

БЮЛЛЕТЕНЬ
МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА
ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

Основан в 1829 году

ОТДЕЛ БИОЛОГИЧЕСКИЙ

Том 117, вып.1 **2012** Январь – Февраль

Выходит 6 раз в год

BULLETIN
OF MOSCOW SOCIETY
OF NATURALISTS

Published since 1829

BIOLOGICAL SERIES

Volume 117, part 1 **2012** January – February

There are six issues a year

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Трунов В.Л.</i> Питание бородастиков (Pisiformes, Caritonidae) равнинных лесов Южного Вьетнама	3
<i>Кораблев Н.П., Кораблев М.П., Кораблев П.Н.</i> Краниометрическая изменчивость енотовидной собаки – <i>Nyctereutes procyonoides</i> Gray (Carnivora, Canidae) Тверской области: от интродуцентов до современных популяций	16
<i>Холин А.В., Вержуцкий Д.Б.</i> Современное распространение длиннохвостого суслика (<i>Spermophilus undulatus</i>) на побережье Байкала	26
<i>Яценко И.О., Меликян А.П., Бобров А.В., Романов М.С.</i> Структура плодов нимфейных: карпологическая точка зрения на сестринское положение Nymphaeaceae s. l. по отношению ко всем остальным покрытосеменным (исключая <i>Amborella</i>)	33
<i>Ильяхи Л.В., Белевич Т.А.</i> Зависимость структуры сообществ планктонных водорослей Белого моря от освещенности и формы доступного азота	44
<i>Благовещенская Н.В., Чернышев А.В.</i> Динамика степной растительности центральной части Приволжской возвышенности в голоцене	50
<i>Бязров Л.Г., Пельгунова Л.А.</i> Пространственно-временные тренды величин концентрации некоторых элементов в слоевищах эпифитных лишайников из Подмосковья и ряда районов Москвы	59
<i>Прилепский Н.Г.</i> Географические особенности флоры северо-востока Костромской области (бассейн р. Вохма)	69
<i>Научные сообщения</i>	
<i>Макрушин А.В., Голубков С.М., Асанова Т.А.</i> Гистопатологическое обследование печени Unionidae (Mollusca, Bivalvia) из Невской губы Финского залива	77
<i>Маслова О.О., Негроров О.П., Селиванова О.В.</i> Новые данные по систематике и фауне видов рода <i>Dolichopus</i> Latreille, 1797 (Diptera, Dolichopodidae)	81
<i>Критика и библиография</i>	
<i>Стриганова Б.Р.</i> Рецензия на книгу: Жесткокрылые насекомые (Insecta, Coleoptera) Республики Адыгея (аннотированный каталог видов) / Под ред. А.С. Замотайлова и Н.Б. Никитского	85

УДК 598.27

ПИТАНИЕ БОРОДАСТИКОВ (PICIFORMES, CAPITONIDAE) РАВНИННЫХ ЛЕСОВ ЮЖНОГО ВЬЕТНАМА

В.Л. Трунов

Изучены рацион и особенности кормодобывания трех видов бородастиков (*Megalaima australis*, *M. faiostricta* и *M. lineata*), обитающих в равнинных лесах на юге Вьетнама (лесной массив Ма Да, провинция Донгнай). Выявлен спектр основных кормовых растений этих птиц и его сезонные изменения. Показано, что в сухой сезон основу питания бородастиков составляют плоды различных фикусов (*Moraceae*), тогда как в дождевой сезон значительное место в их рационе занимают плоды других растений (*Sapindaceae*, *Arecaceae*, *Tiliaceae*, *Myristicaceae* и др.). Описаны режим и интенсивность фуражировки *M. australis* и *M. faiostricta* на кормовых деревьях, а также способы обработки плодов в клюве. Обнаружено, что хотя растительный корм устойчиво преобладает в рационе бородастиков, животный корм (главным образом насекомые) также составляет в нем значительную долю на протяжении всего года. Описаны способы охоты бородастиков на разные виды добычи (кронные насекомые, крылатые термиты, а для *M. lineata* также и ящерицы). Впервые показано, что крупные виды бородастиков (*M. faiostricta*, *M. lineata*) способны разорять гнезда общественных ос, используя их в качестве дополнительного источника корма. Полученные данные позволяют заключить, что изученные виды бородастиков являются специализированными фруктоядными и могут выступать в качестве эффективных расселителей семян, но не демонстрируют выраженной адаптации к энтомофагии.

Ключевые слова: бородастики, Capitonidae, *Megalaima*, рацион, фуражировка, фруктоядность, энтомофагия, Южный Вьетнам.

Фруктоядные птицы играют одну из ключевых ролей в функционировании лесных тропических сообществ, с одной стороны, являясь потребителями обильного пищевого ресурса, а с другой – способствуя распространению семян растений, плоды которых служат им пищей. Экологические и морфологические аспекты фруктоядности птиц представляют собой интереснейшую научную проблему, которой посвящена обширная литература. Кроме того, трофическая специализация конкретных видов птиц представляет огромный интерес, так как она является одним из главных параметров, определяющих место и роль этих видов в общей структуре экосистемы.

К числу разнообразных групп неворобьиных птиц, входящих в гильдию фруктоядных птиц, принадлежат и бородастики, образующие обособленное семейство (Capitonidae) в составе отряда дятлообразных (Piciformes). Это семейство насчитывает 13–16 родов, объединяющих около 80 видов, которые населяют тропические регионы Азии, Африки и Америки (Ripley, 1945; Goodwin, 1964; Short, Horne, 2001).

Некоторые общие сведения о питании бородастиков можно найти в справочных и обзорных работах (Chapin, 1939; Ripley, 1945; Lowe, 1946; Someren

van, 1956; Henry, 1978; Snow, 1981; Ali, Ripley, 1983; Moermond, Denslow, 1985; Grimmet et al., 1999; Short, Horne, 2001, 2002; Wells, 1999), однако специальные исследования рациона и кормового поведения этих птиц довольно немногочисленны и очень редко содержат количественные данные. Часть их посвящена неотропическим и африканским видам (Skutch, 1944; Remsen, Parker, 1984; Remsen et al., 1993); о биологии азиатских бородастиков рода *Megalaima* можно судить главным образом по данным орнитологических наблюдений в Индии (Aitken, 1893; Jose, 1966; Muthukrishnan, Sundarbabu, 1982; Uttangi, 1996; Bharos, 1997). Особое место в ряду исследований биологии бородастиков Индии занимают работы Х. Яхия (H.S.A. Yahya). Результаты начатых им в 1977 г. исследований трофической экологии эндемичных для Индостана видов *Megalaima viridis* и *M. rubricapilla* опубликованы в серии статей (Yahya, 1982; 2000a; 2000b) и обобщены в итоговой монографии «Biology of Indian Barbets» (Yahya, 2001), которая на сегодняшний день является наиболее полной сводкой данных по биологии этих птиц.

Современные представления об особенностях питания бородастиков, обитающих в Юго-Восточной

Азии, в том числе на территории Вьетнама, основаны главным образом на фрагментарных наблюдениях (Буракова и др., 1992; Степанян, 1995; Калякин и др., 1997; Калякин, Корзун, 2001; Калякин, 2006; Lambert, 1989; Mann, 1996; Wells, 1999; Lok, Lee, 2009; Lok et al., 2009a; 2009b). В настоящее время орнитологические исследования в лесах Юго-Восточной Азии проводятся достаточно активно, однако лишь немногие из них носят стационарный характер и охватывают все сезоны года. Особенно скудны данные, касающиеся образа жизни тропических лесных птиц в сезон дождей, когда возможности экспедиционной работы и визуальных наблюдений крайне ограничены. Накопленные автором данные позволяют заполнить некоторые пробелы в знаниях о трофической экологии трех видов бородастиков – *M. australis*, *M. faiostricta* и *M. lineata*, населяющих равнинные леса Южного Вьетнама.

Основная цель нашей работы заключается в том, чтобы установить состав рациона и его сезонные вариации, а также выявить особенности кормового поведения бородастиков, включая приемы обработки корма. Наряду с результатами морфофункционального анализа челюстного аппарата бородастиков (Трунов и др., 1996), а также экспериментального исследования влияния прохождения семян кормовых растений через пищеварительный тракт бородастиков на их всхожесть (Трунов, Nguyen Van Thinh, 2009), полученные данные позволят расширить представление о трофической специализации изучаемых видов и их месте в структуре лесных сообществ Южного Вьетнама.

Материалы и методы

Место и сроки проведения работы

Полевые исследования на юге Вьетнама проводили в лесном массиве Ма Да (провинция Донгнай) в ходе нескольких экспедиций в период с февраля по июнь 1991 г. (с 27.02 по 14.03, с 20.03 по 30.03, с 10.04 по 18.04, с 3.05 по 12.05 и с 29.05 по 6.06), всего 55 дней, а также на протяжении года с апреля 1996 г. по март 1997 г., ежемесячно по 21 дню с апреля по июнь 1996 г. и с декабря по март 1997 г. (сухой сезон) и по 14 дней ежемесячно с июля по ноябрь 1996 г. (влажный сезон), всего 217 дней.

Объекты исследования

На изучаемом участке леса в массиве Ма Да к наиболее обычным видам бородастиков относятся мелкий *M. australis* (длина тела 17–18 см) и более крупные *M. faiostricta* и *M. lineata* (длина тела соответственно 24,5–27,0 и 27–28 см); для этих видов собраны наиболее полные данные, охватившие все се-

зоны годового цикла. Эти птицы ведут оседлый образ жизни и в течение года держатся примерно на одном участке леса.

Численность птиц оценивали по усредненным результатам картирования распределения их на пробной площади (Калякин и др., 1997). По нашим оценкам, в период проведения исследований плотность населения *M. australis* и *M. faiostricta* оставалась примерно постоянной и составляла соответственно 6,7 и 8,0 особей на один квадратный километр (особ./км²). Плотность населения *M. lineata* в районе проведения работы была значительно более низкой, не более 0,7 особ./км². Кроме этих видов, в районе проведения наших исследований встречаются также *M. lagrandieri* и *M. haemacephala*, однако они чрезвычайно редки (плотность менее 0,2 особ./км²), и сведения об их питании в настоящем исследовании не приводятся.

Наблюдения за кормящимися птицами

В ходе маршрутных экскурсий отмечали и наносили на картосхему места расположения плодовых деревьев, на которых наблюдалась кормовая активность бородастиков. В последующие дни под этими деревьями устраивали засидки для скрытного наблюдения за кормящимися птицами. На крупных деревьях, плодоносивших обильно и на протяжении длительно времени (1 месяц и более), наблюдения проводили регулярно (каждые 2–3 дня в ходе всего периода плодоношения) в период наиболее активных утренних и вечерних фуражировок птиц (с 5:30 до 12:00 и с 15:00 до 17:00). Дополнительно не менее 3 раз в месяц под этими деревьями проводили непрерывные наблюдения в течение всего дня с рассвета до заката для уточнения временного распределения кормовой активности. В ходе наблюдений регистрировали видовой состав кормящихся птиц, их численность, время прилета и отлета, положение в кроне дерева (высота над землей, дальность и частота перемещений, внутри или на периферии кроны), характер перемещений, число сорванных и съеденных плодов и все доступные наблюдению особенности кормового поведения.

Отдельно в течение 3 дней в марте 1996 г. с 5:30 до 8:00 под крупным плодоносящим фикусом первого подъяруса были проведены наблюдения в целях определения интенсивности фуражировки отдельных особей бородастиков и их избирательности по отношению к корму. Для этого регистрировали число съеденных плодов одной особью в течение 5-минутного интервала. Из-за невозможности индивидуального распознавания птиц и их активного перемещения высоко в кроне такой интервал является максимально

возможным временем непрерывного наблюдения за одной особью. Данные о птицах, время слежения за которыми составляло менее 5 мин, в дальнейшем анализе не учитывались.

Наблюдения на некрупных плодовых деревьях или деревьях с небольшим урожаем, плодоносящих в течение непродолжительного времени (несколько дней), проводили ежедневно (или с перерывом не более чем в 1 день) в течение всего времени, когда на них отмечались фуражирующие бородастики. Определение растений выполнено сотрудником Тропического центра А.Н. Кузнецовым.

Наблюдения за добыванием бородастикami животного корма в сухой сезон проводили по возможности ежедневно (с максимальными перерывами в 2–3 дня) в ходе маршрутных экскурсий или из засидок, обычно в предвечерние часы – с 15:00 до наступления темноты. Во всех отмеченных случаях регистрировали следующие показатели: вид, число птиц, положение в кроне, характер и дальность перемещений, характер обработки добычи. Наблюдение за охотящимися птицами проводили в течение всего доступного времени, пока птицы не скрывались из виду.

В сезон дождей крупные плодоносящие деревья и массовые фуражировки птиц отмечались редко, поэтому наблюдения за кормящимися бородастикami проводили в основном в ходе ежедневных маршрутных экскурсий и непродолжительных наблюдений за птицами, кормящимися на небольших плодовых деревьях или занятыми добычей животного корма.

Всего за время исследований число зарегистрированных кормовых актов составило 776 (для *M. australis*), 877 (для *M. faiosricta*) и 80 (для *M. lineata*). За кормовой акт (далее – КА) принимали факт поедания отдельного плода, насекомого или другого кормового объекта. В указанное число вошли регистрации в ходе маршрутных экскурсий и наблюдений из засидок, в том числе за кормежкой птиц на плодовых деревьях, за исключением данных, собранных для анализа интенсивности и избирательности кормежки по 5-минутным интервалам. Мы также не включили в общее число регистраций КА случаи кормежки бородастиков на разоренных гнездах ос из-за невозможности отследить число съеденных ими личинок и взрослых насекомых. Если в сезон размножения (январь–апрель) мы отмечали птиц с кормом в клюве, эти регистрации также не засчитывали как КА, поскольку корм, вероятнее всего, предназначался для птенцов.

Краткая характеристика района работ

Лесной массив Ма Да расположен в 80 км к северо-востоку от г. Хошимин (координаты 11°18'

с.ш., 107°04' в.д.), абсолютные высоты составляют 30–80 м над ур. моря. С юга и востока к территории массива примыкают районы, занятые сельскохозяйственными угодьями. Площадь массива в период проведения работ составляла 20–25 тыс. га, в последующие годы она заметно сократилась. Ближайший лесной район, частично сохранивший первичные древостои, находится в 30 км к северо-востоку от лесхоза в Национальном парке Кат Тиен. Пробная площадь размером примерно 1,5×1 км (1,5 км²) была заложена вблизи лесного стационара «Ма Да», ее ядром стал сохранившийся от рубок участок равнинного диптерокарпового леса площадью примерно 1 га.

Климат в указанном районе характеризуется четко выраженной сезонностью. Дневная температура под пологом леса в течение года меняется незначительно и в среднем составляет около +28°C, несколько понижаясь в ноябре–январе и повышаясь в марте – начале мая. Сухой сезон длится с декабря по май, в это время небольшие дожди регистрируются не чаще, чем 2–3 раза в месяц. Примерно с середины мая по октябрь осадки становятся регулярными, их максимальная интенсивность может достигать 70 мм/ч. В ноябре дожди становятся более редкими и постепенно сходят на нет. Общее количество осадков за год приближается к 2 000 мм. Начало дождевого сезона сопровождается сильными ветрами, что нередко приводит к падению крупных деревьев.

Почва хорошо дренированная, ферралитная; окрестности рабочей площадки изрезаны руслами ручьев, пересыхающих во время сухого сезона. В 10 км от места проведения работ протекает небольшая река Ма Да.

Водоразделы заняты высокоствольным диптерокарповым лесом со сложной вертикальной структурой (табл. 1) и доминированием в первом подъярусе (35–55 м) крупных деревьев *Dipterocarpus dyeri* (семейство *Dipterocarpaceae*). В других подъярусах преобладают виды семейств *Anacardiaceae*, *Lauraceae*, *Irvingiaceae*, *Meliaceae*, *Myrtaceae*, *Moraceae*, *Euphorbiaceae* и др. Типичными элементами лесной

Т а б л и ц а 1

Высотное разделение ярусности древостоя в лесу Ма Да (по: Кузнецов, 2003)

Подъярус	Высота подъяруса (м)
I	30–55
II	20–30
III	10–20
IV	5–10
V	1–5

растительности являются полуэпифитные фикусы-душители. Общее число видов деревьев на площадке достигает 300. Разнообразны и многочисленны лианы и эпифиты. Травяной ярус фрагментарен. Подробные описания растительных сообществ равнинных лесов юга Вьетнама и, в частности, леса Ма Да приведены в работе А.Н. Кузнецова (Кузнецов, 2003).

Участки леса, заливаемые во время дождевого сезона, отличаются упрощенной ярусной структурой (не более 3 подъярусов) и сомкнутым на высоте 25–30 м пологом; преобладающие деревья – пальмы и фикусы; развит травяной ярус, встречаются густые заросли бамбука. Такие участки занимали примерно 5% территории пробной площади.

Разнообразие лесорастительных условий в районе работ обусловлено главным образом последствиями выборочных рубок ценных древесных пород (*Dipterocarpus*, *Shorea*, *Buahanania*, *Sindora*) и вывоза стволов крупных деревьев, в результате чего в лесном массиве возникают локальные вырубki и лесовозные дороги, нарушающие цельность лесного полога. Образовавшиеся безлесные «окна» зарастают либо за счет восстановления поврежденных деревьев нижних подъярусов, либо за счет внедрения опушечной травянисто-кустарниковой растительности и многочисленных лиан.

Результаты

Питание плодами и сезонность плодоношения кормовых растений

Для бородастиков характерен смешанный тип питания: их рацион включает и растительные, и животные компоненты. По имеющимся литературным

данным и нашим собственным наблюдениям, основу рациона бородастиков составляют плоды деревьев, поэтому мы считаем целесообразным начать анализ их питания именно с растительной составляющей.

В лесу Ма Да мы обнаружили более 20 видов деревьев и лиан, плоды которых достоверно входят в рацион бородастиков. Перечень этих растений с числом зарегистрированных на них КА приведен в табл. 2. Сроки плодоношения указаны по фактическим наблюдениям на участке леса, где проводились исследования.

Из представленных данных видно, что устойчивый приоритет в рационе всех трех видов бородастиков принадлежит плодам различных фикусов (семейство *Moraceae*) (рис. 1).

Крупные фикусы, входящие в состав I подъяруса, плодоносят в течение сухого сезона и отличаются огромной продуктивностью. Отдельные экземпляры нередко достигают высоты 40 м при диаметре кроны до 50 м. Это в основном полуэпифитные фикусы-душители – жизненная форма, которую в лесу Ма Да представляют виды *Ficus septica*, *F. lamponga* и *F. hirta*. После гибели растения-хозяина некоторые экземпляры полуэпифитов становятся самостоятельными деревьями. В период плодоношения эти растения привлекают большие, иногда из 100 и более особей, многовидовые скопления птиц, в числе которых отмечены фруктоядные голуби из родов *Ducula* и *Treron*, птицы-носороги (семейство *Bucerotidae*), бородастики (*Megalaima*), бюльбюли (семейство *Rupnonotidae*), а также представители семейств *Picidae*, *Oriolidae*, *Dicaeidae*, *Chloropseidae* и ирена *Irena puella* (семейство *Irenidae*). По нашим наблюдениям, урожаи крупных

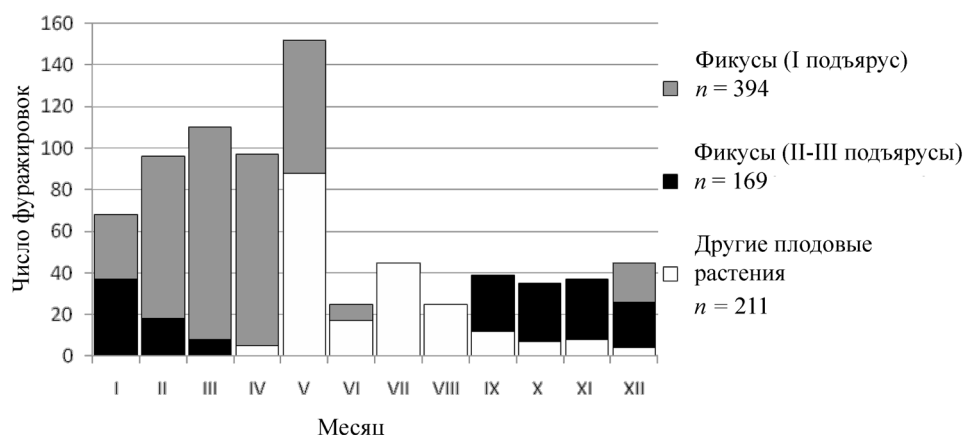


Рис. 1. Число фуражировок *Megalaima faiostricta*, зарегистрированных на различных кормовых растениях в течение года (1996–1997 гг.).

