

Сыроечковский Е.Е. Птицы Хантайского озера и прилегающих гор Путорана (Средняя Сибирь) // Уч. записки Красноярск. пед. ин-та. Т. 20. Вып. 2. Красноярск, 1961. С. 89–119.

Сыроечковский Е.Е.-мл., Волков С.В., Цоклер К., Стенс-мюр М., Турахов С.Н. Птицы дельты Яны и прилегающих территорий // Отчет совместной экспедиции Международного центра по развитию территорий республики Саха (Якутия) и Арктической Экспедиции ИПЭЭ РАН. 1996. Неопубликованная рукопись. 159 с.

Поступила в редакцию 25.03.11

THE RED-NECKED STINT (*Calidris ruficollis*) ON PUTORANA PLATEAU, NORTH-CENTRAL SIBERIA

A.A. Romanov, S.V. Golubev

The vicinity of two tectonic lakes 9 and 15 km long in mountain depressions of the Putorana Plateau were surveyed in 2010. This survey revealed that this area at 69°35'–69°43' N, 92°15'–92°37' E is a key one for breeding for Red-necked Stints in north-central Siberia. The site marks the south-western limit of the species breeding range. This local population is situated 600 km to the south-west from the previously known border of the range. It turned out that the Red-necked Stint is a common, locally abundant bird species in mountain landscape of this part of the Putorana Plateau at altitudes of 920–1200 m above the sea level. Birds were distributed there in accordance with availability of suitable habitat, which is tundra or tundra-like vegetation with lichens and rock fields. Adults with broods were concentrated on partly overgrown gravelly shores of rivers, preferably near river mouths or in areas where river beds are broken onto several small shallow branches. According to transect censuses mean breeding density of the species in the most favourable habitat comprise 2.0–4.2 pairs per 1 km². Record of a colour-marked bird proved that at least some Red-necked Stints of this population spend winter in south-east Australia.

Key words: Red-necked Stint, Putorana Plateau, Central Siberia, Australia, distribution, number, nesting, an area, tectonic mountain lakes, alpine altitudinal belt, mountain tundra

Сведения об авторах: Романов Алексей Анатольевич – заместитель директора по науке Государственного природного заповедника «Путоранский», канд. биол. наук (putorana05@mail.ru; nivicola@norgcom.ru); Голубев Сергей Владимирович – зав. виварием факультета биологии и экологии Ярославского государственного университета им. П.Г. Демидова (gol_arctic@mail.ru).

УДК 595.789/582/599.001.4

**ШАШЕЧНИЦЫ РОДА *MELLECTA* (LEPIDOPTERA,
NYMPHALIDAE)
ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ: ИЗМЕНЧИВОСТЬ ГЕНИТАЛИЙ
И МОЛЕКУЛЯРНАЯ ДИАГНОСТИКА**

М.Г. Буш

Впервые рассматривается внутривидовая (включая внутривидовую) изменчивость каудального отростка вальвы – диагностического признака самцов шашечниц рода *Mellicta* Billberg, 1820 Европейской России и сопредельных территорий. Построены ряды вариантов данного признака для каждого вида (*M. athalia*, *M. caucasogenita*, *M. britomartis*, *M. aurelia*), а также установлены доли каждого типа строения каудального отростка в избранных популяциях. Впервые для ряда регионов установлена перспективность идентификации видов путем применения метода секвенирования гена первой субъединицы цитохром *c*-оксидазы (COI) митохондриальной ДНК.

Ключевые слова: *Mellicta* Billberg, 1820; гениталии самца, Европейская Россия, Черниговская обл., Крым, Кавказ, Челябинская обл., митохондриальная ДНК, ген COI.

Mellicta Billberg, 1820 – небольшой палеарктический род семейства Nymphalidae, включающий по разным оценкам до 18 видов. Он представляет собой одну из наиболее сложных для изучения групп дневных чешуекрылых. Статус и границы некоторых включаемых в этот род таксонов до сих пор неясны. Представители рода имеют настолько изменчивые окраску и рисунок крыла, что для надежной идентификации видов используют строение копулятивного аппарата самцов, но иногда возникают ситуации, когда видовую принадлежность особи сложно определить и по генитальным структурам. Очевидно, что на нынешнем этапе изучения группы необходимо уделять особое внимание внутривидовой и внутривидовой изменчивости генитального аппарата. Мы начали исследования с представителей *Mellicta*, обитающих в Европейской России и на сопредельных территориях. Это *Mellicta athalia* (Rottemburg, 1775), *M. caucasogenita* (Verity, 1930), *M. britomartis* (Assmann, 1847) и *M. aurelia* (Nickerl, 1850). Виды заметно отличаются по строению копулятивного аппарата, однако изучению изменчивости их гениталий внимания практически не уделялось. Кроме того, заманчивым представлялось применение появившихся в последние годы молекулярно-генетических методов, которые используются для изучения филогенетических связей

и для видовой диагностики. В первую очередь это касалось разработанной в последние годы технологии ДНК-штрихкодирования для идентификации с помощью секвенирования нуклеотидной последовательности гена первой субъединицы цитохром *c*-оксидазы (COI) митохондриальной ДНК (Hebert et al., 2003). Было показано, что этот метод позволяет хорошо различать ряд видов подсемейства Melitaeinae (Wahlberg, Zimmermann, 2000; Leneveu, Chichvarkhin, Wahlberg, 2009). В работах рассматривались и названные выше четыре вида, но из других регионов.

Цель настоящей работы состояла в изучении изменчивости полового аппарата самцов шашечниц рода *Mellicta* Европейской России и сопредельных территорий, а также оценка применения метода секвенирования гена COI для систематики данных видов.

Обработку материала мы проводили в Научно-исследовательском Зоологическом музее МГУ и на кафедре энтомологии биологического факультета МГУ. Секвенирование ДНК осуществлялось в Канадском центре ДНК-штрихкодирования Института биоразнообразия Университета штата Онтарио в Гуэлфе (Canadian Centre for DNA Barcoding Biodiversity Institute of Ontario University of Guelph) в рамках проекта «Barcode of Life».

Материал и методы

Сбор материала мы проводили в августе 2006 г. в окрестностях г. Теберда (Республика Карачаево-Черкесия), в июне 2007 г. в окрестностях дер. Лужки (Московская обл., Серпуховский р-н) и в окрестностях дер. Щербатовка (Волгоградская обл., Камышинский р-н), а также в июне 2008 г. в окрестностях г. Бахчисарай (Крым). Кроме того, нами изучен материал из коллекций Зоологического музея МГУ, включая крупнейшую в стране бывшую частную коллекцию чешуекрылых А.В. Цветаева, где хранятся экземпляры из следующих регионов: различные районы Москвы и Московской обл. (Кузьминки, Петровско-Разумовское, Серпуховский и Егорьевский районы и др.), Псковская, Тверская, Тульская и Липецкая области, г. Седнев (Украина, Черниговская обл.), Воронежская, Самарская и Саратовская обл., г. Теберда (Республика Карачаево-Черкесия), различные районы Армении и Грузии; изучен также предоставленный коллегами материал из Челябинской обл.

Препарирование генитального аппарата самцов проводили по стандартной методике: у каждого исследуемого экземпляра отделяли часть брюшка, несущую генитальный аппарат, и помещали для мацерирования на трое суток в 10%-й раствор КОН, затем препарат извлекали из щелочи, очищали от мышечных и жировых тканей, промывали последовательно в воде и в 75%-м этиловом спирте, помещали в блистер, наполненный глицерином, и подкалывали под соответствующий коллекционный экземпляр. Зарисовку препаратов осуществляли с помощью бинокулярного микроскопа «МБС-1» с 8-кратным увеличением окуляра и 4-кратным – объектива. Зарисовывали каудальные отростки правой и левой вальвы в одном и том же ракурсе. Всего было зарисовано 588 каудальных отростков, из них: 294 – *M. athalia*, 80 – *M. caucasogenita*, 108 – *M. britomartis* и 106 – *M. aurelia*. Для оценки достоверности различий отдельных популяций по степени изменчивости использовали точный критерий Фишера. Расчеты точного 95%-го доверительного интервала проводили, основываясь на биномиальном распределении.

Для ДНК-анализа у каждого экземпляра отделяли по одной ноге и помещали в индивидуальную пробирку типа Eppendorf со спиртом (90%-й раствор), после чего отправляли на выделение и секвенирование ДНК в Канадский Центр ДНК-штрихкодирования. Выделение ДНК, амплифика-

ция фрагмента гена первой субъединицы цитохром с-оксидазы (COI) и его секвенирование проводили по стандартным методикам (Hebert et al., 2003) с использованием праймеров LepF1-LepR1 (Ivanova et al., 2006). Полученные последовательности фрагмента гена COI анализировали и выравнивали вручную с помощью программы BioEdit (Hall, 1999). В общей сложности были получены последовательности для 137 экземпляров представителей рода *Mellicta* из Московской и Волгоградской областей, а также из г. Теберда (Республика Карачаево-Черкесия). Последовательности фрагмента гена COI доступны на сайте Канадского центра ДНК-штрихкодирования (www.barcodinglife.org). Последовательности представителей рода *Melitaea* использовались в качестве внешней группы. Финальное выравнивание исследуемого фрагмента гена COI включало 621 пару нуклеотидов. Построение филогенетических дендрограмм осуществляли с помощью программы MEGA 4 (Tamura et al., 2007) с использованием дистанционного метода ближайшего соседа (NJ, Neighbour-Joining, по генетическим дистанциям Тамура–Неи (Tamura, Nei, 1993)) и кладистического метода максимальной экономии (MP, Maximum Parsimony). Устойчивость полученных ветвлений дендрограммы проверяли методом бутстрэп-анализа (Boot-Strap), всего было проведено 1000 бутстрэп-реплик (Felsenstein, 1985).

Результаты и обсуждение

I. Внутривидовая изменчивость полового аппарата самцов: повидовой анализ

M. athalia

M. athalia – наиболее широко распространенный и часто встречающийся вид рода *Mellicta*. От других видов *Mellicta* Европейской России он отличается длинным, узким каудальным отростком вальвы, основной зубец которого загнут вверх (Львовский, Моргун, 2007; Higgins, 1955; Devyatkin, 2000). Внутривидовая изменчивость каудального отростка вальвы *M. athalia* уже рассматривалась нами в предыдущей работе (Буш, 2008), по сравнению с которой здесь для анализа используется большее количество экземпляров.

Нами обнаружено, что внутривидовая изменчивость каудального отростка вальвы у *M. athalia* довольно велика. Всего нами выделен 31 тип строения каудального отростка (рис. 1). Выяснилось, что тип строения, который приводится в качестве



Рис. 1. Внутривидовая изменчивость каудального отростка вальвы *M. athalia* Европейской России и сопредельных территорий

основного в определителях (Львовский, Моргун, 2007; Higgins, 1955; Devyatkin, 2000; Lafranchis, 2004), тип *d* нашей системы, представлен в 55,7% случаев (доверительный интервал 49,9–61,5%). Кроме того, относительно часто встречается каудальный отросток, отличающийся от основного типа раздвоенным боковым зубцом. Встречаемость данного типа (l) составила 14,3% (доверительный интервал 10,5–18,8%). Остальные типы встречаются в 5,1% случаев (доверительный интервал 2,8–8,2%) и реже, часто в единичных случаях.

Для сравнения степени изменчивости данного признака в разных популяциях мы взяли три, представленные наибольшими выборками, популяции: из окрестностей дер. Лужки Серпуховского р-на Московской обл. (78 каудальных отростков), из окрестностей с. Метлино Каслинского р-на Челябинской обл. (71 отросток) и из окрестностей дер. Щербатовка Камышинского р-на Волгоградской обл. (33 отростка). Оказалось, что материал из дер. Щербатовка представлен пятью типами. Основной тип строения каудального отростка (тип *d*) заметно преобладает – встречается в 75,7% случаев (доверительный интервал 57,7–88,9%), остальные типы встречаются в 9% случаев и реже (доверительный

интервал 1,9–24,3%). Отклонения этих типов от основного незначительны: они отличаются либо отсутствием зубца (тип *a*), либо наличием дополнительного зубца (типы *e*, *i*), либо раздвоенным боковым зубцом (тип *l*). В популяции из дер. Лужки (Московская обл., Серпуховский р-н), напротив, диапазон изменчивости высок. Всего было выделено 13 основных типов строения каудального отростка вальвы. Ряд изменчивости в данной популяции сопровождается как небольшими отклонениями от основного типа *d* – наличием дополнительного зубца и/или видоизменением имеющегося зубца у типа *d* (рис. 1, типы *a*, *b*, *d*, *e*, *f*, *g*, *j*, *l*), так и более существенными (типы *m*, *n*, *p*); наиболее заметно отклоняется от основного тип *x*. Основным тип (тип *d*) встречается в 50% случаев (доверительный интервал 38,4–61,5%). Довольно часто (в 17% случаев) встречается тип *l* (доверительный интервал 10,1–28,2%). Остальные типы встречаются редко – в 6,4% случаев и реже (доверительный интервал 2,1–14,3%), но их довольно много. Согласно точному критерию Фишера, доля основного типа в популяции из окрестностей дер. Щербатовка значимо выше ($p = 0,0128$), чем в популяции из окрестностей дер. Лужки.

В популяции из окрестностей с. Метлино (Челябинская обл., Каслинский р-н) было выделено 12 типов строения каудального отростка вальвы. Основной тип (тип *d*) представлен в 66,2% случаев (доверительный интервал 53,9–77,0%), тип *l* (с раздвоенным боковым зубцом) был встречен в 9,8% случаев (доверительный интервал 4,0–19,2%), остальные типы встречаются в 5,6% случаев (доверительный интервал 1,5–13,8%) и реже. В ряду изменчивости присутствуют небольшие отклонения от основного типа (рис. 1, типы *d*, *e*, *j*, *c*, *f*, *l*), средние отклонения (рис. 1, типы *sa*, *s*) и более значительные отклонения (см. рис. 1, типы *pa*, *w*, *ua*). Доля основного типа строения каудального отростка в данной популяции достоверно не отличается от двух других, однако отличия от популяции из Московской обл. близки к достоверным ($p = 0,0487$, что при сравнении двух популяций являлось бы достоверным, но поскольку мы сравниваем три популяции, то необходимо учитывать поправку Бонферрони – 0,05/число сравнений). На основании полученных результатов можно сделать вывод, что наиболее высокой изменчивостью обладает популяция из окрестностей дер. Лужки. В популяции из окрестностей с. Метлино также встречается довольно много различных типов строения каудального отростка вальвы, но основной тип значительно преобладает, а следовательно, изменчивость в этой популяции ниже, чем в предыдущей.

Самой низкой степенью изменчивости обладает популяция из окрестностей дер. Щербатовка, которую, кстати, нередко относят к подвиду *lucifuga*. Для интерпретации этих результатов можно выдвинуть следующие гипотезы. Популяция из Волгоградской обл. является изолированной, поскольку обитает в балке, которая представляет собой находящийся в степи овраг с лесом, и бабочки не вылетают за его пределы. Вследствие такой изоляции генетическое разнообразие в популяции невелико, и изменчивость полового аппарата, которая определяется генетически, низка. Наряду с *M. athalia* в овраге встречаются другие близкие виды (*M. aurelia* и *M. britomartis*). Как известно, одним из презиготических репродуктивно изолирующих механизмов двух близких видов является несовместимость генитального аппарата. Каудальный отросток, вероятно, предназначен для сцепления копулятивных аппаратов самца и самки во время спаривания. По всей видимости в таких популяциях отбор шел на снижение изменчивости строения каудального от-

ростка во избежание межвидовых скрещиваний. В Московской и Челябинской областях *M. athalia* встречается на довольно обширных территориях, где имеет место поток генов из соседних популяций, вследствие чего изменчивость там довольно высока. Более высокую изменчивость популяции из Московской обл., по сравнению с Челябинской, можно объяснить тем, что в Серпуховском р-не Московской обл. из представителей рода *Mellicta* обитает только *M. athalia*, риск межвидового скрещивания отсутствует, и изменчивость в результате более высокая, а в Челябинской обл. вместе с *M. athalia* летает *M. britomartis*. Остальные популяции представлены слишком малыми выборками, и мы учитывали данные по этим популяциям лишь при сравнении общей картины.

M. caucasogenita

M. caucasogenita является видом, наиболее близким к *M. athalia*, и ранее считался его кавказской формой (Verity, 1940). От *M. athalia* отличается тем, что основной зубец каудального отростка загнут не вверх (как у *M. athalia*), а немного вниз или вовсе не загнут (Devyatkin, 2000).

Всего нами выделено 17 основных типов строения каудального отростка вальвы у *M. caucasogenita* (рис. 2), тогда как у *M. athalia* их было выделено 31. По всей видимости это связано с меньшей по объему выборкой (294 каудальных отростка вальвы у *M. athalia* и 80 у *M. caucasogenita*). Почти все выделенные типы соответствуют таковым у *M. athalia*, исключениями являются два типа – *ba* и *ij* (рис. 2). В изученном материале с Кавказа (Армения, Грузия, г. Теберда) у *M. caucasogenita*, как и у *M. athalia*, наиболее часто встречается тип *d*. Однако здесь он встречается менее чем в половине случаев (38,7%, доверительный интервал 28,0–50,3%). Согласно точному критерию Фишера, доля основного зубца у *M. caucasogenita* значимо ниже ($p = 0,0080$), чем у *M. athalia*. Остальные типы встречаются в 8,7% случаев (доверительный интервал 3,5–17,2%) и реже. Среди выделенных типов строения каудального отростка вальвы большинство имеют незначительные отклонения от основного типа (*a*, *ba*, *d*, *f*, *e*, *g*, *i*, *ij*, *c*, *l*), однако встречаются экземпляры и с более значительными отклонениями (*o*, *n*, *r*, *t*), наиболее заметно отклонение у типа *w* – разделенный на три боковых зубца. Мы не можем оценивать частоту встречаемости отдельных типов каудального отростка в разных популяциях из-за

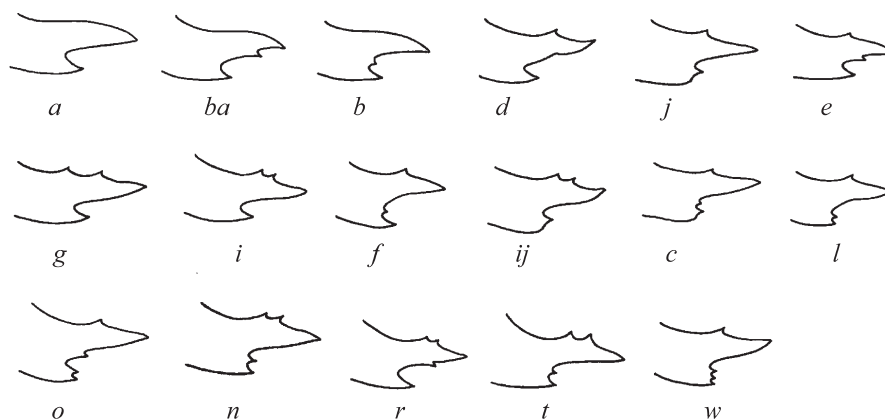


Рис. 2. Внутривидовая изменчивость каудального отростка вальвы *M. caucasogenita* из популяций с Кавказа

небольших выборок, за исключением популяции из Армении (39 отростков). Материал, полученный в Армении, согласуется с общей картиной – основной тип представлен в 38,4% случаев (доверительный интервал 23,3–55,3%). Достаточно часто встречается более простой тип – тип *a*, который представлен в 17,9% случаев (доверительный интервал 7,5–33,5%). Остальные встречаются в 10,2% случаев (доверительный интервал 2,8–24,2%) и реже.

M. britomartis

M. britomartis существенно отличается от двух предыдущих строением каудального отростка вальвы. В отличие от *M. athalia* и *M. caucasogenita*, для *M. britomartis* характерны более короткие и широкие каудальные отростки, имеющие более сложное строение (Львовский, Моргун, 2007; Higgins, 1955; Devyatkin, 2000). У этого вида, как правило, большее количество зубцов, расположенных на каудальном отростке вальвы, чем у *M. athalia* и *M. caucasogenita*, он имеет тенденцию к увеличению числа зубцов на верхней стороне основного (самого большого) зубца каудального отростка вальвы, а также на боковом зубце.

У *M. britomartis* было выделено 50 типов строения каудального отростка вальвы (рис. 3), что намного выше, чем у *M. athalia* и *M. caucasogenita*. Однако некоторые типы по количеству и расположению зубцов соответствуют таковым у двух данных видов. Как показало изучение материала из Европейской России и сопредельных территорий, у *M. britomartis*, в отличие от двух предыдущих видов,

нет основного типа строения каудального отростка, частота встречаемости которого значительно преобладает. Большинство типов строения встречается менее чем в 3,7% случаев (доверительный интервал 1,0–9,2%), часто у единичных экземпляров. Наиболее часто встречается тип *n* (10,1% случаев, доверительный интервал 5,1–17,4%). Типы, имеющие наиболее сложное строение, встречаются единично. Мы предприняли попытку объединить типы, имеющие одинаковое количество зубцов, вне зависимости от их расположения, сократив таким образом количество типов. Такие объединенные типы мы назвали условными. Всего было выделено 10 условных типов строения каудального отростка вальвы, содержащих от 3 до 12 зубцов. Наиболее часто встречаются три типа: с пятью (21,3%, доверительный интервал 14–30,2%), шестью (24%, доверительный интервал 16,3–33,2%) и семью (22,2%, доверительный интервал 14,7–31,2%) зубцами; остальные типы встречаются в 9,2% случаев (доверительный интервал 4,5–16,3%) и реже. Мы сравнили две популяции, представленные наибольшими выборками, – из Самарской обл. (42 каудальных отростка) и из Челябинской обл. (46 каудальных отростков). Выборки из других популяций (Саратовская, Волгоградская и Московская области) мы отдельно не рассматривали из-за недостаточного объема материала, однако они были включены в общий анализ. В каждой из сравниваемых популяций представлено 9 условных типов строения каудального отростка вальвы. Согласно точному критерию Фишера, доля каудального отростка с шестью зубцами в популяции из

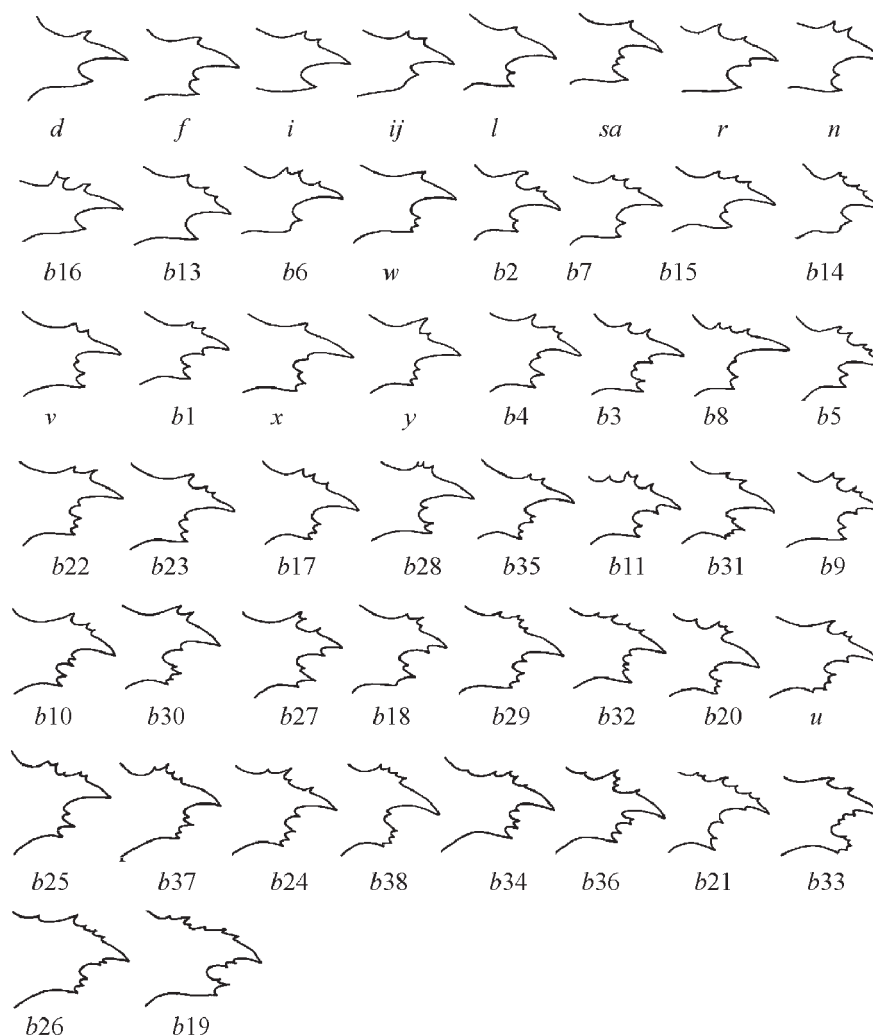


Рис. 3. Внутривидовая изменчивость каудального отростка вальвы *M. britomartis* Европейской России и сопредельных территорий

Челябинской обл. значительно выше ($p = 0,0298$), чем в популяции из Самарской обл., доли двух других преобладающих типов в сравниваемых популяциях, согласно данному критерию, значительно не отличаются. Однако, учитывая условность сравниваемых типов отростка, говорить о какой-либо тенденции преждевременно.

M. aurelia

Основное отличие *M. aurelia* от остальных представителей рода *Mellicta* Европейской России и сопредельных территорий состоит в редукции зубцов ункуса. Строение каудального отростка вальвы *M. aurelia* напоминает таковое у *M. britomartis*, однако обычно он шире, и его основной зубец имеет более изогнутую форму (Львовский, Моргун, 2007;

Higgins, 1955; Devyatkin, 2000). Всего было выделено 29 типов строения данной структуры (рис. 4). У *M. aurelia*, как и у *M. britomartis*, нельзя выделить основной тип строения каудального отростка вальвы, максимальная частота встречаемости не превышает 13,2% (доверительный интервал 7,4–21,1%). Здесь, как и в случае с *M. britomartis*, мы объединили типы строения каудального отростка вальвы с одинаковым количеством зубцов, всего было выделено 9 условных типов строения каудального отростка с числом зубцов от 2 до 10. Чаще всего встречаются отростки с шестью (34,9%, доверительный интервал 25,9–44,7%) и пятью (29,2%, доверительный интервал 20,8–38,8%) зубцами, реже с четырьмя зубцами (17,9%, доверительный интервал 11,1–26,5%), остальные типы отростков встре-

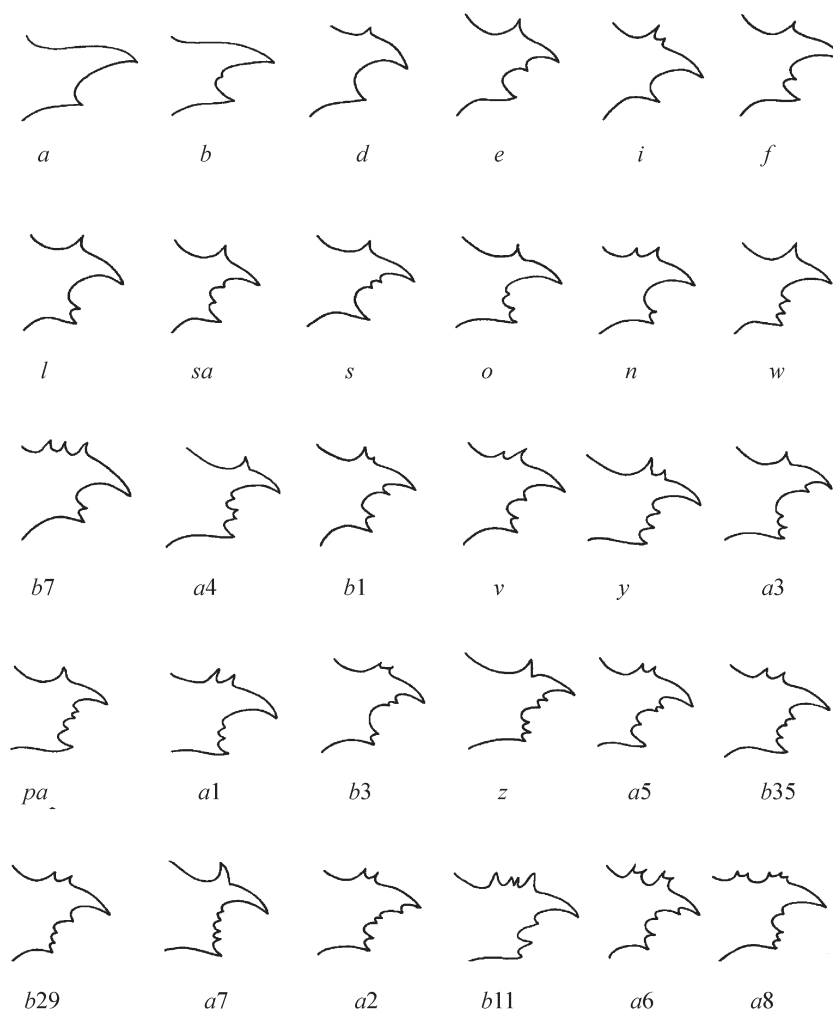


Рис. 4. Внутривидовая изменчивость каудального отростка вальвы *M. aurelia* Европейской России и сопредельных территорий

чаются в 9,4% случаев (доверительный интервал 4,6–16,6%) и реже. Для изучения изменчивости в разных популяциях мы сравнили три выборки: из Московской обл. (26 отростков), Волгоградской обл. (32 отростка) и Крыма (32 отростка); популяции из Крыма иногда рассматривают как подвид *petricola* (Некрутенко, 1985). Также была исследована выборка из окрестностей г. Теберда (подвид *albimacula*), но ввиду небольшого объема она была включена только в общий анализ.

В популяции из Московской обл. было выделено 6 типов строения каудального отростка вальвы, из Волгоградской – 7, из Крыма – 5. В каждой популяции преобладают отростки с пятью и шестью зубцами. Согласно точному критерию Фишера, доли этих типов в каждой популяции друг от друга до-

стоверно не отличаются. В популяции из Крыма также довольно часто встречаются отростки с четырьмя зубцами, но, согласно точному критерию Фишера, доля данного условного типа достоверно не отличается от двух других.

II. Сравнительный анализ внутривидовой изменчивости полового аппарата самцов рода *Mellicta* Европейской России и сопредельных территорий

На основании полученных результатов по внутривидовой изменчивости видов рода *Mellicta* Европейской России и сопредельных территорий можно заключить, что в целом все четыре вида имеют довольно высокую изменчивость полового аппарата самцов. Наименьшую изменчивость имеют

M. athalia и *M. caucasogenita*, для каждого из этих видов можно выделить основной тип строения каудального отростка вальвы, который встречается значительно чаще, чем остальные. Основной тип строения каудального отростка у *M. caucasogenita* (тип *d*) соответствует по числу и расположению зубцов таковому у *M. athalia*. Ранее *M. caucasogenita* считали кавказской формой *M. athalia* (Verity, 1940). Отличия в строении их половых аппаратов совсем небольшие – у *M. athalia* каудальный отросток вальвы загнут вверх, у *M. caucasogenita* – немного вниз. Этот признак является довольно надежным для видовой диагностики. У *M. britomartis* строение каудального отростка вальвы усложняется. Данный вид обладает наибольшей изменчивостью среди четырех изученных. Здесь ярко выражена тенденция к образованию многочисленных зубцов, иногда разветвляющихся. Однако встречаются экземпляры с малым количеством зубцов, соответствующие по их числу и расположению таковым у *M. athalia*. Никулеску (Niculescu, 1964, цит. по: Свиридов, 1981) утверждает, что *M. britomartis* и *M. athalia* – конспецифичные виды. По его мнению, *M. britomartis* не имеет надежных признаков и не достиг еще видového статуса. По нашим данным (как и по данным большинства авторов), *M. britomartis* существенно отличается от *M. athalia* строением каудального отростка вальвы. Он имеет более ши-

рокие каудальные отростки вальвы с загнутым вниз основным зубцом, тогда как каудальные отростки у *M. athalia* довольно узкие, и основной зубец загнут вверх. Вид *M. aurelia* пошел по пути редукции зубцов ункуса и надежно отличается этим признаком от остальных. Строение каудального отростка вальвы у него напоминает таковое у *M. britomartis*, но тенденции к увеличению числа зубцов на верхней стороне основного зубца почти не выражено (хотя иногда попадаются экземпляры с большим числом данных структур), и изменчивость ниже.

Внутривидовая изменчивость может существенно различаться в разных популяциях. Основными факторами отбора могут служить межвидовые взаимоотношения, условия обитания и др. Так, на примере *M. athalia* показано, что в изолированной популяции, где к тому же обитают близкие виды, изменчивость достоверно ниже. У нас недостаточно материала по *M. caucasogenita*, чтобы проводить такие сравнения. *M. britomartis* и *M. aurelia* имеют более сложное строение полового аппарата, и их изменчивость велика сама по себе.