Т а б л и ц а 2

Состав и сроки плодоношения кормовых растений бородастиков в лесу Ма Да, данные об их использовании этими птицами

Вид растения, подъярус	Число КА			Сроки плодоношения (месяцы)
	<i>M. faiostricata</i>	<i>M. australis</i>	<i>M. lineata</i>	
<i>Ficus hitra</i> var. <i>superba</i> (<i>Moraceae</i>), I	322	360	25	II–VI
<i>Ficus lamponga</i> (<i>Moraceae</i>), I				II–VI
<i>Ficus septica</i> (<i>Moraceae</i>), I				XII–V
<i>Ficus callophylla</i> (<i>Moraceae</i>), II–III	181	197	0	I, III, X
<i>Ficus depressa</i> (<i>Moraceae</i>), II–III				IX, XI–XII
<i>Ficus graberrima</i> (<i>Moraceae</i>), II–III				X–XI
<i>Ficus kurzii</i> (<i>Moraceae</i>), II–III				II, IX
<i>Ficus rumphii</i> (<i>Moraceae</i>), II–III				I–II, IX–X
<i>Xerospermum microcarpum</i> (<i>Sapindaceae</i>), II	71	0	0	VI–VIII
<i>Nephelium</i> sp. (<i>Sapindaceae</i>), I–II	33	6	0	VIII–IX
<i>Livistona</i> sp. (<i>Arecaceae</i>), III–IV	64	57	12	V–VI
<i>Colona evecta</i> (<i>Tiliaceae</i>), III	23	16	11	XI–XII
<i>Grewia callophylla</i> (<i>Malvaceae</i>), IV	19	10	8	V
<i>Horsfieldia glabra</i> (<i>Myristicaceae</i>), III	14	7	0	VII
<i>Knema longifolia</i> (<i>Myristicaceae</i>), III	12	14	12	V–VI
<i>Antidesma</i> spp. (<i>Phyllanthaceae</i>), V	11	0	7	X–XI
<i>Syzygium cumini</i> (<i>Myrtaceae</i>), III–IV	11	0	0	IV–V
Различные лианы, II–V	13	12	0	I–XII*
Всего регистраций	774	679	75	–

* Периодическое плодоношение в течение года.

фикусов создают благоприятные условия для кормежки бородастиков в период с января по май или начало июня. Одно дерево может служить кормовым ресурсом в течение 30–40 дней. Так, крупный фикус I подъяруса, плодоносивший с 12.03 по 14.04 1991 г., на протяжении всего этого срока (34 дня) являлся местом постоянных фуражировок фруктоядных птиц. Обилие пищи в течение указанного периода поддерживается благодаря разновременному созреванию плодов на каждом из отдельных деревьев и несовпадению сроков плодоношения у разных экземпляров фикусов. В ходе экскурсий на пробной площади мы отмечали обычно не более двух таких крупных фикусов, плодоносивших одновременно. При появлении первых волн урожая фикусов все виды бородастиков начинают активно кормиться на них, концентриру-

ясь на плодоносящих деревьях во время утренних и дневных фуражировок до конца сухого сезона. По визуальным оценкам, к началу сезона дождей массовое плодоношение фикусов сходит на нет; кроме того, из-за начинающихся сильных ливней значительная часть урожая опадает на землю и не может использоваться бородастиком.

Фикусы высотой от 15 до 22 м (II–III подъярусы) существуют в основном в форме полуэпифитов и лишь изредка образуют самостоятельные низкорослые деревья. В лесу Ма Да к числу таких фикусов, входящих в пологий ярус, относятся главным образом представители видов *F. callophylla*, *F. graberrima*, *F. depressa*, *F. rumphii* и *F. kurzii*. На исследованном участке леса эти деревья более многочисленны, чем фикусы I подъяруса, однако их урожай менее обиль-

ны, а сроки плодоношения широко варьируют, хотя в основном приурочены ко второй половине влажного и к началу сухого сезонов. Наиболее часто мы регистрировали кормовую активность бородастиков на этих деревьях в сентябре–ноябре. В это время плодоносящие фикусы отмечены на модельной площадке единично, причем нередко даже на небольших деревьях возникали массовые скопления бородастиков. Так, в сентябре 1996 г. на фикусе высотой 12–14 м мы наблюдали одновременно 6 особей *M. australis* и 10 особей *M. faiostricta*. При такой активной кормежке бородастики полностью уничтожают весь урожай на среднего размера фикусе III подъяруса за 4–5 дней; удалось наблюдать, что *M. australis* при истощении урожая съедают даже сохранившиеся на плодоножках фрагменты плодов. Более крупные *M. faiostricta* на таких почти опустевших фикусах уже не появляются.

Интересно отметить, что даже при явном недостатке корма в осенние месяцы бородастики полностью игнорировали плоды некоторых видов деревьев (их видовая принадлежность не установлена), на которых регулярно фуражировали птицы-носороги и воробьиные фруктоядные птицы.

Наряду с фикусами, бородастики употребляют в пищу плоды и других растений (табл. 2), среди которых особое значение для всех трех видов имеют деревья, плодоносящие в сезон дождей.

Наибольшее разнообразие кормовых растений отмечено для *M. faiostricta*: в частности, именно для этого вида особенно важным кормовым объектом служат плоды некоторых сапидовых, в особенности *Xerospermum microcarpum* (*Sapindaceae*), – широко распространенного и высокоурожайного дерева, плодоношение которого начинается в июне и продолжается до середины августа.

В поисках корма *M. faiostricta* может спускаться в самые нижние ярусы лесного полога. Так, в октябре и ноябре этот вид часто кормится на *Antidesma* spp. – невысоких (2,0–2,5 м), произрастающих группами деревьях, массовое плодоношение которых привлекает и других фруктоядных птиц (*Antracoceros albirostris*, *Irena puella*, бюль-бюлей). Удалось наблюдать, как *M. faiostricta* кормится на лиане *Gnetum* sp., мелкие плоды которой диаметром около 1 см собраны в плотные грозди, располагающиеся на свисающих с деревьев стеблях. Методично обследуя одну гроздь за другой, очевидно в поисках зрелых плодов, птица передвигалась по «шнур» лианы быстрыми прыжками, демонстрируя великолепные способности к лазанию.

Несмотря на разнообразие используемых *M. faiostricta* кормовых ресурсов, регистрация фуражировок этого бородастика на различных деревьях в

течение года показывает, что на протяжении сухого сезона его рацион состоит почти исключительно из плодов фикусов, тогда как плоды других растений используются в пищу главным образом во время дождя сезона (рис. 1).

Режим фуражировки

Наиболее интенсивно бородастики кормятся в ранние утренние и послеполуденные часы. По количеству съеденных плодов и продолжительности кормежки наиболее значимы фуражировки, приходящиеся на первые часы после восхода солнца. Далее кормовая активность падает и вновь нарастает уже во второй половине дня. На рис. 2 представлен наиболее характерный пример кормовой активности двух видов бородастиков на крупном фикусе I подъяруса в период с 18.03 по 20.03, т.е. в разгар сухого сезона; приведены усредненные показатели за три дня наблюдения. На графике видна четкая двухпиковая активность, максимумы которой приходятся на периоды времени с 5:40 до 8:00 и с 15:30 до 16:30.

Непрерывное наблюдение за отдельными особями на крупном кормовом дереве (*Ficus* sp., I подъярус, диаметр плодов 8–10 мм) в течение 5-минутных периодов наблюдения позволило составить представление об интенсивности кормежки бородастиков во время утренней фуражировки. Так, *M. faiostricta* за 5 мин (выборка составила 9 периодов) съедает в среднем 3,6 плода (от 2 до 4), *M. australis* – 3,7 плода (выборка составила 7 периодов). К сожалению, невозможность проследить за определенной особью на протяжении всего времени ее кормежки не позволяет оценить общее число плодов, съедаемых бородастиком в ходе фуражировки. Отмечено, что при добывании плодов птицы проявляют определенную избирательность: во время непродолжительных пауз они внимательно осматривают ветки и только после этого срывают плод. При этом часть плодов птицы по каким-либо причинам не съедают и сбрасывают на землю: подобная «выбраковка» составляет около 28% у *M. faiostricta* (т.е. примерно 1 плод на 3–4 съеденных) и около 11,5% у *M. australis* (примерно 1 плод на 8–9 съеденных). На обработку и проглатывание одного плода *M. faiostricta* затрачивает в норме 2–3 с, *M. australis* – 3–6 с. У обоих видов срыванию очередного плода обычно предшествует пауза продолжительностью от 30 до 120 с, в течение которой птица перемещается по веткам, отдыхает или чистится. К концу периода утренней фуражировки (примерно с 07:00 до 08:00) интенсивность кормежки заметно снижается: паузы становятся более продолжительными, а перемещения – менее активными; в это время число пло-

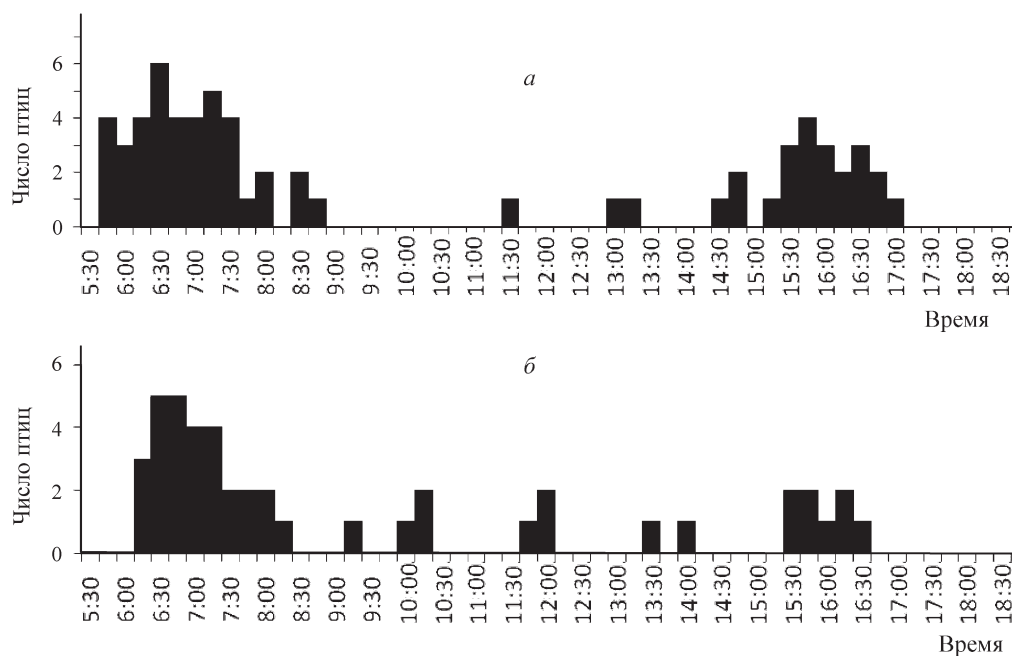


Рис. 2. Кормодобывающая активность бородастиков двух видов на плодоносящем фикусе (*Ficus* sp., I подъярус, диаметр плодов 8–10 мм) в период с 18.03 по 20.03 1997 г.: а – *Megalaime faiostricta*, б – *Megalaime australis*

дов, съедаемых за стандартный промежуток времени (5 мин), оказывается меньше средних показателей (2–3 для *M. faiostricta*, 3 для *M. australis*).

В сентябре–ноябре, когда фуражировки бородастиков отмечаются в основном на небольших фикусах, птицы кормятся на плодоносящем дереве все светлое время суток без выраженных утренних и послеполуденных максимумов активности, прерываясь лишь на время сильного дождя. Подобные «жадные» фуражировки происходят не так размеренно, как при массовом плодоношении фикусов в сухой сезон: продолжительность непрерывного активного поиска плодов составляет не менее 25 мин, паузы на визуальный поиск сокращаются до мгновений, птицы практически постоянно находятся в движении. В промежутках между такими напряженными этапами сбора плодов бородастики не покидают плодовое дерево, проводя в его кроне по несколько часов.

Обработка плодов

При кормежке бородастики дотягиваются до плодов с насеста, и только *M. australis* изредка срывают их с полета: такое поведение удается наблюдать не чаще 1–2 раз за два–три часа утренней фуражировки. Передвигаясь по вертикальным крупным ветвям деревьев подобно дятлам или поползням (в том числе и вниз головой), а также с ловкостью лазая по тонким гнувшимся концевым веткам, все виды бородастиков

способны добираться практически до любых участков кроны.

Сорвав относительно крупный, немного шире зева, плод фикуса, бородастики манипулируют им, разминая в клюве и превращая в удобную для проглатывания продолговатую лепешку. От слишком крупных для проглатывания плодов бородастики отделяют фрагменты, отщипывая или отрезая их острыми краями надклювья.

Иначе выглядит обработка плодов, имеющих плотную наружную оболочку и сочную мякоть, например, плодов сапидовых. Нам удалось подробно наблюдать способ, которым *M. faiostricta* вскрывает округлые (диаметром 10–12 мм) плоды *Xerospermum microcarpum*, имеющие прочную кожистую наружную оболочку, внутри которой заключена крупная косточка, окруженная сочным сладким ариллусом. Не срывая плода, птица захватывает его углом челюстей и с помощью языка и рывков головы перемещает его с обратным вращением к концу клюва. При этом острый край изогнутого надклювья прорезает по кругу две трети оболочки плода, а ее содержимое вырывается концами челюстей, как пинцетом. Обычно на подобную обработку одного плода уходит 4–6 с. Таким же образом происходит обработка плодов нефелиума (*Nephelium* sp.): после кормежки бородастиков на деревьях можно увидеть грозди пустых оболочек, надрезанных по экватору.

Питание животным кормом

Животный корм составляет небольшую, но, очевидно, важную часть рациона бородастиков. По нашим данным, в его состав входят главным образом крупные насекомые (палочники, богомолы, крылатые формы термитов, перепончатокрылые, гусеницы бабочек) и пауки, а также, в редких случаях, мелкие позвоночные. Так как визуальные наблюдения не позволяют оценить энергетический вклад того или иного вида корма в питание бородастиков, мы можем учитывать только частоту КА, связанных с употреблением растительной или животной пищи. Поскольку наблюдения за питанием *M. lineata* недостаточно полны, мы приводим сравнительные данные лишь для остальных двух видов бородастиков (табл. 3).

Наблюдения показали, что бородастики употребляют животный корм на протяжении всего года, хотя вид добычи и способ охоты на нее могут варьировать в зависимости от условий сезона. В качестве примера можно привести данные по круглогодичному составу рациона для *M. australis* (табл. 4).

В большинстве случаев охота на насекомых происходит в кронах деревьев. Охотящиеся *M. faiostricta* прыжками перемещаются по веткам, сотрясая их специфическими резкими и быстрыми движениями, цель которых, по нашему мнению, заключается во вспугивании добычи. После серии таких прыжков следует продолжительная пауза, во время которой бородастик, медленно поворачивая голову, осматривает ближайшее пространство. Выдавшему себя движением жертву он хватает стремительным броском. Результативность такой охоты, по-видимому, не очень высока и явно ниже, чем у специализированных насекомоядных птиц. Так, нам удалось наблюдать одновременную охоту в кроне одного дерева пары *M. faiostricta* и имеющего сходные размеры личинкоеда *Coracina macei* (Camperphagidae): за 12 мин личинкоед добыл 2 относительно крупных насекомых, а пара *M. faiostricta* не успевала даже обнаружить жертву.

У *M. australis* поиск насекомых в кронах выглядит более динамичным, чем у *M. faiostricta*: он почти

не делает пауз, быстро перемещаясь по ветвям, в том числе на периферии кроны. Кроме того, мы отмечали (4 наблюдения), что этот вид способен лазать по скелетным ветвям и стволам деревьев «дятловым» способом, обследуя щели и трещины коры.

В мае, а также в сентябре–ноябре мы отмечали присоединение *M. australis* к стайкам насекомоядных птиц; за время исследований мы 12 раз наблюдали его в составе смешанных стаяк насекомоядных птиц-кронников, куда входили дронго *Dicrurus paradiseus* и *D. aeneus*, дятлы *Sasia ochracea*, *Picumus innominatus*, *Dinopium javanense*, личинкоеды *Tephrodornis virgatus*, *Pericrocotus flammeus* и поползень *Sitta frontalis*.

В дневное время *M. australis*, находясь в кронах, иногда ловит пролетающих мимо насекомых, но, кажется, специально их не отслеживает. В четырех отмеченных случаях такие охотничьи вылеты были короткими – не более 3 мин. С пойманной добычей бородастик описывал широкую дугу около дерева и скрывался в кроне. Отмечен один случай поимки *M. australis* насекомого на перелете между вершинами деревьев. Каких-либо манипуляций с пойманными насекомыми в воздухе не отмечено.

В период с сентября по декабрь мы неоднократно наблюдали охоту бородастиков за крылатыми термитами. Во всех случаях она происходила в предвечерние часы, в период приблизительно с 16:40 и иногда до глубоких сумерек (17:30–17:40), обычно после дождя. Способ охоты у разных видов бородастиков заметно различался. Так, *M. australis* (8 наблюдений с 29.10 по 11.12 и 1 наблюдение 08.05. в 1996 г.) всегда охотился на высоте 20–30 м, выбирая в качестве присады дерево I или II подъяруса с хорошим обзором и делая с него прицельные вылеты дальностью от 10 до 20 м. За время одной охоты (от 15 до 30 мин) птица успевала добыть от 4 до 11 насекомых.

Более крупный *M. faiostricta* (11 наблюдений с 12.09 по 12.12 в 1996 г.) всегда выбирал для охоты на термитов участок дороги, вырубки или небольшой просвет среди деревьев и располагался рядом с ним в нижней части лесного полога на высоте от 6 до 10 м, периодически совершая вылеты в направлении облака термитов. В шести случаях мы отмечали охоту одновременно двух особей (вероятно, членов пары). На высоте 7–8 м птицы врывались в скопление насекомых, удерживая тело почти вертикально с вытянутой вперед шеей и хлопая крыльями в попытке зависнуть в воздухе. Несмотря на столь неуклюжий способ охоты, им всегда удавалось схватить добычу. Сходным образом добывает термитов *M. lineata* (5 наблюдений), причем дважды его отмечали одновременно с *M. faiostricta*; один раз мы наблюдали охоту

Т а б л и ц а 3

Соотношение растительного и животного корма в рационе *M. faiostricta* и *M. australis* (по числу регистраций КА; общее число КА 877 и 776 соответственно)

Вид	Растительный корм, % (число КА)	Животный корм, % (число КА)
<i>M. faiostricta</i>	84,2% (774)	15,8% (103)
<i>M. australis</i>	86,9% (679)	13,2% (97)

Т а б л и ц а 4

Соотношение растительного и животного корма в рационе *Megalaima australis* (по числу регистраций КА) на протяжении года

Параметр	Месяцы, 1996–1997 гг.											
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Растительный корм, %	88,8	88,2	88,7	87,6	90,0	89,5	87,1	87,5	79,0	80,5	85,7	88,9
Животный корм, %	11,2	11,8	11,3	12,4	10,0	10,5	12,9	12,5	21,0	19,5	14,3	11,1
Число регистраций	77	109	124	111	98	19	49	24	38	37	39	51

тящуюся пару. Продолжительность охоты составляла от 10 до 40 мин.

В состав животного корма *M. lineata* входят и позвоночные – мелкие ящерицы, не отмеченные в рационе других бородастиков. В зарегистрированных случаях (2 наблюдения 30.03 и 12.04 в 1991 г.) это были молодые мабуи (*Eutropis* sp., Scincidae), обитающие в лесной подстилке. Заметив ящерицу, бородастик пикировал на землю и некоторое время преследовал жертву, разбрасывая клювом листовую опад и даже пытаясь извлечь ее из укрытий. Удерживая пойманную добычу в клюве, бородастик умерщвлял ее резкими ударами о субстрат (на месте поимки или в кроне) и заглатывал целиком.

Осенью 1996 г. удалось наблюдать интересный случай использования способностей бородастиков к разрушению субстрата для добывания животного корма, в данном случае личинок и имаго общественных ос. В октябре одна особь *M. lineata* обнаружила занятое семьей ос дупло; за два дня она расширила входное отверстие, работая с 06:40–06:47 до 14:00–14:40 и перемежая активное долбление с продолжительным отдыхом. В эти два дня приблизительно в одно и то же время (с 10:24–10:16 и до 11:13–11:20) птица проводила около часа в расположенных неподалеку зарослях плодоносящих *Antidesma* spp. Содержимого осинового гнезда (по примерным оценкам, 20–30 личинок) бородастику хватило на двое суток. Иногда птице удавалось ловить и взрослых ос. Через 40 дней осиное гнездо, разоренное *M. lineata*, восстановилось и стало добычей особи *M. faiostriata*. После этого почти не пострадавшие от бородастиков взрослые осы вновь отстроили гнездо в том же дупле; с наступлением сухого сезона оно разорению уже не подвергалось.

Обсуждение

Накопленные к настоящему времени сведения о питании бородастиков, как неотропических, так и населяющих тропики Старого Света, позволяют с уверенностью считать, что для них характерен смешанный тип питания с выраженным преобладанием фруктоядности (Степанян, 1995; Калякин и др., 1997; Remsen, Parker, 1984; Remsen et al., 1993; Mann, 1996; Short, Horne, 2001; Yahya, 2001). Однако количественные исследования, позволяющие оценить долю растительного и животного корма в их рационе, немногочисленны. Это связано, прежде всего, с объективными трудностями, возникающими при изучении любых птиц, населяющих полог тропического леса. Прямые наблюдения за птицами, обитающими в верхних ярусах лесного полога, очень затруднены, особенно в сезон дождей. Анализ содержимого желудков позволяет получить некоторые количественные соотношения (Remsen et al., 1993; Short, Horne, 2001), однако он требует больших выборок и не всегда дает безукоризненные результаты, так как животный корм усваивается быстрее растительного и часто смешивается с последним настолько, что его становится невозможно выделить из общей массы и достоверно определить. Кроме того, при современном отношении к охране тропических экосистем методы, требующие истребления большого числа птиц, неприемлемы. Тем не менее, имеющиеся в научной литературе данные о питании азиатских бородастиков рода *Megalaima* и наши собственные наблюдения позволяют прийти к определенным выводам относительно пищевых предпочтений этих птиц и особенностей их кормодобывания. Основную долю годового рациона бородастиков составляет мякоть плодов, причем спектр кормовых

растений достаточно широк. Некоторые исследователи указывают, что разные виды бородастиков (*Megalaima asiatica*, *M. lineata*, *M. viridis*, *M. zeylanica*) также поедают цветки или части цветков или пьют нектар таких растений, как *Bombax* и *Erythrina* (Wells, 1999; Short, Horne, 2001, 2002). Тем не менее, все авторы, изучавшие питание этих птиц и в Старом, и в Новом Свете, единодушно подчеркивают, что основу их рациона составляют плоды фикусов (семейство *Moraceae*). Плоды фикусов (сиконии) обладают высокой питательной ценностью и легко доступны для сбора и обработки; прозрачная крона фикусов, крепкие ветви, обилие и удобное расположение не крупных мягких плодов с многочисленными мелкими семенами могут свидетельствовать о глубокой эволюционной связи этих растений с птицами – расселителями их семян (Morton, 1973; Moermond, Denslow, 1985; Lambert, 1986; 1989; Lambert, Marshall, 1991). Наши данные подтверждают высокую пищевую значимость фикусов, удерживающих устойчивое первенство в рационе бородастиков среди остальных кормовых растений. Круглогодичные наблюдения показывают, что урожаи крупных фикусов I яруса создают благоприятные кормовые условия с января по май–июнь, т.е. на протяжении всего сухого сезона. Не столь обильное, но важное для бородастиков плодоношение пологовых фикусов II–III подъярусов в лесу Ма Да в основном приходится на межсезонье, т.е. на вторую половину влажного и на начало сухого сезонов. Благодаря такой очередности плодоношения, различные фикусы являются главным пищевым ресурсом бородастиков на протяжении всего года, за исключением разгара сезона дождей (июль–август), когда эти птицы в значительной мере переходят на питание плодами других растений, главным образом сапиндовых, пальм и др.

Наши выводы отчасти подтверждаются данными индийского орнитолога Х. Яхия, изучавшего различные аспекты экологии двух видов бородастиков *Megalaima rubricapilla* и *M. viridis* в Тигровом заповеднике Парьяр (Керала, Индия), расположенном на высотах от 900 до 2019 м над ур. моря. В частности, по данным Яхия (Yahya, 2001), в районе его исследований плодоношение фикусов наблюдается практически в течение всего года, но наибольшие урожаи приходится на период с января по первую половину мая (сухой и жаркий сезон). Этот период довольно точно совпадает по срокам с сухим сезоном на юге Вьетнама, который также характеризуется богатым урожаем фикусов. В сезон муссонов в Керала наблюдается активное плодоношение деревьев *Actinodaphne hooker* (с апреля по июль) и *Grewia tiliaefolia* (с июня по ноябрь), которые наряду с фикусами играют важную роль в питании

названных видов. Яхия также отмечает, что именно к обильному плодоношению фикусов приурочено гнездование индийских бородастиков, что справедливо и для видов, обитающих на юге Вьетнама.

Приуроченность сезона размножения тропических фруктоядных птиц к периоду обилия корма, способного удовлетворить энергетические потребности родителей и птенцов и их потребности в белках, обсуждалась разными авторами (Snow, 1970; Fogden, 1972; Srome, 1975). На наш взгляд, ярким подтверждением связи репродуктивного цикла бородастиков со сроками плодоношения фикусов является отмеченный нами в июле 1996 г. (в разгар сезона дождей) случай нехарактерной для этого времени года песенной и гнездостроительной активности нескольких пар *M. australis* в лесу Ма Да, совпавшей с плодоношением на этом же участке крупного фикуса (Трунов, 1997).

Полевые наблюдения, а также морфофункциональный анализ челюстного аппарата бородастиков (Трунов и др., 1996) показывают, что эти птицы глубоко адаптированы к питанию плодами: особенности строения и функционирования челюстей и обслуживающей их мускулатуры позволяют бородастикам без труда срывать и обрабатывать плоды, в том числе имеющие плотную оболочку, отжимать сок, отщипывать мякоть, разминать и делать пригодными для проглатывания фрагменты крупных плодов. Специализированное строение челюстного аппарата позволяет этим птицам использовать в пищу особо сложные для обработки плоды, такие как плоды *Xerospermum microcarpum*. Кроме бородастиков, плодами этого дерева активно питаются гораздо более крупные птицы-носороги (*Anthraceros albirostris* и *Buceros bicornis*), но эти птицы не вскрывают оболочку плодов, а давят их и заглатывают целиком; для остальных фруктоядных птиц этот корм недоступен.

Что касается животного корма, то большинство авторов, указывающих на его наличие в рационе бородастиков, подчеркивают его необходимость только в период выкармливания птенцов. Наши данные показывают, что животный корм присутствует в питании бородастиков круглогодично, причем, судя по количественным данным, полученным для *M. australis*, его относительная доля (по числу КА) достигает максимума (19,5–21,0%) не в период гнездования, а в конце дождевого сезона, когда эти птицы, как нам представляется, испытывают нехватку растительного корма. По данным Х. Яхия (Yahya, 2001), доля животного корма в рационе *M. rubricapilla*, имеющего сходные с *M. australis* размеры, заметно выше и составляет в среднем 21,4% (против 13,2% у *M. australis*). Однако по своей биотопической приуроченности

M. australis – заметно более «лесной» вид, нежели *M. rubricapilla*, часто населяющий вторичные и нарушенные биотопы. В фауне Южного Вьетнама его более близким «аналогом» можно считать другого мелкого бородастика – *M. haemacephala*. По нашим наблюдениям в мае 1993 г., доля животной компоненты в рационе *M. haemacephala* составляла 23,2% (84 зарегистрированных КА), что хорошо сопоставимо с показателями, приводимыми для *M. rubricapilla*. Эти данные для *M. haemacephala* собраны на плато Тайнгуен (окрестности пос. Буон Льюй, провинция Зялай), на высотах от 600 до 900 м над ур. моря, где ландшафтно-климатические условия, сезонность и, возможно, состав растительности в большей мере соответствуют местообитаниям *M. rubricapilla*. У *M. faiostriata* средняя доля животного корма в целом несколько больше, чем у *M. australis* и составляет почти 16%; данных по *M. lineata* пока недостаточно для сравнительных расчетов.

В составе животного корма бородастиков обычно указывают насекомых или других членистоногих (Remsen et al., 1993; Short, Horne, 2001), а также моллюсков (для *M. rafflesii*; Wells, 1999), однако для некоторых крупных видов известны случаи охоты на мелких позвоночных – амфибий, рептилий и даже птиц; так, для *M. chrysopogon* отмечено успешное нападение на мелких воробьиных, для *M. lineata* – охота на древесных лягушек, ящериц и разорение птичьих гнезд (Henry, 1978; Short, Horne, 2001; Lok et al., 2009a). Наши наблюдения подтверждают склонность последнего вида к хищничеству: мы не наблюдали прямых нападений *M. lineata* на взрослых птиц или птенцов, однако реакция других птиц на появление этого крупного бородастика однозначно свидетельствует о том, что его воспринимают как опасного врага. Использование в качестве корма мелких рептилий также, по всей видимости, является нормой для этого вида. По нашим данным, среди изучаемых бородастиков *M. lineata* – единственный вид, спускающийся в поисках корма на землю.

Для более мелкого *M. australis* характерен еще один вариант поведения, известный для некоторых других бородастиков, например, для *M. rafflesii* (Wells, 1999; Lok et al., 2009b): присоединение к стайкам насекомоядных птиц, что, вероятно, оптимизирует добычу животного корма.

В основном в состав животного корма изучаемых бородастиков входят легкие в добыче крупные насекомые, в частности такой универсальный для обитателей тропиков ресурс, как крылатые термиты, которыми в летний период питаются буквально все – от других насекомых до представителей всех

классов позвоночных. Бородастики не проявляют выраженной специализации к добыванию насекомых; основной способ их охоты – «выпугивание» и схватывание малоподвижной жертвы. Поведение птиц при этом практически ничем не отличается от поискового поведения при сборе растительного корма, которое также подразумевает передвижения в кроне быстрыми прыжками, осмотр ветвей и схватывание подходящих плодов. Такое поведение собирателя, к тому же обреченного на относительно низкую результативность при ловле подвижной добычи, и отсутствие выраженной морфологической адаптации к энтомофагии позволяет рассматривать бородастиков в качестве первично фруктоядных птиц, вынужденных иногда прибегать к охоте. При этом нельзя не отметить, что некоторые присущие этим птицам способности к обработке субстрата оказались полезными для добывания специфических видов корма. Мы никогда не наблюдали, чтобы бородастики добывали насекомых, разрушая клювом древесину или кору, однако способность этих птиц к долблению дала им возможность разорять гнезда некоторых общественных ос, селящихся в дуплах. Это открывает птицам доступ к ценному пищевому ресурсу в периоды, когда недостаток энергетически-насыщенной растительной пищи ощущается ими особенно остро.

Питание плодами делает бородастиков важными участниками функционирования лесных экосистем. Одной из главных функций фруктоядных птиц является расселение семян растений, плодами которых они питаются. Изучая вклад различных видов птиц в распространение семян определенных деревьев в амазонской сельве, Г. Хоу (Howe, 1977) выделил пять критериев, которым должен удовлетворять эффективный расселитель. Основываясь на собранных нами данных, можно с уверенностью утверждать, что изученные виды бородастиков полностью соответствуют всем этим критериям, прежде всего в приложении к разнообразным видам фикусов: они постоянно и интенсивно кормятся на фикусах в течение всего периода их плодоношения, предпочитая их другим доступным видам кормов и используя данный пищевой ресурс с максимальной полнотой. Специально проведенное экспериментальное исследование показало, что выделяемые бородастиком (*M. lineata*) с пометом семена фикусов не теряют всхожести (Trounov, Nguyen Van Thinh, 2009). Наконец, совершая регулярные перелеты между кормовыми деревьями и местами отдыха, а также в период размножения, бородастики разносят семена на некоторое расстояние от мест фуражировки. Постоянное пребывание бородастиков в кронах, где происходит

извержение помета и куда родители выносят отходы из гнезда, способствует попаданию семян фикусов (имеющих фазу душителей) в места, благоприятные для их прорастания. Кроме того, высокая степень специализации бородастиков к фруктоядности делает их специфическими расселителями семян некоторых растений, плоды которых доступны практически только им, что в первую очередь относится к *Xerospermum microcarpum*.

Таким образом, благодаря своей специализации к фруктоядности бородастики играют важную роль в возобновлении собственной кормовой базы и в целом

способствуют поддержанию высокого уровня биоразнообразия тропических лесных экосистем.

Автор выражает искреннюю благодарность руководству Российско-Вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра и лично Л.П. Корзуну за предоставленную возможность работать во Вьетнаме, М.В. Калякину – за помощь в полевых исследованиях и ценные критические замечания при подготовке рукописи, А.Н. Кузнецову – за определение растений и консультации по флоре Вьетнама, а также многочисленным коллегам – товарищам по экспедиционной работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Буракова О.В., Калякин М.В., Корзун Л.П., Серова Е.М., Трунов В.Л. К характеристике фруктоядных птиц Южного Вьетнама // Тропцентр-91 (Тез. докл. и мат-лы исследований сотрудников Российско-Вьетнамского тропического центра к первой науч. конф.). Москва, Ханой, Хошимин, Нячанг, 1992. Ч. 1. С. 25–27.
- Калякин М.В., Корзун Л.П., Трунов В.Л. Характеристика орнитокомплекса равнинного диптерокарпового леса Ма Да (провинция Донг Най, Южный Вьетнам) // Биологическое разнообразие и современное состояние тропических экосистем Вьетнама. Книга 1, Ч. 1–2. М., Ханой, 1997. С. 74–114.
- Калякин М.В., Корзун Л.П. К характеристике фауны и биологии птиц Национального парка Ву Куанг, провинция Ха Тинь, Вьетнам // Мат-лы зоолого-ботанических исследований в национальном парке Ву Куанг (провинция Ха Тинь, Вьетнам). М., Ханой, 2001. С. 216–331.
- Калякин М.В. Материалы к характеристике лесных орнитокомплексов горных массивов Би Дуп и Хон Ба, Далатское плато, юг Вьетнама // Мат-лы зоолого-ботанических исследований в горных массивах Би Дуп и Хон Ба, Далатское плато, Южный Вьетнам. 2006. М., Ханой, 2006. С. 195–249.
- Кузнецов А.Н. Тропический диптерокарповый лес. М., 2003. 140 с.
- Степанян Л.С. Птицы Вьетнама: По исследованиям 1978–1990 гг. М., 1995. 448 с.
- Трунов В.Л., Корзун Л.П., Дзержинский Ф.Я. Морфофункциональные особенности трофической адаптации бородастиков (*Megalaima*, Capitonidae). Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101, вып. 5. С. 39–49.
- Трунов В.Л. К вопросу о роли фикусов-душителей (*Moraceae*) в размножении синеухого бородастика (*Megalaima australis*) // Биологическое разнообразие и современное состояние тропических экосистем Вьетнама. Книга 1. Части 1–2, М., Ханой, 1997. С. 134–141.
- Aitken E.H. The habits of the coppersmith // J. Bombay Nat. Hist. Soc. 1893. Vol. 8. N 2. P. 326–327.
- Ali S., Ripley S.D. Handbook of the Birds of India and Pakistan. Vol 4. Oxford, 1983. 300 p.
- Bharos A.M.K. Unusual feeding pattern and diet of Crimson-breasted Barbet (*Megalaima haemacephala*) // J. Bombay Nat. Hist. Soc. 1997. Vol. 94. N 2. P. 411.
- Chapin J.P. The birds of Belgian Congo. Part 2 // Bull. Amer. Nat. Hist. 1939. Vol. 75. 632 p.
- Crome F. H. J. The ecology of fruit pigeons in tropical northern Queensland // Aust. Wildl. Rev. 1975. Vol. 2. P. 155–185.
- Fogden M.P.L. The seasonality and population dynamics of equatorial forest birds in Sarawak. Ibis. 1972. Vol. 114. P. 307–343.
- Goodwin D. Some aspects of taxonomy and relationships of barbets (Capitonidae). Ibis. 1964. Vol. 106. P. 198–220.
- Grimmet R., Inskipp C., Inskipp T. Pocket Guide to the Birds of the Indian Subcontinent. Oxford University Press, New Delhi. 1999. 54 p.
- Henry G.M. A Guide to the Birds of Ceylon. Oxford, 1978. 457 p.
- Howe H.F. Bird activity and seed dispersal of a tropical wet forest tree // Ecology. 1977. Vol. 58. P. 539–550.
- Jose T.V. A Coppersmith's unusual food // Newsletter for Birdwatchers. 1966. Vol. 6. N 7. P. 10.
- Lambert F.R. Frugivorous birds and figs in the oriental region // Oriental bird Club. 1986. Bull. N 3. P. 8–10.
- Lambert F.R. Fig-eating by birds in a Malaysian lowland forest // Journal of Tropical Ecology. 1989. Vol. 5. P. 401–412.
- Lambert F.R., Marshall A.G. Keystone characteristics of bird-dispersed ficus in a Malayan lowland rain forest // J. Ecol. 1991. Vol. 79. P. 793–809.
- Lok A. F. S. L., Lee T. K. Barbets of Singapore Part 2: *Megalaima haemacephala indica* Latham (coppersmith barbet), Singapore's only native, urban barbet // Nature in Singapore. 2009. Vol. 2. P. 47–54.
- Lok A.F.S.L., Tey B.S., Subaraj R. Barbets of Singapore Part 1: *Megalaima lineata hodgsoni* Bonaparte, the lined barbet, Singapore's only exotic species // Nature in Singapore. 2009a. Vol. 2. P. 39–45.
- Lok A.F.S.L., Yao C.J., Tey B.S. Barbets of Singapore Part 3: forest species, with emphasis on *Megalaima rafflesii* lesson, the red-crowned barbet // Nature in Singapore. 2009b. Vol. 2. P. 69–76.

- Lowe R.P. Some characters of the Capitonidae // Ibis. 1946. Vol. 88. P. 118.
- Mann C.F. The avifauna of the Belalong forest, Brunei Darussalam // Eds D.S. Edwards, W.E. Booth, S.C. Choy. Tropical Rainforest Research – Current Issues. 1996. P. 101–116.
- Moermond T.C., Denslow J.S. Neotropical avian frugivores: patterns of behavior, morphology, and nutrition, with consequences for fruit selection // Orn. Monogr. 1985. Vol. 36. P. 865–897.
- Morton E.S. On the evolutionary advantages and disadvantages of fruit eating in tropical birds // The American Naturalist. 1973. Vol. 107. N 953. P. 8–22.
- Muthukrishnan T.S., Sundarbabu R. Feeding habits of Coppersmith *Megalaima haemacephala* (Muller) // J. Bombay Nat. Hist. Soc. 1982. Vol. 79. N 1. P. 197–198.
- Remsen J.V., Parker T.A. Arboreal dead-leaf-searching birds of the Neotropics // Condor. 1984. Vol. 86. P. 36–41.
- Remsen J.V., Hyde M.A., Chapman A. The diets of neotropical trogons, motmots, barbets and toucans // Condor. 1993. Vol. 95. N 2. P. 178–192.
- Ripley S.D. The barbets // Auk. 1945. Vol. 62. P. 542–563.
- Short L.L., Horne J.F.M. Toucans, Barbets, and Honeyguides. Oxford, 2001. 688 p.
- Short L.L., Horne J.F.M. Family Capitonidae (Barbets) // Eds J. Del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal. Handbook of the Birds of the World. Vol. 7. Barcelona, 2002. P. 140–219.
- Skead C.J. A study of the Black-collared Barbet // Ostrich. 1950. Vol. 21. P. 84–96.
- Skutch A.F. The life–history of the Prong-billed Barbet // Auk. 1944. Vol. 61. P. 61–87.
- Snow B.K. A field study of the Bearded Bellbird in Trinidad // Ibis. 1970. Vol. 112. P. 299–329.
- Snow D.W. Tropical frugivorous birds and their food plants: a world survey // Biotropica. 1981. Vol. 13, N 1. P. 1–14.
- Someren van V.G.L. Days with birds (studies of habits of some East African species) // Fieldiana: zoology. 1956. Vol. 38. P. 520.
- Trounov V.L., Nguyen Van Think. Feeding ecology of barbets (order Piciformes, family Capitonidae) in the plain forests of Southern Vietnam // Proceedings of the 3rd national scientific conference on ecology and biological resources. Hanoi, 22 October 2009. P. 1728–1734.
- Uttangi J.C. Coppersmith feeding on winged termites and Purple-rumped Sunbird nesting in *Eupatorium* // Newsletter for Birdwatchers. 1996. Vol. 36, N 4. P. 68–69.
- Wells D. R. The Birds of the Thai-Malay Peninsula. Volume 1. Non-Passerines. L., 1999. 648 p.
- Yahya H.S.A. Observation on the feeding behaviour of barbet, *Megalaima* spp., in Coffee estates South India // J. Coffee Reserarch. 1982. Vol. 21, N 3. P. 72–76.
- Yahya H.S.A. Food and feeding habits of Indian Barbets, *Megalaima* spp. // J. Bombay Nat. Hist. Soc. 2000a. Vol. 97. N 1. P. 103–116.
- Yahya H.S.A. Feeding habits of barbets // Newsletter for Birdwatchers. 2000b. Vol. 40. N 5. P. 69–70.
- Yahya H.S.A. Biology of Indian Barbets. Authorspress, New Delhi, in association with Dep. Of Wildlife Sciences, Aligarh Muslim Univ. Aligarh–202002, India. 2001. 170 p.

Поступила в редакцию 15.08.11

FEEDING OF THE BARBETS (PICIFORMES, CAPITONIDAE) IN THE PLAIN FORESTS OF SOUTH VIETNAM

V.L. Trounov

The diet and characteristic features of the feeding behavior are studied in three species of barbets (*Megalaima australis*, *M. faiostricta*, and *M. lineata*) inhabiting plain forests in the south of Vietnam (forest Ma Da, Dong Nai province). The range of food plants and its seasonal variation were established. As it was revealed by our observations, the fruits of different figs (*Moraceae*) play a major role in the barbets' diet during the dry season, whereas other food plants (*Sapindaceae*, *Arecaceae*, *Tiliaceae*, *Myristicaceae*, etc) become crucial for their feeding during the wet season. The regime and intensity of fruit foraging are described for *M. australis* and *M. faiostricta*, as well as the mode of fruit processing by jaw apparatus. Though the plant food is shown to be prevalent in the barbets' diet, the animal component (mainly insects) also makes significant proportion in that of all studied species through the whole year. Modes of hunting for different types of victims (arboreal insects, termites, and, for *M. lineata*, lizards) were described. The large barbets (*M. lineata* and *M. faiostricta*) for the first time were observed to destroy the nests of social wasps and feeding on their larvae and imagines. All the data obtained lead to the conclusion that the studied capitonid species are specialized frugivorous birds and may potentially be effective seed dispersers, but do not possess specific adaptations for the insectivory.

Key words: Capitonidae, *Megalaima*, diet, foraging, frugivory, insectivory, South Vietnam.

Сведения об авторе: Трунов Виталий Леонидович – директор Южного отделения Совместного Российско-Вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра, г. Хошимин (troun.v@gmail.com).