III. Результаты анализа последовательностей гена COI митохондриальной ДНК

Полученные нами данные по применению фрагмента гена COI для исследований систематических взаимоотношений и молекулярной идентификации

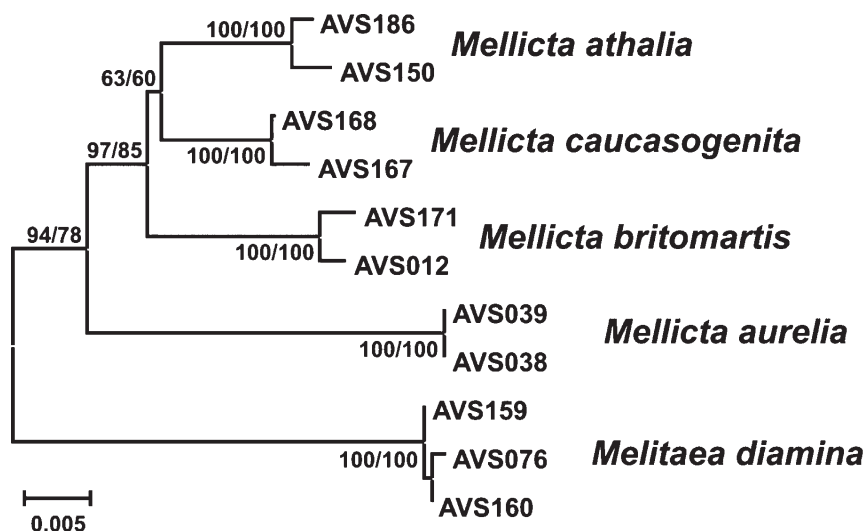


Рис. 5. Филогенетические связи между европейскими видами рода *Mellicta* по данным анализа 621 п.н. фрагмента гена первой субъединицы цитохром *c*-оксидазы (COI). Над косой чертой показаны значения бут-стрэп поддержки узлов дендрогаммы для схемы, полученной с помощью дистанционного метода ближайшего соседа (Neighbour Joining); а под косой чертой – для схемы, полученной с помощью метода максимальной экономии (Maximum Parsimony)

представителей Melitaeinae носят предварительный характер, более полный анализ наших данных по этой проблеме будет опубликован в отдельной статье. В этой работе мы рассмотрим лишь применимость исследованного фрагмента гена COI митохондриальной ДНК к диагностике четырех европейских видов рода *Mellicta*. Согласно нашим данным (рис. 5), все четыре исследованных нами вида данного рода группируются в самостоятельные, хорошо обособленные друг от друга клады.

Филогенетический анализ с помощью методов ближайшего соседа (NJ) и максимальной экономии (MP) позволил получить дендрограммы с идентичной топологией. На рис. 5 показана схема филогенетических связей между исследованными видами рода *Mellicta*. Как видно из рисунка, все бутстрэп-поддержки являются достоверными (более 50%). В таблице показаны значения некорректированных генетических дистанций между исследованными видами. Использованный нами вид *Melitaea diamina* (в качестве внешней по отношению к роду *Mellicta* группы) интересен тем, что по строению генитального аппарата он отнесен к роду *Melitaea*, а по окраске крыльев больше напоминает виды *Mellicta*. Ранее была показана тесная связь между *M. diamina* и родом *Mellicta*, по данным анализа мтДНК-маркеров (Wahlberg, Zimmermann, 2000).

Согласно нашим данным, генетические дистанции между видами рода *Mellicta* (значения p составляют от 2,32 до 5,22%) незначительно перекрываются со значениями дистанций между *M. diamina* и представителями *Mellicta* (значения p составляют от 4,98 до 6,14%). Однако четыре исследованных вида рода *Mellicta* образуют надежную монофилетическую группу по отношению к *M. diamina* (BS = 94/78% для данных анализов NJ/MP соответственно). При этом *M. aurelia* занимает наи-

более обособленное положение, в то время как *M. britomartis*, *M. caucasogenita* и *M. athalia* образуют достаточно компактную достоверно монофилетическую группу (BS = 97/85% для данных анализов NJ/MP соответственно). Анализ некорректированных генетических дистанций также подтверждает обособленность *M. aurelia*, которая оказывается весьма значительно отстоящей от всех остальных видов рода (значения p составляют от от 3,98 до 5,22%), в то время как дистанции между видами *M. britomartis*, *M. caucasogenita* и *M. athalia* заметно меньше (значения p составляют от от 2,32 до 3,07%). Таким образом, анализ мтДНК хорошо согласуется с морфологической специфичностью *M. aurelia*, отличающейся от остальных видов *Mellicta* редукцией зубцов ункуса.

В целом система, основанная на результатах анализа последовательностей гена COI, согласуется с традиционной системой рода *Mellicta*. Три близких вида – *M. britomartis*, *M. caucasogenita* и *M. athalia* – объединяются в одну группу, филогенетические связи внутри которой разрешены не абсолютно. Последнее свидетельствует о том, что, возможно, дифференциация этой видовой группы происходила в относительно сжатые с точки зрения эволюции сроки. Наиболее близки друг другу сестринские виды *M. athalia* и *M. caucasogenita*, что согласуется с их значительным морфологическим сходством. Однако как заметные генетические дистанции, так и умеренные значения бутстрэп-поддержки (p = 2,32%; BS = 63/60% для данных анализов NJ/MP соответственно) определенно указывают на видовую самостоятельность *M. caucasogenita* – генетическая дистанция между этими сестринскими видами лишь ненамного меньше уровня обособленности морфологически заметно отличающегося вида *M. britomartis* (p = 2,74–3,07%). Таким образом, данные анализа

Некорректированные генетические p -дистанции между европейскими видами рода *Mellicta* и внешней группой (*Melitaea diamina*) (%). Полужирным шрифтом на диагонали для представителей *Mellicta* показаны внутригрупповые генетические дистанции, под диагональю – межвидовые сравнения

Вид	1	2	3	4	5
1. <i>M. diamina</i>	–				
2. <i>M. aurelia</i>	6,14	0,00			
3. <i>M. athalia</i>	6,14	4,48	0,33		
4. <i>M. britomartis</i>	5,89	5,22	3,07	0,50	
5. <i>M. caucasogenita</i>	4,98	3,98	2,32	2,74	0,33

мтДНК убедительно подтверждают видовой статус *M. caucasogenita*.

В нашей предыдущей работе (Буш, 2008) топология дендрограммы, основанной на данных анализа нуклеотидных последовательностей гена COI, несколько отличается от полученной нами в настоящей работе. В предыдущей работе *M. britomartis* заняла положение между *M. athalia* и *M. caucasogenita*, что явственно не согласуется с данными морфологии (отметим, что значения бутстрэп-поддержки этого ветвления были малодостоверными, так что данный узел дендрограммы следовало рассматривать как трихотомию). Как выяснилось, в проведенный нами ранее анализ была включена сомнительная последовательность, по-видимому представляющая собой последовательность ядерного псевдогена COI (что предполагает, например, смещение частот нуклеотидного состава). Исключение ее из анализа привело к восстановлению топологии, согласующейся как с результатами анализа морфологических данных, так и с результатами предыдущих исследований по данной группе (Wahlberg, Zimmermann, 2000; Leneveu, Chichvarkhin, Wahlberg, 2009).

Таким образом, результаты анализа фрагмента гена COI предполагают видовой статус всех исследованных форм рода *Mellicta*. По-видимому, данный фрагмент мтДНК позволяет надежно различать близкие виды рода *Mellicta*, что делает метод ДНК-идентификации весьма перспективным в связи со сложностью диагностики многих *Melitaeinae*. В дальнейшем данный метод можно применять и к тем видам, чей видовой статус пока неясен, что, возможно, позволит решить ряд спорных вопросов систематики рода.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буш М.Г. Внутривидовая изменчивость полового аппарата самцов *M. athalia* (Rott.) на территории европейской части России // Биосфера Земли: прошлое, настоящее и будущее. Матер. конф. молодых ученых, 21–25 апреля 2008 г. / ИЭРиЖ УрО РАН. Екатеринбург, 2008. С. 41–48

Львовский А.Л., Моргун, Д.В. Булавоусые чешуекрылые Восточной Европы. М., 2007. 443 с.

Некрутенко Ю.П. Булавоусые чешуекрылые Крыма: Определитель. Киев, 1985. 152 с.

Свиридов А.В. Фауна булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) Зейского государственного заповедника и окрестностей // Биологические ресурсы территории в зоне строительства БАМ. М., 1981. С. 46–84

Devyatkin A.L. Genus *Mellicta* Billberg, 1820 // Guide to the butterflies of Russia and adjacent territories. Vol. 2. Sofia; Moscow, 2000. P. 76–82.

Внутривидовая изменчивость полового аппарата самцов видов рода *Mellicta* в Европейской России и сопредельных территориях довольно велика, наиболее показательным в этом отношении является строение каудального отростка вальвы.

Степень изменчивости гениталий самцов рода *Mellicta* может отличаться в разных популяциях. Изменчивость на внутривидовом уровне может определяться межпопуляционными взаимоотношениями и условиями обитания, как это было продемонстрировано на *M. athalia*. Метод секвенирования гена COI является надежным для идентификации изученных видов.

Система рода *Mellicta* Европейской России и сопредельных территорий, основанная на молекулярных данных, согласуется с системой, основанной на данных морфологии, в первую очередь на некоторых структурах генитального аппарата самцов.

Автор приносит глубокую благодарность научным руководителям своей дипломной работы, по материалам которой была написана данная статья: А.В. Свиридову и А.Л. Девяткину; А.В. Борисенко (Dr. Alex Borisenko), Полу Эберу (Dr. Paul D.N. Hebert), Меган Мильтон (Megan Milton) за осуществление молекулярной части данной работы в рамках проекта «Barcode of Life»; Н. А. Пояркову за помощь в осуществлении участия в проекте «Barcode of Life» и за помощь в обработке молекулярных данных; Ю.А. Ловцовой за фотографирование образцов для проекта «Barcode of Life»; Е.Ю. Захаровой за предоставление материала из Челябинской обл., а также С.Н. Лысенкову за помощь в статистической обработке данных.

Felsenstein J. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap // Evolution. 1985. Vol. 39. P. 783–791.

Hall T.A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // Nucl. Acids. Symp. Ser. 1999. Vol. 41. P. 95–98.

Hebert P.D.N., Cywinska A., Ball Sh. L., Waard de J. R. Biological identifications through DNA barcodes // Proc. R. Soc. London B. 2003. Vol. 270. P. 313–321.

Higgins L.G. A descriptive catalogue of the genus *Mellicta* Billberg (Lepidoptera: Nymphalidae) and its species, with supplementary notes on the genera *Melitaea* and *Euphydryas* // Trans. R. Ent. Soc. London. 1955. Vol. 106. 131 p.

Ivanova N.V., deWaard J., Hebert P.D.N. An inexpensive, automation-friendly protocol for recovering high-quality DNA // Molecular Ecology Notes. 2006. Vol. 6. P. 998–1002.

Lafranchis T. Butterflies of Europe: New Field Guide and Key. 2004. Diatheo. 351 p.

Leneveu J., Chichvarkhin A., Wahlberg N. Varying rates of diversification in the genus *Melitaea* (Lepidoptera: Nymphalidae) during the past 20 million years // The Linnean Society of London, Biological Journal of the Linnean Society. 2009. Vol. 97. P. 346–361.

Niculescu E.V. 1964. Étude morphologique et systématique sur le genre *Melitaea* F. (Lep. Nymphalidae). Bull. de la Soc. entomol. de Mulhouse, jan.–févr. P. 1–17.

Tamura K., Dudley J., Nei M., Kumar S. MEGA 4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0

// Molecular Biology and Evolution. 2007. Vol. 24. P. 1596. (Publication PDF at <http://www.kumarlab.net/publications>).

Tamura K., Nei M. Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees // Molecular Biology and Evolution. 1993. Vol. 10. P. 512–526.

Verity R. Revision of the *athalia* group of the genus *Melitaea*. Trans. R. Ent. Soc. L., P: 591–706.

Wahlberg N., Zimmermann M. Pattern of Phylogenetic Relationships among Members of the Tribe Melitaeini (Lepidoptera: Nymphalidae) Inferred from Mitochondrial DNA Sequences // Cladistics. 2000. Vol. 16. P. 347–363.

Поступила в редакцию 25.03.11

GENUS *MELICTA* (LEPIDOPTERA, NYMPHALIDAE) OF EUROPEAN RUSSIA: VARIABILITY OF GENITAL STRUCTURES AND MOLECULAR DIAGNOSTICS

M.G. Bush

For the first time intraspecific and intrapopulational variability of species diagnostic character – posterior valve process in male *Melicta* Billberg, 1820 butterflies from European Russia and adjacent territories is considered. Series of character variants are constructed for each species (*M. athalia*, *M. caucasogenita*, *M. britomartis*, *M. aurelia*); furthermore, percentage rates for each posterior process structure morphotype in certain populations are estimated. Application of COI partial sequences (mtDNA) for species identification is discussed.

Key words: *Melicta* Billberg, 1820; male genitalia, European Russia, Chernigov region, Crimea, Caucasus, Chelyabinsk region, mitochondrial DNA, COI gene.

Сведения об авторе: Буш Маргарита Григорьевна – аспирант кафедры энтомологии биологического факультета МГУ (bush_zbs@mail.ru).

УДК 582.751.9:581.55 (470.57)

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И СТРУКТУРА ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ *DICTAMNUS GYMNSTYLIS* STEV. НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

Л.М. Абрамова, А.Н. Мустафина, И.З. Андреева

Приведены результаты комплексной оценки сохранности природных популяций и изучения биологии редкого декоративного вида Южного Урала – *Dictamnus gymnostylis* Stev. Большинство исследованных ценопопуляций *D. gymnostylis* отличаются низкой плотностью и неполночленным онтогенетическим спектром. По классификации «дельта–омега» большинство ценопопуляций зрелые, 4 – зреющие, 1 – переходная, 3 – молодые. По жизненному состоянию выделено три типа ценопопуляций: процветающие – 5 ЦП, близкие к равновесным – 2 ЦП и депрессивные 9 – ЦП. По результатам исследований наиболее благоприятные условия для произрастания ясенца голостолбикового формируются в антропогенно ненарушенных или слабо нарушенных местообитаниях Предуралья, расположенных на опушках или по краю дубовых лесов, на выровненных участках или на слабых склонах.

Ключевые слова: *Dictamnus gymnostylis* Stev., редкий вид, Южный Урал, ценопопуляция, виталитет, демографическая и онтогенетическая структура.

Сохранение растительного мира и в первую очередь редких, исчезающих и требующих охраны видов растений – часть глобальной проблемы сохранения биоразнообразия на планете. Бурное развитие хозяйственной деятельности оказывает интенсивное, часто негативное воздействие на окружающую среду. Одна из мер, позволяющих противостоять этому разрушающему воздействию, – охрана естественных местообитаний и растительных сообществ, в состав которых входят редкие виды. Оценка современного состояния ценопопуляций (ЦП) редких видов с использованием популяционно-онтогенетического метода находит применение при решении задач рационального использования и восстановления естественных и создания искусственных сообществ (Ценопопуляции ..., 1988; Ведерникова, 2003).

Одним из редких видов Южного Урала и Приуралья является ясенец голостолбиковый (*Dictamnus gymnostylis* Stev.) – редкое декоративное растение из семейства рутовых (Rutaceae), единственный на Урале представитель данного семейства, встречающийся в немногочисленных изолированных реликтовых местообитаниях (Определитель высших ..., 1989; Определитель сосудистых ..., 2009). Вид включен в «Красную книгу Республики Башкортостан» (Красная книга ..., 2001) с категорией II – уязвимый вид. Охраняется

на горе Тратау – памятнике природы Башкортостана. Состояние природных популяций вида ранее не изучалось.

Ясенец голостолбиковый – многолетнее травянистое растение с прямым, коротко опушенным и клейким стеблем, высотой до одного метра. Этот род включает шесть внешне похожих видов. Они встречаются в Европе, на юге Украины, в Крыму, Молдове, низовьях Волги, Дона, на Северном Кавказе, в Западном Закавказье, Средней и Центральной Азии, на Алтае, в Сибири, на Дальнем Востоке. В природе ясенцы чаще всего растут в светлых лесах, на опушках, среди кустарников или на каменистых и травянистых склонах. В Республике Башкортостан ранее были известны 9 пунктов произрастания *D. gymnostylis* (сведения гербария Института Биологии УНЦ РАН). Нами обнаружено 16 пунктов в пяти районах Башкирского Предуралья (Абрамова и др., 2006).

Ясенец – эфирноароматное и лекарственное растение. Он обладает ярко выраженными эфирномасличными свойствами, его народное название – «неопалимая купина». В солнечную погоду при контакте с растениями можно получить ожоги. Корни ясенца содержат ядовитые алкалоиды, тритерпены и стероиды; листья содержат кумарины, семена – жирное масло (18–21%), а все растение – эфирные масла (Лекарственные растения...,

2004). Этот вид используется в народной медицине при желудочно-кишечных и почечных болезнях, эпилепсии и некоторых других заболеваниях. Цель настоящей работы – выявление особенностей демографической структуры и жизненного состояния особей и ценопопуляций *D. gymnostylis* в Республике Башкортостан.

Район исследований относится к Предуральской степной зоне Республики Башкортостан. Основные климатические показатели района исследований: количество осадков среднегодовое и за вегетационный период 400–450 и 200–225 мм соответственно, среднегодовая температура воздуха +2,6°C, сумма активных температур 2100–2300°C, длина безморозного периода 120–130 дней, гидротермический коэффициент 1,0–1,2. Почвенный фон района исследований составляют в основном черноземы с преобладанием выщелоченных и типичных подтипов (Агроклиматические ..., 1976).

Для изучения демографической структуры и плотности ЦП в каждой из них на трансекте закладывалось 25 пробных площадок, каждая размером 1 м². Порядок заложения (линейный или шахматный) и шаг трансекты (5 или 10 м) определялись площадью, занимаемой конкретной ЦП, и проективным покрытием вида. Были установлены такие популяционные характеристики, как плотность особей и состав (возрастной и виталитетный).

Возрастную структуру ЦП определяли согласно стандартным критериям (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Ценопопуляции..., 1976; Наумова, Злобин, 2009), при этом учитывали следующие возрастные состояния: ювенильные (*j*), имматурные (*im*), виргинильные (*v*), молодые генеративные (*g*₁), средние генеративные (*g*₂), старые генеративные (*g*₃) и субсенильные (*ss*). На основании полученных данных построены онтогенетические (возрастные) спектры ЦП.

Для характеристики онтогенетической структуры ЦП применяли общепринятые демографические показатели: индекс восстановления (Жукова, 1995) и индекс старения (Готов, 1998). Оценка состояния ЦП проводили по критерию «дельта-омега» Л.А. Животовского (2001), основанному на совместном использовании индексов возрастности (Δ) и эффективности (ω).

Для особей в средневозрастном генеративном состоянии оценку виталитетной структуры ЦП проводили по методике Ю.А. Злобина (1989). Для

оценки виталитета ЦП по каждому виду применяли корреляционный и факторный методы анализа, выделяя из ряда параметров детерминирующий комплекс признаков. Качество ЦП устанавливали с помощью интегрального показателя качества

$$Q = 1/2(a + b)$$

и определяли виталитетные типы: процветающие, равновесные и депрессивные.

Краткая характеристика изученных ЦП приведена в табл. 1. Ценопопуляции различались по степени антропогенной нарушенности:

ЦП 2, 3, 6, 8, 11 – пастбищные,

ЦП 9, 10 – сенокосные,

ЦП 1, 4, 5, 7, 12–16 – не используемые местообитания.

Наименьшая плотность *D. gymnostylis* отмечена в ЦП 7–9, 11, 12, 14, 16 (1–2 особи на 1 м²). Максимальная плотность отмечена в ЦП 6, 10, 15, где наблюдается от 5 до 10 экземпляров на 1 км². Численность популяций в зависимости от местообитания существенно различается – от 50 особей до 2–3 тыс., общая численность вида в регионе примерно 12–14 тыс. особей.

Для характеристики ЦП *D. gymnostylis* была изучена демографическая структура, отражающая способность популяционной системы к самоподдержанию и определяющая ее устойчивость. Возрастной состав исследованных популяций представлен в табл. 2.

По классификации А.А. Уранова и О.В. Смирновой (Ценопопуляции..., 1976, 1977), изученные нами ЦП *D. gymnostylis* относятся к нормальным неполночленным. Отсутствие в спектрах большинства ЦП субсенильных и сенильных особей связано с сокращением онтогенеза за счет отмирания растений в старом генеративном состоянии.



Онтогенетический спектр *D. gymnostylis*

Т а б л и ц а 1

Некоторые характеристики природных популяций *Dictamnus gymnostylis*

Номер ЦП	ЦП	Местообитание, нарушение	Площадь заросли, га	Численность ЦП, число особей	ЦП ясенца, %	Плотность, число особей на 1 м ²
1	Кара–Якупово 1	лесная поляна, не используется	1–2	400–500	15–35	4,1
2	Кара–Якупово 2	опушка леса, несбитое пастбище	0,5	150–200	5–10	4,8
3	Тратау	заросли степных кустарников, опушка леса, пастбище	2	1000–1500	5–25	2,9
4	Никифарово	заросли степных кустарников на вершине горы, не используется	0,1	50–70	5–15	2,9
5	Кипчак–Аскароро	опушка леса, не используется	0,2	70–100	5–10	2,6
6	Садовый	каменистый склон, пастбище	0,5	100–150	10–25	5,5
7	Балгазы 1	редколесье, край леса, не используется	1–1,5	200–300	1–5	0,8
8	Балгазы 2	заросли степных кустарников, пастбище	0,5	< 50	1–5	1,9
9	Шатай–Бурзян	опушка леса, сенокос	1–2	400–500	1–15	1,3
10	Миякитамак 1	опушка леса, сенокос	5–6	> 3000	10–25	5,3
11	Миякитамак 2	опушка леса, пастбище	0,5	50–70	1–5	1,5
12	Миякитамак 3	кустарниковая степь на склоне горы, не используется	3–5	1500–2000	5–25	1,5
13	Услы	опушка леса, не используется	4–5	> 2000	15–25	4,2
14	Еслевский	опушка леса, заросли степных кустарников, не используется	1–2	1000–1500	10–20	1,8
15	Буриказган	на краю леса, не используется	3	> 1000	15–35	10
16	Талачево	край леса, опушка леса, после пожара	1–1,5	> 1000	1–20	1,1
	Итого: 16		24–35	12000–14000	1–35	0,8–10

Онтогенетический спектр *D. gymnostylis* (как базовый, так и усредненный) имеет максимумом на средневозрастных генеративных особях; в нем представлены растения всех возрастных состояний (рисунок).

Онтогенетическая структура ЦП *D. gymnostylis* имеет два типа спектров: центрированный и бимодальный. Центрированный онтогенетический спектр формируется в большинстве ЦП, абсолютный максимум приходится на средневозрастные генеративные особи (27–70%). Почти все они являются неполночленными, кроме ЦП 5, 6, 11, где представлены все онтогенетические группы. Ювенильные особи представлены незначительно (4 и 11%) или

полностью отсутствуют. Это связано с затрудненным прорастанием семян ясенца (твердосемянность) и замкнутостью сообществ, в которых произрастает вид, а также с повышенной элиминацией проростков и ювенильных особей в сухих склоновых местообитаниях. Представленность виргинильных особей не превышает 12%.

В четырех ЦП формируются бимодальные спектры *D. gymnostylis*. Это происходит либо при нарушениях, таких как пожар, выпас (ЦП 2, 16), либо в крупных и плотных ценопопуляциях (ЦП 10, 15). В этих ЦП максимум приходится на молодую или средневозрастную фракции. Каждая конкретная ЦП имеет возрастной спектр, отличаю-

Т а б л и ц а 2

Распределение особей по онтогенетическим группам в ЦП *Dictamnus gymnostylis*

Номер ЦП*	Онтогенетическое состояние, %					
	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i> ₁	<i>g</i> ₂	<i>g</i> ₃
1	0	4,65	6,98	20,93	60,47	4,65
2	4,17	8,33	41,67	8,33	27,08	6,25
3	8,33	8,33	16,67	5,56	52,78	0
4	0	7,41	18,52	18,52	51,85	0
5	11,54	7,69	19,23	0	50,0	3,85
6	3,85	9,62	15,38	5,77	59,62	3,85
7	0	0	13,33	20,0	66,67	0
8	0	0	12,0	12,0	52,0	22,0
9	0	3,13	21,88	6,25	56,25	12,5
10	1,96	7,84	25,49	29,41	33,33	0
11	4,0	12,0	16,0	10,0	42,0	12,0
12	0	5,41	16,22	8,11	70,27	0
13	4,65	2,33	9,3	13,95	65,12	0
14	0	4,44	17,78	6,67	62,22	8,89
15	27,72	7,92	11,88	3,96	27,72	0
16	10,34	13,79	20,69	10,34	37,93	0

*Номера ценопопуляций соответствуют табл. 1.

щийся от усредненного. Степень отличия зависит от экологических условий местообитания, плотности травостоя, антропогенной нагрузки и колебаний погодных условий, которые влияют на особенности прорастания семян и темпы развития особей в том или ином онтогенетическом состоянии.

В табл. 3 приведена оценка состояния исследованных ЦП по классификации «дельта-омега». Оценка возрастности (Δ) и эффективности (ω) показала, что молодыми являются ЦП 2, 15, 16, произрастающие на опушках дубовых лесов или под пологом леса; здесь больше всего представлены ювенильные (27,72%) и виргинильные (41,67%) особи, плотность их варьирует от 1,1 до 10 экземпляров на 1 м². К зреющим относятся не нарушенные антропогенно ЦП 3, 4, 5, 10 ($\Delta = 0,28-0,34$; $\omega = 0,64-0,76$), где доминируют средневозрастные генеративные особи (33,33–52,78%),

и практически отсутствуют старые генеративные особи. ЦП 11 на слабо сбитом пастбище относится к переходному типу, где представлены все возрастные состояния с максимумом на средневозрастных генеративных особях. Остальные ЦП, находящиеся в разных типах местообитаний, относятся к зрелым ($\Delta = 0,37-0,47$; $\omega = 0,76-0,88$). Эти ценопопуляции относительно устойчивы, плотность особей в них варьирует от 0,8 до 5,5 экземпляров на 1 м².

Нами проведено сравнение индексов восстановления (I_v) и старения ($I_{ст}$), отражающих динамические процессы ЦП, что позволяет оценить пополнение ценопопуляций *D. gymnostylis* молодыми особями, а также выявить присутствие или отсутствие особей постгенеративного периода. В результате интенсивного пополнения молодыми особями ЦП 2, 3, 5, 10, 11, 15, 16 имеет более высокие показатели

Т а б л и ц а 3

Демографические показатели состояния ЦП *Dictamnus gymnostylis*

Номер ЦП*	Показатель				
	Δ	ω	тип ЦП	I_v	$I_{ст}$
15	0,17	0,40	молодая	2,16	0
2	0,26	0,58	то же	1,40	0
16	0,25	0,58	то же	1,07	0
5	0,31	0,64	зреющая	0,86	0
3	0,30	0,66	то же	0,71	0
10	0,28	0,69	то же	0,59	0
4	0,34	0,76	то же	0,42	0
11	0,35	0,69	переходная	0,60	0
6	0,37	0,76	зрелая	0,44	0
9	0,42	0,81	то же	0,33	0
14	0,42	0,83	то же	0,29	0
12	0,40	0,84	то же	0,28	0
13	0,38	0,81	то же	0,26	0
8	0,47	0,84	то же	0,16	0
1	0,40	0,84	то же	0,16	0
7	0,40	0,88	то же	0,15	0

*Номера ценопопуляций соответствуют табл. 1.

Т а б л и ц а 4

Распределение особей *Dictamnus gymnostylis* по классам виталитета

Номер ЦП*	Относительная частота размерных классов			Качество популяции Q	Виталитетный тип ЦП
	c	b	a		
13	0,08	0,24	0,68	0,46	процветающая
15	0,12	0,20	0,68	0,44	процветающая
2	0,16	0,56	0,28	0,42	процветающая
14	0,20	0,16	0,64	0,40	процветающая
1	0,20	0,40	0,40	0,40	процветающая
3	0,32	0,24	0,44	0,34	равновесная
5	0,32	0,36	0,32	0,34	равновесная
4	0,36	0,32	0,32	0,32	депрессивная
11	0,40	0,16	0,44	0,30	депрессивная
10	0,48	0,12	0,40	0,26	депрессивная
8	0,56	0,08	0,36	0,22	депрессивная
16	0,64	0,16	0,20	0,18	депрессивная
6	0,64	0,08	0,28	0,18	депрессивная
7	0,68	0,16	0,16	0,16	депрессивная
12	0,72	0,12	0,16	0,14	депрессивная
9	0,72	0,20	0,08	0,14	депрессивная

*Номера ценопопуляций соответствуют табл. 1.

индекса восстановления (0,59–2,16). В ЦП 1, 6–9, 12–14, где интенсивность пополнения молодыми особями значительно ниже, индекс восстановления меньше и составляет 0,15–0,44. Индекс старения во всех ЦП равен нулю. Это связано с тем, что большая часть особей *D. gymnostylis* отмирает в старом генеративном состоянии, а сенильное состояние, как уже говорилось, не выражено.

На основании полученных данных можно предположить, что оптимальными условиями обитания *D. gymnostylis* являются те, в которых онтогенетические спектры ценопопуляций близки к базовому. В данном случае это ЦП 6 и 11, произрастающие в пастбищных сообществах с более разреженным травостоем, где формируются благоприятные условия для прорастания семян.

Кроме того, важной составляющей популяционной структуры является виталитет – характеристика жизненного состояния особей растений, выполняемая с опорой на морфометрические параметры, оценивающие рост и продукцию растений (Злобин, 1989). Соотношение в ценопопуляции особей разного уровня виталитета дает оценку уровню жизнеспособности популяции в конкретных условиях местообитания.

Основные параметры, характеризующие виталитетные типы ЦП ясенца голостолбикового, приведены в табл. 4. В ЦП 1–2, 13–15 отмечено преобладание особей высшего класса, и они отнесены к категории процветающих. Индекс качества ценопопуляции здесь максимален и составляет 0,34–0,46. Эти ЦП приурочены к ненарушенным или слабо нарушенным местообитаниям Предуралья, расположенным на опушках или по краю дубовых лесов, в основном на выровненных участках

или на слабых склонах. В условиях достаточного увлажнения и при наличии умеренных нарушений в этих ЦП сохраняется высокий уровень жизнеспособности отдельных особей. Здесь, по-видимому, находится экологический оптимум вида и зарегистрированы максимальные значения размерных параметров растений. ЦП 3 и 5 близки к равновесным. Остальные ценопопуляции (ЦП 4, 6–12, 16) отнесены к депрессивным, качество популяции составляет от 0,14 до 0,32. Это в основном ценопопуляции нарушенные, малочисленные, расположенные на крутосклонах, в зарослях степных кустарников, реже на сенокосных участках с плотным травостоем.

Таким образом, большинство исследованных ЦП *D. gymnostylis* отличаются низкой плотностью и неполночленным онтогенетическим спектром. По классификации «дельта–омега» большинство ценопопуляций зрелые, к молодым относятся 3 ЦП, к зреющим – 4 и 1 ЦП является переходной. По жизненному состоянию выделено три типа ценопопуляций: процветающие (5 ЦП), близкие к равновесным (2 ЦП) и депрессивные (9 ЦП). По результатам исследований наиболее благоприятные условия для произрастания ясенца голостолбикового формируются в ненарушенных или слабо нарушенных местообитаниях Предуралья, расположенных на опушках или по краю дубовых лесов, на выровненных участках или на слабых склонах. Здесь находится экологический оптимум вида и зарегистрированы максимальные значения размерных параметров растений. Ухудшение жизненного состояния ценопопуляций *D. gymnostylis* наблюдается в антропогенно нарушенных и малочисленных ЦП, расположенных на сухих, преимущественно склоновых местообитаниях.

Работа выполнена при поддержке гранта Программы Президиума РАН «Биологическое разнообразие»

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова Л.М., Варламова М.А., Янурова А.Н. Состояние природных популяций и семенная продуктивность *Dictamnus gymnostylis* Stev. на Южном Урале // Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий. Матер. III междунар. науч. конф. Оренбург, 2006. С. 41–42.

Агроклиматические ресурсы Башкирской АССР. Л., 1976. 235 с.

Ведерникова О.П. Популяционно-генетический подход к оценке состояния биологических ресурсов лекарственных растений в республике Марий Эл // Ботанические исследования в Азиатской России: Материалы XI съезда Русского

ботанического общества. Барнаул, 2003. Т. 3. С. 9–10.

Глотов Н.В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Ч. 1. Йошкар-Ола, 1998. С. 146.

Животовский Л.А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. 2001. №1. С. 3–7.

Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 146 с.

Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценопопуляций растений. Казань, 1989. 146 с.

Красная книга Республики Башкортостан. Т. 1. / Под. ред. Е.В. Кучерова. Уфа, 2001. С. 183.

Лекарственные растения: Самая полная энциклопедия / А.Ф. Лебеда, Н.И. Джуренко, А.П. Исайкина и др. М., 2004. С. 854.

Наумова Л.Г., Злобин Ю.А. Основы популяционной экологии растений / Под. ред. чл.-корр. АН РБ Б.М. Миркина. Уфа, 2009. 88 с.

Определитель высших растений Башкирской АССР / Ю.Е. Алексеев, А.Х. Галеева, И.А. Губанов и др. М., 1989.

Определитель сосудистых растений Оренбургской области / З.Н. Рябина, М.С. Князев. М., 2009. 758 с.

Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.;Л., 1950. Вып. 6. С. 7.

Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–204.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / О.В. Смирнова, Л.Б. Заугольнова, И.М. Ермакова и др. М., 1976. С. 14–43.

Ценопопуляции растений (растение и взаимоотношения) / А.А. Уранов, Л.Б. Заугольнова, О.В. Смирнова и др. М., 1977.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Л.Б. Заугольнова, Л.А. Жукова, А.С. Комаров и др. М., 1988.