УДК 636.934.3

КРАНИОМЕТРИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЕНОТОВИДНОЙ СОБАКИ – *NYCTEREUTES PROCYONOIDES* GRAY (CARNIVORA, CANIDAE) ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ: ОТ ИНТРОДУЦЕНТОВ ДО СОВРЕМЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

Н.П. Кораблев, М.П. Кораблев, П.Н. Кораблев

Методами вариационной статистики исследована краниометрическая изменчивость четырех выборок черепов (всего 205 экз.) енотовидной собаки первых интродуцированных и современных популяций, взятых в Тверской обл. и на границе с Вологодской обл. на различных временных этапах освоения пространства. При выраженном половом диморфизме в размерах черепа, изменчивость самцов и самок отдельных выборок имеет принципиально сходный характер, но количественные проявления ее различны. Морфологическая изменчивость широко расселившихся из мест первоначального выпуска животных не дискретна. Использование различных средств статистического анализа показывает взаимную интрогрессию размерных признаков между географически разобщенными современными выборками. Тенденцией инвазионных популяций является увеличение общих размеров черепа во времени. Относительной дискретностью обладают животные, обитающие на границе с Вологодской обл., что вызвано, вероятно, частичной изоляцией Рыбинским водохранилищем и может рассматриваться как проявление эффекта основателя.

Ключевые слова: енотовидная собака, краниометрическая географическая изменчивость, интродукция, инвазионный вид.

Исходный ареал обитания енотовидной собаки до 30-х годов прошлого века был ограничен Дальним Востоком и Юго-Восточной Азией, включая Японию (Юдин, 1977). В Тверской (бывшей Калининской) обл. енотовидная собака выпущена 12–13 сентября 1934 г. в Шитовской и Шилинской лесных дачах Вышневолоцкого р-на. Для выпуска использована партия (25 пар), сформированная животными из Пушкинского зверосовхоза Московской обл. Выпуск оказался успешным, что позволило в 1945 г. начать лицензионный промысел (Сорокин, 1954). Нарастание численности енотовидной собаки сопровождалось интенсивной экспансией на соседние территории, и к 1945 г. она проникла в Московскую обл. (Павлов и др., 1974). Таким образом, полуручные животные успешно адаптировались к самостоятельной жизни в природе, что наблюдалось далеко не всегда при выпуске их со звероферм (Бобров и др., 2008).

Первые работы по изучению акклиматизированной енотовидной собаки на территории Тверской обл. начаты М.Г. Сорокиным в 50-х годах прошлого века (Сорокин, 1954; 1956). При сравнении с аборигенными популяциями юга Дальнего Востока установлены существенные изменения экстерьерных и интерьер-

ных морфологических показателей, что побудило автора присвоить интродуцентам статус нового подвида *N.p. kaliniensis* (Сорокин, 1954). Однако предложение к изменению таксономии интродуцентов не нашло поддержки и повторная ревизия вернула наименование исходного подвида *N.p. ussuriensis* Matschie (Юдин, 1977).

Цель работы – изучение изменчивости краниометрических признаков енотовидной собаки, интродуцированной в Тверской обл., на различных временных этапах ее расселения.

Материалы и методы

В работе использованы 205 черепов енотовидной собаки (96 самцов, 109 самок) из четырех пространственно разобщенных популяционных групп, взятых в различное время от животных, населяющих Тверскую обл., а также добытых на границе с Вологодской обл. (рис. 1). По отдельным выборкам материал распределялся следующим образом.

В ы б о р к а 1. Удомельский р-н, материал собран в 2003–2008 гг., 81 экз. (40 самцов, 41 самка);

В ы б о р к а 2. Охранная зона Центрально-Лесного заповедника, материал собран в 2003–2008 гг., 47 экз. (28 самцов, 19 самок);

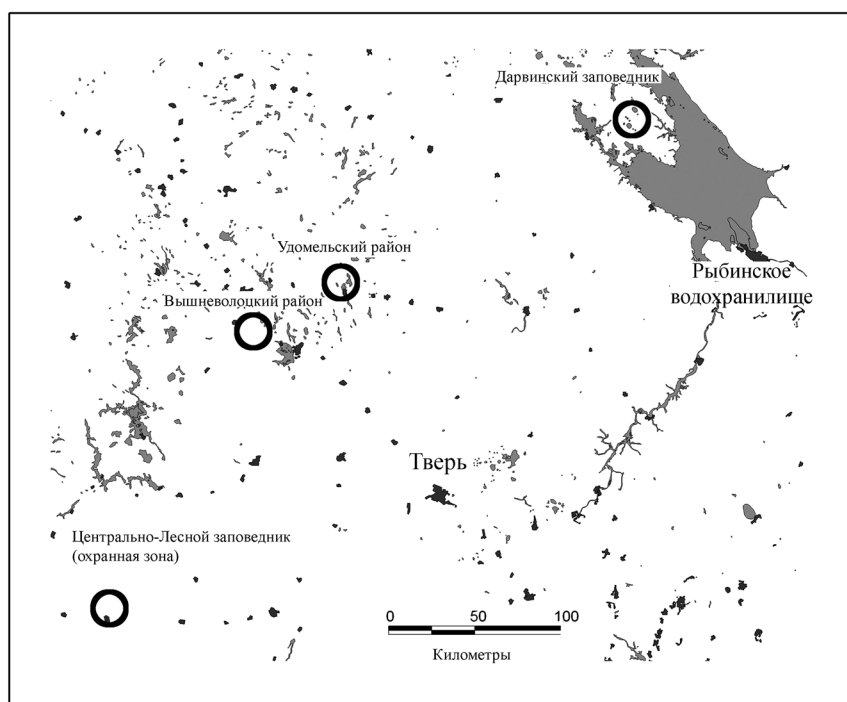


Рис. 1. Карта мест сбора черепов

В ы б о р к а 3. Вышневолоцкий р-н, материал собран в 1947–1949 гг., 51 экз. (18 самцов, 33 самки);

В ы б о р к а 4. Охранная зона Дарвинского заповедника, материал собран в 1960–1964 гг., 26 экз. (13 самцов, 13 самок).

Основная часть материала взята из фондов Центрально-Лесного заповедника. На территории Дарвинского заповедника коллекция черепов собрана М.Л. Калецкой и передана на хранение в Центрально-Лесной заповедник. Выборка черепов Вышневолоцкого р-на, собранная М.Г. Сорокиным в 40-х гг. XX в., находится на кафедре зоологии Тверского государственного университета.

В обработку включены черепа, принадлежащие взрослым животным (старше года), с известным полом. Визуальная оценка общих размеров, состояние зубной системы, степень облитерации швов и развития гребней (сагиттального, затылочного), давали представление о возрастной группе (Клевезаль, 2007). В.Г. Юдин (1977) на большом статистическом материале показал, что наибольшие возрастные изменения черепа енотовидных собак наблюдаются до десятилетнего возраста. Дальнейшие изменения связаны, в основном, с увеличением затылочного и сагиттального гребней. Таким образом, возможные возрастные изменения нивелируются используемой

нами системой промеров, не затрагивающих эти структуры.

При измерении черепов мы пользовались схемой, предложенной Г.А. Новиковым (1956), а также принимали во внимание исследования В.Г. Юдина по автохтонным популяциям енотовидной собаки Дальнего Востока (Юдин, 1977). Для повышения точности снятия промеров использованы 13 измерений с однозначными точками привязки. Измерения проводили электронным штангенциркулем с точностью до 0,01 мм, промеры билатеральных признаков измеряли на правой и левой сторонах черепа (использовано среднее значение правого и левого промеров) (рис. 2).

Массив данных, полученный при измерении черепов, обработан методами вариационной статистики (одномерный дисперсионный, кластерный, дискриминантный анализы), позволяющими выявлять наличие и характер внутривидовой изменчивости (Пузаченко, 1993, 2004; Павлинов и др., 2008). Сравнение выборок проводили с помощью одномерного дисперсионного анализа, при этом в качестве дифференцирующего фактора использовали их географическую принадлежность. В этом случае одномерный дисперсионный анализ был дополнен апостериорными парными сравнениями с применением критерия

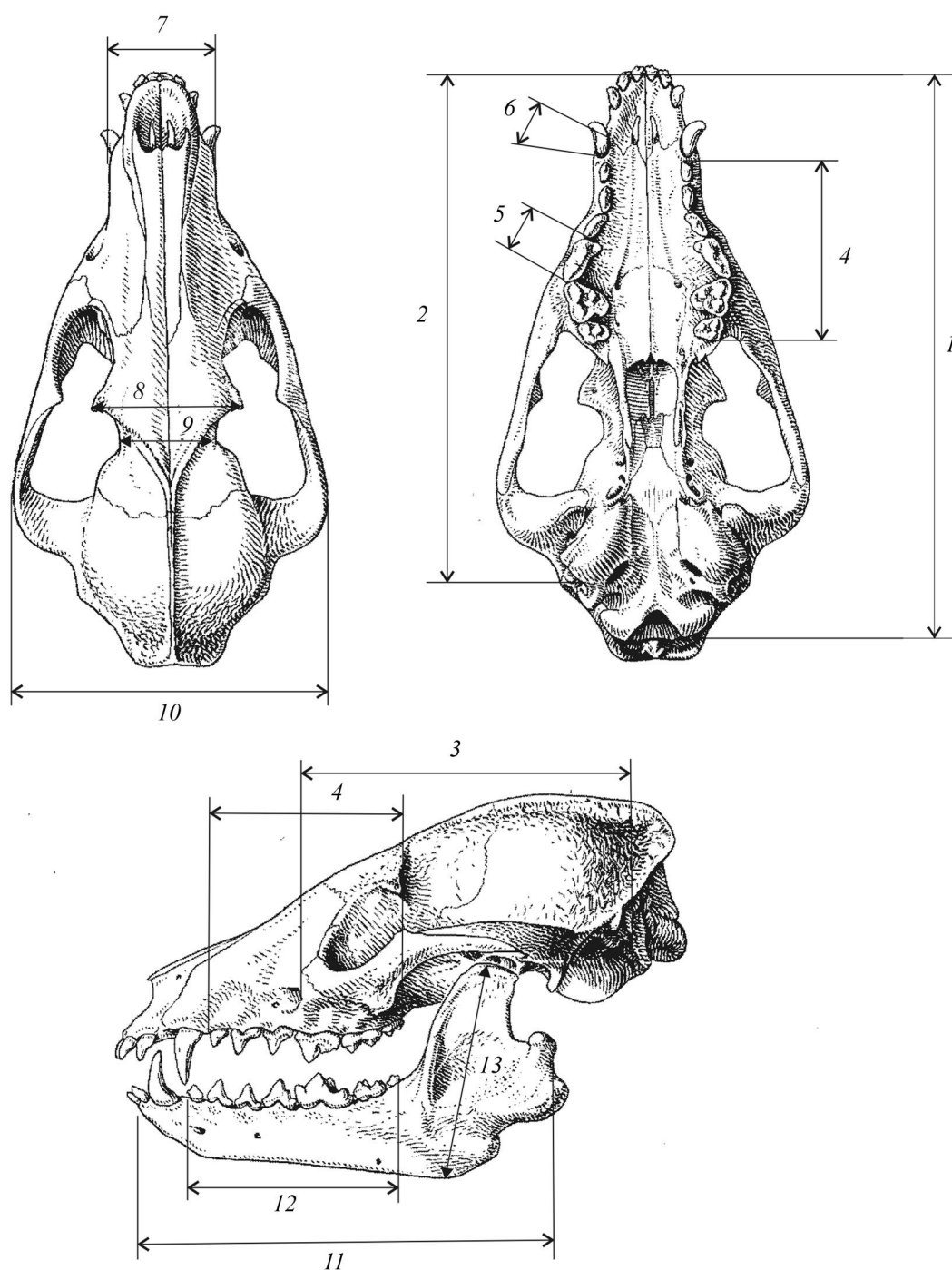


Рис. 2. Схема промеров черепа енотовидной собаки: 1 – кондильобазальная длина черепа; 2 – расстояние от заднего края барабанных камер до переднего края резцовой кости; 3 – расстояние от заднего края барабанных камер до заднего края подглазничного отверстия; 4 – длина верхнего ряда коренных зубов; 5 – коронарная длина M_1 ; 6 – ширина верхнего клыка у основания; 7 – ширина верхней челюсти над клыками; 8 – расстояние между латеральными краями заглазничных отростков; 9 – ширина заглазничного сужения; 10 – скуловая ширина; 11 – длина нижней челюсти от переднего края центральных резцовых альвеол до выемки между суставным (proc. condiloides) и угловым (proc. angularis) отростками; 12 – длина нижнего ряда коренных зубов; 13 – наибольшая высота венечного отростка

Ньюмена–Кеулса. Для оценки степени проявления полового диморфизма применяли также одномерный дисперсионный анализ, а в качестве дифференцирующего фактора использовали половую принадлежность животных. Иерархическая классификация выборок исследована кластер-анализом на основе матрицы квадратов дистанций Махаланобиса методом невзвешенного парно-группового арифметического усреднения (UPGMA). Этот алгоритм построения с наименьшими искажениями воспроизводит дистанции между объектами и определяет структуру кластеров (Уиллиамс, Ланс, 1986). В качестве метрики при построении дендрограмм выбрана дистанция Евклида. В результате проведения дискриминантного анализа получены значения квадратов дистанций Махаланобиса и преобразованы в матрицу дистанций, используемую впоследствии для построения кластерной дендрограммы. Географическую изменчивость исследовали стандартным дискриминантным методом с учетом всех переменных (измеренных признаков). Использование всех переменных позволяет достичь большой информативности анализа за счет учета возможных влияний направленной асимметрии. Поэтому при обсуждении результатов дискриминантного анализа используются значения признаков на левой и правой сторонах черепа. Дополнительно проведен многомерный канонический анализ. Расчеты выполнены в пакетах статистических программ Statistica версия 7.0 и MS Excel версия 2003.

Результаты

Для енотовидной собаки известно существование половых различий, однако не во всех популяциях они проявляются одинаково отчетливо (Юдин, 1977; Kauhala et al., 1998). Одномерный дисперсионный анализ имевшегося в нашем распоряжении материала выявил хорошо выраженный половой диморфизм ($F = 4,3-24,2; p < 0,05$). Череп самцов по большинству промеров превосходит череп самок, поэтому дальнейший краниометрический анализ выборок проводили с учетом разделения полов. В табл. 1 представлены средние значения и интервалы ошибки, заданные средним квадратичным отклонением краниометрических признаков черепов енотовидных собак, используемых в работе.

С помощью одномерного дисперсионного анализа в выборках самцов найдена достоверная ($p \leq 0,05$) географическая изменчивость семи признаков: кондиллобазальной длины ($F = 3,8$), расстояния от барабанной камеры до резцовой кости ($F = 3,8$), ширины роострума ($F = 9,4$), длины ($F = 4,2$), высоты ($F = 6,6$)

нижней челюсти и длины нижнего ряда коренных зубов ($F = 6,6$).

В группах самок наиболее масштабные различия проявились по десяти признакам: кондиллобазальная длина ($F = 9,7$), расстояние от барабанной камеры до резцовой кости ($F = 7,4$), расстояние от барабанной камеры до подглазничного отверстия ($F = 5,2$), ширина коронки четвертого премоляра ($F = 4,0$), ширина роострума ($F = 12,5$), заглазничное сужение ($F = 3,2$), скуловая ширина ($F = 4,2$), длина ($F = 7,3$) и высота ($F = 10,3$) нижней челюсти и длина нижнего ряда коренных зубов ($F = 4,2$). Результаты дисперсионного анализа убедительно свидетельствуют о различиях выборок енотовидной собаки по комплексу признаков, однако для большей информативности необходимо конкретизировать масштабы различий в парных сравнениях. Для минимизации эффекта множественных сравнений в блоке апостериорных критериев проверки результатов (Statistica 7.0 блок one-way ANOVA) значимость различий размерных признаков дополнительно исследована парными сравнениями с помощью теста Ньюмена–Кеулса (Newman–Keuls test), позволяющего сравнивать различные по объему выборки. Номера признаков, по которым найдены достоверные отличия, представлены в табл. 2.

Большая часть размерных признаков подвержена изменчивости, достоверность которой неодинакова при сравнении отдельных популяций. Как с учетом, так и без учета пола животных, выборки в совокупности различаются одинаковым количеством признаков. По большему количеству признаков отличается выборка Вышневолоцкого р-на, представленная прямыми потомками первых интродуцентов.

По общим размерным показателям среди самок можно выделить две группы животных: более крупные (Удомельский р-н и охранный зона Центрально-Лесного заповедника) и более мелкие (Вышневолоцкий р-н и охранный зона Дарвинского заповедника). Животные Вышневолоцкого р-на имеют более короткую (промер 11) и низкую (промер 13) нижнюю челюсть, чем животные Дарвинского заповедника. Признаком, достоверно отличающим животных из всех выборок, является ширина черепа над клыками (промер 7). Этот показатель был наименьшим в Вышневолоцком р-не и максимальным – в Удомельском. Несколько иначе выглядят признаки зубной системы. В частности, по длине верхнего ряда коренных зубов (промер 4) различия между группами на начальном этапе анализа не выявлены. Более информативными оказались ширина клыка (промер 6) и длина нижнего ряда коренных зубов (промер 12). Первый показатель был наибольшим у животных

Т а б л и ц а 1

Средние значения промеров (мм) черепов самцов (верхняя строка ячейки) и самок (нижняя строка)

Номер промера	Номер выборки*			
	1	2	3	4
1	121,70±0,75	119,91±1,13	119,50±0,91	120,57±1,22
	121,03±0,55	120,33±1,18	117,05±0,56	117,67±0,82
2	115,05±0,69	113,03±1,11	113,03±0,90	113,73±1,18
	114,21±0,54	113,58±1,13	110,44±0,56	110,85±0,86
3	77,78±0,46	77,11±0,87	76,74±0,61	77,32±0,93
	77,28±0,37	77,04±0,77	74,92±0,47	75,97±0,72
4	38,99±0,26	38,34±0,33	38,78±0,34	38,60±0,40
	38,61±0,22	38,41±0,29	37,97±0,18	37,80±0,18
5	10,76±0,11	11,15±0,08	11,11±0,08	11,24±0,15
	10,67±0,11	11,18±0,09	11,05±0,10	10,77±0,10
6	5,71±0,05	5,62±0,07	5,57±0,10	5,61±0,13
	5,44±0,05	5,43±0,07	5,38±0,06	5,34±0,05
7	22,94±0,16	23,01±0,26	22,44±0,26	22,11±0,23
	22,72±0,13	22,61±0,28	21,89±0,19	21,99±0,45
8	33,17±0,39	32,53±0,60	32,55±0,68	33,98±0,66
	32,21±0,29	32,14±0,64	31,70±0,52	31,86±1,06
9	20,31±0,23	20,86±0,29	20,70±0,37	20,58±0,56
	20,35±0,24	20,32±0,19	20,23±0,31	21,28±0,45
10	69,37±0,50	68,20±0,69	68,05±0,70	69,77±0,66
	68,35±0,41	68,64±0,77	66,85±0,66	67,03±1,09
11	89,46±0,53	88,06±0,88	88,07±0,80	88,39±0,77
	88,37±0,48	87,70±0,86	86,16±0,50	86,58±0,68
12	45,47±0,27	44,28±0,41	44,61±0,39	44,27±0,61
	45,03±0,24	44,71±0,29	43,77±0,36	43,18±0,32
13	50,92±0,39	50,36±0,68	50,09±0,39	50,22±0,58
	50,01±0,37	50,54±0,59	48,39±0,35	49,29±0,81

*Номера выборок соответствуют приведенным в тексте.

Центрально-Лесного заповедника, а второй – у животных Удомельского р-на.

Для самцов картина изменчивости размерных признаков существенно иная. Достоверно более крупными являются енотовидные собаки Удомельского р-на, в том числе по некоторым признакам зубной системы, а относительно более мелкими – животные Вышневолоцкого р-на. За исключением Удомельского

р-на и Дарвинского заповедника животные всех выборок сохраняют сходные общие пропорции черепа, однако различаются по частным размерным признакам. Например, по ширине черепа над клыками (промер 7) енотовидные собаки Центрально-Лесного заповедника более крупные, а в Дарвинском заповеднике – более мелкие. Консервативными признаками, не подверженными изменчивости, являются заглазничное рас-

Таблица 2

Характеристика различий выборок

Номер выборки	1	2	3	4
	самцы			
1		5, 12	1, 2, 3, 5, 7, 10, 11, 12, 13	2, 7
2	5, 12		1, 3, 7, 13	7
3	1, 2, 3, 5, 7, 10, 11, 12, 13	1, 3, 7, 13		11
4	1, 2, 7	7	11, 13	
	самки			

*Представлены признаки, значения вероятностей различия выборок по которым ниже порогового уровня $p \leq 0,05$.

стояние (промер 8) и ширина заглазничного сужения (промер 9), достоверность различий по которым не подтверждается для обоих полов. В целом характер изменчивости самцов более сложный и не позволяет на этом этапе анализа установить комплексные различия между выборками.

На следующем этапе анализа построена кластерная дендрограмма на основе квадратов дистанций Махаланобиса, представленных в табл. 3.

Значения дистанций указывают на максимальные отличия животных Дарвинского заповедника от животных остальных выборок и большую схожесть енотовидных собак Центрально-Лесного заповедника и Удомельского р-на с первыми колонистами Вышневолоцкого р-на.

Классификация выборок с помощью кластерного анализа показала, что характер изменчивости и ординация популяций обоих полов имеют сходный характер (рис. 3, 4). Различия заключаются лишь в дистанции сцепления связи при образовании групп класте-

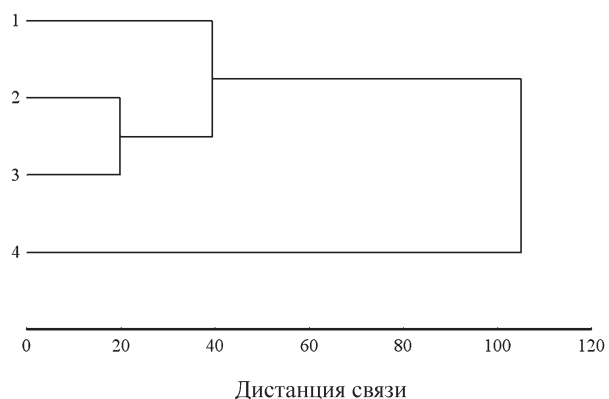


Рис. 3. Иерархическая классификация самок из разных выборок

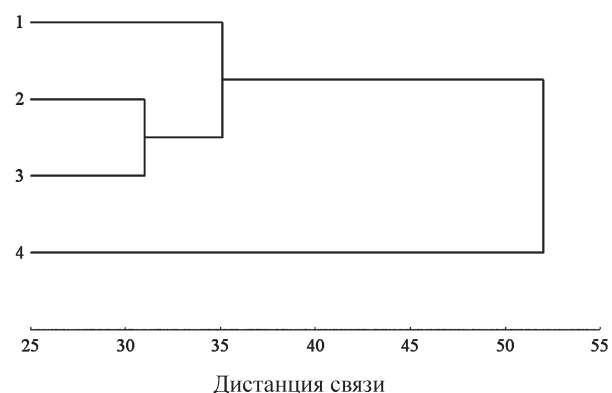


Рис. 4. Иерархическая классификация самцов из разных выборок

ров различного порядка, что связано с увеличением масштаба изменчивости за счет отличия выборок самок по большему количеству признаков. Для двух полов неизменными различиями обладают животные Дарвинского заповедника, представленные отдельным кластером, дистанция связи которого определяет размерность изменчивости. Далее примыкает ветвь популяции Удомельского р-на. Енотовидные собаки

Таблица 3

Квадраты дистанций Махаланобиса, рассчитанные для выборок самцов (над диагональю) и самок (под диагональю)

Номер выборки	1	2	3	4
1		5,197	3,954	7,949
2	2,817		3,719	9,619
3	4,365	2,937		5,065
4	29,399	23,917	33,035	

Т а б л и ц а 4

Классификационная матрица по частоте ошибочной дискриминации

Выборки	Процент корректной классификации	
	самки	самцы
1	77,1	73,5
2	76,2	38,1
3	27,3	61,9
4	77,8	66,7
В среднем	69,7	61,2

Центрально-Лесного заповедника и Вышневолоцкого р-на образуют наиболее компактную группу. Дискриминантным анализом можно решить две основные задачи: определить признаки, которые наилучшим образом разделяют популяционные группы; установить характер изменчивости с учетом нескольких признаков, что повышает надежность в оценке морфометрических преобразований.

Дискриминантный анализ по стандартному методу выполнен отдельно для каждого из полов по 13 размерным признакам, включая билатеральные, в общей сложности использован 21 промер. В ходе анализа отобраны переменные, наиболее полно описывающие межгрупповые различия. Такими для самок оказались ширина коронки четвертого премоляра левой верхней зубной аркады (промер 5) (Вилкоксон-ламда = 0,53; $F = 7,63$; $p < 0,001$) и ширина рострума над клыками

(промер 7) (Вилкоксон-ламда = 0,48; $F = 5,07$; $p = 0,003$). Эти признаки следует отнести к наиболее информативным и обладающим большой разрешающей способностью в разграничении популяций.

Классификационная матрица (табл. 4) свидетельствует о распознавании самок различных выборок (в среднем, на 70%). С наиболее высокой точностью распознаются популяции Центрально-Лесного и Дарвинского заповедников, а также Удомельского р-на (76–78%). Популяция Вышневолоцкого р-на распознается верно лишь на 27%. Как подтверждает и кластерный анализ, наиболее значительно дивергировали енотовидные собаки, населяющие Дарвинский заповедник.

Аналогичные расчеты, проведенные для самцов, позволили выявить иной набор признаков, вносящих наибольший вклад в географическую изменчивость: длина коронки первого моляра левой верхней зубной аркады (промер 5) (Вилкоксон-ламда = 0,54; $F = 6,07$; $p = 0,001$), длина нижней челюсти (промер 11) (Вилкоксон-ламда = 0,49; $F = 3,23$; $p = 0,02$), высота нижней челюсти (промер 13) (Вилкоксон-ламда=0,48; $F = 2,91$; $p = 0,04$). Следует отметить, что в дискриминантном анализе общее количество признаков, значимых в разграничении выборок, увеличилось за счет длины коронки первого моляра (промер 5). Точность классификации самцов ниже, чем самок и составила в среднем 61%. Наиболее хорошо распознаются популяции Удомельского р-на и Дарвинского заповедника (67–74%). Животные Центрально-Лесного заповедника правильно классифицированы лишь в

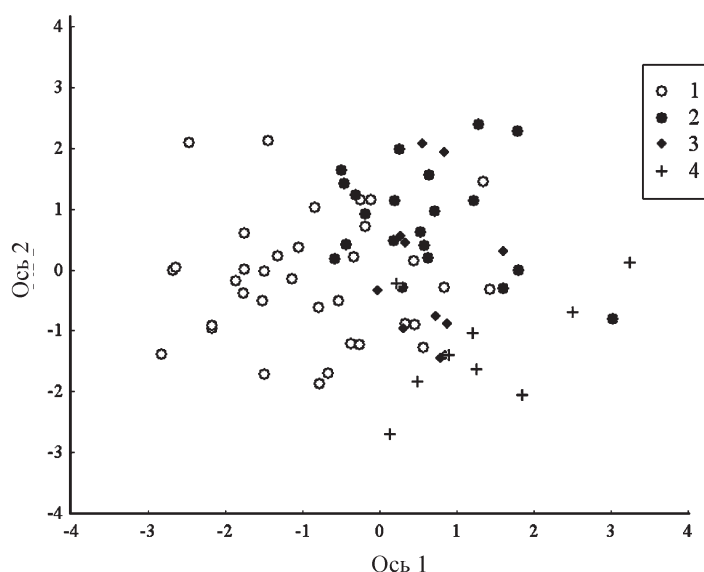


Рис. 5. Канонический дискриминантный анализ выборок самцов (нумерацию выборок см. на рис. 3, 4)

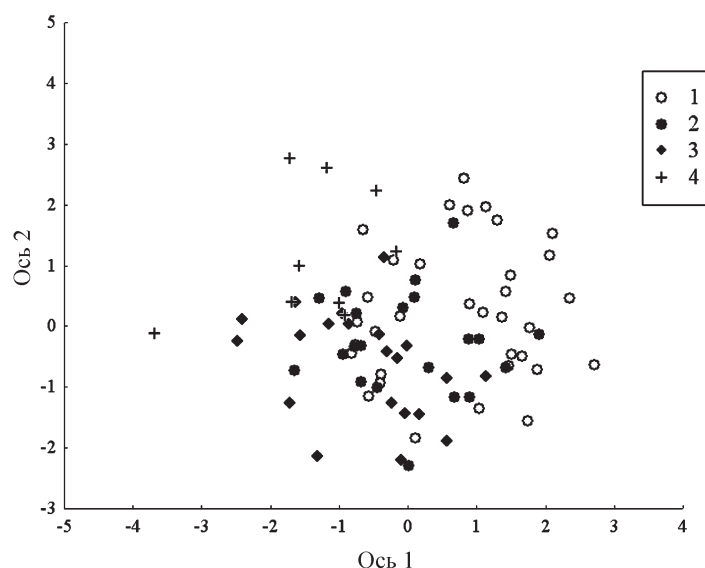


Рис. 6. Канонический дискриминантный анализ выборок самок (нумерацию выборок см. на рис. 3, 4)

38% случаев. При этом ошибочная классификация принадлежит в основном Удомельскому и Вышневолоцкому районам. Животные Вышневолоцкого р-на распознаются на 62%. Результаты дискриминантного анализа вполне соответствуют положению выборок на дендрограммах кластер-анализа с той лишь разницей, что классификация носит более строгий количественный характер.

Канонический анализ позволил представить графически степень различия отдельных популяционных групп. Его результаты показали, что наибольшей информативностью обладают две первые оси, описывающие вариабельность нескольких признаков как для самцов (нагрузка = 0,42–0,77; $\chi^2 = 25,86–63,77$; $p = 0,007$), так и для самок (нагрузка = 0,30–0,55; $\chi^2 = 30,79–64,18$; $p = 0,006$).

Первая ось канонической функции для самцов (рис. 5) в основном описывает признаки: длина коронки первого моляра (промер 5), длина нижнего ряда коренных зубов (промер 12), ширина клыка (промер 6), кондилобазальная длина (промер 1). Вторая ось описывает изменчивость признаков: длина верхнего ряда коренных зубов (промер 4), ширина рострума (промер 7), ширина заглазничных отростков (промер 8), скуловая ширина (промер 10).

Первая ось канонической функции для самок (рис. 6) описывает изменчивость кондилобазальной длины (промер 1), расстояние от барабанной камеры до резцовой кости (левая сторона) (промер 2), расстояние от барабанной камеры до подглазничного отверстия (левая сторона) (промер 3), длина нижне-

го ряда коренных зубов (левая сторона) (промер 4), и некоторые другие. Вторая ось связана с признаками: длина нижней челюсти (правая сторона) (промер 11), расстояние от барабанной камеры до резцовой кости (правая сторона) (промер 2), расстояние от барабанной камеры до подглазничного отверстия (правая сторона) (промер 3), и некоторыми другими. Особенностью проведенного анализа является разграничение выборок по более широкому набору признаков, что позволяет учитывать вариабельность отдельных морфологических структур черепа. Признаки, не значимые в разделении популяций при использовании одномерных методов анализа, оказались информативными при использовании многомерных методов. Наиболее значимы в разделении популяций обоих полов с использованием разных методов статистического анализа: кондилобазальная длина черепа (промер 1); коронарная длина первого моляра (промер 5); ширина рострума над клыками (промер 7), для самцов более информативен признак 5.

Обсуждение

Краниометрическую изменчивость енотовидной собаки следует изучать с учетом ее половой принадлежности. Связано это не только с различием линейных размеров черепа, которые в некоторых популяциях слабо выражены, но и потому, что изменения самцов и самок могут носить асинхронный разнонаправленный характер. В исследованных группах морфологический облик самок более структурирован, чем у самцов, что проявляется в большем значении

коэффициента вариации (среднее по всем признакам), 4,60% у самок и 4,27% у самцов, а также находит отражение в масштабе изменчивости при построении кластерной дендрограммы и классификации дискриминантным анализом.

Тенденцией является увеличение общих размеров черепа интродуцентов во времени. Вероятно увеличение общих линейных размеров интродуцентов можно экстраполировать и на другие виды животных, к которым помимо енотовидной собаки, можно причислить соболя (Монахов, 1999) и европейского бобра (Кораблев, 2005). По мнению Г.И. Монахова увеличение размеров акклиматизированных животных связано с тем, что они, как правило, занимают свободные экологические ниши и не испытывают острой межвидовой конкуренции.

В целом проведенный анализ не подтверждает упорядоченной географической изменчивости, поскольку все изменения в морфологическом облике происходят несогласованно с прямой географической дистанцией. Также морфометрическая изменчивость не находится в прямой связи с временной шкалой.

Контрастнее выглядят отличия енотовидных собак Дарвинского заповедника. Животные, добытые в этом районе, появились на границе Тверской и Вологодской областей в результате естественного расселения из места первоначального выпуска в конце 30-х – начале 40-х гг. и также являются потомками зверосовхозных животных (Калецкая, 1953). В 1941 г. было создано Рыбинское водохранилище. Не являясь абсолютным географическим репродуктивным барьером, чаша водохранилища значительно ограничила свободные перемещения животных, что создало условия для формирования локальных временных групп особей, характеризующихся морфологическим своеобразием.

Исследования выполнены частично при поддержке Фонда Джона Д. и Катрин Т. Макартуров (проект № 02-73130-000-GSS).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобров В.В., Варшавский А.А., Хляп Л.А. Чужеродные виды млекопитающих в экосистемах России. М., 2008. 232 с.

Калецкая М.Л. Фауна млекопитающих Дарвинского заповедника и ее изменения под влиянием Рыбинского водохранилища // Рыбинское водохранилище. Ч.1. М., 1953. С. 95–121.

Клевезаль Г.А. Принципы и методы определения возраста млекопитающих. М., 2007. 283 с.

Кораблев Н.П. Микроэволюционные процессы в реинтродуцированных популяциях бобра *Castor fiber* L. Европейской части России. Дис. ... канд. биол. наук. М., 2005.

Этому способствовало то, что животные впадают в зимнюю спячку или существенно теряют активность к перемещению гораздо раньше, чем водохранилище покрывается льдом. Возможность возникновения подобных колоний установлена, в частности, на примере расселяющихся енотовидных собак в Западной Европе (Ansorge et al., 2009). Время существования таких «авангардов», очевидно, определяется интенсивностью расселения и нивелируется в процессе более равномерного заселения территории.

Отдельные выборки проявили большее сходство с «пионерной» популяцией Вышневолоцкого р-на, чем между собой. Схожую закономерность наблюдали при сравнении реинтродуцированных популяций европейских бобров с автохтонной воронежской (Кораблев, 2005). Обнаруженная изменчивость на микрогеографической шкале вполне согласуется с биологическими особенностями вида. Енотовидная собака не является строго территориальным животным, проявляя склонность к «бродяжничеству». Анализ скорости расселения этого хищника от места выпуска показывает, что за год енотовидная собака преодолевала расстояние около 50 км. Морфологическая изменчивость интродуцированной енотовидной собаки связана как с историей расселения животных, сопровождавшейся повторяющимися «эффектами основателя» (Ansorge et al., 2009), так и с вторичной изоляцией. При объединении отдельных поселений морфологические границы между ними оказались «размыты». Поэтому метапопуляция енотовидной собаки Европейской территории России на фоне стабильно высокой численности характеризуется значительной степенью панмиксии, и структурированность отдельных популяционных групп выражена слабо.

Монахов В.Г. Краниометрическая изменчивость соболя (*Martes zibellina*, Carnivora, Mustelidae) в связи с реакклиматизацией // Зоол. журн. 1999. Т. 78. № 2. С. 260–265.

Павлинов И.Я., Нанова О.Г., Спаская Н.Н. К изучению морфологического разнообразия размерных признаков черепа млекопитающих. 1. соотношение разных форм групповой изменчивости // Журн. общ. биол. 2008. Т. 69. № 5. С. 344–354

Павлов М.П., Корсаков И.Б., Лавров Н.П. Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. Киров, 1974. 460 с.

Пузаченко А.Ю. Географическая изменчивость черепа гигантского слепыша *Spalax giganteus* (Rodentia, Spalacidae) // Зоол. журн. 1993. Т. 72, вып. 1. С. 112–119.

Пузаченко Ю.Г. Математические методы в экологических и географических исследованиях. М., 2004. 416 с.

Сорокин М.Г. Биологические и морфологические особенности енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides* Gray) акклиматизированной в Калининской области. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Калинин, 1954. 20 с.

Сорокин М.Г. Биологические и морфологические изменения енотовидной собаки, акклиматизированной в Калининской области. Уч. записки Калининского гос. пед. ин-та. Том XX. Калинин, 1956. С. 183–214.

Уиллиамс У.Т., Ланс Д.Н., Методы иерархической классификации // Статистические методы для ЭВМ. М., 1986. С. 269–301.

Юдин В.Г. Енотовидная собака Приморья и Приамурья. М., 1977. 161 с.

Kauhala K., Viranta S., Kishimoto M., Helle E., Obara I. Skull and tooth morphology of Finnish and Japanese raccoon dogs // Ann. Zool. Fennici. 1998. Vol. 35, N 1. P. 1–16.

Ansorge H., Ranyuk M., Kauhala K., Kowalczyk R., Stier N. Raccoon dog, *Nyctereutes procyonoides*, populations in the area of origin and in colonised regions – the epigenetic variability of an immigrant // Ann. Zool. Fennici. 2009. Vol. 46. N 1. P. 51–62.

Поступила в редакцию 23.03. 10

CRANIOMETRICAL VARIABILITY OF RACCON DOG – *NYCTEREUTES PROCYONOIDES* GRAY (CARNIVORA, CANIDAE) IN TVER REGION: FROM REINTRODUCENTS TO MODERN POPULATIONS

N.P. Korablev, M.P. Korablev, P.N. Korablev

A craniometrical variability of four samples of raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* (total 205 skulls) from introduced in Tver and Vologda regions populations was investigated on different stages of its expansion using multivariate analysis. Alongside with evident sexual dimorphism in general skull sizes, variability of both sexes is similar, but extent of morphological divergence is differ. Morphological specificity of wide settled from initial places of introduction animals is less appreciable, and samples form continual subsets are connected by transitional morphological forms. The group from border with Vologda region forms a separate cluster with rather high morphological distance to all the rest samples. This divergence most probably is connected with reproductive barrier of Rybinsk water-storage basin and can be considered as founder effect.

Key words: raccoon dog, craniometrical geographical variability, introduction, invasive species.

Сведения об авторах: *Кораблев Николай Павлович* – доцент Великолукской государственной сельскохозяйственной академии, докт. биол. наук (cranlab@gmail.com); *Кораблев Мирослав Павлович* – аспирант Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (mir-kor@yandex.ru); *Кораблев Павел Николаевич* – вед. науч. сотр. Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника (cranlab@mail.ru).

УДК 599.322.2: 574.9

СОВРЕМЕННОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ДЛИННОХВОСТОГО СУСЛИКА (*SPERMOPHILUS UNDULATUS*) НА ПОБЕРЕЖЬЕ БАЙКАЛА

А.В. Холин, Д.Б. Вержуцкий

Приведены данные по современному распространению и состоянию численности длиннохвостого суслика (*Spermophilus undulatus*) на побережье оз. Байкал и прилегающей территории. Прослежены изменения в пространственном распределении грызуна за последние полвека.

Ключевые слова: длиннохвостый суслик, побережье Байкала.

Азиатский длиннохвостый суслик (*Spermophilus undulatus*) встречается на обширной территории от северного Тянь-Шаня на западе до Якутии и Амурской обл. на востоке (Межова, Фрисман, 1984; Громов, Ербаева, 1995). В центральной части ареала поселения зверька охватывают большую часть подходящих для жизнедеятельности биотопов, зачастую формируя длительно существующие значительные по площади группировки высокой плотности. На периферии суслик осваивает только часть удобных биотопов, его поселения мозаичны, неустойчивы и нередко находятся на грани исчезновения. На побережье Байкала в позднеплейстоценовое время этот вид был распространен значительно шире (Кульчицкий и др., 1971; Агаджанян, Ербаева, 1983; Калмыков, 2001; Клементьев, 2010), но с наступлением голоценовой эпохи и сменой доминирующих фитоценозов его ареал значительно сократился, и сохранились лишь отдельные изолированные группировки зверька, разные по занимаемой площади и численности. Антропогенное воздействие и климатические изменения, особенно усилившиеся со второй половины XX столетия, приводят к заметным переменам природных условий Байкальской котловины, что оказывает существенное влияние на численность и пространственное распределение длиннохвостого суслика. Цель работы – выявление современного распространения длиннохвостого суслика на побережье оз. Байкал и в прилегающих к нему окрестностях, а также определение направления его изменений за последние десятилетия.