Поступила в редакцию 20.04.2010

MODERN STATE AND STRUCTURE OF NATURAL POPULATIONS OF *DICTAMNUS GYMNSTYLIS* STEV. IN THE SOUTH URALS

L.M. Abramova, A.N. Mustafina, I.Z. Andreeva

The results of a complex estimation of safety natural populations and study of biology of a rare decorative species of the South Urals – *Dictamnus gymnostylis* Stev. are presented. The majority of investigated coenopopulations – *D. gymnostylis* characterized by low density and incomplete ontogenetic spectrum. According to the classification “delta–omega” the majority coenopopulations mature, 4 – ripening, 1 – transitive, 3 – young. On a vital state it is allocated three types coenopopulations: prospering 5 coenopopulations, 2 coenopopulations are belong to equilibrium and depressive 9 coenopopulations. By results of researches optimum conditions for growth *D. gymnostylis* are formed in antropogenic not broken or poorly broken habitats of Cis-Urals, located on edges or on edge of oak woods, on the levelled lots or on weak slopes.

Key words: *Dictamnus gymnostylis* Stev., rare species, South Urals, coenopopulation, vitalitet, demographic and ontogenetic structure.

Сведения об авторах: Учреждение Российской академии наук Ботанический сад-институт Уфимского научного центра РАН, лаборатория дикорастущей флоры и интродукции травянистых растений. Республика Башкортостан, Уфа, 450080, ул. Менделеева, 195, корп. 3; *Абрамова Лариса Михайловна* – зав. лаб., докт. биол. наук, профессор (abramova.lm@mail.ru); *Мустафина Альфия Науфалевна* – аспирант (alfverta@mail.ru); *Андреева Ирина Закиевна* – мл. науч. сотр. лаб. канд. биол. наук (aiz81@mail.ru).

УДК 581.5

ФИТОЦЕНОТИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ СФАГНОВЫХ МХОВ НА БОЛОТАХ И ЗАБОЛОЧЕННЫХ ЗЕМЛЯХ В УСЛОВИЯХ БРЯНСКОЙ ОБЛАСТИ

Л.Н. Анищенко

Приведены сведения о фитоценотической активности и распространении сфагновых мхов в фитоценозах Брянской обл. Данные подкреплены синтаксономическими таблицами и коротким продромусом. Продромус синтаксонов включает 3 класса, 3 порядка, 3 союза и 4 ассоциации. Наиболее активные в фитоценотическом отношении виды района исследования – *Sphagnum fallax*, *S. magellanicum*, *S. palustre*. Специфику видового состава выборочных проб флоры определяют виды олиготрофных местообитаний.

Ключевые слова: болота, заболоченные земли, сфагновые мхи, выборочные пробы флоры, синтаксономическое пространство.

Район исследования входит в Придеснянский физико-географический район зоны смешанных лесов Русской равнины (Физико-географическое районирование ..., 1963). Значительная часть территории расположена в пределах лесной зоны, в двух подзонах (хвойно-широколиственные и широколиственные леса). Юго-восток территории расположен в северной подзоне лесостепной зоны (Растительность ..., 1980). Широкое распространение сфагновых мхов наблюдается на болотах и заболоченных землях. В Брянской обл. болота всех типов занимают 120 тыс. га (3,4% всей площади). Наименьшую часть (около 1,5%) занимают сфагновые болота – мезо- или олигомезотрофные, наиболее часто регистрируемые в северных районах (Природа и природные ресурсы ..., 2001). Типичные верховые болота даже со слабо выраженной выпуклостью в области не встречаются. Отличительная черта большинства болот района исследований – небольшой размер занимаемой площади (до 100 га). Типология болот, геоботаническая характеристика растительных ассоциаций и меры по их охране в центральном и юго-восточном районах Брянской обл. рассмотрены Ю.П. Федотовым (1994, 1999). Специфика сфагнового компонента этих болот и болотных комплексов ранее не изучалась.

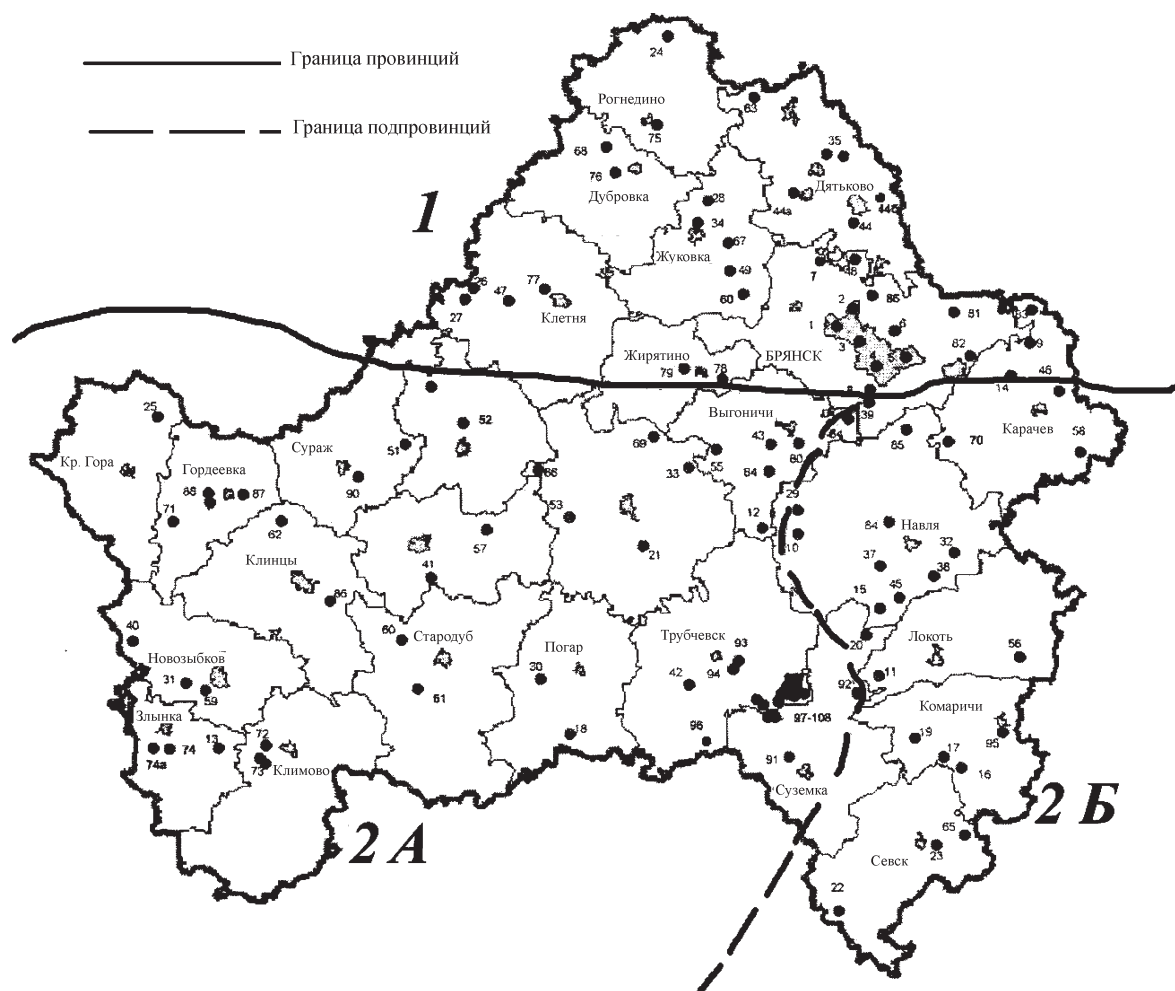
Мохообразные, особенно сфагновые мхи, мало изучены из-за трудности их сбора и особенно определения. Однако представители семейства сфагновых мхов занимают лидирующее положение во флоре многих сообществ, являясь эдификаторами и доминантами.

Цель настоящей работы – представить обобщенные сведения о распространении, а также об эдифи-

каторной и фитоценотической роли мхов семейства *Sphagnaceae* в ценозах болот и заболоченных земель Брянской обл.

Изучение мохообразных проводилось на всей территории области, в камеральных условиях устанавливалась видовая принадлежность с использованием общепринятых определителей (Савич-Любичкая, 1952; Игнатов, Игнатова, 2003). Изучено 108 выборочных проб бриофлоры. Географические координаты их центров, установленные с помощью GPS-навигатора «Garmin GPS 12 XL», нанесены на карту (рисунок). Классификация болотных фитоценозов проведена на основе эколого-флористического критерия, широко применяемого в Западной Европе и России (Боч, Смагин, 1993; Смагин, 2000; Braun-Blanquet, 1964; Dierssen, 1982; Rybnicek, 1985; Moen, 1990). Основа для построения синтаксономии болотной растительности с участием сфагновых мхов – 250 геоботанических описаний, выполненных в период с 2002 по 2008 г. Обилие–покрытие видов дано по семибалльной комбинированной шкале обилия–покрытия (Braun-Blanquet, 1964): «r» – очень редко (1–4 особи): знак «+» означает, что особи разрежены и покрывают до 1% площадки; **1** – особи многочисленны, но покрывают менее 5% площадки или довольно разрежены, но с такой же величиной покрытия; **2** – покрыто 5–25% площадки; **3** – покрыто 25–50%; **4** – покрыто 50–75%; **5** – покрыто более 75%. Синэкологические оптимумы синтаксонов определены по экологическим шкалам (Ellenberg et al., 1992).

Анализ фитоценотической активности видов, слагающих бриосообщества в синтаксономическом



Карта-схема расположения точек выборочных проб бриофлор на исследуемой территории: 1 – Северо-европейская таежная провинция, 2 – Восточно-европейская широколиственная провинция: А – Полесская, Б – Среднерусская

пространстве, проведен на основании работы со сводными синоптическими таблицами синтаксонов моховой растительности. Была использована модифицированная (пятибалльная) шкала активности Б.А. Юрцева и В.В. Петровского (1994).

Особо активные виды

Класс постоянства IV–V, проективное покрытие–обилие 4–5 баллов (проективное покрытие от 50 до 1000%).

Высокоактивные виды

Класс постоянства III–V, проективное покрытие–обилие 2–3 балла (проективное покрытие от 5–49%). 3 балла.

Среднеактивные виды

Класс постоянства II–V, проективное покрытие–обилие «+»–2 балла (проективное покрытие от 1 до 25%). 2 балла.

Малоактивные виды

Класс постоянства I–II, проективное покрытие–обилие «+» (проективное покрытие до 1 %). 1 балл.

Неактивные виды

I класс постоянства. Единично произрастающие в сообществах отдельных ассоциаций с обилием «r».

Названия синтаксонов соответствуют кодексу фитосоциологической номенклатуры (Weber et al., 2000). Номенклатура и объем таксонов мхов класса Bryopsida даны согласно списку мохообразных Восточной Европы и Северной Азии (Ignatov et al., 2006), сосудистых растений – по Черепанову (1995). Фитомасса (ц/га) сфагнового покрова определена по общепринятым методикам (Понятовская, 1964; Родин, Базилевич, 1965; Подольский, 1967). Образцы сфагновых мхов без разделения на виды отбирали

в пятикратной повторности в августе с площадок размером по 0,2 м². Фитомассу срезали на границе живой и мертвой частей мохового слоя, взвешивали, высушивали и пересчитывали результаты на абсолютно сухое вещество (АСВ). Массу определяли на весах «ВЛР-10 г».

Полный ретроспективный анализ исторических материалов по флоре мхов семейства Sphagnaceae крайне затруднен ввиду отсутствия как систематических работ по их изучению, так и аннотированных гербарных сборов. В первых кратких сведениях о бриофитах Брянской обл., представленных М.А. Алексеенко (1898), имеются сведения о пяти видах сфагнов: *Sphagnum acutifolium* Ehrh., *S. cymbifolium* Ehrh., *S. cuspidatum* Ehrh. ex Hoffm., *S. squarrosum* Crome in Hoppe, *S. subsecundum* Nees ex Sturm.

В.Н. Хитрово (1925) приводит семь видов подкласса Sphagnidae, к уже известным были добавлены *S. palustre* L., *S. angustifolium* (C. Jens. ex Russ.) C. Jens.

П.З. Босек (1986) сообщал о двадцати шести видах сфагновых мхов. Он впервые отметил для Брянской обл. тринадцать видов: *Sphagnum papillosum* Lindb., *S. compactum* Lam., *S. teres* (Schimp.) Aongstr. ex Hartm., *S. platyphyllum* (Lindb. ex Braithw.) Warnst., *S. riparium* Aongstr., *S. majus* (Russ.) C. Jens., *S. balticum* (Russ.) C. Jens., *S. fallax* (H. Klinggr.) H. Klinggr., *S. flexuosum* Dozy et Molk., *S. tenellum* (Brid.) Pers. ex Brid., *S. fimbriatum* Wils., *S. russowii* Warnst., *S. warnstorffii* Russ. Автор выделил в группу широко распространенных видов бриофиты низинно-болотных ассоциаций: *S. angustifolium*, *S. subsecundum*, *S. fallax*, *S. teres*, *S. centrale* C. Jens., *S. girgensohnii* Russ. и др. Эти виды доминируют на болотах суходольного заболачивания (мезо-мезоолиготрофных), расположенных в междюнных западинах среди лесов. Группа редких видов представлена *S. balticum*, *S. russowii*, *S. majus*, *S. tenellum*, *S. platyphyllum* (Lindb. ex Braithw.) Warnst., *S. fuscum* Klinggr., *S. wulfianum* Grid. В настоящее время на исследуемой территории не обнаружены в составе сообществ *S. papillosum*, *S. compactum*, *S. wulfianum*, *S. Tenellum*. Судя по всему, коллекция П.З. Босека нуждается в тщательной ревизии.

В конце 90-х годов XX в. для заповедных территорий Неруссо-Деснянского Полесья О.И. Евстигнеевым, Ю.П. Федотовым (1997) выявлены 19 видов сфагнов и приведена их приуроченность к определенным типам водно-болотных и лесных сообществ (Федотов, Евстигнеев, 1997).

В целом число видов листостебельных мхов в каждой из выборочных проб флоры колеблется от 32 до 135. Видовое богатство проб бриофлоры увеличивается при продвижении с востока (45 видов) на запад

(135 видов), а также с севера (32 вида) на юг (81 вид) исследуемой территории. Специфика видового состава выборочных проб бриофлоры – значительная доля (до 75–80%) сфагновых мхов в наиболее заболоченных (юго-западных и северных) районах области, где расположены наиболее крупные по площади болота. В настоящее время достоверно установлено распространение 23 видов семейства Sphagnaceae, представленное одним родом *Sphagnum* (Анищенко, 2007, 2008). Для района исследования впервые приведены виды *S. jensenii* H. Lindb., *S. rubellum* Wils. Редко встречаются *S. balticum*, *S. jensenii*, *S. majus*, *S. rubellum*, *S. fuscum*, *S. obtusum* Warnst.

S. balticum, *S. jensenii* отмечены в олигомезотрофных сильноувлажненных местообитаниях в нижней части моховых кочек и в межкочье.

S. obtusum обнаружен в сфагново-осоковых, сфагново-злаково-осоковых сообществах часто с сопутствующим видом *S. subsecundum*. *S. fuscum* зарегистрирован на кочках различных участков болотных комплексов вместе со *S. magellanicum*.

S. majus встречается в понижениях между кочками, с примесью *S. angustifolium*, *S. rubellum* – в основаниях кочек олигомезотрофных болот. Эта группа мхов в основном приурочена к олигомезотрофным местообитаниям, интразональным для Брянской обл.: их распространение ограничено данными биотопами.

Несмотря на малое распространение массивов мезоолиготрофных или олигомезотрофных болот, флора сфагновых мхов характеризуется заметным своеобразием (табл. 1) по приуроченности к микростообитаниям. Наиболее богаты видами выборочные пробы бриофлор в травяно-сфагновых и сфагновых болотах, наименее – в сосново-сфагновых. Видовые композиции мезоолиготрофных и олигомезотрофных местообитаний достаточно консервативны и представлены несколькими видами: *S. angustifolium*, *S. fallax*, *S. magellanicum*, *S. centrale*, *S. russowii*.

Эдификаторная роль сфагновых мхов наиболее ярко выражена в сообществах олиго- и мезоолиготрофных болот. Особенности фитоценозов с участием сфагновых мхов позволяют отнести изученные болота к подгруппе восточноевропейских сфагновых подтаежных болот (Юрковская, 1980). Установленная нами синтаксономия болотных фитоценозов включает 3 класса, 3 порядка, 4 союза и 4 ассоциации (табл. 2).

Продромус синтаксонов включает:

Класс Scheuchzerio-Caricetea nigrae (Nordh. 1936) Tx. 1937.

Порядок Scheuchzerietalia palustris Nordh. 1936.

Таблица 1

Приуроченность видов рода *Sphagnum* к различным типам сообществ

Вид	Водно-болотные и лесные сообщества						
	1	2	3	4	5	6	7
<i>S. angustifolium</i>	+*	+				+	
<i>S. balticum</i>	+ ⁰	+ ⁰					
<i>S. capillifolium</i>			+*	+	+	+	
<i>S. centrale</i>			+			+	+
<i>S. cuspidatum</i>		+ ⁰		+ ⁰		+ ⁰	
<i>S. fallax</i>	+*	+*		+*			
<i>S. fimbriatum</i>	+		+		+		
<i>S. flexuosum</i>	+	+		+		+	
<i>S. fuscum</i>	+ ⁰	+ ⁰					
<i>S. girgensohnii</i>		+	+	+		+*	
<i>S. jensenii</i>	+ ⁰					+	
<i>S. magellanicum</i>	+				+*		
<i>S. majus</i>	+	+					
<i>S. obtusum</i>				+	+		
<i>S. palustre</i>	+	+*	+	+			
<i>S. platyphyllum</i>		+		+			
<i>S. riparium</i>		+*			+		
<i>S. rubellum</i>					+		
<i>S. russowii</i>	+*	+	+				
<i>S. squarrosum</i>			+	+*			+*
<i>S. subsecundum</i>	+	+	+				
<i>S. teres</i>			+	+	+		
<i>S. warnstorffii</i>		+			+		
Число видов	12	14	9	10	8	7	2

Примечание. Водно-болотные и лесные сообщества – болота: 1 – сфагновые, 2 – травяно-сфагновые, 3 – гипновые, 4 – черноольховые, 5 – сосново-сфагновые; леса: 6 – заболоченные сосновые, березовые, еловые, 7 – черноольховые, ясеневые. 0 – редкий вид, * – широко распространенный в сообществе вид.

Союз Caricion lasiocarpae Vanden Bergh.in Lebr.et al. 1949.

Ассоциация *Sphagno fallacis-Eriophoretum vaginatum* Fedotov 1999.

Класс Охусоссо-Sphagnetea Br.-Bl.et Tx. 1943.

Порядок *Sphagnetalia magellanici* Kastn. et Floss. 1933.

Союз *Sphagnion magellanici*.

Ассоциация *Ledo-Sphagnetum magellanici* Sukopp 1959.

Класс *Vaccinietea uliginosi* Lohm.et Tx. 1955.

Порядок *Vaccinietalia uliginosi* Tx. 1955.

Союз *Betulion pubescentis* Tx. 1955.

Ассоциация *Sphagnetum betulo-caricosum* (Kaks 1915) Botch et Smagin 1993.

Союз *Ledo-Pinion* Tx. 1955.

Ассоциация *Sphagno-Pinetum sylvestris* (Kaks 1914) Smagin 2000.

Краткая характеристика сообществ ассоциаций и роль сфагновых мхов описана ниже. Все фитоценозы ассоциаций болотные, так как имеют несколько эдификаторных ярусов, один из них – моховой, где присутствуют исключительно болотные виды. Использование шкал Г. Элленберга позволило оценить экологический режим верхнего деятельного горизонта (субстрата, почвы) по содержанию азота и кислотности (сильно-, средне- и слабокислой реакции).

Ассоциация *Sphagno fallacis-Eriophoretum vaginatum* Fedotov 1999 с диагностическими видами (д.в.) *Sphagnum fallax*, *Oxycoccus palustris* Pers,

Eriophorum vaginatum L. Фитоценозы ассоциации – широко распространенные открытые сфагновые сообщества. Незначительное участие в формировании ценозов принимает *Pinus sylvestris* L. и *Betula pubescens* Ehrh. В травяном ярусе преобладает *Eriophorum vaginatum*, образуя обширные кочки. Обнаружена небольшая примесь *Carex lasiocarpa* Ehrh. Небольшими участками встречается *Ledum palustre* L. и хорошо представлена *Oxycoccus palustris*. Эдификатор болота – *Sphagnum fallax*, формирующий 90% проективного покрытия. Эти мезоолиготрофные сообщества распространены по котловинам. Надземная фитомасса сфагнового покрова составляет $7,8 \pm 0,5$ ц/га АСВ. Богатство почв азотом 3,0 (в основном бедные), кислотность 2,9 рН (сильно кислые).

Ассоциация *Ledo-Sphagnetum magellanici* Sukopp 1959 с д.в. *Andromeda polifolia* L., *S. magellanicum*, *Eriophorum vaginatum*, *Drosera rotundifolia* L. Сообщества представлены сосновым редколесьем, чаще открытыми кустарничково-сфагновыми болотами. Высота первого яруса, сложенного *Pinus sylvestris* (f. *uliginosa*) с очень незначительным присутствием *Betula pubescens* (5,0–6,5 м), сомкнутость крон 0,3. В кустарничково-травяном ярусе зарегистрированы олиготрофные виды: *Oxycoccus palustris*, *Eriophorum vaginatum*, с высоким постоянством *Drosera rotundifolia* и *Andromeda polifolia*. В густом моховом ярусе обильны *S. magellanicum*, *S. angustifolium*, *S. fallax*. В формировании микро-рельефного комплекса принимают участие в равных долях все указанные виды сфагнов. Надземная фитомасса сфагнового покрова составляет $8,7 \pm 0,3$ ц/га АСВ. Диагностированные олиготрофные сообщества распространены очень редко по котловинам пониженных участков. Богатство почв азотом 2,1 (очень бедные минеральным азотом), кислотность 2,5 рН (сильно кислые).

Ассоциация *Sphagnetum betulo-caricosum* (Kaks, 1915; Botch, Smagin 1993) с д.в. *Betula pubescens*, *Calamagrostis canescens* (Web.) Roth, *Comarum palustre* L., *S. fallax*, *Eriophorum vaginatum*. Древесный ярус образован *Pinus sylvestris*, *Betula pubescens* высотой до 14 м с незначительной примесью *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. Сомкнутость яруса 0,4–0,6. Моховой покров обильный, с господством *S. fallax*, *S. magellanicum*. Эти олигомезотрофные болота довольно редко распространены по котловинным западинам. Надземная фитомасса сфагнового покрова составляет $5,9 \pm 0,4$ ц/га АСВ. Богатство почв азотом 3,2 (бедные минеральным азотом), кислотность 3,9 рН (средне- или слабокислые).

Ассоциация *Sphagno-Pinetum sylvestris* (Kaks, 1914; Smagin 2000) с д.в. *Pinus sylvestris*, *Ledum*

palustre, *Eriophorum vaginatum*. Древостой из *Pinus sylvestris* с примесью *Betula pubescens* высотой 12–18 м. В подросте преобладает *Betula pubescens*. Сомкнутость древесного яруса 0,5–0,6. Хорошо развит травяно-кустарничковый ярус, представленный олиготрофными видами – *Ledum palustre*, *Oxycoccus palustris*, *Eriophorum vaginatum* с небольшими примесями *Molinia caerulea* (L.) Moench, *Vaccinium uliginosum* L. Моховой покров обилён и состоит из доминирующего вида *S. fallax*, содоминирующего – *S. magellanicum*, а также видов с незначительным обилием *Polytrichum commune* Hedw., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. Олигомезотрофные болота распространены по западинам, глубина торфа 0,5–1,9 м. Надземная фитомасса сфагнового покрова составляет $4,8 \pm 0,7$ ц/га АСВ. Богатство почв азотом 2,9 (бедные минеральным азотом), кислотность 3,2 рН (кислые).

Наибольшая фитомасса сфагнов формируется в сообществах ассоциации *Ledo-Sphagnetum magellanici*, средняя – в *Sphagno fallacis-Eriophoretum vaginatum*, наименьшая – *Sphagnetum betulo-caricosum* и *Sphagno-Pinetum sylvestris*, различие достоверно между наибольшей и наименьшей фитомассами ($t_{\text{факт}} > t_{\text{табл}}$, $P = 95\%$). Фитомасса сфагнового покрова сообществ ассоциаций *Sphagno fallacis-Eriophoretum vaginatum* и *Ledo-Sphagnetum magellanici*, *Sphagnetum betulo-caricosum* и *Sphagno-Pinetum sylvestris* различается несущественно.

Итак, дифференцирующие виды сообществ открытых сфагновых болот – *S. balticum* (Russ.) Russ. ex C. Jens, *S. jensenii* Lindb., *Drosera rotundifolia* L., *Carex limosa* L., древесно-сфагновых – *S. cuspidatum*, *S. russowii*, *Dicranum polysetum* Sw., *Polytrichum strictum* Brid.

В олиго-, мезоолиготрофных и мезо-эвтрофных местообитаниях активность мохообразных изменяется (табл. 2, 3). В типично олиготрофных и олигомезотрофных местообитаниях наибольшая фитоценотическая активность проявляется у *S. fallax*, *S. magellanicum*, *S. angustifolium* (табл. 2). Типичный олиготрофный вид *S. magellanicum* особо активен в местообитаниях очень бедных минеральным азотом, может использоваться в качестве индикатора открытых участков сфагновых болот в области. На субстратах, бедных минеральным азотом, особо активными проявляют себя остальные сфагновые мхи. *S. fallax* особо активен на средне- или кислых почвах, что отличает его от других видов. У *S. angustifolium* высокая активность наблюдается на бедных минеральным азотом и среднекислых субстратах. *S. warnstorffii*, *S. cuspidatum*, *S. centrale*, *S. russowii*, *S. subsecundum*, *S. fimbriatum*, *S. jensenii*, *S. balticum* как олигомезотрофные не показывают себя активными видами на

Таблица 2

Сводная таблица синтаксонов олиго- и мезоолиготрофной болотной растительности с участием сфагновых мхов

Ассоциации	1	2	3	4
Число видов	25	24	24	19
Число описаний	23	60	47	20
ОПП мохового яруса (в %)	100	100	100	100
Д.в. асс. <i>Sphagno-Pinetum sylvestris</i> <i>Pinus sylvestris</i>	IV ³	V ⁴	V ¹	III ²
Д.в. асс. <i>Sphagnetum betulo-caricosum</i> <i>Comarum palustre</i> <i>Calamagrostis canescens</i>	IV ¹ III ³	– –	– –	– –
Д.в. асс. <i>Ledo-Sphagnetum magellanici</i> <i>Sphagnum magellanicum</i>	I ¹	IV ³	III ¹	V ⁴
Д.в. асс. <i>Sphagno fallacis-Eriophoretum vaginatum</i> <i>Sphagnum fallax</i> <i>Eriophorum vaginatum</i>	V ⁴ IV ³	IV ⁴ IV ³	V ⁵ V ³	III ³ IV ¹
Д.в. союза <i>Ledo-Pinion</i> <i>Pleurozium schreberi</i> <i>Vaccinium vitis-idaea</i> <i>Dicranum polysetum</i> <i>Polytrichum strictum</i>	I ¹ – I ¹ II ⁺	III ² I ⁺ III ³ IV ¹	III ⁺ II ⁺ – –	III ⁺ – – –
Д.в. союза <i>Sphagnion magellanici</i> <i>Drosera rotundifolia</i>	–	–	–	V ⁺
Д.в. союза <i>Caricion lasiocarpae</i> <i>Carex lasiocarpa</i>	–	–	IV ¹	II ¹
Д.в. класса <i>Oxycocco-Sphagnetea</i> <i>Oxycoccus palustris</i> <i>Andromeda polifolia</i>	III ³ I ⁺	IV ² .	IV ³ II ⁺	V ² V ¹
Д.в. класса <i>Vaccinieta uliginosi</i> <i>Ledum palustre</i> <i>Betula pubescens</i> <i>Aulacomnion palustre</i> <i>Vaccinium uliginosum</i> <i>Polytrichum commune</i> <i>Sphagnum angustifolium</i>	I ⁺ IV ¹ . I ⁺ I ⁺ –	IV ¹ IV ¹ . III ¹ III ⁺ IV ³	IV ¹ IV ¹ I ⁺ II ¹ V ⁺ –	III ³ I ⁺ I ⁺ II ⁺ I ⁺ IV ²
Д.в. класса <i>Scheuchzerio-Caricetea nigrae</i> <i>Helodium blandowii</i> <i>Sphagnum warnstorffii</i>	– –	– –	III ¹ I ¹	– –
Прочие виды <i>Alnus glutinosa</i> <i>Betula pendula</i> <i>Picea abies</i> <i>Sphagnum cuspidatum</i> <i>Sphagnum centrale</i> <i>Sphagnum russowii</i> <i>Sphagnum squarrosum</i> <i>Sphagnum subsecundum</i> <i>Sphagnum fimbriatum</i> <i>Sphagnum jensenii</i> <i>Sphagnum balticum</i> <i>Dicranum bonjeanii</i> <i>Calluna vulgaris</i> <i>Vaccinium myrtillus</i> <i>Dryopteris cristata</i> <i>Molinia caerulea</i> <i>Carex nigra</i> <i>Carex limosa</i> <i>Menyanthes trifoliata</i>	I ⁺ . I ¹ I ² – I ⁺ I ⁺ I ⁺ – – – I ⁺ I ¹ I ² – – I ²	. I ¹ I ² II ¹ I ² I ⁺ – – – – I ⁺ – – I ⁺ III ¹ I ⁺ II ⁺ – – I ⁺	– I ⁺ I ¹ – – – – – I ⁺ – – – I ⁺ III ⁺ – II ⁺ I ⁺ I ¹ –	– I ⁺ – – – – – – – – – – – – – – – II ¹ II ² – – – II ¹ –

Примечание. Ассоциации: 1 – *Sphagnetum betulo-caricosum* (Kaks, 1915; Боч, Смагин, 1993); 2 – *Sphagno-Pinetum sylvestris* (Kaks, 1914; Смагин, 2000); 3 – *Sphagno fallacis-Eriophoretum vaginatum* (Федотов, 1999); 4 – *Ledo-Sphagnetum magellanici* (Sukopp, 1959).

Т а б л и ц а 3

Сводная синоптическая таблица синтаксонов моховой растительности древесных и травяно-моховых болот

Синтаксоны	1	2	3	4	5
Характеристика среды по шкалам Г. Элленберга					
Освещенность	5,1	5,3	6,9	7,1	6,6
Богатство минеральным азотом	5,0	5,0	4,6	5,8	4,3
Кислотность почв	6,4	6,0	7,4	4,6	4,4
Виды мохообразных	Класс постоянства/обилие-покрытие				
<i>Sphagnum squarrosum</i>	IV ⁴	V ⁵	–	–	–
<i>Sphagnum palustre</i>	–	III ³	–	–	–
<i>Sphagnum majus</i>	–	–	–	–	V ⁴
<i>Aulacomnium palustre</i>	II ²	–	V ³	–	–
<i>Tomenthypnum nitens</i>	·	–	V ²	–	–
<i>Calliergonella cuspidata</i>	II ¹	–	–	V ³	–
·	·	III ³	–	III ²	–
<i>Calliergon cordifolium</i>	·	·	·	·	·
<i>Climacium dendroides</i>	III ³	–	III ³	–	–
<i>Pleurozium schreberi</i>	IV ³	–	–	–	–
<i>Sphagnum magellanicum</i>	·	–	–	–	III ²
<i>Sphagnum warnstorffii</i>	III ¹	–	II ¹	–	–
<i>Sphagnum teres</i>	·	II ¹	–	–	–
<i>Sphagnum fallax</i>	·	II ¹	–	–	IV ²
<i>Sphagnum fimbriatum</i>	II ²	II ¹	–	–	–
<i>Sphagnum subsecundum</i>	·	–	–	III ³	–
<i>Helodium blandowii</i>	III ³	–	II ¹	–	–
<i>Calliergon giganteum</i>	·	II ²	–	–	–

Примечание. Ассоциации: 1 – *Climacio-Betuletum pubescentis* Fedotov 1999; 2 – *Sphagno squarrosi-Alnetum* Gorn 1975; 3 – *Betuletum humilis* Fijalk.1959; 4 – *Caricetum diandrae* Jonas 1932; 5 – *Caricetum limosae* Osvoid 1923.

бедных минеральным азотом и слабокислых местообитаниях.