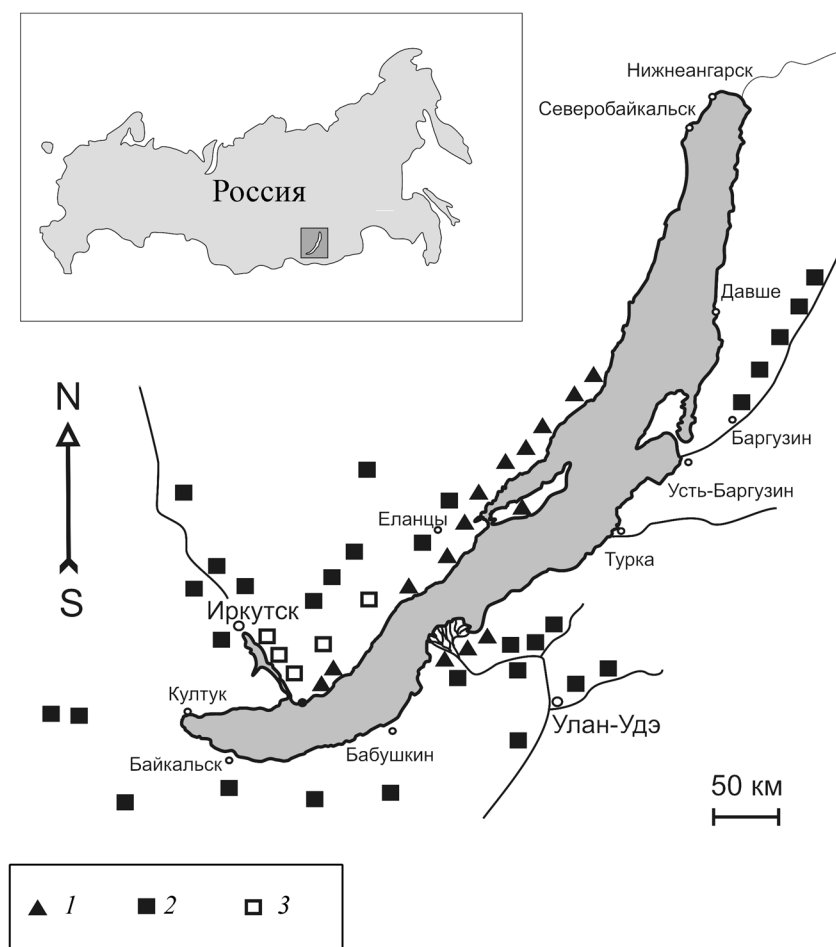
Материалы и методика

Материалами для данного сообщения послужили результаты полевых исследований, проведенных авторами в 2009–2011 гг. Всего за этот период в пределах

района наблюдений в целях накопления данных было проведено более 5,5 тыс. км автомаршрутов и около 230 км пешеходных маршрутов. Для сравнительного анализа изменений в особенностях распространения длиннохвостого суслика использованы ретроспективные сведения из доступной литературы, опросные данные и наблюдения авторов, проведенные в котловине оз. Байкал с 1974 по 2002 г. Применялась визуальная балльная оценка численности: 0 – суслик и следы его жизнедеятельности отсутствуют, 1 – есть отдельные сусликовины, численность зверька минимальна (менее 1 зверька на 1 га подходящих для обитания биотопов), 2 – низкая численность (1–3 особи на 1 га), 3 – средняя численность (3–5 зверьков на 1 га), 4 – высокая (5–10 сусликов на эту же площадь), 5 – очень высокая (свыше 10 особей на 1 га). При анализе опросов достоверными указаниями об обитании или отсутствии сусликов, их численности и пространственном распределении считали только данные, полученные от двух и более независимых источников, либо сведения, лично переданные нам известными зоологами, имеющими большой опыт полевых работ. При подготовке материалов к публикации использовано свыше 100 литературных источников. В списке, расположенном в конце статьи, указаны либо основные, либо те, в которых приведены важные для рассмотрения обсуждаемых вопросов сведения.

Результаты

На побережье и прилегающей к северной части Байкала территории длиннохвостый суслик отсутствует, нет его и на западных склонах Баргузинского хребта. В июне 1993 г. нами обследована гольцовая зона в районе верховьев рек Сосновка и Таркулик с



Распространение длиннохвостого суслика (*Spermophilus undulatus*) на побережье оз. Байкал: 1 – жилые поселения длиннохвостого суслика, выходящие на побережье Байкала; 2 – жилые поселения длиннохвостого суслика, расположенные вблизи от побережья Байкала; 3 – жилые поселения длиннохвостого суслика, исчезнувшие или находящиеся на грани исчезновения

западной стороны этого хребта, Правого и Левого Курумкана – с восточной (общая площадь учета около 50 км² гольцов). Следов присутствия суслика нигде не было обнаружено. Не отмечен зверек в субальпике хребта и далее на север от верховьев р. Шаманка до междуречья Шегнанда и Алла при полевых учетных работах в 1994–2004 гг. (Ткаченко В.А. и С.В. – Личн. сообщ.). По всей видимости, длиннохвостый суслик в высокогорной зоне Баргузинского хребта отсутствует повсеместно. Нет суслика в районе полуострова Святой Нос, на полянах и лугах восточного побережья Чивыркуйского залива, перешейке Баргузинского залива, окрестностях поселков Усть-Баргузин, Макарино, Адамово и Зорино. В долине р. Баргузин этот зверек встречается отдельными поселениями по всем остепненным биотопам от долины р. Улюн на севере до пос. Баргузин на юге. Сравнивая наши данные

по Баргузинской долине с материалами исследований 40–50-летней давности (Вершинина и др., 1972; Лямкин, 1977), можно отметить отсутствие существенных изменений в численности и распространении зверька за последние полвека. Авторы цитируемых работ отмечают повышенную численность суслика на некоторых обследованных участках, в основном в припойменной части р. Баргузин и ее притоков. Нами в начале августа 2010 г. на террасе р. Улюн в окрестностях пос. Улюнхан на севере котловины обнаружено крупное поселение зверьков с очень высокой численностью. Поселение занимало площадь более 250 га с плотностью населения свыше 20 зверьков на 1 га. По остальной территории Баргузинской долины суслик встречался небольшими группировками на поселениях площадью не более нескольких десятков га и максимальными значениями плотности не более 10

особей на 1 га (2–4 балла). Вниз по течению реки поселения зверька достигают окрестностей районного центра – пос. Баргузин, не доходя примерно 50 км до берега Байкала.

Южнее по побережью суслик отсутствует до окрестностей залива Провал. По долине р. Итанца нами установлено, что поселения суслика с невысокой численностью (1–2 балла) начинаются от окрестностей пос. Гурулево и по степным и луговым биотопам, в той или иной степени осваиваемым в сельскохозяйственных целях, выходят в долину р. Селенга. Ю.Г. Швецов (1977) отмечает, что длиннохвостый суслик заселяет долину Итанцы вверх до с. Зырянск. Маловероятно, что прежние исследователи могли не заметить обитание суслика по долине этой реки на протяжении от Зырянска до Гурулево. Отсюда следует, что граница поселений зверька по долине р. Итанца за последние 30–35 лет продвинулась вверх примерно на 20 км. В связи с созданием специальной экономической зоны в районе пос. Турка и прокладкой туда современной автомагистрали с широкой отсыпкой по ее обочинам, можно ожидать дальнейшего распространения суслика вдоль дорожного полотна. Возможно, что поселения суслика достигнут в недалеком будущем побережья Байкала вблизи Гремячинска, где имеются вполне подходящие биотопы для его успешной жизнедеятельности.

По степным участкам долины р. Уда и вверх по течению Селенги и ее притоков этот вид обитает почти повсеместно (Фетисов, 1936; Бадмаев, 2007). От пос. Татаурово поселения суслика можно обнаружить ниже почти по всей долине р. Селенга, от правобережных лугов р. Большой Дулан на востоке до заброшенных пашен и выпасов восточнее р. Толбожиха на западе, но крупных поселений нигде не наблюдается (численность почти повсеместно варьирует от 1 до 3 баллов). Нами обследована большая часть этой территории, кроме островов дельты. Наиболее крупные группировки в этом районе достигали максимально 20–30 зверьков до появления молодняка и занимали площадь в несколько гектаров. Сходную картину дают и литературные источники, описывающие ситуацию в более ранние годы (Фетисов, Якубовская, 1947; Швецов, 1977). Уже в первой из приведенных работ указывается (с. 6), что длиннохвостый суслик обитает «... лишь на возвышенных участках в южной части дельты и главным образом близ полей, дорог и на выгонах». На основании этих данных можно с высокой степенью уверенности считать, что в этом районе существенных трансформаций населения длинно-хвостого суслика за последние десятилетия не произошло.

Далее на запад вдоль побережья Байкала зверек отсутствует на всем протяжении до крайней западной оконечности озера в районе г. Слюдянка и истока Ангары. По прилегающему с юга хребту Хамар-Дабан суслик встречается цепочкой изолированных поселений вдоль магистрального направления хребта в зоне субальпийского высокогорья выше границы леса (Унжаков, Васильченко, 1980; Бадмаев, 2007). Об обитании длиннохвостого суслика в субальпийском высотном поясе Хамар-Дабана впервые, по-видимому, сообщил А.С. Фетисов (1936). Мы находили небольшое (не более десятка взрослых зверьков) поселение суслика выше границы леса в гольцах, прилегающих к верховьям р. Солзан, в конце июня 1976 г. Поселения суслика в гольцовой зоне Хамар-Дабана крайне разрежены, а численность зверька можно оценить как очень низкую (1 балл).

В Тункинской долине этот вид регистрировался в Мондинской, Туранской, Тункинской и Торской котловинах (Карпухин, 1962; Тарасов, 1962; Зонов, 1966). По нашим данным, численность суслика в Мондской котловине оценивалась в 1–2 балла, в Туранской – 1–3 балла, Тункинской – 3–5 баллов. Поселения зверька по всем обследованным местам распространены достаточно широко. По опросным данным, сусликов также много в окрестностях пос. Хойто-Гол, расположенного в 10–12 км западнее известного курорта Нилова Пустынь. Здесь по характеру биоценозов имеется локальный степной участок, и поселения зверька изолированы лесами от других поселений в Туранской котловине. Если по остальным котловинам можно предполагать самостоятельный популяционный статус группировок зверька в каждой из них, то в Туранской котловине исходя из этих данных возможно существование двух отдельных популяций. Интересно, что такие известные исследователи, как Б.И. Дыбовский и В.А. Годлевский (Дыбовский, Годлевский, 1872 – цит. по: Тарасов, 1962), подчеркивали многочисленность зверька в окрестностях с. Тунка, но полностью отрицали наличие длиннохвостого суслика в Торской котловине. Более поздние наблюдения М.П. Тарасова (1962) свидетельствуют о повсеместном присутствии этого вида в районе Зун-Мурино (Торы). Он убежден, что проникновение суслика в эту котловину произошло относительно недавно, с активизацией скотопроегонной трассы Монды–Култук. После попадания зверька на новый большой участок с благоприятными условиями для его проживания, суслик быстро расселился по всей его территории. Нами обследована значительная часть Торской котловины, практически все пригодные для обитания места оказались заселены зверьками этого вида.

Средняя численность вида здесь оценивалась в 2–3 балла. На отдельных участках с низким травостоем и выраженным мезорельефом численность суслика достигала и более высоких значений (4–5 баллов). На восток поселения этого грызуна доходят до окрестностей пос. Тибельти. Можно предполагать, что с расширением и спрямлением полотна автодороги Торы–Култук, при благоприятной для суслика трансформации биоценозов, следует ожидать дальнейшей экспансии суслика на этом участке на восток сначала в долину р. Быстрая, а в дальнейшем – и на побережье Байкала в окрестностях Култука. Пока же случаев продвижения зверька вдоль дорожного полотна здесь не отмечено. Поступившие в заготовки Союзпушнины в Слюдянском районе 746 шкурок длиннохвостого суслика в 1933 г. и 118 шкурок в 1934 г., о чем сообщает М.Д. Зверев (1936), были доставлены, по всей видимости, из Тункинской или Торской котловин.

По левобережью Ангары суслик начинает встречаться от окрестностей г. Иркутска, вверх по Иркуту грызун проникает до поселков Олха и Введенщина. Повсеместно в этом районе поселения зверька находятся в угнетенном состоянии (1 балл). По правому берегу Ангары от Байкала до Иркутска в настоящее время этот вид полностью отсутствует. Небольшие поселения суслика регистрируются в настоящее время только начиная от окрестностей г. Иркутск (вблизи аэропорта и пос. Пивовариха). Известно, что до заполнения Иркутского водохранилища поселения длиннохвостого суслика простирались с небольшими разрывами вдоль Ангары почти до пос. Листвянка у истока реки. Ю.Г. Швецов (1977) указывает, что до 1955 г. длиннохвостый суслик обитал по всему правобережью р. Ангара, на полях и лугах у сел Никола и Большая Речка, но после затопления водохранилища исчез. По информации И.П. Брома (1959), заполнение ложа водохранилища происходило неравномерно. Наиболее интенсивный подъем воды отмечен зимой 1956–1957 гг., когда ее уровень у плотины был поднят сразу на 18 м, а подпор прослеживался вверх по Ангаре на 50 км. Летом–осенью 1957 г. уровень воды оставался примерно на одной отметке, с небольшими колебаниями. С декабря 1957 по осень 1958 г. вода была поднята еще на 10 м, а подпор дошел до Байкала. При таком заполнении водой обширной территории произошло затопление основных поселений длиннохвостого суслика без шансов на выживание даже отдельных особей. При обследовании берегов Иркутского водохранилища в 1957–1958 гг. было выявлено, что на всем протяжении правобережья Ангары от плотины ГЭС до Байкала сохранились лишь единич-

ные небольшие поселения суслика, расположенные на возвышенных суходольных лугах, не попавших в зону затопления (Бром, 1959). Такие разрозненные поселения еще отмечались вблизи современных поселков Большая Речка, Бурдаковка, Новая Лисиха до середины–конца 60-х годов прошлого столетия, но в дальнейшем суслик здесь повсеместно исчез (Липин С.И. – Личн. сообщ.). На северо-восток от Иркутска суслик встречается по долине р. Куда и ее притоков; по долине р. Манзурка его поселения выходят в бассейн р. Лена возле пос. Качуг. Эти поселения нигде напрямую к побережью Байкала не выходят, будучи отделены от него широкой полосой лесов различного типа.

На восток от пос. Листвянка вдоль побережья Байкала изолированная группировка зверька с невысокой плотностью отмечена в районе мыса Кадильный (Попов В.В. – Личн. сообщ.). Далее суслик начинает встречаться лишь в пойме р. Голоустная (Дицевич, Попов, 2002), образуя крупное поселение площадью около двух тысяч га с очень высокой (местами) плотностью зверьков (Холин, Вержуцкий, 2011). Вверх по реке на прибрежных террасах поселения грызуна с небольшими разрывами тянутся до 7–8 км, немного не достигая устья р. Нижний Кочергат. По всей видимости, процветание Голоустненской популяции суслика связано с большим количеством выпасаемого там скота (овцы, коровы, лошади), обеспечивающего низкотравность растительности. Ю.Г. Швецов (1977) указывает, что длиннохвостый суслик распространен по всей долине р. Голоустная. При наших достаточно тщательных поисках, проведенных в мае 2009 г. в окрестностях с. Малое Голоустное, следов присутствия зверька нигде не было обнаружено. Местные жители утверждали, что еще 15–20 лет назад суслики возле поселка обитали. Неясно, связано это с изменением хозяйственной деятельности, активным истреблением местными жителями или какими-то иными факторами, но факт остается – исчезновение зверька на довольно значительном участке (площадь пригодных для обитания биотопов здесь составляет, без учета застроенной территории и огородов, около 400 га) произошло совсем в недавнее время.

От дельты р. Голоустная до долины р. Бугульдейка по побережью имеются лишь локальные остепненные участки, площадью не более нескольких гектаров, свободные от суслика. Вблизи от побережья возле пос. Куртун находится сравнительно большой участок (площадью примерно в 500 га) реликтовых плейстоценовых степей, где в мае 2010 г. нами найдено несколько жилых сусликовин. Поселок приходит в упадок, большинство домов брошено, количество

скота крайне мало, степь зарастает бурьяном и молодым сосняком. Несомненно, что данная популяция зверька находится на грани вымирания, крайне высока вероятность ее полного исчезновения в ближайшие годы. В настоящее время численность суслика до выхода молодняка здесь можно оценить не более чем в 20 особей (1 балл). Зверек заселяет край степного участка на склоне террасы вдоль грунтовой дороги, на остальной территории нигде не обнаружен.

Суслик в небольшом числе также встречается в окрестностях с. Бугульдейка, отдельные поселения расположены в непосредственной близости от берега. От Бугульдейки на трассу Баяндай–Еланцы ведут две дороги, одна выходит на пос. Косая Степь, вторая – на пос. Петрово. В окрестностях Косой Степи поселения этого грызуна отмечаются от Алагуя на западе до села Куреть на востоке, формируя, вероятно, отдельную популяцию зверька. Средняя численность в настоящее время оценивается в 1–2 балла. В 70-е годы прошлого столетия по склонам террас левого берега р. Бугульдейка, расположенных напротив пос. Косая Степь, отмечалось практически непрерывное ленточное поселение длиннохвостого суслика, занимающее до 50–60 га площади с плотностью до выхода молодняка свыше 10 зверьков на 1 га (Немченко Л.С. – Личн. сообщ.). При обследовании этой территории в мае 2011 г. обнаружено только одно поселение (площадью не более 4 га) с высокой плотностью суслика. По всей видимости, резкое сокращение размера плотного поселения зверька было связано с реконструкцией дороги Баяндай–Еланцы в конце 90-х гг. прошлого века, когда дорожные работы и движение техники проводились непосредственно вдоль склона, заселенного сусликом.

По второй, более регулярно используемой автодороге от Бугульдейки до пос. Петрово, поселения зверька простираются по выгонам на 1,0–1,5 км от первого поселка, огибая мраморный карьер. Примерно через 10 км дорога, идущая через лесные массивы, выходит в широкую открытую местность возле пос. Таловка. Здесь на сенокосных лугах, выгонах, окраинах огородов и приречной террасе следов жизнедеятельности суслика нами не обнаружено. Следует сказать, что распадки в северной части не обследованы, поэтому полностью исключить присутствие вида на данном участке пока нельзя. Плотные поселения суслика начинаются от пос. Петрово, сначала узкой (на некоторых участках и расширенной) полосой проникая до окрестностей пос. Еланцы и далее широко простираясь по Тажеранской степи до самого побережья Байкала. На этом участке, судя по нашим многолет-

ним наблюдениям и многочисленным литературным источникам, состояние численности данного вида наиболее благополучно. Имеются десятки значительных по площади участков со стабильно высокой плотностью зверьков. Среднюю численность суслика по всей Тажеранской степи в настоящее время можно оценить в 3–5 зверьков на 1 га, на некоторых участках – свыше 10 на 1 га (3–5 баллов).

Отдельное обширное поселение популяционного ранга располагается на протяженном степном участке, окруженном с трех сторон лесами и выходящем на побережье Байкала в районе мыса Крестовский. Этот степной изолят площадью около 7–8 тыс. га, практически повсеместно заселен сусликом, причем в ряде мест регистрируются значительные по площади поселения с высокой плотностью населения зверька. Средняя численность суслика здесь оценивается в 2–4 балла. Дальше на восток вдоль побережья через 4–5 км сплошного лесного массива открытые степные участки начинаются от урочища Бирхин и выходят в долину р. Анга, соединяясь с основным массивом Тажеранских степей. На этой территории поселения суслика обнаружены нами повсеместно, но его численность невысока. Преобладают дисперсно расположенные отдельные поселения с населением из 3–5 взрослых зверьков. Средняя численность по пригодным для обитания биотопам составляет менее 1 зверька на 1 га. На о. Ольхон полвека назад поселения суслика были распространены по всем открытым местообитаниям, но численность зверька нигде не достигала высоких значений (Литвинов, 1960). К настоящему времени каких-либо существенных изменений в численности и особенностях распределения зверька на острове не произошло (Рябцев В.В. – Личн. сообщ.).

По материковому побережью Малого Моря поселения суслика с небольшими разрывами тянутся узкой полосой до пос. Курма. Эта территория в последние два десятилетия активно застраивается, преимущественно туристическими базами. Длиннохвостый суслик селится на придорожных осыпях, вдоль края леса и даже непосредственно в редколесье, зачастую делая норы прямо под корнями лиственниц. В ряде мест обитаемые сусликовины обнаруживаются непосредственно на турбазах (например, в бухте Куркутская, заливах Зун-Хагун и Шида) с норами под строениями и вдоль заборов. В этом случае зверьки ведут себя менее настороженно к людям, нередко подпуская человека на несколько метров. Нами неоднократно отмечались случаи подкормки отдыхающими местными сусликов. Среднюю

численность зверька на этой территории можно оценить в 2–3 балла.

В районе устья р. Сарма на морене и степных участках вдоль побережья разбросанные поселения суслика парцеллярного ранга охватывают довольно большую территорию – свыше 2 тыс. га. Средняя численность зверьков невелика (1–2 балла). За пос. Курма берега Байкала в основном круто обрываются в озеро или сплошь покрыты сомкнутой лесной растительностью. Здесь до окрестностей пос. Зама нами обнаружены лишь отдельные поселения суслика на локальных остепненных участках – в районе мыса Улан-Хан, мыса Зундук и на обширном открытом участке в районе самого пос. Зама. Севернее вдоль побережья Байкала суслик в настоящее время обитает только в окрестностях поселков Онгурён и Кочериково, а также в районе мыса Рытый. По информации Е.В. Хомколовой (1998), небольшие поселения суслика отмечаются и немного севернее мыса Рытый – в районах мысов Анюхта, Шарглай, иногда суслики заходят и на территорию возле мыса Покойники. Далее на север по западному берегу Байкала, включая луговые и/или степные участки в районах оз. Кулинда, мысов Котельниковский и Лударь, по долинам рек Кичера и Верхняя Ангара этот вид не встречается (Попов В.В. – Личн. сообщ.). В целом, имеющиеся материалы по современному состоянию популяций длиннохвостого суслика и границам их поселений на этом участке побережья озера существенно не отличаются от сведений, приводимых Ю.Г. Швецовым (1977).

Оценивая современное состояние популяций длиннохвостого суслика в Байкальской котловине и

на прилегающих территориях в целом, следует отметить высокую экологическую пластичность этого вида. При отсутствии катастрофических быстрых воздействий, как это, например, произошло при затоплении зоны Иркутского водохранилища, когда у зверька не оставалось никаких возможностей для реагирования на создавшуюся ситуацию, длиннохвостый суслик в большинстве случаев легко приспосабливается к меняющейся обстановке. Случаи существенного изменения хозяйственной деятельности человека, повлекшие негативные последствия для зверьков (окрестности сел Малое Голоустное, Куртун), связаны с многократным сокращением численности скота, зарастанием открытых участков высокотравьем и лесом. По всей видимости, при таких условиях резко ухудшаются защитные условия местности, что и приводит к быстрой элиминации суслика под прессом наземных и пернатых хищников. В тех местах, где травостой низок за счет выпаса большого количества скота, имеется выраженный мезорельеф, численность суслика может достигать очень высоких значений без проявления каких-либо заметных тенденций к сокращению. Примеры по территориям в долине р. Итанца и в Торской котловине свидетельствуют о высоком потенциале длиннохвостого суслика в отношении быстрого освоения новых территорий при создании экологических коридоров в труднопреодолимой местности и благоприятных условий на новых участках обитания. Обращает на себя внимание и легкость адаптации зверька к жизнедеятельности непосредственно на территориях туристических баз в прибрежной рекреационной зоне.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агаджанян А.К., Ербаева М.А. Позднекайнозойские грызуны и зайцеобразные территории СССР. М., 1983. 190 с.