Сфагновые и другие мхи принимают участие в сложении травяного яруса древесных и травяно-моховых мезо-эвтрофных болот. Активность видов в этом случае изменяется (табл. 3) по сравнению с их ролью в сообществах олиго- и олигомезотрофной болотной растительности. Богатство субстрата минеральным азотом в сообществах анализируемых синтаксонов колеблется в нешироких пределах – это почвы в основном со средним его содержанием. Особо активен в таких сообществах мезотрофный *Sphagnum squarrosum*, высокоактивны *S. majus*, *S. fallax*, средней активностью обладают *S. subsecundum*, *S. palustre*. Средняя фитоценотическая активность олиготрофного *S. magellanicum* проявляется только на субстратах бедных азотом и с его средним содержанием. В полутеневых местообитаниях повышается активность *S. squarrosum*, в полuosвещенных – активизируются остальные сфагновые мхи. Итак, особенности брфофлоры исследуемого

района выражаются в различной фитоценотической активности и фитоценотической роли видов сфагновых мхов, а также в их экологической приуроченности. В целом наиболее активные в фитоценотическом отношении виды района исследования – *S. fallax*, *S. Magellanicum* и *S. palustre*. Видовое богатство сфагновых мхов в выборочных пробах брфофлоры зависит от степени заболоченности территории и как следствие от экотопического разнообразия на них. Специфику выборочных проб брфофлоры определяют типично олиготрофные бореальные виды – *S. balticum*, *S. jensenii*, *S. cuspidatum*, *S. fuscum*, а также эвтрофный *S. platyphyllum*. Эдификаторная роль принадлежит широко распространенным видам в основном лесной экологии – *S. angustifolium*, *S. fallax*, *S. squarrosum*. Эти виды приурочены к лесным биотопам, заболачивающимся лесам. Все представленные данные рекомендованы для биомониторинговых исследований в рамках научно-исследовательской деятельности по проекту «Биоразнообразие Брянской области: изучение, сохранение и восстановление».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеевко М.А. Материалы для бриологической флоры Черниговской и Могилевской губернии. Тр. Общества исп. природы при Харьковском ун-те, 1898–1899. Т. 33.
- Анищенко Л.Н. Бриофлора и бриорастительность Брянской области: экобиологические, созологические и фитоиндикационные аспекты. Брянск, 2007. 200 с.
- Анищенко Л.Н. К бриофлоре Брянской области // Бот. журн. Т. 93. № 5. 2008. С. 26–38.
- Босек П.З. О распространении сфагновых мхов в Брянской области // Биол. науки. № 6. 1986. С. 63–68.
- Боч М.С., Смагин В.А. Флора и растительность болот Северо-Запада России и принципы их охраны. СПб., 1993.
- Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов средней части европейской России. Т. 1, 2. М., 2003.
- Подольский А.С. Новое в фенологическом прогнозировании. М., 1967. 144 с.
- Понятовская В.М. Учет обилия и особенности размещения видов в естественных растительных сообществах // Полевая геоботаника. М.;Л., 1964. Т. 3. С. 209–299.
- Природа и природные ресурсы Брянской области / Под ред. Л.М. Ахромеева. Брянск, 2001.
- Растительность европейской части СССР. Л., 1980. 429 с.
- Родин Л.Е., Базилевич Н.И. Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности. Л., 1965.
- Савич-Любичкая Л.И. Флора споровых растений СССР. Т. 1. Листостебельные мхи (1). Сфагновые (торфяные) мхи. М.;Л., 1952. 254 с.
- Смагин В.А. Ассоциации лесных болот класса *Vaccinieta uliginosi* на севере Европейской России // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 3. С. 83–94.
- Федотов Ю.П. Флора болот заповедника Брянский Лес // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 7. С. 53–63.
- Федотов Ю.П. Сообщества олиготрофных болот юга лесной зоны (на примере юго-восточной части Брянской области) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 10. С. 76–84.
- Федотов Ю.П. Болота заповедника «Брянский лес» и Неруссо-Деснянского Полесья (флора и растительность). Брянск, 1999.
- Федотов Ю.П., Евстигнеев О.И. Ландшафтная структура и растительность Неруссо-Деснянского физико-географического района // Редкие и уязвимые виды растений и животных Неруссо-Деснянского физико-географического района. Брянск, 1997. С. 5–36.
- Физико-географическое районирование Нечерноземного Центра / Под ред. Н.А. Гвоздецкого, В.К. Жучковой. М., 1963.
- Хитрово В.Н. Растительность // Природа Орловского края. Орел, 1925. С. 261–410.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.
- Юрковская Т.К. Болота // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 300–345.
- Юрцев Б.А., Петровский В.В. Флора окрестностей бухты Сомнительной: сосудистые растения. Арктические флоры острова Врангеля. СПб., 1994. С. 7–66.
- Braun-Blanquet J. *Pflanzensoziologie*. Wien; N.Y., 1964. Aufl. 3. 865 S.
- Dierssen K. Die wichtigsten Pflanzengesellschaften der Moore NW-Europas. Geneve, 1982.
- Ellenberg H. et al. *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa*. 2 Aufl. 1992.
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. et al. The checklist of mosses of East Europe and North Asia. *Arctoa*. Т. 15. 2006. P. 1.
- Moen A. The plants cover of the boreal uplands of central Norway. 1. Vegetation ecology of Solenset Nature Reserve: hay-making fens and birch woodlands. Trondheim, 1990.
- Rybnicek K. Central European approach to the classification of mire vegetation // *Aquilo*. 1985. Ser. Botanica. Т. 21. P. 19–31.
- Weber H. E. et al. International Code of Phytosociological nomenclature. 3rd additional Theourillat // *J. Vegetation Science*. Vol. 11. 2000. N 5. P. 739–768.

Поступила в редакцию 29.12.2009

THE PHYTOCOENOTICAL ACTIVITY SPHAGNUM MOSSES ON THE MIRES AND WOODLANDS IN THE SOUTHERN NON-BLACK EARTH ZONE OF RUSSIA (FOR EXAMPLE BRYANSK REGION)

L.N. Anishchenko

The phytocoenotical activity and distribution sphagnum mosses on the mires of Bryansk region is presented. The article are consist the total syntaxon table and short prodromus of mires vegetation. The floristic and phytocoenotic analysis of sphagnum mires communities is presented. The communities of mires vegetation belong 3 classes, 3 orders, 4 alliance. Species compositions in oligotrophic and mesooligotrophic habitats including some of all sphagnum mosses: *Sphagnum fallax*, *S. magellanicum*, *S. palustre*. Specificity of local sample of bryoflora is determined by species of oligotrophic habitats. The mires habitats with the dominance of 3 moss species. The differences in phytomass and productivity of Sphagnum cover in mires have been analysed.

Kew words: mires, sphagnum mosses, Bryansk region.

Сведения об авторе: Анищенко Лидия Николаевна – доцент кафедры экологии Брянского государственного университета им. акад. А.Г. Петровского, 241036, Брянск, ул. Бежицкая, 14, ауд. 505. Тел. (4832)666834, канд. биол. наук (Lanishchenko@mail.ru).

УДК 582.542(571.54)

ОВСЯНИЦЫ БАЙКАЛЬСКОЙ СИБИРИ: ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ И НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ФИЛОГЕНИИ

Б.Б. Намзалов, Ж.Б. Алымбаева, С.А. Холбоева

Разнообразие овсяниц Байкальской Сибири включает 34 вида и подвида, которые относятся к пяти секциям (*Phaeochloa*, *Subulatae*, *Schedonorus*, *Leucopoa*, *Breviaristatae*, *Festuca*). Большинство овсяниц региона ксеро- и криофитной экологии (24 вида, 70,6%), объединяются в секцию *Festuca*. В эколого-географическом отношении преобладают южносибирско-монгольские, восточноазиатско-даурские и евразийские виды, составляющие 44,1% общего видового состава. Высок эндемизм (8 видов, 23,5%), особенно среди альпийских и бореальных видов. Выявлено два центра видообразования в Байкальской Сибири – Хангае-Саянский и Северо-Прибайкальский. При этом последний является новейшим, что подтверждается подвидовым рангом эндемичных овсяниц Прибайкалья (*F. ovina* ssp. *vylzaniae*, *F. rubra* ssp. *baikalensis*).

Ключевые слова: овсяница, ареал, флорогенез, Байкальская Сибирь.

Овсяница (*Festuca* L.) – интереснейший род для изучения флорогенетических (историко-флористических) и географических закономерностей во флоре Сибири (Ревердатто, 1928; Цвелев, 1971; Намзалов, 1986, 1989). Причем территориальное сужение североазиатского субконтинента в границах Байкальской Сибири не снижает степени информативности анализируемого материала, поскольку юг Восточной Сибири (с включением части Восточного Саяна на западе и юга Даурии и Станового нагорья на севере Прибайкалья) представляет собой один из центров наибольшего разнообразия овсяниц в Евразии. В целом во флоре Байкальской Сибири отмечено 34 вида* (Алексеев, 1990; Балдаева, 1998), имеющих в разной степени насыщенные локусы конкретных местонахождений.

Эколого-географический анализ

Для изучения распространения овсяниц и выявления центров новейшего их формообразования мы проанализировали разнообразие овсяниц региона (Балдаева, Намзалов, 2002). Анализ видового состава овсяниц в пределах ареалогических и эколого-ценотических групп (табл. 1) показал

наличие мощного степного кластера видов овсяниц в среднеазиатско-алтайском, южносибирско-монгольском и восточноазиатско-даурском секторах. Здесь отмечено 7 видов из 11 степных (63,6%) включая лесостепные виды. По сути, их можно рассматривать как вторичные (локальные) узлы крупного алтае-саянского (с включением дауро-северо-прибайкальского) центра фитохорологического разнообразия биоты (по Сочаве, 1948).

Структура и видовой состав локусов разнообразия овсяниц в отмеченных выше секторах имеют различия. Так, сравнительно однообразны в эколого-фитоценотическом отношении даурский и среднеазиатско-алтайский блоки, составленные элементами горностепного комплекса (*Festuca litvinovii*, *F. dahurica*, *F. valesiaca* ssp. *hypsophila*). Более полный экологический спектр овсяниц характерен для южносибирско-монгольского сектора, где отмечаются и горностепные (*F. sibirica*), и криофитно-степные (*F. altaica*, *F. lenensis*) виды, а также лесостепной эндемик Прибайкалья *F. rubra* ssp. *baikalensis* (табл. 1). Последний факт свидетельствует о древности байкало-саяно-хангайского центра. Бореальный блок овсяниц из 10 видов разбивается также на

*Латинские названия видов овсяниц и система рода приведены по сводке «Флора Сибири» Т. 2 (1990); фамилии авторов названий опускаются, кроме ряда эндемичных и рубежных видов, распространение которых в пределах Байкальской Сибири показано на рис. 1.

Таблица 1

Распределение видов овсяниц Байкальской Сибири по ареалогическим и эколого-ценотическим группам

Ареалогическая группа \ Эколого-ценотическая группа	А	Б	В	Г	Д	Е	Ж	И	К	Всего
Аркто-альпийская (АА)	3	1	–	–	–	–	–	–	–	4
Альпийская (А)	–	–	1	1	1	–	1	–	4	8
Бореальная (Б)	–	3	1	–	–	2	1	–	3	10
Лесостепная (Лст)	–	2	1	–	–	–	–	–	1	4
Горностепная (Гст)	–	–	–	–	1	2	1	–	–	4
Криофитно-степная (Кст)	–	–	–	–	–	–	2	1	–	3
Полизоная (П)	1	–	–	–	–	–	–	–	–	1
Всего	4	6	3	1	2	4	5	1	8	34

Примечание. Ареалогические группы с указанием эколого-ценотической принадлежности: Г – голарктические (*Festuca brachyphylla* /АА/, *F. pratensis* /П/, *F. viviparoidea* /АА/, *F. rubra* ssp. *arctica* /АА/); ЕА – евразийские (*F. altissima* /Б/, *F. auriculata* /АА/, *F. ovina* /Б/, *F. pseudovina* /Лст/, *F. rubra* /Б/, *F. valesiaca* /Лст/); СА – североазиатские (*F. chionodia* /А/, *F. jacutica* /Б/, *F. pseudosulcata* /Лст/); ЮС – южносибирские (*F. tristis* /А/); СРА – среднеазиатско-алтайские (*F. kurtchumica* /А/, *F. valesiaca* ssp. *hypsohila* /Гст/); ВАД – восточноазиатско-даурские (*F. extremiorientalis* /Б/, *F. dahurica* /Гст/, *F. litvinovii* /Гст/, *F. venusta* /Б/); ЮМ – южносибирско-монгольские (*F. altaica* /Кст/, *F. kryloviana* /А/, *F. lenensis* /Кст/, *F. sibirica* /Гст/, *F. ovina* ssp. *sphagnicola* /Б/); ЦАЗ – центральноазиатские (*F. tschujensis* /Кст/); Э – эндемики Байкальской Сибири (*F. Bargusinensis* /А/, *F. popovii* /Б/, *F. hubsugulica* /А/, *F. olchonensis* /Б/, *F. rubra* ssp. *baicalensis* /Лст/, *F. malyshevii* /А/, *F. komarovii* /А/, *F. ovina* ssp. *vylzaniae* /Б/)

три локуса разнообразия: 3 евразийских вида, 7 строго азиатских видов (табл. 1, рисунок). Причем последние имеют узкий диапазон распространения, дифференцируясь на два блока. Один из них обширный, охватывающий североазиатский (*F. jacutica*), южносибирско-монгольский (*F. ovina* ssp. *sphagnicola*) и восточноазиатско-даурский секторы (*F. extremiorientalis*, *F. venusta*). Заслуживает особого внимания второй блок, состоящий из трех видов, который целиком эндемичен для Прибайкалья (*Festuca popovii*, *F. olchonensis*, *F. ovina* ssp. *vylzaniae*).

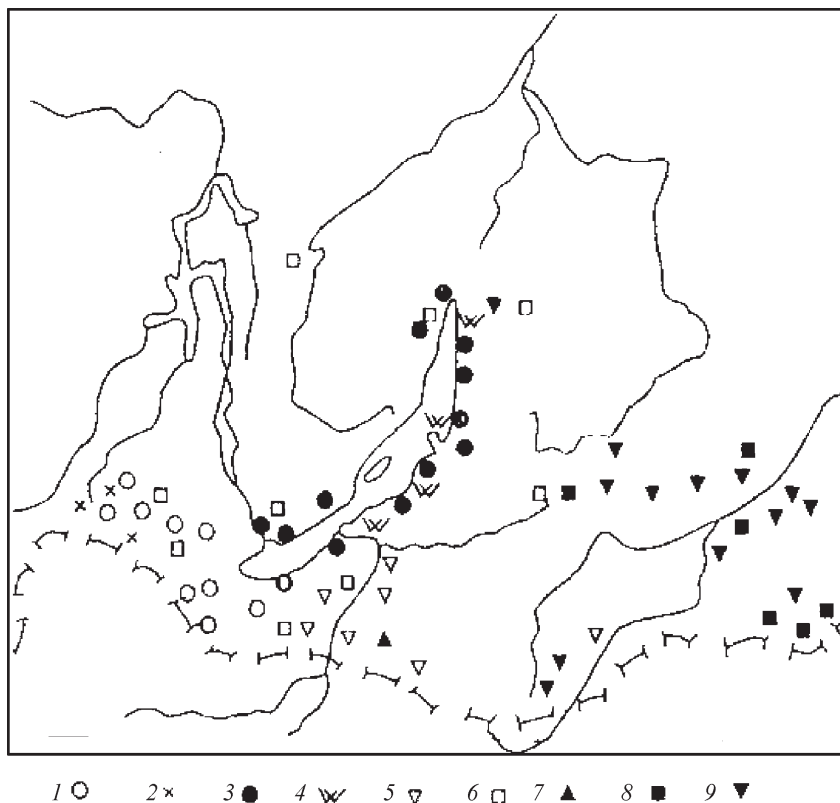
О молодости байкальского эндемизма овсяниц свидетельствуют с одной стороны их низкий подвидовой ранг, с другой – локальный (точечный) ареал. Вероятно, эти виды еще не успели заполнить потенциальные экологические ниши в географическом пространстве гор Южной Сибири (см. рисунок).

В высокогорье Байкальской Сибири отмечено 12 видов овсяниц, из них строго альпийских видов 8 (табл. 1). В отличие от бореальных и степных групп они не дают четкого сгущения

видов (кластеров разнообразия) в отдельных секторах. Несмотря на это, альпийские пояса гор Южной Сибири, в частности Прибайкалья, остаются ареной активного морфогенеза и видообразования. Половина высокогорных видов относится к эндемикам байкальского окружения, в их числе *F. bargusinensis*, *F. hubsugulica*, *F. malyshevii*, *F. komarovii*. Например, для гольцового пояса гор Прибайкалья характерна овсяница Малышева *F. malyshevii*, а для тундровых ценозов Баргузинского хребта – *F. bargusinensis*. Безусловно, эти виды еще не до конца устоялись морфологически и экологически, не определились контуры их ареалов. «Произшедшая специализация еще не вышла на уровень активных радиаций», т.е. расселения из центров происхождения (Малышев, 2002).

Анализ регионального разнообразия и центров неэндемизма

Род *Festuca* L. интересен еще и тем, что включает не только богатейшие секции ксерофитного генезиса (*Festuca* и *Leucopoa*), но и криомезофит-



Распределение эндемичных и рубажных видов и подвидов овсяниц в Байкальской Сибири. Хангае-Саянские эндемики: 1 – *Festuca komarovii* Krivot., 2 – *F. hubsugulica* Krivot.; Северо-Прибайкальские эндемики: 3 – *F. rubra* ssp. *baicalensis* (Griseb.) Tzvelev, 4 – *F. ovina* ssp. *vylzaniae* E. Alexeev; эндемики на восточной границе ареалов: 6 – *F. kryloviana* Reverd., 7 – *F. tschujensis* Reverd.; эндемики на западной границе ареалов: 8 – *F. litvinovii* (Tzvel.) E. Alexeev; 9 – *F. jacutica* Drobov; 5 – *F. dahurica* (St.-Yves)

ную (*Breviaristatae*) и типично мезофитные лесные секции – *Subulatae*, *Phaeochloa*. Достаточно информативными представляются данные по распределению количества видов по секциям с указанием количества эндемиков в пределах секторально-провинциальных территориальных единиц региона (табл. 2).

Из табл. 2 видно, что 34 вида овсяниц имеют особый характер распределения в регионе. Мезофитные секции (*Phaeochloa*, *Subulatae*, *Schedonorus*), представленные лишь одним видом, характеризуются своеобразным распределением в границах выделенных территорий. Западно-евроазиатский лугово-лесной вид *F. altissima* (секция *Phaeochloa*) лишь слегка проникает в Байкальский регион, встречаясь в лесах Восточного Саяна и Хамар-Дабана. Восточный пребореальный вид *F. extremiorientalis* (секция *Subulatae*) достигает

Селенгинского Среднегорья – западных рубежей своего распространения. Как и ожидалось, третий мезофитный полизональный голарктический вид *F. pratensis* (секция *Schedonorus*) доходит до Приангарья и лишь эпизодически проникает до предгорий по восточному побережью Байкала. Практически для всех видов заметен их рубажный характер распространения на территории Байкальской Сибири (см. табл. 2).

Еще более интересные сведения получены при анализе географического распределения видов в ксерофитных и криофитных секциях рода *Festuca*. Сходный характер распределения и по числу видов, и по территориальной приуроченности обнаруживают криомезофитные секции – *Leucorhoa* и *Breviaristatae*. Для видов этих групп свойственна также экотонность в регионе. Так, в центре Бурятии (в Селенгинском Среднегорье) и на крайнем

Т а б л и ц а 2

Соотношение числа видов овсяниц Байкальской Сибири по секциям и секторам (долготным географическим территориям)

Секция	Байкальская Сибирь	Восточный Саян I	Приангарье II	Селенгинское среднегорье III	Северное Прибайкалье IV	Восточное Забайкалье V
<i>Phaeochloa</i>	1	1		–	–	–
<i>Subulatae</i>	1	–	–	1	1	–
<i>Schedonorus</i>	1	–	1	–	1	–
<i>Leucopoa</i>	3/2	3/2	1	1	2	1
<i>Breviaristatae</i>	4/2	2	1	–	3/2	–
<i>Festuca</i>	24/4	13/1	7/1	6	12/2	6
Всего видов	34/8	19/3	10/1	8	19/4	7

Примечание. Географические регионы Байкальской Сибири: I – Восточный Саян с Хамар-Дабаном; II – Приангарье с включением Ольхона; III – Селенгинское Среднегорье (южная Бурятия); IV – Северное Прибайкалье с Витимским плоскогорьем; V – Даурия (Восточное Забайкалье). Количество эндемичных видов и подвидов по секциям и регионам Байкальской Сибири указано в знаменателе. В секции *Leucopoa* два Хангае-Саянских субэндемика (*Festuca komarovii*, *F. hubsugulica*), в секции *Breviaristatae* два Северо-Прибайкальских эндемика (*F. bargusinensis*, *F. popovii*), в секции *Festuca* три Северо-Прибайкальских эндемичных таксона (*F. malyshevii*, *Festuca ovina* ssp. *vydzaniae*; *F. rubra* ssp. *baikalensis*) и эндемик Приангарья (*F. olchonensis*).

востоке в Даурии заметно затухает участие этих видов в экосистемах, однако достаточно хорошо представлены виды секций в западной части Байкальской Сибири и на севере Прибайкалья (табл. 2). Так, в секции *Leucopoa* (при обширном ареале *F. sibirica*) два других представителя (*F. komarovii*, *F. hubsugulica*) эндемичны для Хангае-Саянского центра. Для видов секций *Breviaristatae* характерен центр неэндемизма, расположенный восточнее. Из четырех (преимущественно криофильных) высокогорных видов два эндемичны для гор Северного Прибайкалья (*F. bargusinensis*, *F. popovii*), остальные (южносибирско-монгольский высокогорно-степной *F. altaica* и южносибирский альпийский *F. tristis*) находятся на восточной границе ареала (Восточный Саян). Данные подтверждают наличие двух центров видообразования (нового морфогенеза) в разных секторах Байкальской Сибири: первый – криофитный хангайско-восточно-саянский, второй – мезофитный гольцово-тундровый северо-прибайкальский. Учитывая молодость и не устоявшийся характер их расселения (ареалы их еще не оформились), можно предсказать открытие новых таксонов в упомянутых секциях.

Крупнейшая в роде секция *Festuca*, испытывающая активный морфогенез и микроэволюционный «взрыв» в субаридном поясе Евразии, на-

ходит один из своих локусов разнообразия в Байкальской Сибири. Более 80% видового богатства овсяниц региона относятся к этой секции. Как и в криоаридной секции *Leucopoa*, в этой группе овсяниц отмечаются два мощных центра видообразования: саянский и северо-прибайкальский, где произрастают 25 видов общего состава (табл. 2). Новейший эндемизм, не выходящий за рамки подвидового ранга, характерен для гор байкальского рифтового пояса, который и в настоящее время относится к зонам активного тектогенеза. Немало среди них эндемиков как алтае-саянского центра (*F. malyshevii*, *F. tschujensis*), так и северо-прибайкальского (*Festuca ovina* ssp. *vydzaniae*, *F. rubra* ssp. *baikalensis*). При этом надо подчеркнуть молодость северобайкальского флорогенетического центра, в отличие от хангае-саянского, где виды дифференцировались лишь до уровня подвидов от типовых и более древних аркто-бореальных таксонов: *F. ovina* и *F. rubra*. Особняком выделяется *F. komarovii* (секция *Leucopoa*) – продукт перигляциального криоморфогенеза, элемент остепненных субальпийских лугов и криофитных высокогорных степей (Пешкова, 1972; Малышев, Пешкова, 1984; Намзалов, 1999). Остальные три сектора провинциального ранга Байкальской Сибири имеют примерно одинаковый удельный вес как по числу видов (6–7), так и по самобытности. Это выража-

ется числом эндемиков, а также наличием видов, находящихся на границе ареалов. Достаточно интересен среднесибирско-приангарский сектор, где имеются не только узкий эндемик (*F. olchonensis*), но и целая группа западно-палеарктических лесо- и криостепных видов, находящихся на восточной границе ареалов, – *F. pseudosulcata*, *F. pseudovina*, *F. kryloviana* (табл. 2 и рис. 1).

В такой же степени оригинален регион Даурия (Восточное Забайкалье), куда не проникают западные элементы. Однако здесь ощущается более сильное влияние не столько гумидного восточно-азиатского «Маньчжурского» сектора, сколько экстраконтинентального и более северного байкало-джугджурского центра. Это еще раз подчеркивает криоаридные генетические корни секции *Festuca*, и поэтому влажная Восточная Азия мало обогатила видами данную (в целом континентального генезиса) секцию. Своих строгих эндемиков у нее нет, при этом большинство видов даурских овсяниц имеют Северо-Азиатские корни и, вероятно, палеоберингийские, в трактовке Г.А. Пешковой (1984), это *F. jakutica*, *F. lenensis*, *F. ovina*. Единственный представитель даурских горностепных овсяниц *F. litvinovii* генетически может быть выведена из Восточно-Азиатских прерий (Камелин, 1987) и к востоку от Яблонового хребта не встречается.

Своеобразна позиция Селенгинского среднегорья, особой горно-лесостепной провинции в Забайкалье, по соотношению видов, имеющих разные географические ориентации. Из шести видов половина имеет рубежное положение в степях Селенгинской долины. Причем сюда сумели проникнуть самотытные виды из западного сектора гор Южной Сибири. Особенно поразительны находки *F. tschujensis* (Балдаева, 1998) и *F. kryloviana* (тяньшанско-алтайско-западно-хангайский криофитно-степной вид) при отсутствии *F. litvinovii*. Последний вид почти смыкается с Прибайкальем территориально, однако он не отмечен в Южной Бурятии. Это обусловлено, с одной стороны, преобладающим воздействием и господством западного (Атлантического) переноса воздушных масс одновременно с расселением диаспор растений, с другой – особой природой Селенгинского створа, который с древнейших времен (с верхнего плиоцена, по Базарову, 1982) развивается в условиях экстраконтинентального перигляциального режима. Лёсы и пески Селенгинского среднегорья, по-видимому, были прекрасными рефугиями

пустынно-степных видов в термические фазы плейстоцена и голоцена. В пульсациях границ зон Селенгинский створ служил коридором проникновения центрально-азиатских видов в Южную Сибирь, в частности Прибайкалье. Например, *Stipa glareosa* на Ольхоне, *Helictotrichon altaicum* на Хамбинском хребте (система Хамар-Дабана). По-видимому, такова же судьба *F. tschujensis* в отрогах Заганского хребта. Наличие эндемичного восточноазиатского вида *F. dahurica* еще более весомо подтверждает древность и самотытность сухих и песчаных ландшафтов в бассейне р. Селенга.

В целом анализ распределения разнообразия видов рода *Festuca* в рамках секций показал преимущественно экотонный характер флоры овсяниц региона (22 вида из 34), в пределах 67,2%. Это поистине фитогеографический узел высокого, вероятно, субпланетарного ранга. Дробное рассмотрение состава и числа рубежных видов показало определенные соотношения видов, имеющих различные центры их формирования. Наиболее высока доля проникновения на территорию Байкальской Сибири западных видов (41,1%), немного уступают им северные (аркто-бореальные) виды (35,4%). Наиболее низки показатели видов, имеющих восточное или более южное происхождение (по 11,7%). Исключительно высокая степень экотонности (контакты видов разного генезиса) в сочетании с контрастным ороклиматическим и литолого-геохимическим фоном, обусловили активные процессы гибридизации видов и морфогенеза форм, что дало мощный импульс к видообразованию. Степень эндемичности по роду *Festuca*, включая Саянский очаг Прибайкалья, очень высока и составляет 23,5% (8 из 34 видов).

Особенности филогении рода и микроэволюционные процессы

В заключение следует привести некоторые размышления о родственных (филогенетических) отношениях в роде *Festuca* в связи с анализом разнообразия и созданием системы овсяниц в Байкальской Сибири. Как известно, род *Festuca* по происхождению относится к внутротропическому поясу и имеет горный политопный генезис (Цвелев, 1971; Алексеев, 1980). Первичные овсяницы, произраставшие в листопадных лесах Тургайского типа, были ярко выраженными мезофитами. Третичные овсяницы были, по мнению Е.Б. Алексеева (1980), весьма близки к *F. altissima*. Современный

дериват плиоценовых мезофитных овсяниц ныне включается в состав травяных лесов пребореального склада как на равнинах, так и в горах. Другой мезофитный вид европейского происхождения – *F. pratensis* слабо представлен в Байкальской Сибири, его ареал имеет тенденцию расширения в северо-восточном направлении. Переходную позицию от мезофитных лугово-лесных овсяниц, имеющих, как правило, широкий евроазиатский ареал, занимают представители самобытной секции *Leucorhoa*. Исследователи единодушны в признании древности рода овсяница, ведущего свои корни от каких-то первичных мезофильных таксонов ореофильной (скальной) экологии. По внешнему облику (биоморфологически) они близки к видам секции *Breviaristatae*, особенно к *F. altaica*. Древность подкрепляется наличием ряда примитивных черт в их строении. Так, овсяница сибирская имеет перепончатые колосковые чешуи, широкие безреберные пластинки листьев, длинные язычки. Кроме того, вследствие мозаичности эволюции виды секции являются чаще всего двудомными, хотя выраженность этого признака неполная, т.е. наблюдается недоразвитие тычинок в обоеполых цветках. Все отмеченные выше признаки видов из родства *F. sibirica* заметно отличаются от признаков типичных овсяниц, что дает серьезные аргументы для обоснования особого статуса данной секции, вплоть до выделения ее в самостоятельный род *Leucorhoa* Griseb. (Попов, 1957). Виды секции, обладая положительным импульсом видообразования, имеют своим центром горы Западного Хангая, Прихубсугулья и Восточного Саяна (*F. komarovii*, *F. hybsugulica*). Отмеченные эндемики, по мнению М.Г. Попова (1957), имеют гибридогенную природу на основе *Leucorhoa algida* и *Poa sibirica*. Вероятно, следует обособить данную секцию в рамках самостоятельного рода *Leucorhoa*, по сути, буферного и связующего такие крупнейшие роды злаковых, как *Poa* и *Festuca*.

Festuca заметно выделяется среди различных секций овсяниц региона не только наличием 24 видов (около 70,5% общего видового состава), но и рядом прогрессивных морфологических черт. Для структуры побегов и частей генеративной сферы характерны кожистые колосковые чешуи, остистость нижних цветковых чешуй, развитие мощных дерновинок с внутривлагалищным возобновлением. Высокий потенциал прогрессивной эволюции данной секции связан с совпадением

общей континентализации климата в позднем плиоцене (плейстоцене) с процессом криоморфогенеза в роде, что обусловило мощный импульс видообразования в целом по всему горному поясу Евразии. В результате этих процессов сформировались центры (или узлы) видообразования, такие как Кавказ, Памир, Алтай, Саяны и Хинган (Алексеев, 1980). Предковой формой секции признается древний «руброидный» (из родства *F. rubra*) представитель рода, давший веер морфогенетических трансформаций в эпоху альпийского орогенеза. При этом эволюция пошла в двух направлениях: 1) по пути все большей ксерофитизации в условиях прогрессирующей микротермности климата (лист растений вдвое сложенный (V-образный), снаружи гладко-глянцевый, а внутри – с обилием трихом; склеренхимные тяжи имеют срединное и краевое положения и небольшое число проводящих пучков, обычно пять) (*F. sulcata*); 2) по мезофитному пути, когда лист растений имеет мягкую и округлую форму, склеренхимные тяжи ровным и тонким слоем покрывают внешний край листа (*F. ovina*).

Таким образом, в результате развития группы «руброидных» овсяниц по двум направлениям возникли две формы: «овинная» – криомезофитная (лесо-тундровая) и «сулькатная» криоксерофитная (преимущественно, горностепная), и вполне правомочно рассматривать их на уровне подсекций. Подобная идея четко выражена у Е.Б. Алексеева (1980), хотя в его системе рода *Festuca* она не реализована. Подход М.Г. Попова (1957) с выделением ряда циклов внутри данной секции (цикл I – *Ovinae*, цикл II – *Extremae* и цикл III – *Brevifoliae*) весьма плодотворен, но не может выйти на уровень подсекций, ибо они по критериям гетерогенны. Так, цикл *Brevifolia* выделяется по размеру пыльников (0,7–1,5 мм), цикл *Extremae* – по размеру колосков и отсутствию остей на нижних цветковых чешуях. На основании вышесказанного мы предлагаем секцию *Festuca* разделить на 2 подсекции (*ovina* и *sulcata*), при этом внутри «сулькатных» овсяниц вслед за М.Г. Поповым (1957) выделить три цикла: *Extremae* (*F. dahurica*, *F. olchonensis*), *Brevifolia* (*F. brachyphylla*) и *Sulcatae* (*F. valesiaca*, *F. lenensis*, *F. kryloviana* и др.). В цикл *Extremae*, вероятно, следует включить такие виды, как якутский *F. karavaevii* и европейско-западносибирский *F. beckeri*. Данный цикл занимает переходное положение между

секциями *ovina* и *sulcata*. Это подтверждается рядом совмещающихся признаков в анатомо-морфологическом строении.

Так, склеренхимные тяжи, обладая в целом «сулькатным» обликом, часто имеют прерывистое продолжение, иногда смыкаясь с осевым мозолистым утолщением механической ткани. Кроме того, редкоколосковые метелки представляют собой очень узкие и почти прижатые к оси соцветия. И, наконец, нижнецветковые чешуи либо являются слабоостистыми, либо совершенно не выражены. Вероятно, *F. dahurica* так же, как и *F. olchonensis* относится к реликтовым видам древних эолово-аккумулятивных ландшафтов Селенгинского среднегорья, ибо он еще не потерял исходную «овинную» природу, освоив песчаные массивы среди бореальных экосистем Западного Забайкалья. Как известно, пески в гумидных и полугумидных климатических условиях относятся к достаточно влагообеспеченным субстратам, хотя с весьма неустойчивым гидротермическим режимом. Поразительная динамичность экологической среды (на протяжении всего плейстоцена и до настоящего времени) выработала переходные адаптивные признаки и по замкнутости влагилиц, и по вы-

раженности муфт, и по развитости остей на цветковых чешуях, и по расположению склеренхимных тяжей в листьях. Например, это прекрасно выражено у овсяницы даурской: особи одной популяции могут иметь дерновинки с развитием муфт, в разной степени выраженные ости на нижнецветковых чешуях, а также прерывисто-сплошной чехол склеренхимных тяжей под нижним эпидермисом. Подсекция *Ovina* более монолитная по составу и пока не подразделяется на особые категории подсекционного ранга.

В заключение можно отметить, что значительный вклад в разнообразие овсяниц региона вносят представители секции *Festuca* L. Вызывает интерес не только наличие замечательных эндемиков (*F. olchonensis*, *F. baicalensis*, *F. malyshevii* и др.), но и загадочные проникновения на территорию Забайкалья ряда видов, отдаленных по происхождению, таких, как *F. tschujensis* (центральноазиатский, точнее южноалтайско-западнохангайский криоксерофитный вид) и *F. pseudovina* (евразийский лесостепной вид). Эти виды находятся на границах своих ареалов, обуславливая богатство флоры и в то же время отражая сложность палеогеографических событий на просторах Байкальской Сибири.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев Е.Б. Овсяницы Кавказа. М., 1980. 164 с.
- Алексеев Е.Б. *Festuca* L. Овсяница // Флора Сибири. Новосибирск, 1990. Т. 2. С. 130–162.
- Балдаева Р.А., Намзалов Б.Б. Род Овсяница (*Festuca* L.) в Байкальской Сибири. Улан-Удэ, 2002. 104 с.
- Базаров Д.Б., Базарова Л.Д. Палеогеография позднего плейстоцена и голоцена // Геология и культура древних поселений Западного Забайкалья. Новосибирск, 1982. С. 123–128.
- Балдаева Р.А. О находке *Festuca tschujensis* Reverd. в Западном Забайкалье // Исследования флоры и растительности Забайкалья. Материалы Регион. научн. конф. Улан-Удэ, 1998. С. 20–21.
- Камелин Р.В. Флороценоотипы растительности Монгольской Народной Республики // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 12. С. 1580–1595.
- Намзалов Б.Б. Типчаковые степи Юго-Восточного Алтая // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1986. Вып. 2, № 13. С. 16–24.
- Намзалов Б.Б. О криофитных ленкотипчаковых степях Тувы и Юго-Восточного Алтая // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1989. Вып. 3. С. 82–89.
- Намзалов Б.Б. Эндемизм и реликтовые явления во флоре и растительности степных экосистем Байкальской Сибири // Биоразнообразие Байкальской Сибири. Новосибирск, 1999. С. 184–192.
- Мальшиев Л.И. Видообразование растений в горах Сибири // Сибирский экол. ж. 2002. № 5. С. 531–540.
- Мальшиев Л.И., Пешкова Г.А. Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск, 1984. 265 с.
- Пешкова Г.А. Степная флора Байкальской Сибири. М., 1972. 207 с.
- Пешкова Г.А. О сопряженности в развитии мезофильных и ксерофильных флор Байкальской Сибири в кайнозое // История растительного покрова Северной Азии. Новосибирск, 1984. С. 144–156.
- Понов М.Г. *Festuca* L. Овсяница // Флора Средней Сибири. Т. 1. М.;Л., 1957. С. 104–109.
- Ревердатто В.В. Материалы к познанию сибирских видов рода *Festuca* L. // Сист. зам. Герб. Томск. ун-та. 1928. № 3-4. С. 1–13.
- Сочава В.Б. Географические связи растительного покрова на территории СССР // Ученые записки ЛГПИ им. Герцена, 1948. Т. 73. С. 3–51.
- Цвелев Н.Н. К систематике и филогении овсяниц (*Festuca* L.) флоры СССР. I. Система рода и основные направления эволюции // Бот. ж. 1971. Т. 56. № 9. С. 1252–1262..

Поступила в редакцию 18.01.10

**FESTUCA L. IN THE BAIKAL SIBERIA: ECOLOGY-GEOGRAPHICAL
ANALYSIS AND SEVERAL ASPECTS OF THE PHYLOGENETIC**

B.B. Namzalov, G.B. Aliymbaeva, S.A. Kholboeva

Diversity of *Festuca* of Baikal Siberia (BS) includes 34 species and subspecies, concerning to 5 sections (*Phaeochloa*, *Subulatae*, *Schedonorus*, *Leucopoa*, *Breviaristatae*, *Festuca*). Most of *Festuca* (24 species, 70,6%) of a region are xero-cryophyte ecology, unite in section *Festuca*. In ecological-geographical relations prevails southsiberian-mongolical, easternasian-dahurical and eurasian species, forming 44,1% of a general species composition. Endemism is high (8 species, 23,5%), especially among alpine and boreal species. There are 2 center of speciation known in BS, these are Hangaе-Sayan and Northern-Pribaikal centers. Moreover the last is a newest, it confirmed by subspecies class of endemic *Festuca* of Pribaikal (*F. ovina* ssp. *vylzaniae*, *F. rubra* ssp. *baikalensis*), that show us about their youth.

Kew words: *Festuca*, areal, florogenesis, Baikal Siberia.

Сведения об авторах: *Намзалов Бимба-Цырен Батомункуевич* – зав. кафедрой ботаники Бурятского государственного университета, докт. биол. наук, профессор (namsalov@bsu.ru); *Алымбаева Жаргалма Баторовна* – ст. препод. кафедры ботаники Бурятского государственного университета, канд. биол. наук (ajargalma2@gmail.com); *Холбоева Светлана Александровна* – доцент кафедры ботаники Бурятского государственного университета, канд. биол. наук (kholboeva@mail.ru).

УДК 582.623

РАЗНООБРАЗИЕ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ИВЫ КОЗЬЕЙ (*SALIX CAPREA* L.)

О.И. Недосеко

Вследствие поливариантности развития в ходе онтоморфогенеза у *S. caprea* во взрослом состоянии образуются жизненные формы одноствольного дерева и многоствольных деревьев. В зависимости от способа кущения многоствольные деревья могут быть отнесены к аэроксильному или геоксильному типам. Выделенные жизненные формы *S. caprea* встречаются в разных условиях произрастания. Описан онтогенез жизненных форм одноствольного и многоствольных деревьев. В ходе онтогенеза выделены четыре возрастных периода и описаны все возрастные состояния. Для каждого возрастного состояния даны биоморфологические показатели.

Ключевые слова: жизненная форма, онтоморфогенез, одноствольное дерево, многоствольное дерево.

Исследование биологии видов и разнообразия жизненных форм в конкретных эколого-ценотических условиях – необходимая основа для разработки мер охраны и воспроизводства растительных ресурсов. В странах, где основным типом растительных ресурсов являются леса, большое значение приобретают исследования эдификаторов и доминантов лесных сообществ – деревьев и кустарников.

В рамках концепции поливариантности развития особей (Заугольнова, 1988) онтоморфогенез рассматривается не как ряд последовательных однозначно определяемых этапов, а как сложно организованная совокупность рядов со взаимными переходами. Разнообразие условий существования определяет наличие нескольких вариантов онтогенеза деревьев и кустарников, приводящих к образованию различных жизненных форм у одного и того же вида.

Жизненные формы древесных растений изучали многие авторы (Серебряков, 1962; Мазуренко, Хохряков, 1977; Дервиз-Соколова, 1982; Чистякова, 1988; Истомина, Богомоллова, 1991; Halle et al., 1978). Для умеренных областей Евразии классическими являются исследования И.Г. Серебрякова (1962) и его последователей (Дервиз-Соколова, 1967, 1982; Чистякова, 1978, 1982, 1987, 1988; Мазуренко, 1978, 1981, 1984, 1986; Мазуренко, Хохряков, 1976, 1977, 1981; Полтинкина, 1985; Ревякина, 1987; и др.). Для тропических областей – работы F. Halle, R.A.A. Oldeman, P.V. Tomlinson (1978) и др.

Среди еще не изученных видов значительный интерес представляют те, которые занимают промежуточное положение между типичными одноствольными

ми деревьями (Серебряков, 1962; Чистякова, 1988) и аэроксильными и геоксильными кустарниками. Для анализа жизненных форм мы выбрали вид *Salix caprea* L.

Цель работы состояла в том, чтобы выяснить особенности онтоморфогенеза у основных вариантов жизненных форм *S. caprea* L.

Материал и методика

Полевой материал был собран в течение 1990–1993 и 2002–2008 гг. в Московской (окрестности биостанции МПГУ, пос. Павловская Слобода) и Нижегородской (заказник Пустынский) областях в смешанных лесах, на лесных опушках, на вырубках, вдоль железных дорог и пр. В каждом местообитании проанализировано от 10 до 30 экземпляров ив каждого возрастного состояния (Диагнозы и ключи..., 1989). Для каждой особи определены абсолютный возраст (годы), высота (м), диаметр ствола на высоте 1,3 м (см), порядок ветвления побегов, высота прикрепления кроны (м), ее диаметр (м), длина годичных приростов главной оси (см), глубина проникновения (см) и радиус (м) корневой системы. Молодые растения выкапывали целиком. У взрослых деревьев корневую систему изучали на модельных экземплярах траншейным методом сухой раскопки Уивера (по Рахтеенко, 1963).

У исследованного вида были найдены помимо одноствольной жизненной формы многоствольные особи (немногоствольные и многоствольные плейокормные деревья) как геоксильные, так и аэроксильные (Серебряков, 1962). В связи с этим при изучении онтоморфогенеза у одноствольных

особей семенного происхождения количественные параметры определяли применительно к генете (термин Harper, 1977) в целом – особи семенного происхождения. У многоствольных особей анализировали онтоморфогенез каждого дочернего ствола – раметы (термин Harper, 1977), а затем определяли соотношение рамет разных возрастных состояний в пределах многоствольных особей (генет).

Возрастная периодизация и определение жизненности особей проводили в соответствии с разработанными для древесных растений методиками (Чистякова, 1978; Диагнозы и ключи..., 1989).

Результаты

В исследованных местообитаниях у ивы козьей были найдены следующие варианты жизненных форм: одноствольное дерево (рис. 1), аэроксильное многоствольное дерево и геоксильное многоствольное дерево (рис. 2). Выделенные жизненные формы *S. caprea* встречаются в разных условиях

произрастания. Одноствольная жизненная форма – преимущественно лесная. Жизненные формы многоствольных деревьев ивы козьей могут встречаться в пределах одного фитоценоза: естественного или искусственного (опушки, вырубки, насыпи). Однако аэроксильные многоствольные деревья по сравнению с геоксильными жизненными формами чаще всего встречаются на более разреженных или открытых участках подобных ценозов, характеризующихся значительно меньшей сомкнутостью крон и меньшей влажностью почвы.

Онторморфогенез одноствольного дерева *Salix caprea*

Онторморфогенез одноствольной жизненной формы *S. caprea* был изучен на произрастающих в лесах и по лесным опушкам модельных экземплярах, характеризующихся значительной сомкнутостью крон. Особи ивы козьей различных возрастных состояний жизненной формы одноствольного дерева

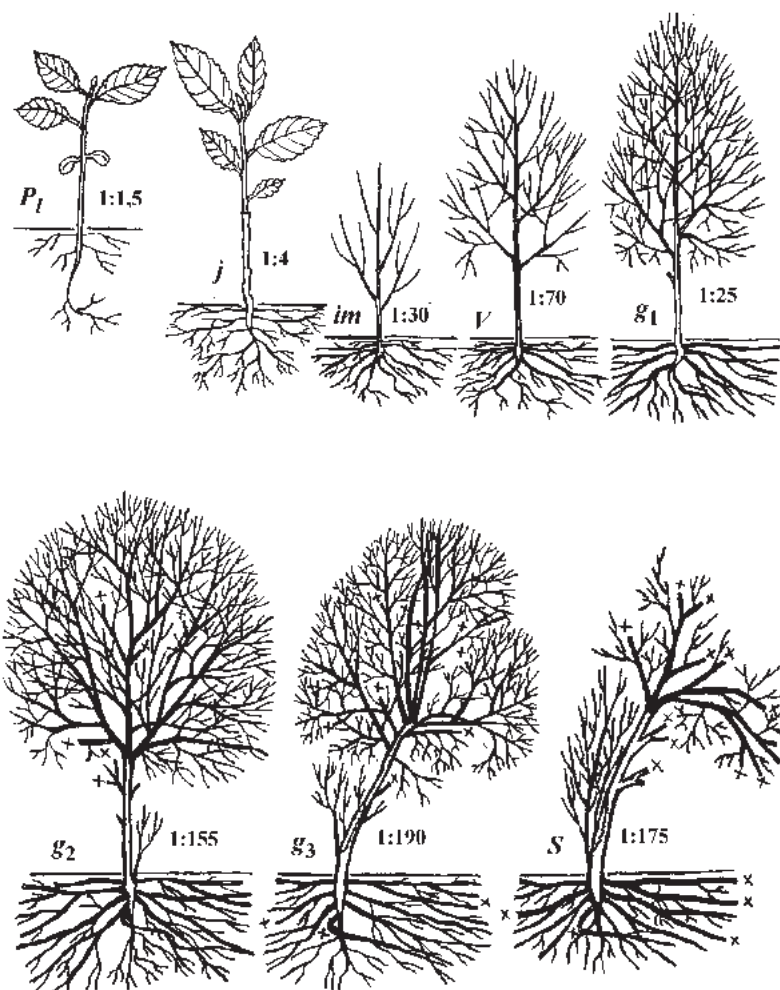


Рис.1. Схема онтоморфогенеза одноствольной жизненной формы ивы козьей (крестиками показаны отмершие побеги и корни)

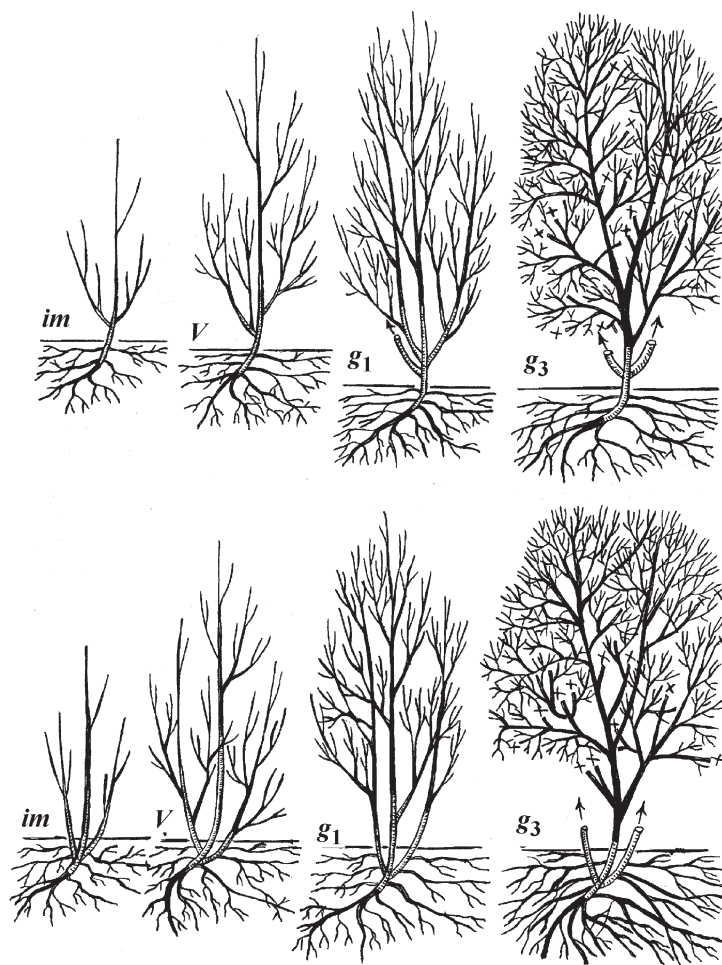


Рис.2. Онтогенез аэроксильного (верхний ряд) и геоксильного (нижний ряд) многоствольных деревьев ивы козьей (крестиками показаны отмершие побеги; стрелками – направления роста скелетных осей)

встречаются повсеместно в указанных условиях произрастания на территориях изученных областей (Пустынский заказник Арзамасского р-на Нижегородской обл., район 408-го км г. Арзамаса Нижегородской обл., окрестности пос. Павловская Слобода Истринского р-на Московской обл.).

Латентный период. Семена ивы козьей мелкие с шелковистым хохолком, созревают обычно в конце мая. После попадания на влажную почву способны прорасти через 5–8 ч, на влажной фильтровальной бумаге – уже на второй день (Комарова, 1986). При отсутствии подходящих условий, особенно в сухую погоду, семена очень быстро, уже через 4–10 дней после созревания, теряют всхожесть (Ситникова, 1950).

Проростки (P1) ивы козьей встречаются на открытых увлажненных участках (вдоль дорог, на опушках, полянах). Во влажной среде семена ивы козьей быстро набухают, их нежная кожура разрывается, и через образовавшуюся щель выходит

гипокотиль. На его кончике находится бугорок красноватого цвета в виде скопления меристематических клеток (Буч, 1960) или утолщение – валик (термин Ф.М. Никишина, 1958), а в центре выступает конус нарастания зародышевого корешка. В силу положительного геотропизма гипокотиль изгибается вниз, и в дальнейшем на его валике образуется венчик из тонких волосков, с помощью которых проросток прикрепляется к субстрату. После этого гипокотиль выпрямляется, поднимая вверх освободившийся из-под кожуры побег с зелеными семядолями. Только тогда из основания гипокотиля начинает расти корешок, который на третьи сутки оказывается покрытым заметными для глаза корневыми волосками.

Проростки ивы козьей имеют невысокий, тонкий гипокотиль до 6 мм длиной. Семядоли овальные, слабо-яйцевидные до 6 мм длиной и 2,5 мм шириной, на верхушке тупые, короткочерешковые, цвет светло-зеленый или немного красноватый. Ювенильные листья мелкие, очередные, на коротких череш-

ках. К концу первого сезона у проростка (помимо семядольных) формируются 3–5 настоящих листьев. Первые два листочка широкоовальные, до 5–8 мм длиной и до 4 мм шириной, сверху зеленые и голые, снизу серовато-зеленые и слабо опушенные, цельнокрайние или с 3–4 железистыми зубчиками. Остальные листья узко-эллиптические, с 3–5 парами боковых жилок, голые, на коротких черешках, без развитых прилистников. В состав корневой системы (помимо главного и боковых) входят придаточные корни, формирующиеся на гипокотиле. При благоприятных условиях растения в первый год переходят в ювенильное состояние.

Ювенильные растения (*j*) не ветвятся (рис. 1). Надземные побеги у особей нормальной жизнеспособности нарастают моноподиально, у особей пониженной жизнеспособности – симподиально. Листья короткочерешковые, с прилистниками. Прилистники почковидные или косо-яйцевидные, рано опадающие. Пластинка листа узко-эллиптическая, с 6–7 парами боковых жилок, мелкопильчатая по краю. Придаточные корни, кроме гипокотила, могут формироваться и на эпикотиле. Они растут быстрее главного корня. Наземный побег у хорошо развитых особей (произрастающих при хорошем освещении) за один вегетативный сезон может развить два элементарных побега, поэтому некоторые особи *S. caprea* на второй год жизни образуют силлептические побеги и, минуя ювенильное, переходят в имматурное состояние.

Имматурные растения (*im*) – ветвящиеся особи с небольшим числом побегов 2–4-го порядка ветвления (рис. 1). В связи с симподиальным нарастанием побегов у *Salix caprea* речь идет не о действительном порядке ветвления, а о порядке осей видимого роста, каждая из которых является симподием. Листья эллиптической формы, почти как у взрослых растений, но меньше по размерам и имеют 6–7 пар боковых жилок. В корневой системе усиленный рост придаточных корней тормозит развитие главного и боковых. Главный корень к концу *im*-состояния у многих особей полностью отмирает.

Виргинильные растения (*V*) – небольшие деревья с очистившимся от боковых ветвей стволом и вполне оформленной продолговато-овальной кроной (рис. 1). Стволик очищается от боковых ветвей на большую высоту (0,5–2,5 м), в кроне возрастает число скелетных ветвей, а также их размеры. В ней помимо удлиненных и промежуточных формируются укороченные побеги. Причем удлиненные побеги встречаются только в верхней части кроны,

а укороченные – в нижней. Промежуточные типы побегов встречаются во всех частях кроны, в том числе и в средней (Недосеко, 1994). Укороченные побеги характеризуются сближенными междоузлиями, и их общая длина не превышает 3 см, промежуточные побеги имеют общую длину более 3 см, но меньше 50 см, а удлиненные побеги – более 50 см (Бобровская, Бобровский, 1991). Типичные для взрослого растения листья длиной 11–18 см и шириной 5–8 см имеют эллиптическую форму, сверху темно-зеленые, снизу сероватые от волосков, по краю волнисто-неравномерно-пильчатые, с 8–9 парами боковых жилок, образующих у краев широкие округлые петли, сеть жилок резко выступает, главные и боковые жилки густоволосистые. Корневая система либо комбинированная, с преобладанием горизонтально растущих придаточных корней, либо полностью придаточная. Глубина проникновения корневой системы 50–150 см, радиус 0,7–4,2 м (табл. 1).

Молодые генеративные деревья (g_1) имеют островершинную широкоовальную крону (рис. 1). Порядок ветвления 6–7. Нижняя часть ствола составляет не более 1/3 всей его длины и покрыта коркой с довольно глубокими трещинами. Крона занимает около половины высоты ствола. Продолжаются процессы «очищения» нижней части ствола от боковых ветвей. В этом возрастном состоянии ива козья впервые цветет и плодоносит. Цветение и плодоношение необильное и нерегулярное, в основном в верхней и средней частях кроны. Годичные приросты уменьшаются (табл. 1), в кроне развиваются в основном побеги промежуточного типа (Недосеко, 1994). В корневой системе не выражен главный корень, от базальной его части отходят горизонтально расположенные придаточные корни. Корневые системы молодых генеративных особей и виргинильных растений отличаются по форме и числу скелетных корней, а размерами последних и всей системы в целом (табл. 1), в частности, она еще больше углубляется, а радиус ее увеличивается. Средневозрастные генеративные деревья (g_2) имеют туповершинную, широкоовальную крону с небольшим количеством отмерших побегов (рис. 1). Порядок ветвления 7–8. Лидирующую ось трудно выделить. Отмирание мелких ветвей кроны способствует пробуждению спящих почек в кроне. Порослевые побеги живут недолго (5–10 лет), но отмирают не полностью, сохраняя живыми базальные участки со спящими почками на них. Средняя длина годичных приростов главной оси уменьша-

Таблица 1

Биоморфологические показатели особей ивы козьей (жизненная форма – одноствольное дерево) семенного происхождения в разных возрастных состояниях

Возрастное состояние	Уровень жизни-ности*	Пределы абсолютного возраста (годы)	Высота особи (м)	Высота прикрепления кроны (м)	Диаметр ствола (см)**	Порядок ветвления	Длина годичных приростов главной оси (см)	Диаметр кроны (м)	Корневая система		Индекс листа	Реальная семенная продуктивность
									глубина проникновения (см)	радиус (м)		
P_1	–	1–3 мес	0,03–0,1	–	0,1–0,3	1	3–10	–	3–4	0,03–0,04	–	–
j	1	1–4	0,1–0,4	–	0,3–0,5	1	6,0–15,2	–	4–10	0,04–0,35	2,55–1,73	–
	2	1–8	0,05–0,25	–	0,1–0,3	–	2,5–6,5	–	3–6	0,03–0,25	–	–
im	1	2–10	0,3–4,0	0,1–0,8	0,5–4,5	2–4	10,5–68,9	0,3–1,2	10–50	0,3–1,4	2,71–1,92	–
	2	5–18	0,15–3,0	0,1–0,5	0,3–3,2	–	4,8–24,8	0,15–0,7	5–30	0,15–0,8	–	–
V	1	7–25	3,6–12,5	0,8–2,5	3,0–14,0	4–6	23,8–115	1,1–3,5	40–150	1,2–4,2	2,46–2,4	–
	2	12–30	2,1–8,3	0,5–1,7	2,5–7,5	–	17,3–42	0,5–2,5	5–85	0,7–3,0	–	–
g_1	1	20–35	10,0–13,5	2,0–3,0	11,0–17,0	6–7	15,8–47,5	2,5–4,5	100–200	2,7–5,0	2,52–2,3	12194000
	2	25–40	7,5–9,5	1,5–2,0	7,0–12,0	–	10,3–22,5	1,8–3,6	65–90	1,7–4,0	–	7814000
g_2	1	30–60	12,5–15,5	2,5–3,2	15,0–25,0	7–8	8,5–23,5	4,1–6,5	200–300	4,5–8,0	2,0–1,88	37423000
	2	35–60	9,0–12,0	1,8–2,7	12,0–17,0	–	5,5–17,8	3,0–5,0	85–150	3,5–6,0	–	26003000
g_3	1	55–95	13,5–17,5	3,0–3,5	25–50	8–9	5,3–10,2	5,5–7,0	250–350	5,5–8,3	1,8–1,5	21530000
	2	45–70	10,5–14,5	2,5–3,0	16,5–30	–	5,0–9,5	4,0–5,8	100–220	4,2–6,5	–	17340000
S	1	90–100	12,5–14,5	3,0–3,5	30–50	6–7	5,3–7,1	3,5–5,5	200–250	3,7–5,5	1,31–1,11	–
	2	65–70	8,5–10,5	2,5–3,0	20–30	–	5,0–6,2	3,0–4,5	80–150	2,5–4,2	–	–

*Уровень жизни-ности: 1 – нормальный, 2 – пониженный; ** диаметр ствола у P_1 , j - и im -растений измеряли на уровне почвы, у остальных – на высоте 1,3 м.

ется (табл. 1). Ствол почти до половины длины покрывает трещиноватая, темно-серая корка взамен серой с коричневатым оттенком, который свойствен более молодым деревьям. Цветение и плодоношение деревьев регулярное, реальная семенная продуктивность максимальная (табл. 1). Корневая система – поверхностно-стержнево-якорная (сравнительно глубокая, с хорошо развитыми поверхностными корнями и отходящими от них якорными корнями).

Старые генеративные особи (g_3) характеризуются широкоокруглой, вторичной, сильно разреженной кроной с большим количеством отмерших скелетных ветвей (рис. 1). Порядок ветвления 8–9. Центральная часть комлевого участка ствола обычно разрушена. Может даже отсутствовать корка на отмерших участках ствола. Для этого возрастного состояния понятие одноствольности весьма относительно, так как в основании ствола у особей нормальной и пониженной жизнеспособности усиленно растут порослевые побеги, которые в своем развитии могут пройти те же возрастные состояния, что и особь семенного происхождения, за исключением стадии проростания. Порослевая ива развивается быстрее семенной, особенно в прегенеративный период. В корневой системе разрушаются основные скелетные корни.

Сенильные особи (S) встречаются очень редко, так как гибель деревьев в связи с поражением стволов гнилью наступает обычно раньше, чем растение потеряет способность к плодоношению. Этому способствуют и ветровалы. Крона почти полностью сухая, живыми остаются отдельные нижние ветви. Порослевые побеги быстро погибают (в течение 5–7 лет). Корневая система почти полностью мертвая. Продолжительность пребывания в этом возрастном состоянии небольшая – до 10 лет (табл. 1). Листья резко отличаются по форме от листьев других возрастных состояний: их листовые пластинки имеют округлую форму с тупой, иногда выемчатой верхушкой; длина 5,7–6,7 см, ширина 5,1–5,5 см. Средняя длина годичных приростов главной оси минимальна и составляет 3,75–4,5 см (табл. 1).

По таким количественным параметрам, как небольшая длительность онтогенеза, высокие темпы роста в прегенеративном периоде, раннее плодоношение и очень большая семенная продуктивность, ива козья проявляет значительное сходство с описанной ранее ивой пятичичиной (Недосеко, 1994) и видами берез (Восточно-европейские..., 1994).

Онторморфогенез многоствольных деревьев

Онторморфогенез многоствольных особей ивы козья был изучен в течение 1990–1993 и 2002–2008 гг. на модельных экземплярах, произрастающих на вырубках, опушках леса, вдоль железнодорожных насыпей, у дорог вместе с другими видами (территория Пустынского заказника Арзамасского р-на Нижегородской обл., район 408-го км г. Арзамаса Нижегородской обл., окрестности пос. Павловская Слобода Истринского р-на Московской обл.).

Развитие жизненной формы многоствольного дерева (Чистякова, 1979, 1987, 1988) или плейокормного дерева (Серебряков, 1962) связано с довольно ранним пробуждением спящих почек в основании ствола. Толчком может послужить задержка роста главной оси или ее отмирание и резкий переход от обитания под пологом к жизни на полном свете (при вывале соседних деревьев). Без вмешательства человека подобные явления в природной обстановке могут быть у липы, ильма, граба и у некоторых видов клена. Увеличению числа стволов, помимо естественных факторов, способствуют и разного рода рубки (Чистякова, 1988).

Развитие многоствольной формы роста – жизненной формы многоствольного дерева связано у ивы козья с ранним пробуждением спящих почек в основании ствола по причине задержки роста материнского стволика или его отмирания в результате изменения условий обитания (резкое осветление или вырубка, ветровалы) или по причине повреждения животными или человеком. Если дочерние стволики образуют придаточную корневую систему, то развитие происходит по типу геоксильного куста (Серебряков, 1962; Истомина, Богомолова, 1991), если нет, то по типу аэроксильного куста. Число дочерних стволов у деревьев-кустов может быть от 2 до 13 и более.

Жизненные формы многоствольных деревьев ивы козья образуются в результате развития побегов из спящих почек базальной части *im*- и *V*-растений (рис. 2). Переход части почек в спящие начинается в состоянии проростка, у которого спящими остаются почки в пазухах семядольных листьев. С возрастом происходит ветвление спящих почек. У ивы козья они трогаются в рост относительно рано (в возрасте 3–8 лет) и долго остаются жизнеспособными (по нашим наблюдениям до 65 лет). У ивы

козьей геоксильные многоствольные деревья могут иметь разное число дочерних стволов (от 5–6 до 13) нескольких генераций (обычно 2–3), в то время как аэроксильные многоствольные деревья имеют дочерние стволы (2–6) одной генерации. Большое количество дочерних стволов в составе геоксильных деревьев объясняется тем, что их придаточное укоренение «снимает нагрузку» с материнской корневой системы, которая одна не может «прокормить» большое количество стволов.

Многоствольные деревья ивы козьей как геоксильного так и аэроксильного происхождения встречаются вместе с другими видами на вырубках, опушках леса, вдоль железнодорожных насыпей, в зарослях у дорог; но многоствольные деревья геоксильного происхождения чаще обитают на более увлажненных участках, в густых зарослях, а деревья аэроксильного происхождения – на сухих (более разреженных или открытых) участках подобных ценозов со значительно меньшей сомкнутостью крон.

Онторморфогенез геоксильных и аэроксильных многоствольных деревьев у ивы козьей на первых этапах (проросток, ювенильное возрастное состояние) проходит так же, как и у одноствольного дерева. Отличия наступают в *im*- или *V*-возрастных состояниях. При формировании жизненной формы геоксильного многоствольного дерева в *im*-возрастном состоянии из спящих почек, расположенных подземно, на ксилоризоме (термин Т.Г. Дервиз-Соколовой, 1966) развиваются побеги, дающие начало дочерним стволикам, на которых развиваются придаточные корни и которые в своем развитии проходят те же возрастные состояния (кроме проростка), что и материнский ствол, отличаясь от него меньшей продолжительностью онтогенеза, меньшими высотой и диаметром кроны, а также семенной продуктивностью (табл. 2). При формировании геоксильной жизненной формы происходит подземное образование новых стволов. У ивы козьей становление жизненной формы на ранних этапах онтоморфогенеза происходит так же, как и у гипогегенно-геоксильного кустарника – лещины обыкновенной (настоящего кустарника, по И.Г. Серебрякову, 1962) и геоксильного многоствольного дерева ивы пятитычинковой (Недосеко, 1994).

При формировании аэроксильного многоствольного дерева в *im*- и *V*-состояниях формирование дочерних стволиков происходит из спящих почек базальной части растения, расположенной надземно (рис. 2). Далее кущение продолжается за счет формиро-

вания дочерних стволов 2-го порядка из спящих почек на базальных частях дочерних стволов 1-го порядка. Образовавшиеся таким образом дочерние стволы проходят в своем развитии те же возрастные состояния (кроме проростка), что и материнский, отличаясь от него меньшими продолжительностью онтогенеза, высотой и диаметром кроны, а также семенной продуктивностью.

При рассмотрении онтоморфогенеза многоствольного дерева ивы козьей аэроксильного происхождения можно сделать вывод, что в виргинильном возрастном состоянии формируется жизненная форма аэроксильного кустарника с надземным ветвлением осей. Эта жизненная форма сохраняется до конца онтогенеза.

Онторморфогенез аэроксильного многоствольного дерева *Salix caprea* проходит так же, как и у аэроксильного кустарника караганы древовидной (Ревякина, 1987).

Сравнение количественных параметров одно- и многоствольных деревьев *Salix caprea* и их изменения в ходе онтоморфогенеза

Как было показано выше, общий ход онтоморфогенеза не отличается у возникших из семян одноствольных растений и у дочерних стволов, развивающихся в пределах многоствольного дерева из спящих почек. При сравнении количественных параметров онтоморфогенезов изученных жизненных форм видно, что они (параметры) делятся на две группы: 1) близкие по значениям; 2) различающиеся. К первой группе относятся порядок ветвления и индекс листовой пластинки. У особой ивы козьей разных жизненных форм во всех возрастных состояниях у особой ивы козьей разных жизненных форм во всех возрастных состояниях порядок ветвления одинаковый. Необходимо иметь в виду, что у многоствольных деревьев учитывался порядок ветвления боковых скелетных осей, каждая из которых является осью 2–4-го порядков, т.е. истинный порядок ветвления выше, чем у одноствольной жизненной формы. Во взрослом состоянии (g_1 , g_2) индекс листа у особой ивы козьей разных жизненных форм примерно одинаков и находится в диапазоне 2,5–2,0. Ко второй группе параметров (различающихся по значениям) относятся пределы абсолютного возраста, общая высота, высота прикрепления кроны, диаметр кроны, длина годичных приростов главной оси, глубина проникновения и радиус корневой системы.