Бадмаев Б.Б. Длиннохвостый суслик в условиях Западного Забайкалья. Новосибирск, 2007. 108 с.

Бром И.П. Грызуны – носители инфекций в зоне водохранилища Иркутской гидроэлектростанции // Изв. Иркутского противочумн. ин-та, 1959. Т.21. С. 314–320.

Вершинина Т.А., Елтышев Ю.А., Лямкин В.Ф., Рященко С.В. Длиннохвостый суслик (*Citellus undulatus* Pall.) Баргузинской котловины (биология и значение в формировании природных предпосылок болезней человека) // Териология. Т.1. Новосибирск, 1972. С. 290–302.

Громов И.М., Ербаева М.А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб., 1995. 522 с.

Дицевич Б.Н., Попов В.В. Млекопитающие // Природа бассейна р. Голоустной. Иркутск, 2002. С. 70–91.

Дыбовский Б., Годлевский В. Материалы для зоогеографии Восточной Сибири. Изв. СОРГО, 1872. Т. 3, вып. 2. (цит. по: Тарасов, 1962)

Зверев М.Д. Сибирские суслики // Изв. Иркутского противочумн. ин-та, 1936. Т. 4. С. 231–261.

Зонов Г.Б. О поселениях длиннохвостых сусликов в окрестностях с. Монды БурАССР // Доклады Иркутского противочумн. ин-та, 1966. Вып. 7. С. 179–180.

Калмыков Н.П. Млекопитающие и палеогеография бассейна оз. Байкал (плиоцен — голоцен). Улан-Удэ, 2001. 113 с.

Карпунин И. Длиннохвостый суслик Тункинской котловины // Сельское хозяйство Сибири, 1962. Т. 12. С. 71–72.

Клементьев А.М. Изучение и реконструкция ландшафтной обстановки по фауне млекопитающих Западного Забайкалья // География и природные ресурсы, 2010. Вып. 1. С. 70–77.

Кульчицкий А.А., Свинин В.В., Адаменко Р.С. и др. К палеогеографии Байкала по археологическим материалам из Большой Лударской пещеры // Известия ВСОРГО, 1971. Т. 68. С. 189-196.

Литвинов Н.И. Грызуны о. Ольхон // Изв. Иркутского сельскохоз. ин-та, 1960. Вып. 18. С.195-203.

Лямкин В.Ф. Зоогеография млекопитающих и птиц Баргузинской котловины // Региональные биогеографические исследования в Сибири. Иркутск, 1977. С. 111-117.

Межова О.Н., Фрисман Л.В. Кадастрово-справочная карта ареала длиннохвостого суслика *Citellus undulatus* Pallas (1778) (Rodentia, Sciuridae) // Вопросы изменчивости и зоогеографии млекопитающих. Владивосток, 1984. С. 55-75.

Тарасов М.П. Стациональное размещение и относительная численность массовых видов грызунов западного Хамар-Дабана // Известия Иркутского противочумн. ин-та, 1962. Т. 24. С. 248-260.

Унжаков В.В., Васильченко А.А. Длиннохвостый суслик в гольцовом поясе Хамар-Дабана // Фауна и экология позвоночных Сибири. Новосибирск, 1980. С. 160-161.

Фетисов А.С. Материалы по систематике и географическому распространению млекопитающих Западного Забайкалья // Известия Иркутского противочумн. ин-та, 1936. Т. 3. С. 86-119.

Фетисов А.С., Якубовская Г.В. Грызуны дельты р. Селенга. Иркутск, 1947. 14 с.

Холин А.В., Вержуцкий Д.Б. Поселения длиннохвостого суслика (*Citellus undulatus* Pallas, 1778) на степных участках дельты р. Голоустная (Южное Прибайкалье) // Байкальский зоол. журн. 2011. Вып. 1. № 6. С. 79-82.

Хомколова Е.В. Фауна мелких млекопитающих Байкало-Ленского заповедника // Труды Байкало-Ленского государственного природного заповедника. Вып. 1. М., 1998. С. 135-137.

Швецов Ю.Г. Мелкие млекопитающие Байкальской котловины. Новосибирск, 1977. 159 с.

Поступила в редакцию 05.08.11

MODERN SPREADING SIBERIAN GROUND SQUIRRELS (*SPERMOPHILUS UNDULATUS*) ON BAIKAL SEASIDE

A.V. Holin, D.B. Verzhutski

The information on modern spreading and the numbers of Siberian ground squirrels (*Spermophilus undulatus*) on the Lake Baikal seaside and neighbouring territory. Changes of the rodent spatial distribution have been observed for the last half a century.

Key words: Siberian ground squirrels, shore of the Lake Baikal.

Сведения об авторах: Холин Алексей Викторович – мл. науч. сотр. зоолого-паразитологического отдела Иркутского противочумного института Сибири и Дальнего Востока (alex.holin@mail.ru); Вержуцкий Дмитрий Борисович – глав. науч. сотр. зоолого-паразитологического отдела Иркутского противочумного института Сибири и Дальнего Востока (verzh58@rambler.ru).

УДК 582

**СТРУКТУРА ПЛОДОВ НИМФЕЙНЫХ: КАРПОЛОГИЧЕСКАЯ
ТОЧКА ЗРЕНИЯ НА СЕСТРИНСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ
НЫМФАЕАСЕАЕ S. L. ПО ОТНОШЕНИЮ КО ВСЕМ
ОСТАЛЬНЫМ ПОКРЫТОСЕМЕННЫМ
(ИСКЛЮЧАЯ *AMBORELLA*)**

И.О. Яценко, А.П. Меликян, А.В. Бобров, М.С. Романов

Изучена морфология плодов и анатомия стенки плода представителей семейства Nymphaeaceae s. l. Установлено, что у нимфейных развиваются полимерные апокарпные и синкарпные винтерины, лишенные склеренхимной зоны в перикарпии. Перикарпий дифференцирован на экзокарпий (эпидерма), мезокарпий (подразделен на сложноустроенную наружную паренхимную и внутреннюю азренхимную топографические зоны) и эндокарпий (эпидерма). Показано, что в пределах семейства Nymphaeaceae s. l. происходит трансформация исходных апокарпных винтерин в синкарпные верхние винтерины (*Nuphar*), которые затем трансформируются в полунижние (*Nymphaea* s. l.) и полностью нижние (*Euryale*, *Victoria*). Характерная для всех Nymphaeaceae s. l. структура перикарпия может рассматриваться как синапоморфия.

Ключевые слова: морфология плодов, анатомия стенки плода, морфогенез плодов.

Представители семейства Nymphaeaceae s. l. со времен G. Bentham и J. D. Hooker (1862) рассматривались как одна из наиболее архаичных групп покрытосеменных. Обычно роды с апокарпным (*Cabomba*, *Brasenia*) и синкарпным (*Nuphar*, *Nymphaea*, *Euryale*, *Victoria*, *Barclaya*, а позднее – и *Ondinea*¹) типами гинецея (плода) объединялись в одно семейство Nymphaeaceae s. l., хотя иногда распределялись по двум самостоятельным семействам: Cabombaceae s. l. (или Hydropeltidaceae s. l.) и Nymphaeaceae s. str. (Dumortier, 1822/23; Bessey, 1915; Dahlgren, 1980; Thorne, 2007; APG III, 2009), а А.Л. Тахтаджян (1966) и А. Cronquist (1981) признавали и монотипное семейство Barclayaceae. Позднее А.Л. Takhtajan (1997) выделил даже порядки Hydropeltiales (с двумя монотипными семействами – Cabombaceae s. str. и Hydropeltidaceae [*Brasenia*]) и Nymphaeales, включающий семейства Nupharaceae (*Nuphar*), Nymphaeaceae s. strss. (*Nymphaea*, *Ondinea*), *Euryalaceae* (*Euryale*, *Victoria*) и Barclayaceae (*Barclaya*). Род *Nelumbo*, довольно долгое время включавшийся в Nymphaeaceae s. l. (Jussieu, 1789; De Candolle, 1824; Hallier, 1912), был выделен в сепаратное монотипное семейство Nelumbonaceae Bercht. & J. Presl 1823 (Dumortier, 1822/23), а затем и вовсе исключен из круга родства нимфейных (Na-

kai, 1952; Li, 1955): Takhtajan (1997) рассматривал Nymphaeidae и Nelumbonidae как разные подклассы. В системе APG II (2003) Nelumbonaceae объединены с Platanaceae и Proteaceae, но, так или иначе, вопрос о филогенетическом родстве *Nelumbo* и Nymphaeaceae s. l. уже не актуален. Монотипное семейство Ceratophyllaceae также долгое время сближали с Nymphaeaceae s. l. (Тахтаджян, 1966; Bessey, 1915; Engler, Gilg, 1924; Dahlgren, 1980; Cronquist, 1981), но позднее тесные филогенетические связи двух групп не поддерживались ни морфологическими (Takhtajan, 1997, 2009), ни молекулярными данными (APG II, 2003). В системе APG III (2009) монотипный порядок Ceratophyllales рассматривается в качестве возможного сестринского таксона истинных двудольных (eudicots).

В отношении филогенетических связей Nymphaeaceae s. l. существовали разные точки зрения. Н. Hallier (1912) сближал Nymphaeaceae s. l. (incl. *Nelumbo*) с Ranunculaceae и Papaveraceae, считая что все три семейства происходят от Berberidaceae–Podophylleae. С Ranunculaceae филогенетически связывали Nymphaeaceae s. l. Н.И. Кузнецов (1914) и J. Hutchinson (1959). С.Е. Bessey (1915) не просто разделял Cabombaceae s. l. и Nymphaeaceae s. str.: первое семейство он считал родственным Nelumbonaceae и

¹Согласно новейшей ревизии *Ondinea* включена в *Nymphaea* s. l. (Löhne et al., 2009).

Ceratophyllaceae и включал их в порядок Ranales, а второе сближал с Guttiferae (= Clusiales). Напротив, А. Engler и Е. Gilg (1924) включали в Ranales семейство Nymphaeaceae s. ltt. Позднее, когда Ranales vel Polycarpicae получили ранг порядка Magnoliales, надпорядка Magnolianaе или подкласса Magnoliidae, именно в эту, базальную по представлениям авторов, группу включали Nymphaeaceae s. l. (Тахтаджян, 1966, 1987; Gundersen, 1950; Cronquist, 1981, 1988). Признавая базальное положение Nymphaeaceae s. l. среди цветковых, некоторые авторы, основываясь на определенных морфологических признаках, устанавливали более близкие филогенетические связи нимфейных с однодольными (в особенности с Alismatales s. l., e. g., Trecul, 1845; Schaffner, 1904, 1934).

Результаты анализа пяти генов митохондриальной, пластидной и ядерной ДНК привели к формулированию концепции ANITA-grade (Qui et al., 1999, 2000). «Наиболее базальным» (basalmost) таксоном цветковых растений оказалась *Amborella*, но уже следующее разветвление кладограммы разделяет Nymphaeaceae s. l. и все остальные цветковые; в результате следующей (третьей) дихотомии оставшимся группам цветковых противостоят *Austrobaileya*, Trimeniaceae и Illiciales (Illiciaceae, Schisandraceae) (Qui et al., 1999, 2000). Общая топология базальной части кладограммы сохранена в APG II (2003): *Amborella*/Nymphaeaceae s. l./Austrobaileyales (Austrobaileyaceae, Schisandraceae s. l. [incl. *Illicium*], Trimeniaceae). Сестринское положение Nymphaeaceae s. l. по отношению ко всем остальным покрытосеменным (исключая *Amborella*) поддержано в ряде систем, опирающихся на морфологические данные (Thorne, 2007; Takhtajan, 2009).

Новейшие молекулярные данные (Saarela et al., 2007) позволили рассматривать в качестве сестринской группы Nymphaeaceae и Cabombaceae семейства Нудателлацеае (обычно сближаемое со злаками). Однако плоды Нудателлацеае не исследованы, потому Нудателлацеае из нашего анализа исключены.

Поддержка изолированного филогенетического положения Nymphaeaceae s. l. морфологическими данными может быть полной только при условии анализа результатов карпологических исследований. К сожалению, даже тип плода у представителей Nymphaeaceae s. l. не определен – его наименования у разных авторов имеют описательный характер и не могут рассматриваться как морфогенетические термины. Плод Cabombaceae s. l. обычно называют «листовкоподобный» или «семянкоподобный» (Колесова, Батыгина, 1988; Takhtajan, 1997; Schneider, Williamson, 2003 a), а плоды Nymphaeaceae s. str. –

«ягодовидная коробочка» (Padgett, 2007), «вскрывающаяся губчатая ягода» (Gaertner, 1791; Takhtajan, 1997), «сочная ягода» (Schneider, Williamson, 2003 b), «сочная синкарпная многолисточка» (Тахтаджян, 1987; Меликян, Немирович-Данченко, 1988), «схизокарпий» (Takhtajan, 2009), ‘ceratium’ (de facto – capsule) или ‘hesperidium’ (Spjut, 1994). Структура плода в процессе развития изучена только у *Barclaya* (Винтер, Батыгина, 1988): перикарпий дифференцирован на наружную и внутреннюю эпидермы, периферическую паренхиму и внутреннюю аэренхиму. Никаких лигнифицированных элементов в перикарпии *Barclaya* нет, что позволяет отнести плод *Barclaya* к такому морфогенетическому типу, как ценокарпная ягода (Бобров и др., 2009). Изучение структуры плодов других представителей Nymphaeaceae s. l. позволит нам реконструировать морфогенез плодов нимфейных и ответить на вопрос: согласуются ли данные сравнительной карпологии с молекулярными данными?

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Плоды Nymphaeaceae были собраны в естественных условиях произрастания или получены из ботанических садов и карпологических коллекций ботанических учреждений, в том числе Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН (НВ–МНА), Звенигородской биологической станции МГУ им. М.В. Ломоносова (ZBS), Ботанического сада БИН РАН (НВ–LE), Карпологической коллекции Ботанического музея БИН РАН (СС–LE), (таблица). Перед анатоми-

Материалы исследования, их источник и вид

Таксон	Источник материала	Вид материала
<i>Brasenia schreberi</i> J. F. Gmel.	Приморский край	Фиксированные плоды
<i>Cabomba aquatica</i> Aubl.	СС–LE	Сухие плоды
<i>Nuphar advena</i> (Aiton) W. T. Aiton	СС–LE	Сухие плоды
<i>Nuphar lutea</i> (L.) Sm.	НВ–МНА	Фиксированные плоды
<i>Nuphar microphylla</i> (Pers.) Fernald	СС–LE	Сухие плоды
<i>Nuphar pumila</i> (Timm) DC.	о. Кунашир, оз. Серебряное	Фиксированные плоды
<i>Nymphaea candida</i> C. Presl	ZBS	Фиксированные плоды
<i>Nymphaea pygmaea</i> (Salisb.) W. T. Aiton	СС–LE	Сухие плоды
<i>Victoria amazonica</i> (Poepp.) J. C. Sowerby	НВ–LE	Фиксированные плоды
<i>Euryale ferox</i> Salisb.	СС–LE	Сухие плоды

ческими исследованиями сухие плоды размачивали в смеси Страсбургера, свежесобранные плоды фиксировали в 70%-м спирте. С помощью салазочного микротомы и/или бритвенного лезвия делали продольные и поперечные срезы стенки плода толщиной 20–40 мк, которые подвергали реакции на одревеснение с помощью флороглюцина и соляной кислоты, а затем изготавливали временные препараты. Все исследования проводили в соответствии со стандартными анатомическими методиками (Прозина, 1960). Описания анатомического строения стенки плода составлены по поперечным срезам, с них же сделаны рисунки; в тексте используется карпологическая терминология, предложенная А.В. Бобровым и др. (2009).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Brasenia schreberi J.F. Gmel

Морфология плода. Плод – апокарпный, полимерный (6–18 плодиков, рис. 1, А), развивающийся из верхней завязи, при зрелом плоде сохраняются чашелистики. Отдельные плодики незначительно уплощены с боков и имеют вытянутые, иногда четковидные очертания (из-за 1–3 крупных округлых семян), около 6 мм длиной (без столбика), 3 мм шириной и 2 мм толщиной. На верхушке имеется столбик 4–5 мм длиной с низбегающей папиллозной поверхностью. Плацентация ламинальная. Перикарпий тонкий, прозрачный, кожистый, окрашен в желто-зеленый цвет.

Анатомическое строение перикарпия. Перикарпий малослойный (4–5 слоев), дифференцированный на экзо-, мезо- и эндокарпий (рис. 2, А). Экзокарпий однослойный, сложен клетками средних размеров с сильно утолщенными не одревесневающими клеточными стенками, кутикула на поверхности тонкая. Клеточные стенки утолщены неравномерно: наружные и внутренние стенки утолщены намного сильнее боковых. Внутренняя стенка на поперечном срезе V-образная, что придает клеткам экзокарпия пятиугольные очертания; прямоугольные полости клеток удлинены в тангентальном направлении. Мезокарпий состоит из 2–3 слоев клеток и дифференцирован на 2 сильно различающиеся топографические зоны. Наружная представлена 1 слоем крупных изодиаметрических клеток со слабо утолщенными не одревесневающими стенками. На поперечном срезе клетки имеют пента- и гексагональные очертания. Внутренняя часть мезокарпия представлена аэренхимной зоной, сложенной удлиненными в тангентальном направлении клетками или клетками с Т-образными очертаниями с тонкими не одревесневшими стенками. Эндокарпий однослойный, представлен некрупными, плоскими, удлиненными в тангентальном направ-

лении клетками с тонкими стенками. В зрелом плоде эндокарпий и внутренние слои мезокарпия могут разрушаться, в этом случае стенка плода образуется только экзокарпием и наружным слоем мезокарпия (рис. 2, Б).

Cabomba aquatica Aubl

Морфология плода. Плод апокарпный, олигомерный (1–3 плодика), развивающийся из верхней завязи, при зрелом плоде сохраняются чашелистики. Плацентация ламинальная. Плоды нерегулярно вскрываются, что обеспечивается исключительно за счет ксилемы дорзального пучка. Перикарпий тонкий, прозрачный, кожистый, окрашен в желто-охристый цвет. **Анатомическое строение перикарпия.** Перикарпий малослойный (5–6 слоев) дифференцированный на экзо-, мезо- и эндокарпий (рис. 2, В). Экзокарпий однослойный, сложен крупными удлиненными в тангентальном направлении прямоугольными клетками с сильно и неравномерно утолщенными не одревесневающими клеточными стенками. Экзокарпий покрыт тонким слоем кутикулы. Среди клеток экзокарпия встречаются гидропоты, представляющие собой одиночные округлые некрупные образования, сложенные четырьмя уплощенными клетками, расположенными друг над другом. Стенки клеток, образующих гидропоту, тонкие, не одревесневающие. Мезокарпий немногослойный, представлен двумя топографическими зонами, четко отграниченными друг от друга, – наружной (один слой прямоугольных клеток средних размеров с утолщенными не одревесневающими стенками и внутренней аэренхимной зоной (2–3 слоя клеток), представленной цепочками некрупных тонкостенных прямоугольных клеток с тонкими стенками. Эндокарпий однослойный, сложен некрупными сильно удлиненными в тангентальном направлении продолговатыми клетками со слабо равномерно утолщенными стенками. В зрелом плоде происходит разрушение клеток эндокарпия и аэренхимной зоны мезокарпия, и перикарпий представлен двумя слоями клеток: экзокарпием и наружной зоной мезокарпия (рис. 2, Г).

Nuphar lutea (L.) Sm. (sect. *Nuphar*)

Морфология плода. Плод синкарпный, полимерный (9–14 карпелл), развивающийся из верхней завязи, при зрелом плоде сохраняются чашелистики (рис. 1, Б). Плацентация ламинально-диффузная. Перикарпий сочный, в наружной части плотный, а в более внутренней зоне губчатый.

Анатомическое строение перикарпия. Перикарпий многослойный (35–40 слоев) дифференцированный на экзо-, мезо- и эндокарпий (рис. 2, Д).