Таблица 2

Биоморфологические показатели особой ивы козьей многоствольных жизненных форм семенного происхождения в разных возрастных состояниях

Возрастное состояние	Пределы абсолютного возраста (годы)	Высота особи (м)	Высота прикрепления кроны (м)	Диаметр ствола** (см)	Порядок ветвления	Длина годичных приростов главной оси (см)	Диаметр кроны (м)	Корневая система		Индекс листа	Реальная семенная продуктивность
								глубина проросков (см)	радиус (м)		
P_1	1	0,03-0,05	-	0,01-0,07	1	3-4	-	3-4	0,03-0,04	-	-
	2	0,03-0,1	-	0,1-0,3		3-10	-	3-10	0,03-0,04	-	-
j	1	0,05-0,4	-	0,2-0,5	1	6,0-15,0	-	4-10	0,04-0,3	2,55-1,73	-
	2	0,1-0,4	-	0,1-0,5		4,8-15,6	-	3-9	0,04-0,35	-	-
im	1	0,4-1,5	0,1-0,2	0,5-2,2	2-4	12,1-49,3	0,15-0,8	10-45	0,3-1,2	2,7-2,08	-
	2	0,45-1,7	0,15-0,25	0,4-2,0		11,5-35,6	0,14-0,7	10-40	0,26-1,0	-	-
V	1	1,5-4,0	0,13-0,045	2,0-5,5	4-6	22,5-83,5	0,8-2,5	30-110	0,8-3,5	2,57-2,4	-
	2	1,6-4,5	0,15-0,5	2,5-6,0		22,0-105	0,6-2,2	35-130	1,0-3,7	-	-
g_1	1	3,5-6,5	0,35-1,0	4,5-10,0	6-7	38,0-58,5	1,5-3,5	80-130	2,1-3,9	2,53-2,5	7173470
	2	3,5-7,0	0,3-1,2	4,0-8,0		36,4-75,6	1,4-3,0	90-150	2,5-4,0	-	-
g_2	1	5,0-9,5	1,0-1,5	10,0-14,0	7-8	15,8-42,1	3,0-5,5	120-180	3,5-6,0	2,28-2,12	20820000
	2	5,0-10,0	0,9-1,6	8,0-12,5		14,2-40,0	2,5-5,0	120-200	3,4-6,4	-	-
g_3	1	8,5-10,0	1,3-1,9	12,5-17,0	8-9	8,5-23,5	4,0-5,5	150-200	4,2-6,0	1,8-1,71	16110300
	2	9,0-11,0	1,5-2,0	12,0-15,5		7,5-19,8	4,5-6,0	150-230	4,8-6,5	-	-
S	1	6,5-8,5	1,3-1,7	15,0-17,0	6-7	5,3-9,1	3,0-5,0	70-130	4,2-5,0	1,31-1,11	-
	2	7,5-9,0	1,5-1,8	15,5-20,0		5,2-8,5	3,5-5,5	80-150	4,0-6,0	-	-

*Происхождение: 1 – геосильное дерево-куст; 2 – аэросильное дерево-куст; ** диаметр ствола у P_1, j - и im -растений измеряли на уровне почвы, у остальных – на высоте 1,3 м.

У растений разной жизненной формы пределы абсолютного возраста и общая высота различаются (табл. 1, 2). Наибольшие значения этих параметров у одноствольного дерева, наименьшие – у аэроксильного многоствольного дерева. Различия в высоте прикрепления кроны у разных жизненных форм ивы козьей можно объяснить тем, что неодинаковы их общая высота и габитус. Диаметр ствола максимален у одноствольного дерева. У многоствольных деревьев измеряли диаметр дочерних стволов, суммарная площадь поперечного сечения которых больше, чем у одноствольного дерева, так как этот показатель коррелирует с количеством стволов в комплексе.

Общий диаметр кроны наибольший у жизненной формы многоствольного дерева (до 7,5 м), что обусловлено присутствием еще нескольких (от 5–9 до 13) дочерних стволов.

У особей всех изученных жизненных форм *S. carnea* максимальный годичный прирост происходит во взрослом вегетативном состоянии. В целом у одноствольного дерева этот показатель выше во всех возрастных состояниях, что, вероятно, связано с большей высотой и большим абсолютным возрастом.

Глубина проникновения и радиус корневой системы максимальны у одноствольного дерева (350 см и 8,3 м соответственно), а минимальны у аэроксильного многоствольного дерева (200 см и 6,0 м). Видимо, эти параметры коррелируют с общей высотой и экологической приуроченностью.

Вследствие поливариантности развития в ходе онтоморфогенеза у *Salix carnea* во взрослом состоянии образуются жизненные формы одноствольного дерева и многоствольных деревьев-кустов. Жизненные формы ивы козьей отличаются количественными (число основных скелетных осей

и их основные характеристики) и качественными (способ формирования главной оси) признаками. В зависимости от способа кущения многоствольные деревья могут быть отнесены к аэроксильному или геоксильному типам, причем их формирование происходит различно. При общем сходстве начальных этапов онтоморфогенеза различия наступают в имматурном или виргинильном возрастном состоянии. У жизненной формы геоксильного многоствольного дерева новые скелетные оси образуются из подземно расположенных спящих почек ксилоризома, а у аэроксильного дерева – из надземно расположенных почек.

Выделенные жизненные формы *S. carnea* встречаются в разных условиях произрастания. Одноствольная жизненная форма – преимущественно лесная. Жизненные формы многоствольных деревьев у ивы козьей могут встречаться в пределах одного фитоценоза: естественного или искусственного (опушки, вырубки, насыпи). Однако аэроксильные многоствольные деревья по сравнению с геоксильными жизненными формами чаще всего встречаются на более разреженных или открытых участках подобных ценозов, характеризующихся значительно меньшей сомкнутостью крон и меньшей влажностью почвы. Таким образом, как и в случае с *S. pentandra*, мы приходим к выводу, что жизненная форма аэроксильного многоствольного дерева более светолюбива, чем геоксильного, т.е. улучшение освещенности инициирует процесс «кущения».

Разнообразие жизненных форм ивы козьей в пределах одного фитоценоза способствует удержанию за видом периодически освобождающихся в сообществах экологических ниш и тем самым повышает устойчивость вида в ценозах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобровская Н.Е., Бобровский М.В. Модель детальной структуры листового дерева // Результаты фундаментальных исследований по приоритетным научным направлениям лесного комплекса страны. Науч. тр. МЛГИ. Вып. 242. М., 1991. С. 38–42.

Буланая М.В. Варианты жизненных форм черемухи обыкновенной (*Prunus padus* L.) в разных частях ареала // Жизненные формы в экологии и систематике. М., 1986. С. 81–86.

Буч Т.Г. Вопросы хранения семян ивы и тополей. // Исследования по биологии и биохимии прорастания. М., 1960. С. 219–239.

Восточно-европейские широколиственные леса. М., 1994.

Дервиз-Соколова Т.Г. Анатомо-морфологическое строение *Salix polaris* Wahlb и *Salix phlebophylla* Anderss // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1966. Т. 71. Вып. 2. С.28–38.

Дервиз-Соколова Т.Г. О стланиковом характере роста деревянистых растений на примере *S. viminalis* L. // Биол. науки. 1967. № 11. С. 64–70.

Дервиз-Соколова Т.Г. Жизненные формы ив Северо-Востока СССР // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 7. С. 975–982.

Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники: методические разработки для

студентов биологических специальностей. Ч. 1 / Под ред. О.В. Смирновой. М., 1989. 102 с.

Заугольнова Л.Б. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии растений). М., 1988.

Истомина И.И., Богомолова Н.Н. Поливариантность онтогенеза и жизненные формы лесных кустарников // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 96. Вып. 4. С. 68–78.

Комарова Т.А. Семенное возобновление растений на свежих гаях (Леса Южного Сихотэ-Алиня). Владивосток, 1986. 221 с.

Мазуренко М.Т. Онтогенез жимолости камчатской в условиях глубокого затенения // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83. Вып. 1. С. 99–105.

Мазуренко М.Т. Онтогенез багульника стелющегося в различных экологических условиях // Экология. 1981. № 1. С. 27–32.

Мазуренко М.Т. Биоморфологическая изменчивость северных кустарничков в зависимости от субстрата. // Экология. 1984. № 5. С. 73–76.

Мазуренко М.Т. Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера. М., 1986. 196 с.

Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. К биолого-морфологической характеристике кустарничков таежной зоны Восточной Сибири // Биология и продуктивность растительного покрова Северо-Востока СССР. Владивосток, 1976. С. 3–48.

Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Структура и морфогенез кустарничков. М., 1977. 160 с.

Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Биоморфологическая изменчивость и ее связь с таксонообразованием у растений (на примере семейства вересковых) // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М., 1981. С. 12–30.

Недосеко О.И. Поливариантность жизненных форм у ивы пятильничковой *Salix pentandra* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 5. С. 105–118.

Никишин Ф.М. Биологические особенности семян и вегетативное размножение *Salicaceae* умеренной зоны // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 10. С. 1473–1478.

Полтинкина И.В. Онтогенез, численность и возрастной состав ценопопуляций клена полевого в широколиственных лесах европейской части СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90. Вып. 2. С. 79–88.

Рахтеенко И.Н. Рост и взаимодействие корневых систем древесных растений. Минск, 1963. 254 с.

Ревякина М.П. Биоморфология и ценотическая роль караганы древовидной (*Caragana arborescens* Lam.) на Салаирском кряже: Дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1987. 257 с.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.

Ситникова О.А. О причине быстрой потери всхожести семян тополя и ивы. // ДАН СССР. 1950. Т. 70. № 4. С. 719–722.

Чистякова А.А. О жизненной форме и вегетативном размножении липы сердцевидной // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83. Вып. 2. С. 129–137.

Чистякова А.А. Биологические особенности вегетативного возобновления основных пород в широколиственных лесах // Лесоведение. 1982. № 2. С. 11–17.

Чистякова А.А. Поливариантность онтогенеза и типы поведения деревьев широколиственных лесов // Популяционная экология растений. М., 1987. С. 39–43.

Чистякова А.А. Жизненные формы и их спектры как показатель состояния вида в ценозе (на примере широколиственных деревьев) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93. Вып. 6. С. 93–105.

Halle F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B. Tropical trees and Forest. An Architectural Analysis. N.Y., 1978. 312 p.

Harper J.L. Population biology of plant. L.; N.Y., 1977. 892 p.

Поступила в редакцию 26.06.09

VARIETY OF LIFE FORMS OF *SALIX CAPREA* L.

O.I. Nedoseko

Owing to polyalternativeness of development in the course of ontomorphogenesis at *S. caprea* in an adult condition life forms of singletrunk tree and multitruk trees-bushes are formed. Depending on a way of bushing out multitruk trees can be referred to aerocsyllle or geocsylic types. Distinguished life forms of are met *S. caprea* in different conditions of growth. Ontogenesis of life forms of singletrunk tree and multitruk tree-bushes is described. In the course of ontogenesis four age periods are distinguished and all age conditions are described. Biomorphological indices for each age conditions are given.

Key words: life forms, ontomorphogenesis, singletrunk tree, multitruk trees-bushes.

Сведения об авторе: Недосеко Ольга Ивановна – доцент кафедры общей биологии и химии Арзамасского государственного педагогического института им. А.П. Гайдара, канд. биол. наук (nedoseko@bk.ru).

УДК 581.16

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРОЯВЛЕНИЙ САМОНЕСОВМЕСТИМОСТИ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОДСЕМЕЙСТВА SPIRAEOIDEAE (ROSACEAE)

Н.Г. Широкова

Показано, что ингибирование собственной пыльцы у *Ph. opulifolia* происходит обычно во время роста пыльцевых трубок в стилодиях, а у *S. sorbifolia* – на стадиях прилипания пыльцы к рыльцу, выхода пыльцевых трубок (возможно, также их контакта с пелликулой и кутикулой рыльца) и редко – в стилодиях. У видов рода *Spiraea* преобладают ранние стадии ингибирования собственной пыльцы – прилипание к рыльцу, выход пыльцевых трубок и, возможно, их контакт с пелликулой и кутикулой рыльца.

Ключевые слова: самонесовместимость, Spiraeoideae, изменчивость.

Одним из наиболее эффективных механизмов, препятствующих самооплодотворению у цветковых растений, является самонесовместимость – неспособность фертильного гермафродитного растения к образованию зигот из яйцеклеток после самоопыления (Вишнякова, 1989; Nettancourt, 1977)

Принято выделять два основных типа самонесовместимости – гаметофитный и спорофитный (Lewis, 1954). При гаметофитной самонесовместимости реакция пыльцы зависит только от ее собственного (гаплоидного) генотипа, а спорофитная самонесовместимость определяется генотипом диплоидных тканей спорофита. Кроме того, основные типы самонесовместимости различаются и по ряду структурных характеристик. Так, видам с гаметофитным типом свойственны двуклеточная пыльца, влажное рыльце, простые пыльцевые покрытия (полленкитт) и полый столбик; ингибирование (торможение прорастания) собственной пыльцы при гаметофитной самонесовместимости обычно происходит в столбиках (стилодиях) пестиков или плодолистиков. Виды со спорофитным типом имеют трехклеточную пыльцу, сухое рыльце, сложные пыльцевые покрытия (трифина) и сплошной столбик. Ингибирование собственной пыльцы происходит в ходе ее контакта с рыльцем на одной из нижеперечисленных стадий (Вишнякова, 1991, 1994, 1997; Brewbaker, 1957):

прикрепление (прилипание) пыльцевых зерен к рыльцу;

прорастание пыльцы (выход пыльцевых трубок);

проникновение пыльцевых трубок через пелликулу и кутикулу рыльца;

рост трубки в тканях рыльца.

Основными проявлениями реакции ингибирования считают полное отсутствие прорастания пыльцы или замедленное ее прорастание с последующим полным прекращением роста (Линскенс, 1973).

С точки зрения многих исследователей (Суриков, 1991; Brewbaker, 1957; Pandey, 1960), структурные признаки реакции отторжения собственной пыльцы у видов с гаметофитной самонесовместимостью являются более примитивными, чем у видов со спорофитным контролем. Распознавание и ингибирование собственной пыльцы в столбиках или стилодиях рассматривается как менее экономичное, а потому и менее совершенное, чем ингибирование на рыльце. На сравнительную примитивность гаметофитного типа указывает и то, что он характерен для представителей таких порядков, как Magnoliales и Nymphaeales, тогда как спорофитный тип обнаруживается у высокоорганизованного семейства Asteraceae (Вишнякова, 1997).

Относительно происхождения основных типов самонесовместимости не существует единого мнения. Известны аргументы как в пользу их независимого происхождения (Haring et al., 1990) и даже более раннего появления спорофитного типа (Zavada, 1984), так и в пользу возникновения спорофитного типа из гаметофитного (Суриков, 1991; Pandey, 1960).

Одним из доводов в пользу преемственности между типами является свойственная обоим системам локализация продуктов гена *S* в интине пыльцевого зерна (Вишнякова, 1991; Heslop-Harrison, 1975). Еще одним аргументом можно считать имеющуюся в рыльце компетенцию узнавания пыльцы у спорофитного типа и тенденцию к ее приобретению – у гаметофитного. Действительно, у некоторых видов с гаметофитной самонесовместимостью (Вишнякова, 1997; Emerson, 1940; Necht, 1963; Nettancourt, 1977; Heard, Beadle, 1980; Owens, 1981; Heslop-Harrison, 1982) отмечено ингибирование собственной пыльцы в тканях рыльца, что принято объяснять смещением реагентов самонесовместимости в апикальные части пестика.

И.М. Суриков (1972) указывает на наличие внутривидовой изменчивости внешних проявлений реакции ингибирования: «У самонесовместимых видов имеются все переходы от подавления прорастания пыльцы на рыльце растений к торможению роста пыльцевых трубок в разных участках столбика и, наконец, к подавлению в тканях завязи...». По данным М.А. Вишняковой (1997), проявления такой изменчивости возможны не только на внутривидовом уровне, но также у видов и родов в пределах отдельных семейств. Вместе с тем виды, принадлежащие к одному семейству, обычно имеют один и тот же генетически обусловленный тип самонесовместимости.

В связи с этим значительный интерес представляет исследование проявлений самонесовместимости в семействе Rosaceae. Известно, что для представителей этого семейства характерна самонесовместимость гаметофитного типа (Вишнякова, 1994; Heslop-Harrison J., 1975). Ингибирование прорастания собственной пыльцы у них обычно происходит в столбиках (стилодиях), однако наряду с этим у ряда видов отмечено участие в этом процессе также и рыльца. Так, у самонесовместимых сортов *Malus domestica* Borkh в условиях самоопыления число пыльцевых зерен, закрепляющихся на рыльцах, оказывается значительно меньшим, чем при перекрестном опылении (Крылова, 1981). Рост собственных пыльцевых трубок, как правило, прекращается в стилодиях, но у отдельных сортов – уже на рыльце (Крылова, 1978; Суриков, Вишнякова, 1988). У ряда сортов *Cerasus vulgaris* Mill. при самоопылении также уменьшается количество прорастающей пыльцы. При этом еще на стадии прорастания пыльцевых зерен на рыльце проявляются многочисленные

аномалии их роста и развития; многие пыльцевые зерна совсем не прорастают (Удачина, Поддубная-Арнольди, Еникеев, 1976; Котоман, 1978). У *Prunus avium* L. об участии рыльца в узнавании собственной пыльцы свидетельствуют опыты по удалению рыльца – это позволяет преодолеть самонесовместимость, обычно выражающуюся в ингибировании пыльцевых трубок в стилодии (Вишнякова, 1989; Raff, Knox, 1977). У некоторых сортов *P. domestica* L. на рыльце прорастает много собственных пыльцевых зерен, но их рост тут же в районе рыльца прекращается; известны также случаи, когда собственная пыльца вызывает отмирание клеток рыльца (Котоман, 1973). У дикорастущих форм *Rubus idaeus* L. ингибирование собственной пыльцы начинается уже с момента попадания ее на рыльце (Исаева, Широкова, 1998; Широкова, 2005).

Наименее исследованы проявления самонесовместимости у видов, относящихся к подсемейству *Spira-eoideae*. В связи с этим настоящая работа посвящена изучению разнообразия внешних проявлений самонесовместимости у ряда представителей этого подсемейства.

Материал и методика

В исследования включено пять видов: *Physocarpus opulifolia* (L.) Maxim.; *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br.; *Spiraea betulifolia* Pall., *S. media* Schmidt и *S. salicifolia* L.

Материал для изучения *Physocarpus opulifolia* был собран на территории Звенигородской биологической станции МГУ в 2004 г., а материал для изучения остальных четырех видов – в Государственном ботаническом саду РАН: *Spiraea media* – в 2006–2007 гг., *S. betulifolia*, *S. salicifolia* и *Sorbaria sorbifolia* – в 2009 г.

Для оценки возможности самопроизвольного попадания собственной пыльцы на рыльца плодолистиков у изучаемых видов собирали и фиксировали цветки разных возрастов (от бутона за сутки перед распусканием до цветка на стадии отпадания лепестков). Фиксированный материал исследовали с помощью бинокулярного микроскопа МБС-9 и оценивали взаимное положение рылец и пыльников.

Над прорастанием пыльцы в плодолистиках изучаемых видов наблюдали как в условиях изоляции от опылителей, так и (в качестве контроля) в условиях свободного опыления. Для изоляции в соцветиях отмечали бутоны, готовые распуститься, после чего соцветия закрывали марлевыми мешоч-

ками. В качестве контроля использовали бутоны такого же возраста, оставленные открытыми для насекомых. Как изолированные, так и свободно опылявшиеся цветки начинали собирать и фиксировать 70%-м спиртом через сутки после распускания. Сборы проводили ежедневно в течение четырех–пяти дней (со второго до пятого–шестого дня после распускания); каждая выборка составляла не менее 25 цветков. Время начала сбора и интервал между сборами определяли, исходя из имеющихся данных о длительности прогамной фазы оплодотворения и отдельных ее стадий в различных вариантах опыления у представителей семейства Rosaceae (Удачина и др., 1976; Котоман, 1978; Крылова, 1981; Широкова, 2005). В дальнейшем из фиксированных цветков вычленили плодолистики и окрашивали их анилиновым синим по методике О.В. Мочаловой и Л.В. Голышкина (1981), модифицированной нами для световой микроскопии. Для микроскопических исследований использовали микроскоп «МБИ-1». Подсчитывали число плодолистиков с пылью, закрепившейся на рыльцах, и с пыльцевыми трубками, проникшими в стилодии, а также измеряли длину пыльцевых трубок и стилодиев с помощью винтового окуляр-микрометра, а также вычисляли отношение длины пыльцевой трубки к длине стилодия. Отмечали число плодолистиков с пыльцевыми трубками, достигшими завязи.

Фотографии препаратов были получены с помощью микроскопа «БИОЛАМ И» и цифровой фотокамеры Omni Vision A511+.

Для статистической обработки данных использовали программы STATISTICA 6.0 (Windows).

Результаты исследования

Строение цветка как фактор, определяющий возможность самоопыления. Вероятность самопроизвольного попадания пыльцы на рыльца плодолистиков своего цветка у изученных представителей подсемейства *Spiraeoideae* не одинакова в цветках различного возраста и определяется как взаимным положением рылец и пыльников, так и наличием пыльцы во вскрывшихся пыльниках.

Еще в бутонах за сутки до распускания пыльники некоторых тычинок (чаще всего наружных, но у *Sorbaria sorbifolia* – также и внутренних) расположены чуть выше рылец или на одном уровне с ними, что благоприятствует самоопылению. Однако

фактически самоопыление на этой стадии маловероятно, так как пыльники к этому времени обычно еще не вскрываются.

Когда цветки изучаемых видов распускаются, их тычиночные нити, как правило, растут со скоростью, превышающей скорость роста стилодиев и завязей плодолистиков. При этом у *Physocarpus opulifolia* пыльники тычинок наружного круга оказываются чуть выше рылец или на одном уровне с ними, а пыльники тычинок среднего круга – вровень с рыльцами или чуть ниже их (рис. 1, а); пыльники тычинок внутреннего круга располагаются ниже рылец.

У *Sorbaria sorbifolia* и *Spiraea betulifolia* выше рылец располагаются пыльники обоих кругов тычинок – внутреннего и наружного (рис. 1, б, в), а у *Spiraea media* и *S. salicifolia* (рис. 1, г, д) – лишь наружного. Пыльники к этому сроку обычно вскрываются, и самоопыление становится возможным.

На второй день после распускания вероятность самоопыления у *Ph. opulifolia* снижается в результате изменения положения рылец относительно пыльников (рыльца поднимаются вверх за счет роста завязей плодолистиков), а также истощения запаса пыльцы в пыльниках. К этому времени обычно опадают лепестки, и цветок увядает.

У *Sorbaria sorbifolia* лепестки опадают также на второй день после распускания цветка. Положение пыльников относительно тычинок не меняется в сравнении с предыдущим днем; однако вероятность самоопыления все же снижается за счет уменьшения запаса пыльцы в пыльниках.

У *Spiraea* spp. период от распускания цветков до их увядания занимает пять дней. При этом у *S. media* и *S. betulifolia* взаимоположение рылец и пыльников не меняется в течение всего периода, а у *S. salicifolia* на второй день пыльники внутреннего круга тычинок поднимаются на уровень рылец. Вероятность самоопыления в цветках старших возрастов уменьшается главным образом вследствие истощения запаса пыльцы в пыльниках.

Таким образом, вероятность самоопыления (попадания пыльцы на рыльца своего цветка) у всех исследованных видов наиболее высока в первый день после распускания цветков, так как цветки в этом возрасте обладают не только благоприятным взаимоположением рылец и пыльников, но и наибольшим запасом пыльцы в недавно вскрывшихся пыльниках.

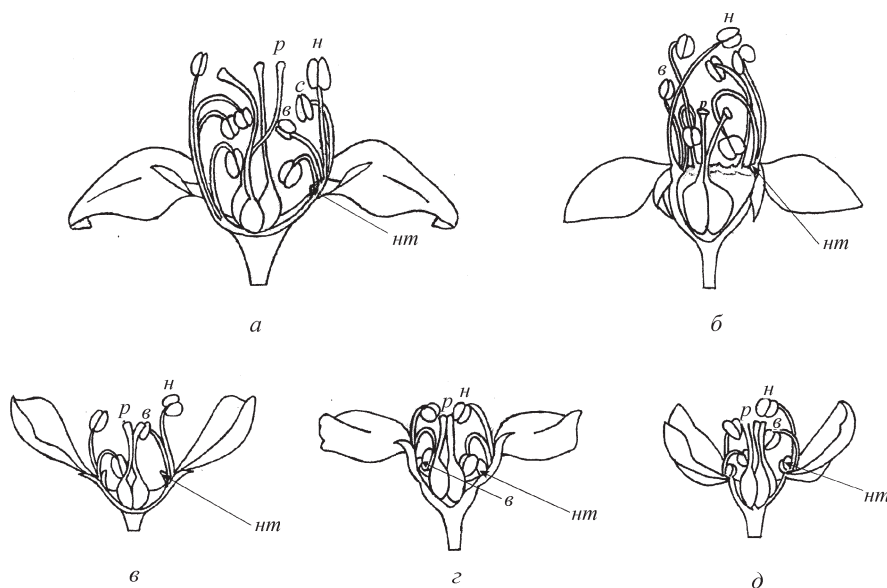


Рис. 1. Взаимное положение рылец и пыльников в первый день после распускания цветков у представителей подсемейства Spiraeoideae: а – *Physocarpus opulifolia* (L.) Maxim.; б – *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br.; в – *Spiraea betulifolia* Pall.; г – *Spiraea media* Schmidt; д – *Spiraea salicifolia* L. (н – тычинки наружного круга; с – тычинки среднего круга; в – тычинки внутреннего круга; п – рыльце; нт – нектароносная ткань)

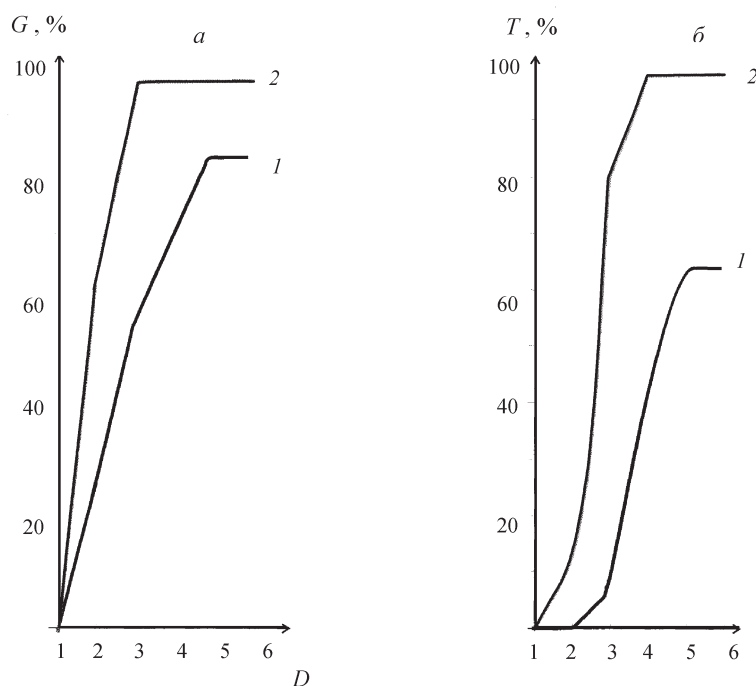
Насекомые начинают посещать цветки исследуемых видов также в первый день после их распускания; таким образом, в этот день велика вероятность не только самоопыления, но и перекрестного опыления.

Самонесовместимость. Закрепление собственной пыльцы *Physocarpus opulifolia* на поверхности рылец происходит несколько позже, чем пыльцы из других цветков этого вида, приносимой агентами опыления. Данное различие обнаруживается на второй день после распускания цветков – через сутки после самоопыления (а также начала посещения цветков насекомыми). Действительно, если при свободном опылении *Ph. opulifolia* закрепившаяся пыльца к этому моменту отмечена на поверхности большинства рылец, то в условиях изоляции – лишь на сравнительно немногих (рис. 2, а, верх). К тому же число пыльцевых зерен на рыльцах изолированных цветков значительно меньше, чем при свободном опылении (рис. 3, а). Отсутствие пыльцы на поверхности рылец изолированных цветков *Ph. opulifolia* можно объяснить ее смыванием при фиксации: известно (Вишнякова, 1994), что это явление типично для видов, у которых ингибирование собственной пыльцы происходит уже во время ее прилипания к рыльцу – на самой ранней стадии прорастания.

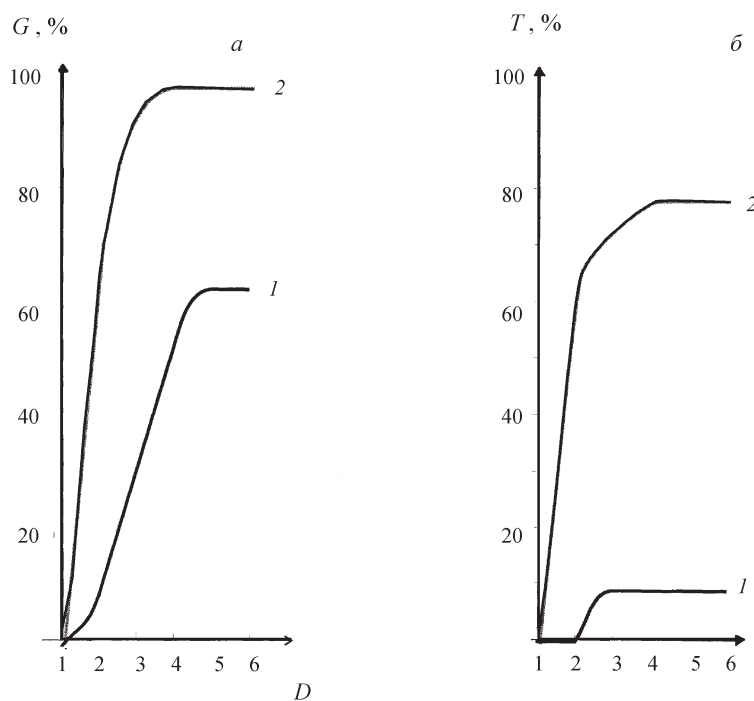
Однако впоследствии закрепление собственной пыльцы на поверхности рылец все же происходит – уже на третий день после распускания цветков число плодолистиков с закрепившейся пылью возрастает до 54%, а к пятому–шестому дню достигает 84% (рис. 2, а, верх). Увеличивается также число пыльцевых зерен на каждом рыльце (рис. 3, б).

Прорастание пыльцевых трубок в ткани рыльца и стилодия в условиях изоляции происходит также позже, чем при свободном опылении. На второй день после распускания цветков пыльцевые трубки в рыльцах и стилодиях изолированных цветков полностью отсутствуют, на третий – встречаются лишь в единичных случаях (рис. 2, б, верх). Даже на шестые сутки отмечены плодолистики с пыльцевыми зернами на рыльцах, но без пыльцевых трубок в рыльцах и стилодиях; такие плодолистики составляют 33% от общего числа исследованных и 22% от числа плодолистиков с пылью, закрепившейся на рыльцах. По-видимому, в этих случаях так и не происходит прорастания собственных пыльцевых трубок в глубь рыльца (а тем более в стилодии).

Собственные пыльцевые трубки, проникшие в стилодии, растут в них медленно и прекращают рост, достигнув чуть менее половины длины стилодия. Не выявлено ни одного случая достижения собственными пыльцевыми трубками завязи, тогда



Physocarpus opulifolia



Sorbaria sorbifolia

Рис. 2. Закрепление пыльцы на поверхности рылец и прорастание ее в глубь рылец и в стилодии у *Physocarpus opulifolia* и *Sorbaria sorbifolia*: а – закрепление пыльцы на поверхности рылец; б – прорастание пыльцевых трубок в рыльца и стилодии (1 – условия самоопыления, 2 – условия свободного опыления); G – число плодолистиков с пыльцевыми зёрнами, закрепившимися на поверхности рыльца (% от общего числа исследованных плодолистиков); T – число плодолистиков с пыльцевыми трубками, проникшими в рыльца и стилодии (% от общего числа исследованных плодолистиков); D – возраст цветков (в днях после распускания)

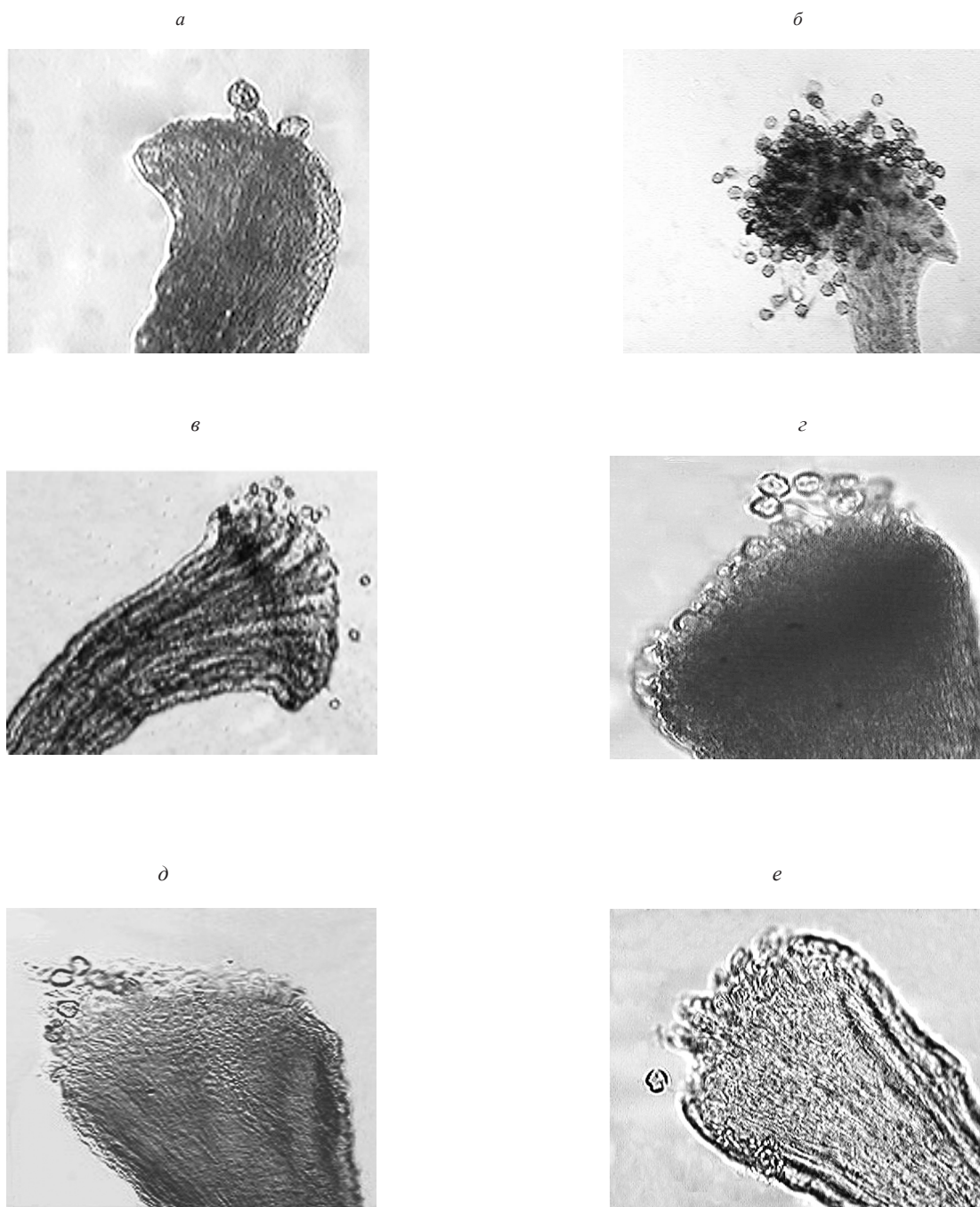


Рис. 3. Пыльца, закрепившаяся на поверхности рылец исследуемых видов в условиях изоляции от насекомых-опылителей: *a* – *Physocarpus opulifolia*, 2-й день после распускания цветков; *б* – *Ph. opulifolia*, 6-й день после распускания цветков; *в* – *Sorbaria sorbifolia*, 6-й день после распускания цветков; *г* – *Spiraea betulifolia*, 5-й день после распускания цветков; *д* – *S. media*, 5-й день после распускания цветков (2006 г.); *е* – *S. salicifolia*, 6-й день после распускания цветков

как при свободном опылении на пятые–шестые сутки после распускания цветков пыльцевые трубки достигают завязи почти во всех плодолистиках. Для *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br. в условиях изоляции

также характерно позднее закрепление пыльцы на поверхности рылец: на вторые сутки после распускания цветков немногочисленные пыльцевые зерна отмечены лишь у единичных плодолистиков.

Различие этих показателей в условиях самоопыления и свободного опыления показано на рисунке (рис. 2, а, низ). Впоследствии число плодолистиков с пыльцой на рыльце у изолированных цветков увеличивается, но даже к пятому–шестому дню оно достигает лишь 65% от общего числа исследованных, что существенно меньше, чем у *Ph. opulifolia* в том же возрасте: проверка по критерию Манна–Уитни показала достоверность этого различия при уровне значимости меньше 0,05. Кроме того, пыльцевые зерна на рыльцах *S. sorbifolia* не так многочисленны, как у *Ph. opulifolia* (рис. 3, в). В случае *S. sorbifolia* у 47% (от общего числа исследованных) плодолистиков насчитывалось менее десятка пыльцевых зерен (у *Ph. opulifolia* это явление отмечено лишь в 22% случаев). Прорастание собственных пыльцевых трубок в ткани рыльца и стилодия у *S. sorbifolia* начинается не раньше третьего дня после распускания цветка (рис. 2, б, низ) и происходит сравнительно редко. Даже на пятый–шестой день плодолистики без пыльцевых трубок в рыльцах и стилодиях составляют почти 80% от общего числа исследованных и 60% от числа плодолистиков с пыльцой на поверхности рылец. Это значительно больше, чем у *Ph. opulifolia* в том же возрасте. Пыльцевые трубки обычно прекращают рост в стилодиях, достигнув лишь немногим более половины их длины.

Для видов рода *Spiraea* характерно наиболее позднее (среди изученных нами представителей подсемейства Spiraeoideae) закрепление собственной пыльцы на поверхности рылец. У *S. betulifolia* оно происходит на пятый день после распускания цветков (рис. 3, з), а у *S. salicifolia* – на шестой (рис. 3, е); до этого отдельные пыльцевые зерна присутствуют лишь на единичных рыльцах. Итоговое (достигнутое к пятому и шестому дню) число плодолистиков с пыльцой на рыльце составляет у *S. betulifolia* 44%, а у *S. salicifolia* – 52%, что достоверно меньше, чем к тем же срокам у *Ph. opulifolia* (отличие от *Sorbaria sorbifolia* выражено не так четко). Таким образом, на рыльцах почти половины плодолистиков этих видов закрепления собственной пыльцы так и не происходит. Даже закрепившиеся на рыльцах пыльцевые зерна практически не прорастают в рыльца и стилодии. При этом в условиях свободного опыления у *Spiraea betulifolia* и *S. salicifolia* к пятому–шестому дню после распускания цветков пыльца закрепляется на большинстве рылец (соответственно в 74 и 93%

Итоговые значения показателей, характеризующих закрепление собственной пыльцы на рыльцах и прорастания ее в стилодии у представителей подсемейства Spiraeoideae

Вид	<i>P</i>	<i>Q</i>	<i>T</i>
<i>Physocarpus opulifolia</i>	84,37	62,88	62,58
<i>Sorbaria sorbifolia</i>	63,55	13,68	18,51
<i>Spiraea betulifolia</i>	44,74	18,37	0
<i>S. media</i> , 2006 г.	5,95	3,57	1,33
<i>S. media</i> , 2007 г.	34,04	15,22	2,13
<i>S. salicifolia</i>	52,27	7,95	3,41

Примечание. *P* – число плодолистиков с пыльцой, закрепившейся на поверхности рылец; *Q* – число плодолистиков, имеющих на поверхности рыльца не менее 10 пыльцевых зерен; *T* – число плодолистиков с пыльцевыми трубками в рыльцах и стилодиях. Все три показателя выражены в процентах от общего числа исследованных плодолистиков.

случаев), прорастает в рыльца и стилодии (в 55 и 84% случаев), а некоторые пыльцевые трубки достигают завязи (в 33 и 11% случаев). У *Spiraea media* (рис. 3, д) в 2006 г. практически не было отмечено собственной пыльцы на поверхности рылец даже на пятые сутки после распускания цветков. При этом в условиях свободного опыления к тому же сроку пыльца закреплялась на рыльцах у 94% исследованных плодолистиков; пыльцевые трубки проникали в глубь рыльца и в стилодии у 78% плодолистиков, а у 48% уже достигали завязи. В 2007 г. собственная пыльца закреплялась на рыльцах несколько активнее: на четвертые сутки число плодолистиков с пыльцой на рыльце составляло 11%, на пятые – 22%, а на шестые – 34%. Однако ни в 2006, ни в 2007 гг. собственные пыльцевые трубки почти не прорастали в рыльца и стилодии (как у *S. betulifolia* и *S. salicifolia*).

Обсуждение результатов

Значения основных показателей, характеризующих взаимодействие прорастающей собственной пыльцы изученных видов с рыльцами и стилодиями плодолистиков, сведены в таблице.

Среди изученных видов *Ph. opulifolia* выделяется наибольшим итоговым (достигнутым к пятому–шестому дню после распускания цветков) числом плодолистиков с собственной пыльцой, закрепившейся на поверхности рылец (таблица). Это служит доказательством того, что сравнительно редко прекращается развитие собственной пыльцы на ранних стадиях контакта ее с рыльцем – прилипания к поверхности и набухания. Об этом же свидетельствует и значительное число пыльцевых зерен, закрепляю-

щихся на рыльце к пятому–шестому дню: около 63% плодолистиков имеет более десятка пыльцевых зерен (таблица). На этой стадии реакция ингибирования у данного вида выражается преимущественно в запоздалом (по сравнению с условиями свободного опыления) контакте с поверхностью рыльца.

У *Ph. opulifolia* отмечено также наибольшее итоговое число плодолистиков с пыльцевыми трубками, проникшими в ткани рыльца и в стилодии (таблица). Следовательно, развитие собственной пыльцы редко прекращается и на более поздних стадиях – контакт пыльцевых трубок с рыльцем и переход их в стилодии. Те немногие случаи, когда собственные пыльцевые трубки не прорастают в рыльца и стилодии, дают возможность предположить, что прекращение развития в таких случаях происходит на стадии выхода пыльцевых трубок и, возможно, их контакта с пелликулой и кутикулой рыльца. Данное явление может служить доказательством наличия у *Ph. opulifolia* внутривидовой изменчивости проявлений реакции самонесовместимости, характерной для представителей семейства Rosaceae (Котоман, 1973, 1978; Удачина и др., 1976; Крылова, 1978; Суриков, Вишнякова, 1988). Однако обычно ингибирование собственной пыльцы у него происходит на стадии роста пыльцевых трубок в стилодии.

У *Sorbaria sorbifolia* итоговое число плодолистиков с закрепившейся пылью, а также число плодолистиков с большим количеством пыльцевых зерен на рыльце достоверно меньше, чем у *Ph. opulifolia* (таблица). Следовательно, развитие собственной пыльцы у этого вида сравнительно часто прекращается на стадии прилипания пыльцы к рыльцу. Итоговое число плодолистиков с пыльцевыми трубками, проросшими в стилодии (и в ткани рыльца), также меньше, чем у *Ph. opulifolia*, что свидетельствует о частом прекращении прорастания на стадии выхода пыльцевых трубок и, возможно, их контакта с поверхностным покрытием рыльца (таблица). Наконец, немногочисленные пыльцевые трубки, проникшие в стилодии, обычно прекращают рост в этой зоне плодолистика.

Что касается *Spiraea* spp., то итоговые значения первых двух исследуемых показателей значительно варьируют у разных видов, а в пределах вида (у *S. media*) – в различные сезоны (таблица). Однако в целом сравнительно невысокие значения этих

показателей служат доказательством частого прекращения развития собственной пыльцы на стадии прилипания. Случаи прорастания ее в глубь рыльца и в стилодии у всех трех видов единичны или отсутствуют. Пыльцевые зерна, закрепившиеся на рыльце, обычно прекращают развитие на стадии выхода пыльцевой трубки или ее контакта с поверхностным покрытием рыльца. Следовательно, у видов рода *Spiraea* преобладают наиболее ранние проявления ингибирования собственной пыльцы.

Таким образом, ингибирование собственной пыльцы у изученных представителей подсемейства Spi-raeoideae происходит не только во время роста пыльцевых трубок в стилодиях (что считают наиболее типичным для семейства Rosaceae), но и (особенно у *Sorbaria sorbifolia* и *Spiraea* spp.) на ранних стадиях контакта с рыльцем: прилипания пыльцы к рыльцу и выхода пыльцевых трубок, а возможно, и их взаимодействия с пелликулой и кутикулой рыльца. Сравнение полученных результатов с литературными данными позволяет предположить, что ингибирование на этих стадиях может происходить и у представителей подсемейств Maloideae и Prunoideae. На это указывают сведения о небольшом числе собственных пыльцевых зерен, прорастающих на рыльцах ряда сортов *Malus domestica* и *Cerasus vulgaris* (Котоман, 1978; Крылова, 1981). Однако у изученных нами видов не выявлено случаев ингибирования на стадии роста собственных пыльцевых трубок в тканях рыльца (наиболее поздней стадии контакта пыльцы с рыльцем), которые отмечены у некоторых сортов *Malus domestica*, *Cerasus vulgaris* и *Prunus domestica* (Котоман, 1973, 1978; Крылова, 1981; Суриков, Вишнякова, 1988).

Для исследованных представителей подсемейства Spi-raeoideae характерна внутри- и межвидовая изменчивость внешних проявлений реакции ингибирования собственной пыльцы. У *Ph. opulifolia* торможение прорастания собственной пыльцы происходит чаще всего во время роста пыльцевых трубок в стилодиях; у *Sorbaria sorbifolia* – как на стадиях прилипания пыльцы к рыльцу и выхода пыльцевых трубок, так и (редко) в стилодиях. Для видов рода *Spiraea* характерно ингибирование на ранних стадиях контакта пыльцы с рыльцем: прилипания пыльцы к рыльцу и выхода пыльцевых трубок.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вишнякова М.А. Структурно-функциональные основы самонесовместимости у цветковых растений // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 2. С. 137–152.

Вишнякова М.А. Роль рыльца и столбика в взаимодействии пыльцы с пестиком у *Trifolium pretense* (Fabaceae) // Бот. журн. 1991. Т. 16. № 5. С. 677–686.

Вишнякова М.А. Структурные и функциональные основы несовместимости растений. Дис. ... докт. биол. наук. СПб., 1994. 37 с.

Вишнякова М.А. Эволюционная преемственность структурных механизмов гаметофитного и спорофитного типов реакции самонесовместимости // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 8. С. 1–17.

Исаева И.С., Широкова Н.Г. Фертильность пыльцы и рост пыльцевых трубок в связи с самоплодностью культурных сортов малины // Межд. с.-х. журнал. 1998. № 1. С. 62–67.

Котоман Е.М. Цитоэмбриологическое изучение сливы. Дис. ... канд. биол. наук. Кишинев, 1973. 184 с.

Котоман Е.М. Некоторые вопросы опыления и оплодотворения вишни // Генетико-физиологическая природа опыления у растений. Киев, 1978. С. 72–74.

Крылова В.В. Эмбриологическое обоснование сортовых различий при самоопылении и перекрестном опылении яблони // Генетико-физиологическая природа опыления у растений. Киев, 1978. С. 77–79.

Крылова В.В. Эмбриология яблони. Кишинев, 1981. 148 с.

Линскенс Г.Ф. Реакция торможения при несовместимом опылении и ее преодоление // Физиол. раст. 1973. Т. 20. Вып. 1. С. 192–203.

Мочалова О.В. Приготовление препаратов пыльцевых трубок в пестиках малины // Методические указания по цитологической и цитоэмбриологической технике (для исследования культурных растений). Л., 1981. С. 59–60.

Суриков И.М. Генетика внутривидовой несовместимости мужского гаметофита и пестика цветковых растений // Усп. совр. генетики. 1972. Вып. 4. С. 119–169.

Суриков И.М., Вишнякова М.А. Соотношение длины тычинок и столбиков цветка яблони в связи с проблемой самонесовместимости // С.-х. биология. 1988. № 6. С. 39–42.

Суриков И.М. Несовместимость и эмбриональная стерильность растений. М., 1991. 217 с.

Удачина Е.Г., Поддубная-Арнольди В.А., Еникеев Х.К. Исследование роста пыльцевых трубок в пестике вишни методом люминесцентной микроскопии. // Бюл. Гл. бот. сада АН. 1976. Вып. 101. С. 85–94.

Широкова Н.Г. Биология опыления дикорастущей *Rubus idaeus* L. и сортов культурной малины. Дисс. ... канд. биол. наук. СПб., 2005. 20 с.

Brewbaker J.L. Pollen cytology and self-incompatibility systems in plants // The Journal of Heredity. 1957. Vol. 48. № 6. P. 271–277.

Emerson S. Growth of incompatible pollen tubes in *Oenothera organensis* // Bot. Gazette. 1940. Vol. 101. N 4. P. 890–911.

Haring V. et al. Self-incompatibility: a self-recognition system in plants // Science. 1990. Vol. 250. N 91842. P. 937–941.

Herd Y.R., Beadle D.J. The site of the self-incompatibility mechanism in *Tradescantia pallida* // Ann. Bot. 1980. Vol. 45. N 3. P. 251–256.

Hecht A. Partial inactivation of an incompatibility substance in the stigmas and styles of *Oenothera* // Pollen Physiology and Fertilization. Amsterdam, 1963. P. 237–243.

Heslop-Harrison J. Incompatibility and the pollen-stigma interaction // Ann. Rev. of Plant Physiology. Palo Alto, California. 1975. Vol. 26. P. 403–425.

Heslop-Harrison J. Pollen-stigma interaction and cross-incompatibility in grasses // Science. 1982. Vol. 215. N 4538. P. 1358–1364.

Lewis D. Comparative incompatibility in Angiosperms and fungi // Advances in Genetics. 1954. Vol. 6. P. 235–285.

Nettancourt D., de. Incompatibility in Angiosperms. Berlin, 1977. 230 p.

Owens S.J. Self-incompatibility in Commelinaceae. // Ann. Bot. 1981. Vol. 47. N 5. P. 567–581.

Pandey K.K. Evolution of gametophytic and sporophytic systems of self-incompatibility in Angiosperms // Evolution. 1960. Vol. 14. P. 98–110.

Zavada M.S. The relation between pollen exine sculpturing and self-incompatibility mechanisms. // Plant Systematics and Evolution. 1984. Vol. 147. N 1–2. P. 63–78.

Поступила в редакцию 10.04.10

THE VARIABILITY OF SELF-INCOMPATIBILITY MANIFESTATIONS IN SOME SPECIES OF SUBFAMILY SPIRAEOIDEAE (ROSACEAE)

N.G. Shirokova

Inter- and intraspecific variability of the phenotypical manifestations of self-incompatibility is found in five species: *Physocarpus opulifolia* (L.) Maxim.; *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br.; *Spiraea betulifolia* Pall, *S. media* Schmidt and *S. salicifolia* L. (Spiraeoideae; Rosaceae). The self-pollen inhibition in *Ph. opulifolia* usually occurs during the pollen tube growth in stylodia; in *S. sorbifolia* – at the stages of pollen adhesion onto the stigma surface, pollen tubes germination (possibly also during their contact with the pellicle and cuticle of the stigma) and rarely in stylodia. In *Spiraea* species, the earliest stages of self-pollen inhibition – pollen adhesion, pollen tubes germination and possibly their contact with the stigma pellicle and cuticle – are proved to dominate.

Key words: self-incompatibility, Spiraeoideae, variability.

Сведения об авторе: Широкова Нина Глерьевна – инженер-лаборант 1 категории кафедры биологической эволюции биологического факультета МГУ (nn9346@pochta.ru).

НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ
SCIENTIFIC COMMUNICATIONS

УДК 582

ФАУНА СЕМЕЙСТВА ULIDIIDAE (DIPTERA) СИБИРИ
И ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

Т.В.Галинская

Приведен список мух семейства Ulidiidae Сибири и Дальнего Востока, включающий 18 видов из 4 родов. *Ulidia megacephala* Loew, 1845, *Timia (T.) monticola* Becker, 1906 и *T. (Empylocera) libani* Gregor, 1970 указываются впервые для фауны России. *T. (E.) abstersa* (Loew, 1873), *T. (E.) camillae* (Mik, 1889) и *T. (E.) melanorrhina* (Loew, 1866) впервые отмечены для фауны Сибири и Дальнего Востока.

Ключевые слова: Diptera, Ulidiidae, Сибирь, Дальний Восток.

Ulidiidae – мелкие и среднего размера (3–15 мм) мухи, имеющие окраску от желтой до серой и от темно-серой до ярко-зеленой. Анэпимер без щетинок. Крылья в основном прозрачные, иногда встречаются экземпляры с темной каймой вдоль переднего края крыла, с пятном на его вершине и затемненной ячейкой *bci*. Костальная жилка не прервана. Жилка R_1 у всех родов (кроме *Homalocephala Zetterstedt*, 1838) голая. Ячейка *bci* с отчетливым постероапикальным выступом (у *Homalocephala* замкнута дуговидной жилкой без излома). Лоб и лицо широкие.

В имагинальной фазе Ulidiidae – копрофаги (на экскрементах животных и человека), встречаются также на цветах и стволах деревьев. Личинки (в основном сапрофаги) известны для немногих видов.

Целенаправленного изучения фауны мух семейства Ulidiidae в Сибири и на Дальнем Востоке не проводилось. Некоторые сведения о видовом составе Ulidiidae Сибири имеются в работах В. Хеннига (Hennig, 1940), В.Ф. Зайцева (Zaitzev, 1984), М.Г. и Н.П. Кривошеиных (Krivosheina, Krivosheina 1995, 1997), Е.П. Каменевой (1992, 2000, 2001), Т.В. Галинской (2010).

Данная работа основана на коллекционном материале Зоологического института РАН (Санкт-Петербург), Зоологического музея МГУ (Москва) (ЗММУ); Института экологии растений и животных УрО РАН и Музея природы (Екатеринбург), а также коллекций частных лиц.

По уточненным нами данным фауна Ulidiidae Сибири и Дальнего Востока включает восемнадцать видов из четырех родов.

В качестве новых для фауны рассматриваемого региона приведены шесть видов (*Ulidia megacephala* Loew, 1845; *Timia (T.) monticola* Becker, 1906; *T. (Empylocera) abstersa* (Loew, 1873); *T. (E.) camillae* Mik, 1889; *T. (E.) libani* Gregor, 1970; *T. (E.) melanorrhina* (Loew, 1866)). Три из них (*U. megacephala*, *T. (T.) monticola*, *T. (E.) libani*) являются новыми для фауны России. Ниже приведен аннотированный список видов.

Homalocephala Zetterstedt, 1838

Род включает 8 видов в мировой фауне. Черные, средних размеров мухи, напоминающие муравьев. Глаза горизонтально-овальные. Лицо в профиль вогнутое, с неясным килем в верхней трети. R_1 покрыта волосками. Ячейка *bci* замкнута дуговидной жилкой без излома.

Личинки – сапрофлеофаги, развиваются в гниющем лубе хвойных и лиственных деревьев (Лукашева, 1987; Каменева, 2001; Andersson, 1991; Krivosheina, Krivosheina, 1995, 1997). Все виды рода приурочены к лесной зоне.

Homalocephala albitarsis Zetterstedt, 1838

Распространение: Западная (Лабытнанги) и Восточная (Бурятия) Сибирь, Дальний Восток (Амурская обл., Приморье), север и центр европейской части России, Северная и Центральная Европа, Се-

верная Америка. Вид описан из Норвегии. Имеет циркумбореальный тип ареала (по: Городков, 1984). Личинки под корой усыхающих хвойных деревьев (*Pinus*, *Picea*, *Pseudotsuga*).

***Homalocephala angustata* (Wahlberg, 1839)**

Распространение: Восточная Сибирь (Бурятия), Дальний Восток (Амурская обл.), север и центр европейской части России, Северный Кавказ, север Западной Европы. Вид описан из Швеции. Имеет субциркумбореальный тип ареала. Личинки развиваются под корой усыхающих осин и берез.

***Homalocephala apicalis* (Wahlberg, 1839)**

Распространение: Восточная Сибирь (Бурятия), Хабаровский край, Дальний Восток (Амурская обл., Приморье), Камчатка, северо-запад европейской части России, север Западной Европы, Северная Америка. Вид описан из Швеции. Имеет субциркумбореальный тип ареала. Личинки развиваются под корой (в лубе) усыхающих осин. Имаго на поваленных стволах.

***Homalocephala bimaculata* (Wahlberg, 1839)**

Распространение: Восточная Сибирь (Бурятия), Дальний Восток (Амурская обл.), север и центр европейской части России, Северный Кавказ, север Западной Европы, Северная Америка. Вид описан из Швеции. Имеет субциркумбореальный тип ареала. Личинки развиваются под корой усыхающих осин.

***Homalocephala biumbrata* (Wahlberg, 1839)**

Распространение: Восточная Сибирь (Бурятия), Дальний Восток (Амурская обл., Приморье, Магадан), север и центр европейской части России, Северный Кавказ, север и центр Западной Европы, Северная Америка. Вид описан из Швеции. Имеет субциркумбореальный тип ареала. Личинки развиваются под корой усыхающих осин.

***Homalocephala mamaevi* Krivosheina
et Krivosheina, 1995**

Распространение: Восточная Сибирь (Тува), Северная Америка. Вид описан из Тувы. Имеет сибиро-американский бореальный тип ареала. Личинки развиваются под корой лиственниц.

***Homalocephala ozerovi* Krivosheina
et Krivosheina, 1997**

Распространение: Дальний Восток (Амурская обл., Приморье). Вид описан из Приморья.

***Ulidia* Meigen, 1826**

Род включает 21 вид в мировой фауне. Большинство видов рода встречается в аридных и субаридных зонах Палеарктики от Средиземноморья до Китая.

Окраска темная. Лоб пунктированный, морщинистый, неопыленный, хотя иногда на лбу могут быть элементы рисунка, опыленные серым (треугольники или полосы вдоль глаз). Лицевой киль выступающий. Усиковые ямки хорошо выражены, овальные. Скулы узкие. Анэпистернальные щетинки хорошо развиты. Среднеспинка без опыления. Крылья прозрачные, иногда с темными пятнами. Ячейка *bcu* с постеро-апикальным выступом.

Представители рода – активные копрофаги во взрослой фазе и, видимо, сапрофаги в личиночной. Имаго встречаются на помете ящериц, птиц и млекопитающих, а также питаются нектаром и пыльцой растений. Ни одной личинки видов этого рода пока не описано.

***Ulidia kandybinae* Zaitzev, 1982**

Распространение: Западная Сибирь (Алтайский край, Томск), Восточная Сибирь (Красноярск, Тува), Дальний Восток (Южная Якутия), Монголия, Северный Китай. Вид описан из Монголии (Зайцев, 1982). Имеет восточнопалеарктический тип ареала.

***Ulidia megacephala* Loew, 1845**

Материал: ♀, Красноярск, 70 км к западу от ст. Крючково (4040 км), сосновый лес, около озера, в тени, К. Томкович 16–18. VII. 2009; 2 ♂, ♀, Алтай, Теректинский хребет среднее течение р. Б. Яломан, 955 м, 50,47 N, 86,32 E, 2–4.08.2007, лов. Малеза, сб. А. Баркалов (ЗММУ).

Распространение: Западная Сибирь (Алтайский край), Восточная Сибирь (Красноярск). Вид новый для России. Был описан из Греции. В дальнейшем отмечался в Испании, Турции, Северной Африке (Марокко), Монголии.

Наша находка существенно расширяет ареал данного вида и дает основания предполагать, что он распространен также в Казахстане и Средней Азии (средиземноморско-среднеазиатский тип ареала, по: Городков, 1984).

***Timia* Wiedemann, 1824**

Палеарктический род, включающий 57 видов в мировой фауне. Распространен в основном в полуаридных и аридных областях. Желтые или черные мухи. Лоб обычно с ямками и точками-давлениями,

блестящий или матовый, иногда с сероопыленными участками. Антеннальные ямки глубокие, овальные, четко очерченные. Среднеспинка и брюшко блестящие или матовые, иногда полностью матовые, иногда с металлически-зеленым блеском, часто с сероопыленными участками. Крылья прозрачные, некоторые виды с затемненными ячейками *bc*, *c*, *sc* и с апикальным пятном. Имаго видов рода *Timia*, как и других улидиид, питаются главным образом органическими остатками, а также пыльцой и нектаром растений.

В аридных условиях поверхность органических остатков быстро покрывается высохшей коркой, под которой сравнительно долгое время сохраняется полужидкий субстрат. Именно он служит одним из источников пищи для различных видов *Timia*. На оральном диске хоботка этих мух имеются продольные ряды заостренных выростов, располагающихся в промежутке между псевдотрахеями. К оральному диску примыкает длинный трубковидный придаток. Заостренные выросты облегчают пробивание отверстия, сквозь которое проникает длинный придаток хоботка, всасывающий полужидкую пищу (Зайцев, 1982).

Часто бывает трудно различить представителей родов *Timia* и *Ulidia*. Используют следующие признаки: у видов *Timia* лоб гладкий (но у *T. erythrocephala* Pallas in Wiedemann, 1824 и у некоторых других видов лоб в ямках), у *Ulidia* лоб в ямках и вдавлениях; голова и среднеспинка опыленные (у *Timia*) или голые (у *Ulidia*, но некоторые представители *Timia* (*T. erythrocephala*, *T. klugi* Hendel, 1908 и др.) имеют блестящую голову и среднеспинку; *Ulidia metope* Kameneva, 2010 имеет широкие полосы опыления на лбу (Chen, Kameneva, 2009; Kameneva, 2010).

Традиционно род делят на два, по нашему мнению формальных, подрода по ширине скул относительно ширины усиковых ямок: *Timia* s. str. (скулы очень широкие, равны по ширине усиковым ямкам, а чаще всего шире них) и *Empyelocera* (скулы почти всегда уже, чем усиковые ямки, не шире).

***Timia (T.) kerzhneri* Zaitzev, 1982**

Распространение: Восточная Сибирь (Читинская обл., Забайкальский край), Монголия. Вид описан из Монголии. Имеет восточносибирско-среднеазиатский тип ареала.

***Timia (T.) monticola* Becker, 1906**

Материал: 3 ♂, Алтай, Ключевский р-н, оз. Петухово, южный берег, ~52,25°N, 79,16°E, О. Костерин, 20.VI.2009 (ЗММУ).

Распространение: Западная Сибирь (Алтайский край). Вид, новый для России. Был описан из Киргизии. Отмечался в Узбекистане, Монголии, Северном Китае. Имеет азиатский тип ареала.

***Timia (T.) nigripes* Mik, 1889**

Распространение: Западная Сибирь (Омск), юг и восток европейской части России. Был описан из Ашхабада (Туркмения). Отмечался в Казахстане, Киргизии, Узбекистане, Туркменистане, Монголии, Северном Китае. Имеет южноевропейско-азиатский тип ареала.

***Timia (Empyelocera) abstersa* (Loew, 1873)**

Материал: 4 ♂, 3 ♀, Алтай, Ключевский р-н, оз. Петухово, южный берег, ~52,25°N, 79,16°E, О. Костерин, 20.VI.2009 (ЗММУ).

Распространение: Западная Сибирь (Алтайский край). Вид указывается впервые для Сибири. Был описан из Заравшан-Тала (Узбекистан). Отмечался на юге европейской части России, Кавказе, в Закавказье, Казахстане, Таджикистане, Киргизии, Туркменистане, Монголии, Иране, на Украине, в Молдавии. Имеет южноевропейско-азиатский тип ареала.

***Timia (Empyelocera) camillae* (Mik, 1889)**

Материал: ♀, Алтай, Ключевский р-н, оз. Петухово, южный берег, ~52,25°N, 79,16°E, О. Костерин, 20.VI.2009 (ЗММУ).

Распространение: Западная Сибирь (Алтайский край). Указывается впервые для Сибири. Был описан из Ашхабада (Туркмения). Отмечался на юге европейской части России, в Казахстане, Узбекистане, Туркменистане, Иране, Монголии. Имеет южноевропейско-азиатский тип ареала.

***Timia (Empyelocera) libani* Gregor, 1970**

Материал: ♂, ♀, Россия, Алтай, Ключевский р-н, оз. Петухово, южный берег, ~52,25°N, 79,16°E, О. Костерин, 20.VI.2009 (ЗММУ).

Распространение: Западная Сибирь (Алтайский край). Вид, новый для России. Был описан из Ливана. Отмечался в Казахстане, Киргизии, Туркменистане, Ливане, Израиле, Иордании. Имеет южноевропейско-азиатский тип ареала.

***Timia (Empyelocera) melanorrhina* (Loew, 1866)**

Материал: ♀, Алтай, Ключевский район, оз. Петухово, южный берег, ~52,25°N, 79,16°E, О. Костерин, 20.VI.2009 (ЗММУ). Распространение: Западная Сибирь (Алтайский край). Вид указывается впервые для Сибири. Был описан из Волгограда. От-

мечался на юге европейской части России, Кавказе, в Казахстане, Узбекистане, Таджикистане, Киргизии, Туркменистане, Ираке, Афганистане, Греции. Имеет южноевропейско-азиатский тип ареала.

***Timia (Empylocera) pamirensis* Hennig, 1940**

Распространение: Восточная Сибирь (Забайкальский край), Таджикистан, Монголия, Северный Китай. Вид описан из Таджикистана. Имеет азиатский тип ареала.

***Physiphora* Fallén, 1810**

Всего в роде известно 24 вида, распространенных во всех географических регионах. Наибольшее видовое разнообразие приходится на Афротропический регион.

Тело в основном черное, часто с металлическим блеском – от зеленого до красного. Голова может быть немного длиннее своей высоты. Лоб в насечках или редких ямках. Лобная полоса без щетинок, в задней части с четырьмя низкими продольными возвышениями, часто с одним или двумя белоопыленными пятнами в средней части по краю глаз. Лицо седловидное, в профиль слабо вогнутое, с неглубокими и слабо различимыми антеннальными ямками. Лицо обычно в белых микротрихиях на дорзальной части (по крайней мере, между антеннами). Первый флагелломер короткий, его длина менее чем в три раза превышает ширину; на конце закруглен. Щиток треугольный, с двумя парами краевых щетинок. Катэпистернальные, анэпистернальные и постпронотальные щетинки имеются. Крылья полностью прозрачные, жилка R_1 голая, ячейка r_{4+5} апикально сужена или замкнута. Ячейка bcu с длинным отростком на постероапикальном углу. Самцы с пятью, самки с шестью видимыми преабдоминальными сегментами. У самок стерниты

3–6-й без антеромедиальных аподем. 6-е тергит и стернит самок практически равны, заметно уже и короче, чем 5-й тергит.

Личинки развиваются в гниющих растительных остатках, навозе, компосте. Синантропные схизо- и копрофаги (Каменева, 1992).

***Physiphora alceae* (Preyssl, 1791)**

Западная Сибирь (Алтайский край), Европа, Азия, Африка, Северная и Южная Америка. Индия, Пакистан, Центральная Азия, юг Аравийского полуострова, Ирак, Иран, Сейшельские острова, Гавайи, Австралия, Китай, Япония. Космополит. Личинки развиваются в козьем и коровьем навозе, гниющем клевере, луковичных.

На основании приведенного выше списка видов можно предварительно охарактеризовать фауну мух семейства Ulidiidae Сибири и Дальнего Востока. Лишь один вид (*H. ozerovi*) характерен только для данного региона. Подавляющее большинство зарегистрированных здесь видов распространены также в Азии (*T. (T.) monticola*, *T. (E.) pamirensis*); в Азии и Южной Европе (*T. (T.) nigripes*, *T. (E.) libani* и др.); некоторые виды (*H. angustata*, *H. albitarsis* и другие) проникают в Европу и Северную Америку. Учитывая большое число известных европейских и азиатских видов, можно с достаточной уверенностью сказать, что специальное исследование фауны Ulidiidae Сибири и Дальнего Востока выявит значительно более богатую фауну двукрылых данного семейства.

Автор выражает искреннюю благодарность коллегам: О.Э. Костерину и А.В. Баркалову (Новосибирск), К.П. Томковичу (Москва) за предоставленный диптерологический материал; А.И. Шаталкину (Зоологический музей МГУ, Москва) за помощь в подготовке данной статьи, ценные замечания и советы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Галинская Т.В. Двукрылые семейства Ulidiidae (Diptera) Сибири и Дальнего Востока // Энтомологические исследования в Северной Азии. Матер. VIII Межрегионального совещания энтомологов Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 04–07 октября 2010. Новосибирск, 2010. С. 59–60.

Городков К.Б. Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон европейской части СССР // Ареалы насекомых европейской части СССР, карты 179–221. Л., 1984. С. 3–20.

Зайцев В.Ф. Двукрылые семейства Ulidiidae (Diptera) в фауне Монголии // Насекомые Монголии. Л., 1982. Вып. 8. С. 422–453

Каменева Е.П. Мухи-лентокрылки (Diptera, Otitidae) Восточной Европы, азиатской части России, Казахстана и Средней Азии // Вестн. Зоол. 1992. № 4. С. 24–30.

Каменева О.П. Мухи-стричковкрылки (Diptera, Ulidiidae) Палеарктики (фауна, морфология, систематика). Дис. ... канд. биол. наук. Киев, 2000. 332 с.

Каменева Е.П. Сем. Ulidiidae (Otitidae, Pterocallidae, Ortalidae) – Лентокрылки // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. 6. Ч. 2. Двукрылые и блохи. Под ред. П.А. Лера. Владивосток, 2001. 641 с.

Лукашева Н. В. Ксилофильные двукрылые Северо-Западного Кавказа. Л., 1987. 143 с.

Andersson H. Revision of Swedish *Homalocephala* Zetterstedt (Diptera, Otitidae) // Entomologisk Tidsskrift. 1991. Vol. 112. P. 27–32.

Becker Th. *Timia* Wied. // Wiener Entomologische Zeitung. 1906. 25 (2–4). P. 108–118.

Chen X.-l., Kameneva E.P. A review of *Ulidia* Meigen (Diptera: Ulidiidae) from China // Zootaxa. 2009. 2175. P. 42–50.

Fallén C.F. Specimen entomologicum novam Diptera disponendi methodum exhibens. Berlingianis, Lundae [Berlin, Lund], 1810. 26 p.

Gregor F. Drei neue Arten der Gattung *Timia* Wiedemann (Diptera, Ulidiidae) // Acta entomologica bohemoslovaca. 1970. Vol. 67. P. 198–204.

Hendel F. Synopsis der bisher bekannten *Timia*-Arten // Zeitschrift für Hymenopterologie und Dipterologie. 1908. Vol. 8. P. 1–12.

Hennig W. 45. Ulidiidae. In: Lindner (Ed.), Die Fliegen der palaearktischen Region, 5 [Lfg. 133]. Stuttgart, 1940. 34 p.

Kameneva E.P. A peculiar new species of the genus *Ulidia* (Diptera, Ulidiidae) from Middle Asia // Vestnik zoologii, 2010. Vol. 44. N 2. P. 177–181.

Krivosheina M.G., Krivosheina N.P. A revision of the genus *Homalocephala* Zetterstedt, 1838 (Diptera, Ulidiidae) of Russia // Russian Entomological Journal. 1995. Vol. 4. N 1–4. P. 109–113.

Krivosheina M.G., Krivosheina N.P. A new species of the genus *Homalocephala* Zetterstedt, 1838 (Diptera, Ulidiidae) from Russia // Russian Entomol. J. 1997. Vol. 6. N 1–2. P. 83–84.

Loew H. Dipterologische Beiträge. [Theil 1.] [Zu der] öffentlichen Prüfung der Schüler der Königlichen Friedrich-Wilhelms Gymnasium. Posen, 1845. 52 p.

Loew H. *Empylocera*, eine neue Ortaliden-Gattung // Berliner Entomol. Zeit. 1866. Bd. 10. P. 238–240.

Loew H. Beschreibung europäischer Dipteren // Meigen, J.W. (Ed.), Systematische Beschreibung der bekannten europäischen zweiflügeligen Insekten. 1873. Vol. 3. 320 p.

Meigen J.W. Systematische Beschreibung der bekannten europäischen zweiflügeligen Insekten. Theil 5. Hamburg, 1826. 412 p.

Mik J. Über einige Ulidinen aus Tekke-Turkmenien // Wiener Entomol. Zeit. 1889. Bd. 8. P. 186–201.

Preysler J.D. Beschreibungen und Abbildungen derjenigen Insecten, welche in Sammlungen nicht aufzubewahren sind, dann aller, die noch ganz neu, und solcher, von denen wir noch keine oder doch sehr schlechte Abbildungen besitzen // Samml. physik. Aufsätze. Dresden, 1791. Bd. 1. P. 55.

Wahlberg P.F. Bidrag till svenska dipternas kännedom // K. svenska Vetensk. Akad. Stockholm. 1838 (1839). 23 p.

Wiedemann C.R.W. Munus rectoris in Academia Christiana Albertina aditurus analecta entomologica ex Museo Regio Havniensi. Kiliae [=Kiel]. 1824. 60 p.

Zaitzev V.F. Family Ulidiidae. In: A. Soós, L. Papp (Eds), Catalogue of Palaearctic Diptera. Akadémiai Kiadó and Elsevier Science Publishers, Budapest and Amsterdam. 1984. Vol. 9. Micropezidae–Agromyzidae. P. 59–66.

Zetterstedt J.W. Familiarum, generum et specierum dipteroorum, in Fauna insectorum Lapponica descriptorum // Insecta Lapponica III. Lipsiae [=Leipzig]. 1838. Sect. 3. Diptera P. 485–868.

Поступила в редакцию 20.04.11

THE ULIDIIDAE FAUNA (DIPTERA) OF THE SIBERIA AND RUSSIAN FAR EAST

T.V. Galinskaya

A checklist of Ulidiidae flies of the Siberia and Russian Far East which includes 18 species in 4 genera is provided. *Ulidia megacephala* Loew, 1845, *Timia* (*T.*) *monticola* Becker, 1906 and *T.* (*Empylocera*) *libani* Gregor, 1970 is newly recorded from Russia. *T.* (*E.*) *abstersa* (Loew, 1873), *T.* (*E.*) *camillae* (Mik, 1889) и *T.* (*E.*) *melanorrhina* (Loew, 1866) are recorded for the first time from the Siberia.

Key words: Diptera, Ulidiidae, Siberia and Russian Far East.

Сведения об авторе: Галинская Татьяна Владимировна – аспирант кафедры энтомологии биологического факультета МГУ им. Ломоносова (nuha_1313@list.ru).

ПОТЕРИ НАУКИ
LOSSES OF SCIENCE

ПАМЯТИ ЛЮДМИЛЫ ЕВГЕНЬЕВНЫ ГАТЦУК
(1934–2010)



21 июля 2010 г. не стало Людмилы Евгеньевны Гатцук. Ботаническая наука лишилась известного ученого, разрабатывавшего теоретические проблемы как биоморфологии (науки о жизненных формах организмов), так и морфологии растений.

Людмила Евгеньевна родилась в Москве 29 января 1934 г. Еще в школе она интересовалась растениями, участвовала в загородных экскурсиях. После окончания средней школы в 1951 г. она поступила на биолого-почвенный факультет Московского университета, где специализировалась по кафедре геоботаники. Там ее привлекло научное направление, разрабатываемое И.Г. Серебряковым, его интерес к растению как к живому существу, части живой природы, и динамический подход к растительной форме. Под его руководством она выполнила курсовую и дипломную работы.

После окончания университета Л.Е. Гатцук стала экскурсоводом отдела тропических растений Главного ботанического сада АН СССР. Эта работа несомненно расширила ботанический кругозор Людмилы Евгеньевны, обогатила ее не только научными знаниями, но и зрительными впечатлениями от облика экзотических растений, недоступных для наблюдения в природе. Это было весьма важно для ботаника-морфолога.

В 1961 г. Л.Е. Гатцук поступила в аспирантуру при кафедре ботаники МГПИ им. Ленина, где И.Г. Серебряков работал в должности профессора. Его в этот период интересовала эволюция жизненных форм в таксонах низкого ранга, и он предложил Людмиле Евгеньевне в качестве объекта такого исследования род *Hedysarum* L. Отыскивая подходы к сравнительному анализу жизненных форм видов

этого рода, Л.Е. Гатцук осознала, что такой анализ должен быть основан на выделении в теле растения повторяющихся структурно-биологических единиц разных рангов и выявлении их взаимосвязи в пространстве и во времени – в ходе онтогенеза, как это делал И.Г.Серебряков в своих первых работах по жизненным формам. Создание иерархической системы таких единиц и конкретный пример ее применения стали содержанием диссертационной работы Л.Е. Гатцук, которая, таким образом, вышла далеко за пределы задачи, поставленной перед ней И.Г. Серебряковым. Кандидатскую диссертацию под названием «Элементы структуры жизненных форм геммаксиллярных растений и биоморфологический анализ копеечника кустарникового (*Hedysarum fruticosum* Pall.)» Л.Е. Гатцук защитила в 1970 г. Система повторяющихся структурно-биологических единиц, предложенная Л.Е. Гатцук для геммаксиллярных (пазушнопочечных) растений, – это прежде всего непосредственное продолжение и дальнейшее развитие работ И.Г. Серебрякова, начатых им еще в начале 50-х годов XX в. В то же время это по существу реализация «носившейся в воздухе» (в 70–80-х годах) идеи о модульном типе организации живых существ. Предложенная Л.Е. Гатцук система структурно-биологических единиц – это, выражаясь современным языком, система модулей разного ранга. Однако, в отличие от того, что было предложено приблизительно в это же время на Западе, где и возникли термины «модуль», «модульная организация», система Л.Е. Гатцук строилась на морфологической основе: каждый вариант модуля у Л.Е. Гатцук представляет собой определенную конструкцию, которая выявляется методами и описывается языком традиционной классической морфологии растений. Свою систему Людмила Евгеньевна представила в 1975 г. на Международном ботаническом конгрессе в Ленинграде, ее доклад вызвал большой интерес.

После защиты диссертации Людмила Евгеньевна продолжала работать в проблемной биологической лаборатории при биолого-химическом факультете МГПИ им. Ленина, куда она поступила после окончания аспирантуры в 1964 г. Здесь она получила возможность побывать в разных районах СССР, наблюдая богатство растительных форм в разнообразных условиях (высокогорья Средней Азии, Баргузинский хребет, степи Южного Казахстана, Забайкалье, Дальний Восток). При этом внешне хрупкая горожанка проявила себя настойчивым и неустранимым полевиком.

Изучая в соответствии с тематикой проблемной лаборатории структуру и динамику ценопопуляций растений, Л.Е. Гатцук активно использовала разработанные И.Г. Серебряковым и его школой методы морфологического анализа растений разных жизненных форм в онтогенезе. На материале *Anabasis aphylla* совместно с Л.И. Воронцовой она впервые в популяционной биологии проанализировала понятие жизненности у растений в связи с вариативностью их онтогенеза. Этот материал вошел в состав коллективной монографии, изданной в 1976 г. Для коллективной монографии «Динамика ценопопуляций растений» (1985) Л.Е. Гатцук написала раздел «Опыт сопоставления макроморфологических признаков и динамики ценопопуляций». Она участвовала и в составлении методических разработок для студентов, занимающихся изучением ценопопуляций и консорций (1987). Л.Е. Гатцук является также одним из соавторов обзорной статьи на английском языке, посвященной изучению ценопопуляций в России (1980).

Участвуя в работе научного семинара проблемной лаборатории, Людмила Евгеньевна проявляла особую активность во время терминологических споров: в значительной мере благодаря ей выработалась используемая ныне биоморфологическая терминология. Она принимала участие в редактировании тематических сборников, посвященных проблемам биоморфологии (1976, 1981), охотно консультировала аспирантов кафедры ботаники.

Наряду с этим Л.Е. Гатцук продолжала заниматься теоретическими проблемами биоморфологии и морфологии растений. В 1974 г. вышла статья с ее участием, подводящая итоги первых исследований эволюционного перехода от кустарников к травам в таксонах низкого ранга. Эти работы были вдохновлены И.Г. Серебряковым и в большинстве своем начаты под его руководством. В 1976 г. был опубликован капитальный труд Л.Е. Гатцук «Содержание понятия «травы» и проблемы их эволюционного положения», где дан обзор проблемы эволюционного происхождения травянистых жизненных форм с детальным анализом разных взглядов и подходов. Ее система структурно-биологических единиц оказалась востребована многими ботаниками – морфологами и фитоценологами. Идя им навстречу, Людмила Евгеньевна опубликовала усовершенствованные варианты системы (1994, 2008). К области теоретической морфологии относится краткий обзор основных теоретических концепций

побега (1995), где четко и содержательно отражены пять возможных подходов к анализу этой важнейшей структурной единицы тела растения.

В трудные 90-е годы Л.Е. Гатцук продолжала регулярно выступать с докладами и сообщениями на конференциях памяти Иван Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых и на Школах по теоретической морфологии растений. Как член оргкомитета она деятельно участвовала в составлении научных программ и организации этих мероприятий. Материалы ее докладов впоследствии превращались в научные статьи. В докладах и обзорах этого периода она стремилась к обобщению и подведению итогов. В 2001 г. на X Школе по теоретической морфологии растений она сделала обзор работы всех прошедших Школ (с 1977 г.). В конце девяностых годов Л.Е. Гатцук приняла участие в написании обзора «Биоморфология растений и ее влияние на развитие экологии» (разделы «Биоморфология в России в конце XX века» и частично «И.Г. Серебряков и его роль в развитии биоморфологии как науки»). И.Г. Серебряков был ученым, значимость работ которого со временем возрастает. Людмила Евгеньевна отразила это также в докладах 2004 и 2007 гг. Проанализировала она и научную деятельность Т.И. Серебряковой, оценив ее как крупного, оригинально мыслящего ученого, внесшего существенный вклад не только в биоморфологию, но и в теоретическую морфологию растений. Чрезвычайно важной представляется

одна из последних работ Л.Е. Гатцук «Унитарные и модульные живые существа: к истории развития концепции», где она не только изложила основы «модульной концепции» и историю ее возникновения, но и проследила возникновение сходных взглядов и подходов к этой проблеме: в России (И.Г. Серебряков и его ученики и последователи) и на Западе (Дж. Харпер и А. Белл, Ф. Алле и Р. Олдеман, Ф. Томлинсон и др.). Последняя статья Л.Е. Гатцук, написанная в связи с юбилеем Х. Раункиера, опубликована уже после ее кончины.

Людмила Евгеньевна запомнится нам не только как ученый, но и как прекрасный педагог и человек. Она всегда была открыта научному общению. С ней было необычайно интересно обсуждать именно дискуссионные моменты, она размышляла сама и будила мысль собеседника. Она часто и охотно консультировала всех, кто в этом нуждался, всегда была готова поделиться опытом работы; читая чужие тексты, всегда делала много ценных замечаний. Все это было для нее служением не только науке, но и людям, обществу. Присущие ей порядочность и интеллигентность несомненно воздействовали на окружающих. В обыденной жизни она была скромна и непритязательна. Друзья и коллеги видели в ней не только талантливого человека, но и незаурядную и своеобразную личность с глубокой внутренней культурой. Все это делает Людмилу Евгеньевну человеком, которого нечем заменить и который надолго останется в нашей памяти.

*В.П.Викторов, Е.В.Байкова, Е.И.Курченко,
А.А.Нотов, Л.М.Шафранова, Н.И.Шорина*

ОСНОВНЫЕ РАБОТЫ Л.Е. ГАТЦУК

1967. Жизненные формы в роде *Hedysarum* L. и их эволюционные взаимоотношения // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 72. Вып. 3. С. 53–64.

Морфогенез копеечника кустарникового (*Hedysarum fruticosum* Pall.) при постоянном уровне песчаного субстрата // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М., С. 9–34..

1968. Морфогенез копеечника кустарникового (*Hedysarum fruticosum* Pall.) при переменном уровне песчаного субстрата и предполагаемый облик его предка // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М., С. 52–80.

1974. Геммаксиллярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 79. Вып. 1. С. 100–113.

К методам описания и определения жизненных форм в сезонном климате // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 79. Вып. 3. С. 84–100.

Пути перехода от кустарниковых форм к травянистым в некоторых таксонах покрытосеменных // Проблемы филогении высших растений. М., С. 16. (Совместно с Т.Г. Дервиз-Соколовой, И.В. Ивановой, Л.М. Шафрановой).

1976. Жизненность особей в ценопопуляциях // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., С. 44. (Совместно с Л.И. Воронцовой, И.М. Ермаковой).

Содержание понятия «травы» и проблема их эволюционного положения // Проблемы экологической морфологии растений. М., С. 55–131.

1980. Age states of plants of various growth forms: a review // J. Ecol. V. 68. P. 675. (Совместно с О.В. Smirnova, L.I. Vorontzova, L.B. Zaigolnova, L.A. Zhukova).

1987. Выделение трех уровней жизненного состояния особи в онтогенезе особей и применение этого метода для характеристики ценопопуляции // Подходы к изучению ценопопуляций и консорциев: Методические разработки для студентов биологических специальностей. М., С. 7–24. (Совместно с Л.И. Воронцовой, А.А. Чистяковой).

1995. Комплементарные побеговые системы и их синтез // Ботан. журн. Т. 80, № 6. С. 1–4.

2007. Роль структурно-биологического метода И.Г. Серебрякова в становлении биоморфологии как науки // Биоморфологические исследования в современной ботанике. Владивосток, С. 3–6.

2008. Растительный организм: опыт построения иерархической системы его структурно-биологических единиц // Современные подходы к описанию структуры растений. Киров, Разд. 1.3. С. 26–47.

Унитарные и модульные живые существа: к истории развития концепции // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. Вып. 9, № 25 (85). С. 29–41.

2009. Биоморфология растений и ее влияние на развитие экологии. М., (Совместно с Л.М. Шафрановой, Н.И. Шориной).

Вклад Т.И. Серебряковой в развитие биоморфологии и морфологии растений // Тр. VIII междунар. конф. по морфологии растений, посвященной памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых (г. Москва, ноябрь 2009 г. Т. 2. М., С. 332–338).

2010. Опыт применения спектров жизненных форм к характеристике сообществ // Биологические типы Христена Раункиера и современная ботаника: Матер. Всерос. науч. конф. «Биоморфологические чтения к 150-летию со дня рождения Х. Раункиера» / Под ред. Н.П. Савиных, Ю.А. Боброва. Киров, С. 59–64.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

CRITIQUE AND BIBLIOGRAPHY

А.А. Нотов. Адвентивный компонент флоры Тверской области: динамика состава и структуры. Тверь, 2009.

A.A. Notov. Adventive component of the flora of Tver province: dynamic of composition and structure. Tver, 2009.

Адвентивный компонент флоры любого региона вызывает повышенное внимание специалистов. Материалы по адвентивной и синантропной флоре, особенно по флоре Средней России, широко представлены в изданиях ботанических съездов Российского ботанического общества и флористических совещаний.

Монография А.А. Нотова вместила большой по объему фактический материал. Во вводных главах содержится информация по природной и хозяйственной инфраструктуре области, ее пяти хозяйственно-экономических районов. Здесь достаточно подробно рассматриваются этапы изучения адвентивного компонента по периодам: с конца XVIII до второй половины XIX в., работы первой половины XX в., исследования второй половины XX и начала XXI в. с перечислением адвентивных видов, зафиксированных в этих конкретных временных периодах, и анализом интенсивности исследований на разных исторических этапах. Впечатляет список процитированной литературы – 660 наименований!

Основу монографии составляет «конспект адвентивного компонента флоры» (глава 3), в котором охарактеризованы 682 вида (из 368 родов и 81 семейства), зарегистрированных на территории области с конца XVIII в. по настоящее время. В работе упомянуты и прокомментированы представители культурной флоры и виды с сопредельных территорий (общий список составил более 800 видов). Помимо сведений о таксономической принадлежности видов, приведены данные об их распространении по территории области, общей активности, степени натурализации, активности на урбанизированных территориях, жизненной форме, типу ареала, принадлежности к определенному флорогенетическому элементу. Для редких и спорадически встречаю-

щихся видов процитированы гербарные этикетки всех сборов.

Анализ адвентивной флоры (глава 4) дается по разделам: состав, таксономическая структура, биоморфологический спектр, географическая характеристика (флорогенетический анализ, ареалогический состав), характер натурализации основных фракций.

В главе 5 («Динамика состава и структуры адвентивного компонента флоры») приведены сведения по динамике таксономической структуры, видового состава, биморфологическому и географическому спектрам, характеру натурализации основных фракций. Современная адвентивная флора рассматривается в сравнении с исторической адвентивной флорой, выявленной в период с 1879 по 1918 г., и с адвентивной флорой области в целом. Эти сведения собраны в таблицы, содержащие как конкретные числа, так и их процентные соотношения. Материал 5-й главы очень интересен, но, к сожалению, здесь имеются ошибки в географическом распространении растений. Например, *Typha laxmannii* является не восточноевропейским элементом, а европейско-восточноазиатским; *Physocarpus opulifolius* – не восточноазиатский элемент, а североамериканский; *Aruncus vulgaris*, помимо Западной Европы, распространен также практически по всему Кавказу. Особенно не повезло кизильникам: *Cotoneaster melanocarpus*, представленный как сибирский элемент, помимо Сибири обитает в Европе, на Кавказе, в Средней Азии, доходя в своем распространении до северной Монголии и северо-западного Китая, к восточноазиатским флорогеографическим элементам отнесены *C. integerrimus* и *C. lucidus*, однако первый вид растет лишь в Европе и на Кавказе, а второй, будучи узким эндемиком, занимает не-

большую территорию у юго-восточной оконечности оз. Байкал.

В главе 6 особенности адвентивного компонента флоры области рассматриваются в рамках хозяйственно-экономических районов. В приложении приведены данные, сведенные в оригинальную таблицу, о находках адвентивных растений в Тверской обл. по временным (годовым) периодам, а также находки на сопредельных территориях – в Вологодской, Московской, Новгородской, Псковской, Смоленской и Ярославской областях.

Автор в целом хорошо справился с выявлением состава адвентивного компонента флоры Тверской обл. Но вряд ли правильно считать таковыми те растения-интродуценты, которые были высажены в парках более 100 лет назад и с тех пор так и не вышли за пределы их территорий. Многие из них не дают самосев и вообще не способны к размножению. Виды вегетативно разрастающиеся, даже те, которые заметно увеличили свою площадь, практически остались на месте посадки. Сюда относятся как древесные породы, так и кустарники. Вместе с травянистыми растениями, также сохраняющимися лишь в парках, эта группа насчитывает не менее 30 видов (например, *Berberis vulgaris*, *Mahonia aquifolia*, *Pentaphylloides fruticosa*, *Rosa virginiana*, *Sambucus nigra*, *Symphoricarpos albus*, *Pyrethrum parthenium* и др.).

Вторая специфическая группа растений (не менее 30 видов), также рассматриваемая автором как элемент адвентивной флоры, представлена видами, поселившимися на свалках. Именно здесь были обнаружены комнатные растения, выброшенные из дома их прежними хозяевами; они-то и составили комплекс видов африканского происхождения. Здесь же, кроме растений комнатной горшечной культуры, наблюдались и некоторые декоративные виды, в наших условиях в грунте не зимующие. Среди них канны, гладиолусы, георгины, а также всходы и сеянцы финиковой пальмы, мандарина, хурмы, винограда, дыни, арбуза, киви и многих других растений, которые лишь благодаря сложившимся здесь специфическим микроклиматическим условиям смогли взойти и сохраниться в течение, в лучшем случае, одного вегетационного сезона. Несомненно, все появляющиеся на таких местах виды представляют определенный интерес, но вряд ли их можно считать по-настоящему адвентивными и, тем более, включать в общий анализ адвентивного элемента флоры области. Автор их называет

свалочными эфемерофитами и это, по сути, очень верно, но как-то неблагозвучно. Мы хотим предложить автору и ботаникам, изучающим адвентивную флору, рассмотреть латинизированное название для заносных растений, обитающих на гнилых субстратах свалок и не выходящих за их пределы: «путроэфемерофиты» (от *putror* – гниль, *putrobious* – обитающий на гнили).

Не всегда ясны критерии, по которым автор относит анализируемые виды к культивному типу ареала. Например, *Salix acutifolia* и *Populus nigra*, нередко разводимые, но имеющие достаточно широкое естественное распространение в Средней России, определены как виды с культивным типом ареала, в то время как *Populus alba* – преимущественно южный вид и *Populus balsamifera* – североамериканский вид, также широко встречающиеся у нас в культуре, к таковому не относятся. Это же касается западноевропейских видов *Vinca minor* и *Petasites hybridus*, получивших достаточно широкое распространение на территории Европейской России только благодаря культуре. В то же время *Reseda lutea*, обитающая, в частности, на юге Европейской России на открытых местах и как сорное или полусорное растение, относится автором к видам с культивным типом ареала, хотя никогда не культивировалась. Все наши зерновые, овощные, многие декоративные культуры, которые автор совершенно справедливо относит к видам с культивным типом ареала, но не всегда к видам, возникшим в культуре (КП). Вряд ли кукуруза, пшеница, рожь, брюква, турнепс и другие культуры, семена которых регулярно заносятся вдоль транспортных магистралей, «помнят» о своем центральноамериканском, ирано-туранском и средиземноморском происхождении, как следует из флорогенетического спектра адвентивного компонента (рис. 5, с. 357), а потому должны быть в составе группы видов, возникших в культуре – КП.

В книге мало опечаток, но, к сожалению, имеются постоянные: так, везде с ошибками написаны видовые эпитеты *Festuca valesiaca* и *Malva excisa*. Нельзя употреблять выражение «частота встречаемости», ибо термин «встречаемость» и означает частоту, с которой встречается вид на определенной территории. Не совсем удачно употребление одних и тех же буквенных обозначений: Д – деревья и дернистые, К – кустарники и клубневые. Краткая обобщающая характеристика адвентивного компонен-

та области дана в разделе «Заключение», где говорится о типичности выявленного сводного состава адвентивной флоры Тверской обл. для адвентивных флор таежной и подтаежной зон Средней России, что сомнительно: типичность надо привязывать к климату, почвам и особенностям хозяйственного освоения территории.

Монография А.А. Нотова представляет прежде всего научно-практический интерес для специалистов, исследующих инвазионные виды в пределах нарушенных территорий лесной полосы европейской части России, а также для практики интродукционной деятельности. Выход из печати рецензируемой монографии, касающейся одного из наиболее крупных по территории регионов Средней России, позволяет объективно считать ныне территорию Тверской обл. наиболее изученной во флористическом отношении, а саму работу рассматривать как

этапное исследование, важное и в методическом плане. Собранный здесь конкретный материал может послужить основой для мониторинга адвентивной флоры области, оценить (спрогнозировать!) последствия культивирования в открытом грунте инородных растений, зачастую приводящему к стихийному освоению ими огромных территорий. К сожалению, они способны не только радовать глаз любителей оригинальных растений, но и приносить ощутимый вред, например пополнять группу карантинных сорняков. С каждым годом становится все ясней, что необходимы специальные исследования и контроль над адвентивным компонентом флоры; стоит острая потребность в разработке мероприятий по борьбе с наиболее агрессивными из них. В итоге действия должны быть направлены на снижение теперь уже заметного экономического ущерба, приносимого такими растениями.

К.В. Киселёва, В.С. Новиков, Н.Б. Октябрёва

Biological series
Volume 116. Part 5
2011

C O N T E N T S

<i>Nanova O.G.</i> Variability of the Cheek Teeth in Three Canid Species (<i>Alopex lagopus</i> , <i>Vulpes vulpes</i> , <i>V. corsac</i> ; Mammalia: Canidae) by Geometric Morphometrics	3
<i>Romanov A.A., Golubev S.V.</i> The Red-necked Stint (<i>Calidris ruficollis</i>) on Putorana Plateau, North-central Siberia	16
<i>Bush M.G.</i> Genus <i>Mellicta</i> (Lepidoptera, Nymphalidae) of European Russia: Variability of Genital Structures and Molecular Diagnostics	21
<i>Abramova L.M., Mustafina A.N., Andreeva I.Z.</i> Modern State and Structure of Natural Populations of <i>Dictamnus gymnostylis</i> Stev in the South Urals	32
<i>Anishchenko L.N.</i> The Phytocoenotical Activity Sphagnum Mosses on the Mires and Woodlands in the Southern Non-Black Earth Zone of Russia (for Example Bryansk Region)	39
<i>Namzalov B.B., Aliymbaeva G.B., Kholboeva S.A.</i> <i>Festuca L.</i> In the Baikal Siberia: Ecology-Geographical Analysis and Several Aspects of the Phylogenetic	47
<i>Nedoseko O.I.</i> Variety of life forms of <i>Salix caprea L.</i>	55
<i>Shirocova N.G.</i> Variability of Self-Incompatibility Manifeststions in Some Species of Subfamily Spiraeoideae (Rosaceae)	65
<i>Scientific communications</i>	
<i>Galinskaya T.V.</i> The Ulidiidae fauna (Diptera) of the Siberia and Russian Far East	74
<i>Losses of Science</i>	
On the Memory Liudmila Evgenevna Gatsuk	79
<i>Critique and bibliography</i>	
<i>Kiselyova K.V., Novikov V.S., Oktyabryova N.B.</i> Review of A.A.Notov's book: Adventive component of the flora of Tver province: dynamic of composition and structure	83

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

1. 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. Правильно оформленные и подобранные рукописи следует направлять ПРОСТЫМ (НЕ заказным и НЕ ценным) почтовым отправлением по адресу: 125009, Москва, ул. Б. Никитская, 6, комн. 9, редакция «Бюллетеня МОИП. Отдел биологический» или по электронной почте на адрес: **moip_secretary@mail.ru**. секретарю редколлегии Ниловой Майе Владимировне (ботаника); рукописи по зоологии — куратору зоологии Свиридову Андрею Валентиновичу на адрес редакции. Контактные телефоны: (495)-939-27-21 (Нилова, ботаника), (495)-629-48-73 (Свиридов, зоология), (495)-697-31-28 (ведущий редактор издательства). Звонить в середине дня.

2. **Рукописи**, включая список литературы, таблицы 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 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.

3. **Текст работы должен быть набран на компьютере**. В редакцию представляется электронный вариант статьи и 2 экземпляра распечатки. Распечатка через 2 интервала шрифтом 12 кегля в WIN-WORD. Электронный вариант рукописи может быть представлен на CD-диске или по электронной почте. Текст можно сохранить с расширением .doc или .rtf.

Редакция оставляет за собой право не рассматривать рукописи, превышающие установленный объем или оформленные не по правилам.

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

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

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

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

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

Толмачев А.И. Мат-лы для флоры европейских арктических о-ов // Журн. Русск. бот. об-ва. 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.

5. **Рисунки** предоставляются на отдельных листах в 2 экз. Рисунки не должны превышать формата страницы журнала (с учетом полей). **Фотографии** размером 6 x 9 или 9 x 12 см принимаются в 2 экземплярах на глянцевого бумаги с накатом. Изображение должно быть четким, без серых тонов. На обороте одного из экземпляров карандашом следует указать номер иллюстрации, фамилию первого автора статьи, название статьи, верх и низ. В статье не должно быть более трех иллюстраций (включая и рисунки, и фотографии). Цветные иллюстрации не принимаются. Электронный вариант иллюстрации принимается в формате TIFF, JPG или CDR. Подписи к иллюстрациям даются только на отдельной странице.

6. **Резюме и название работы** даются на английском и русском языках. Приводится английское написание фамилий авторов. Редакция не будет возражать против пространный резюме (до 1,5 страниц), если оно будет написано на хорошем научном английском языке; в противном случае резюме будет сокращено и отредактировано. Для рецензий и заметок следует привести только перевод заглавия и английское написание фамилий авторов.

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

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

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

10. **Оттиски** статей авторы могут получить после выхода номера в Редакции журнала. Оттиски не высылаются, редакционная переписка ограничена.