Рис. 1. Морфология плодов Nymphaeaceae s. l. А – *Brasenia schreberi*, Б – *Nuphar lutea*, В – *Nuphar advena*, Г – *Nymphaea candida*, Д – *Nymphaea candida*, поперечный срез плода, Е – *Nymphaea x marliacea*, продольный разрез незрелого плода, Ж–К – *Victoria amazonica*, незрелый плод, З, И – продольный разрез плода, К – фрагмент поперечного разреза плода

Экзокарпий однослойный, сложен некрупными, прямоугольными, удлинёнными в тангентальном направлении клетками с неравномерно утолщёнными стенками: наружные стенки утолщены сильнее боковых. Экзокарпий покрыт мощной слоистой кутикулой. Мезокарпий многослойный, представлен тремя плавно переходящими друг в друга топографическими

зонами. Периферическая зона образована 6–7 слоями неправильно прямоугольных клеток, удлинённых в тангентальном направлении с сильно утолщёнными не одревесневающими стенками без межклетников. По направлению к центру плода происходит плавное уменьшение толщины клеточных стенок и увеличение размера клеток. Эта зона постепенно переходит

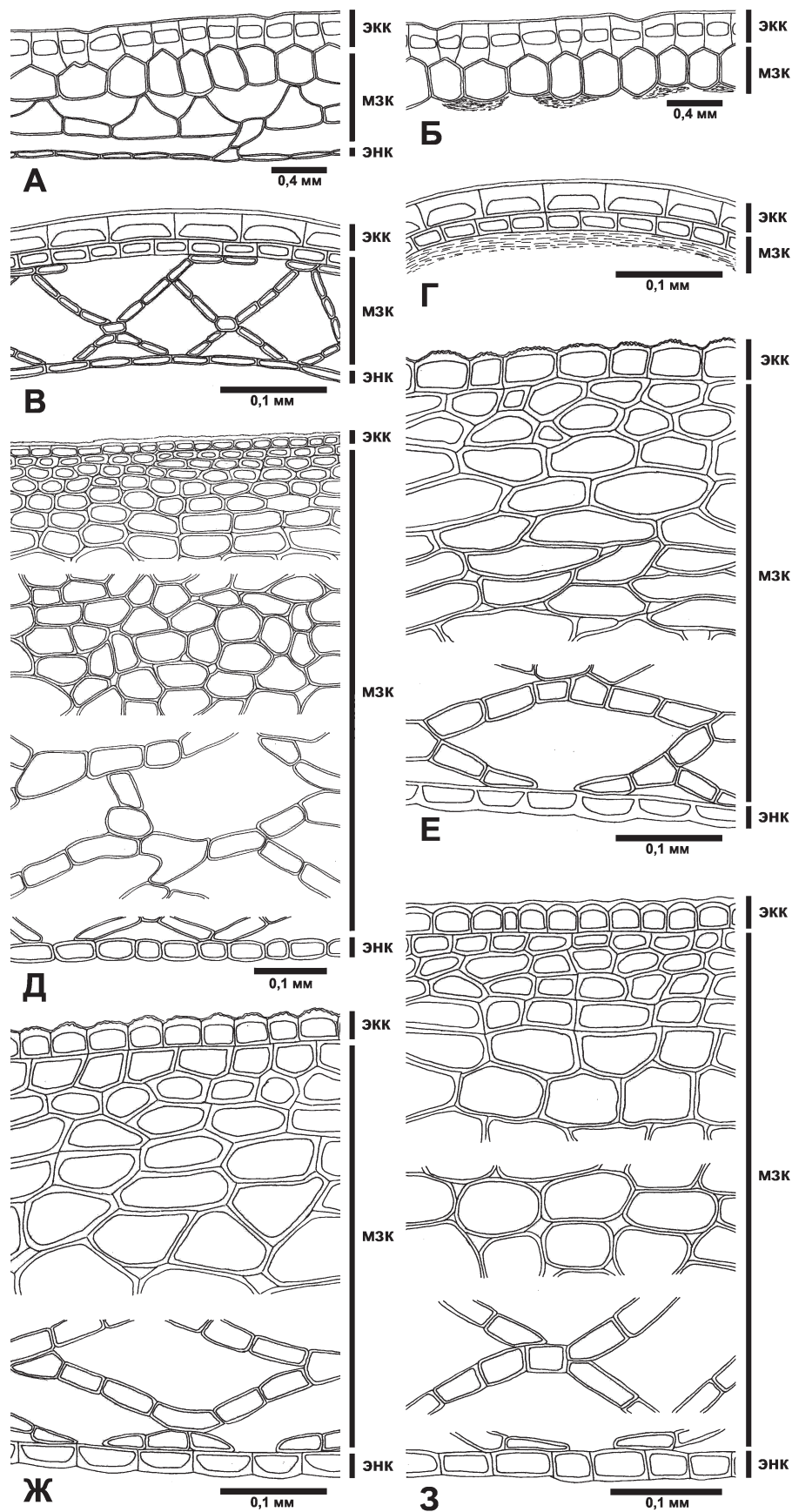


Рис. 2. Анатомия стенки плода Nymphaeaceae s. l. А – *Brasenia schreberi*, незрелый плод, Б – *Brasenia schreberi*, зрелый плод, В – *Cabomba aquatica*, незрелый плод, Г – *Cabomba aquatica*, зрелый плод, Д – *Nuphar lutea*, Е – *Nuphar pumila*, Ж – *Nuphar microphylla*, 3 – *Nuphar advena* (экк – экзокарпий, мзк – мезокарпий, энк – эндокарпий)

в следующую зону, образованную 12–15 слоями крупных клеток со слабо утолщенными стенками и небольшими межклетниками. На поперечном срезе эти клетки имеют округлые, неправильные или несколько удлинённые в тангентальном направлении очертания. Среди этих паренхимных клеток встречаются крупные астеросклериды, правильных звездчатых очертаний с сильно утолщенными и сильно лигнифицированными стенками и мелко бугристой структурой поверхности. Внутри плода толщина стенок клеток уменьшается, а размеры межклетников увеличиваются, и эта вторая зона плавно переходит во внутреннюю аэренхимную зону. Аэренхима представлена 15–20 слоями образующих цепочки крупных клеток, имеющих прямоугольные очертания и слабо утолщенные клеточные стенки, и крупными межклетниками. Эндокарпий однослойный, представлен прямоугольными клетками средних размеров, удлинёнными в тангентальном направлении, с равномерно утолщенными клеточными стенками.

Сходные с *Nuphar lutea* морфологические признаки строения плодов присущи и другим изученным видам кубышек – *Nuphar microphylla* (Pers.) Fernald (sect. *Nuphar*), *Nuphar pumila* (Timm) DC. (sect. *Nuphar*), *Nuphar advena* (Aiton) W. T. Aiton (sect. *Astylus*), которые отличаются мерностью, размерами, формой и окраской; поверхность плодов *Nuphar advena* покрыта продольными ребрами (рис. 1, В). Отличия в структуре перикарпия сводятся к форме клеток и утолщению их стенок в экзокарпии и эндокарпии, а также в количестве слоев и форме клеток, слагающих три топографических зоны мезокарпия (рис. 2, Е–Ж). На вершине продольных ребер на поверхности плодов *Nuphar advena* анатомическое строение наружных слоев перикарпия имеет небольшие анатомические отличия: клетки экзокарпия и 1–2 наружных слоев мезокарпия имеют лигнифицированные стенки (рис. 2, 3).

Nymphaea candida C. Presl

Морфология плода. Плод синкарпный, полимерный (10–15 карпелл), развивающийся из полунижней завязи, при зрелом плоде сохраняются чашелистики (рис. 1, Г). Плацентация ламинально-диффузная (рис. 1, Д). Стенка плода сочная, в наружной части мясистая, а во внутренней зоне губчатая.

Анатомическое строение перикарпия. Стенка плода многослойная (40–45 слоев), дифференцированная на эпи-, мезо- и эндокарпий (рис. 3, А). Эпидерма эпикарпия однослойная, сложена некрупными, удлинёнными в тангентальном направлении

клетками с неравномерно утолщенными стенками: наружные стенки утолщены немного сильнее боковых. На поперечном срезе эпидермальные клетки имеют неправильные прямоугольные очертания. Эпидерма покрыта слоистой кутикулой. На поверхности имеются редкие волоски, представленные цепочками удлинённых клеток. Основная ткань эпикарпия и мезокарпий многослойные, гетероцеллюлярные, дифференцированы на 4 топографические зоны, плавно или резко переходящие друг в друга. Периферическая зона (12–15 слоев клеток) сложена несколько удлинёнными в тангентальном направлении прямоугольными (с неправильными очертаниями) клетками с сильно утолщенными не одревесневающими стенками без межклетников. По направлению к центру плода происходит плавное уменьшение толщины клеточных стенок и увеличение размера клеток, постепенно клетки становятся несколько удлинёнными в радиальном направлении. В этой периферической зоне встречаются крупные астеросклериды с неправильными звездчатыми очертаниями и с сильно утолщенными и сильно лигнифицированными стенками, имеющими мелко бугристую структуру поверхности. Следующая, вторая, зона (4–5 слоев клеток) образована крупными удлинёнными в радиальном направлении округло-прямоугольными клетками со слабо утолщенными не одревесневающими стенками; боковые стенки имеют извилистый контур. Следующая, направленная внутрь, зона (3–4 слоя клеток) представлена несколько более мелкими вытянутыми в тангентальном направлении овальными клетками с не утолщенными стенками и некрупными межклетниками. Внутренняя, четвертая, зона мезокарпия – аэренхимная (15–20 слоев клеток), представлена цепочками клеток с не утолщенными стенками, имеющих продолговатые неправильные очертания. Эндокарпий однослойный, сложен некрупными, удлинёнными в тангентальном направлении клетками с более или менее равномерно утолщенными стенками.

С плодами *Nymphaea candida* очень сходны менее полимерные плоды *Nymphaea pygmaea* (Salisb.) W. T. Aiton и других исследованных видов, например *Nymphaea × marliacea* Wildsmith (рис. 1, Е). Однако в анатомии перикарпия у изученных видов отмечены некоторые отличия: стенка плода *Nymphaea pygmaea* менее многослойная (20–22 слоя клеток), основная ткань эпикарпия и мезокарпий дифференцированы на 3 топографических зоны: не развивается третья зона, описанная для *Nymphaea candida*; клетки аэренхимы отличаются по форме (рис. 3, Б).

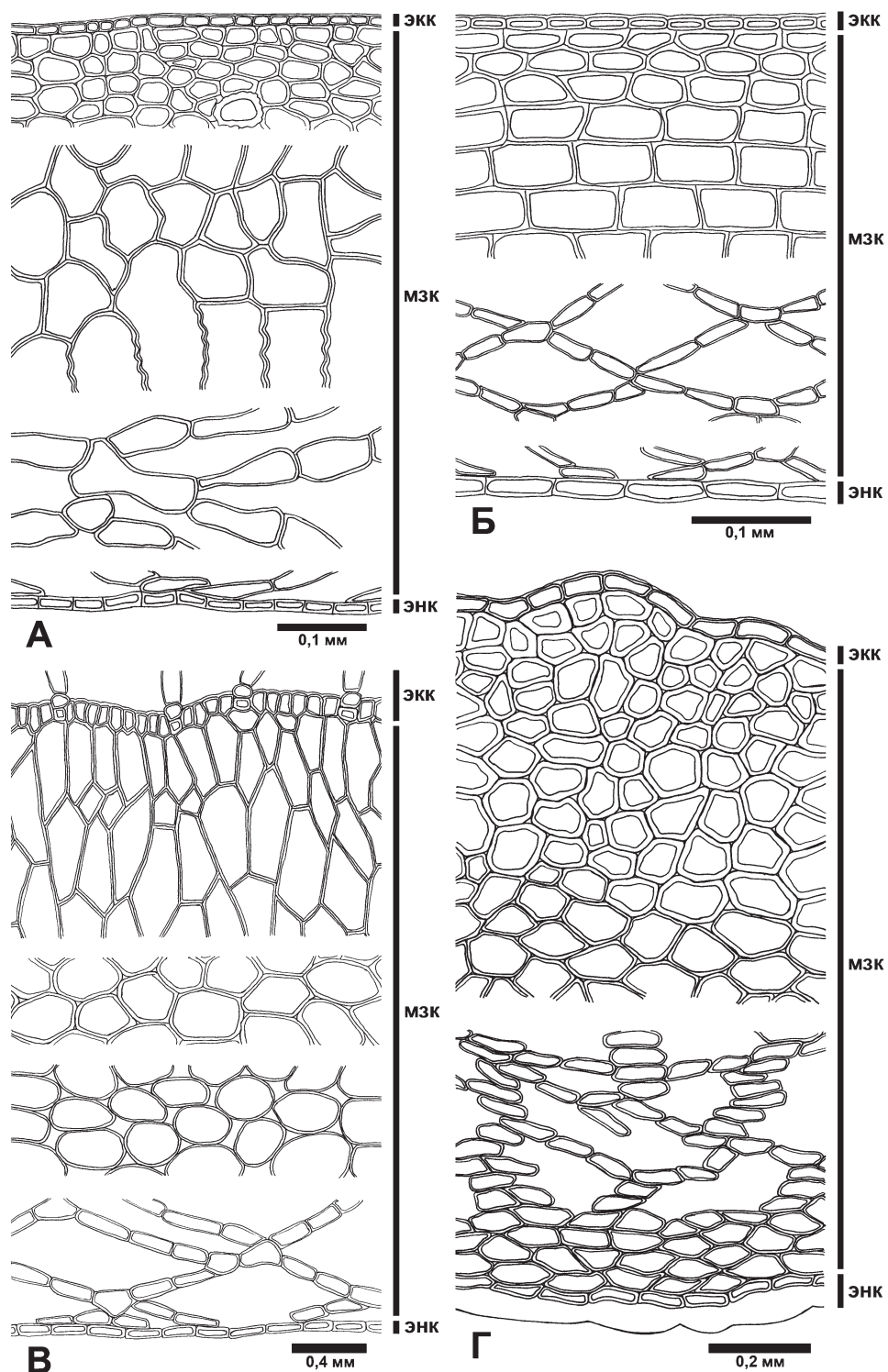


Рис. 3. Анатомия стенки плода Nymphaeaceae s. l. А – *Nymphaea candida*, Б – *Nymphaea pugnata*, В – *Victoria amazonica*, Г – *Euryale ferox* (экк – экзокарпий, мзк – мезокарпий, энк – эндокарпий)

***Victoria amazonica* (Poepp.) J. C. Sowerby**

Морфология плода. Плод синкарпный, полимерный (30–35 карпелл), развивающийся из нижней завязи (рис. 1, Ж–К). Плацента ламинально-диффузная. Стенка плода сочная, в наружной части мясистая, а во внутренней зоне губчатая.

Анатомическое строение перикарпия. Стенка плода многослойная (45–50 слоев клеток), дифференцирована на эпи-, мезо- и эндокарпий (рис. 3, В). Эпидерма эпикарпия однослойная, сложена некрупными, несколько удлиненными в радиальном направлении клетками со слабо утолщенными не одревесневающими стенками. На поперечном срезе клетки эпидермы имеют 4–5-угольные очертания и покрыты снаружи тонким слоем кутикулы. На поверхности развиваются очень многочисленные длинные волоски, представленные цепочками удлиненных клеток, и крупные многоклеточные шипы. Основная ткань эпикарпия и мезокарпий многослойные гетероцеллюлярные, представлены четырьмя плавно или резко переходящими друг в друга топографическими зонами. Периферическая зона (3–4 слоя клеток) сложена крупными, удлиненными в радиальном направлении многоугольно-угловатыми клетками со слабо утолщенными не одревесневающими стенками. Клетки наружного слоя несколько мельче. Следующая, вторая, зона (5–7 слоев клеток) образована более мелкими округло-многоугольными клетками с не утолщенными не одревесневающими стенками. Она плавно переходит в следующую внутреннюю зону, которая сложена клетками, имеющими вытянутые в тангентальном направлении овальные очертания, со слабо утолщенными не одревесневающими стенками, между которыми хорошо заметны межклетники. Самая внутренняя зона мезокарпия представлена аэренхимой, сложенной цепочками клеток с не утолщенными стенками, имеющими неправильные веретеновидные очертания; между ними встречаются крупные астеросклериды правильных звездчатых очертаний с сильно утолщенными и сильно лигнифицированными стенками с мелко бугристой поверхностью. Эндокарпий однослойный, сложен некрупными, удлиненными в тангентальном направлении клетками с немного неравномерно утолщенными стенками, полости клеток почти овальные.

***Euryale ferox* Salisb**

Морфология плода. Плод синкарпный, олигомерный (5–8 карпелл), развивающийся из нижней завязи. Плацента ламинально-диффузная. Стенка

плода сочная, в наружной части мясистая, а во внутренней зоне губчатая.

Анатомическое строение перикарпия. Стенка плода многослойная (35–42 слоя клеток), дифференцирована на эпи-, мезо- и эндокарпий (рис. 3, Г). Эпидерма эпикарпия сложена прямоугольными клетками с незначительно равномерно утолщенными стенками и покрыта неравномерной тонкой кутикулой. Наружная поверхность стенки плода покрыта крупными шипами, образованными наружным эпидермисом; шипы сложены радиально-удлиненными волокновидными клетками с незначительно утолщенными стенками. Основная ткань эпикарпия и мезокарпий дифференцированы на 4 топографические зоны с относительно четкими границами. Наружная зона сложена 8–11 слоями крупных, округло-угловатых клеток с сильно утолщенными, не одревесневшими стенками. Вторая зона образована 3–7 слоями относительно крупных паренхимных клеток с незначительно утолщенными стенками. Между двумя наружными зонами существует плавный переход. Следующая зона представлена многослойной аэренхимой, образованной тонкостенными, преимущественно тангентально удлиненными клетками эллипсоидально-прямоугольной формы с незначительно утолщенными стенками. Крупные межклетники имеют различные очертания. Внутренняя зона мезокарпия сложена 3–4 четырьмя слоями клеток эллипсоидальной формы с незначительно утолщенными стенками. Эндокарпий представлен однослойной эпидермой, сложенной клетками с незначительно и равномерно утолщенными стенками; эндокарпий покрыт широко волнистой, очень толстой кутикулой.

Плоды нимфейных получили название по совокупности внешних (экзоморфных) признаков; как указывалось во введении, плод *Brasenia* и *Cabomba* обозначали как «листовкоподобный» или «семянокоподобный» (Колесова, Батыгина, 1988; Takhtajan, 1997; Schneider, Williamson, 2003 a), а плоды *Nymphaeaceae* s. str. – «ягодovidная коробочка» (Padgett, 2007), «ягода» (Gaertner, 1791; Takhtajan, 1997; Schneider, Williamson, 2003 a), «схизокарпий» (Takhtajan, 2009), «ceratium» или «hesperidium» (Spjut, 1994). Фактически единственной попыткой классификации или типологизации плодов *Nymphaeaceae* s. str. можно считать отнесение их к сочной синкарпной многолисточке (Тахтаджян, 1987; Меликян, Немирович-Данченко, 1988). Для того чтобы морфологическая характеристика нимфейных была полной, необходимо определить, к какому именно морфогенетическому типу относятся их плоды. Морфогенетический тип

плода детерминируется структурой его перикарпия, которая является более стабильной по сравнению с совокупностью экзоморфных признаков (Бобров и др., 2009). Можно сказать, что именно в анатомической структуре перикарпия (стенки плода) концентрируются синапоморфные признаки. Синкарпные плоды *Nymphaeaceae* s. l. обладают следующими общими диагностическими признаками: 1) паренхимный перикарпий (стенка плода), в котором полностью отсутствует формирующая выраженную топографическую зону склеренхима; 2) полное отсутствие механизмов вскрывания (даже нерегулярное вскрывание плодов *Cabomba* обеспечивается исключительно за счет ксилемы дорзального пучка); 3) неспециализированный эндокарпий (практически недифференцированная внутренняя эпидерма карпеллы) (а у верхних плодов – также аналогичный по структуре и гистогенезу экзокарпий: *Cabomba*, *Brasenia*, *Nuphar*); 4) развитие аэренхимы во внутренней зоне мезокарпия.

Признаки 1–3 позволяют отнести плоды *Nymphaeaceae* s. l. к винтерине – морфогенетическому типу плодов, перикарпий которых дифференцирован на неспециализированные экзокарпий и эндокарпий (практически не трансформированные эпидермы карпеллы), а также на (обычно многослойный) паренхимный мезокарпий (Романов и др., 2006; Бобров и др., 2009). Для винтерин нимфейных характерна типичная ламинальная или ламинально-диффузная плацентация. Известно, что плоды видов *Nuphar* при созревании и отделении от материнского растения могут незакономерно вскрываться за счет мацерации (своеобразного разбухания) стенки зрелого плода (Hart, Cox, 1995). Плоды *Cabomba* и *Brasenia* относятся к апокарпному подтипу винтерин, а плоды остальных родов – к ценокарпному (точнее – синкарпному) подтипу. Константность анатомической структуры перикарпия в семействе *Nymphaeaceae* s. l. еще раз подчеркивает стабильность этого признака, который не подвергается принципиальной трансформации даже при преобразовании апокарпного гинецея в синкарпный.

Признак 4 является адаптивным, обеспечивающим гидрохорную диссеминацию диаспор нимфейных (Левина, 1958, 1981; Ulbrich, 1928; van der Pijl, 1972). Однако, учитывая появление этого признака уже у базальных родов *Nymphaeaceae* s. l. и его прогрессирующее развитие, аэренхиму внутренней зоны мезокарпия также можно рассматривать как синапоморфию нимфейных. Синапоморфные признаки структуры перикарпия *Nymphaeaceae* s. l. гармонично согласуются с выявленной ранее синапоморфией этой

группы, заключающейся в структуре гинецея, – полностью асцидиатные карпеллы (Tucker, Douglas, 1993; Igersheim, Endress, 1998; Schneider, Tucker, Williamson, 2003; Endress, 2005). Асцидиатная структура карпеллы тем более не предусматривает вскрывания плода.

Морфогенез плодов *Nymphaeaceae* s. l. начинался с верхних апокарпных полимерных плодов гипотетических предков. От этих плодов, с одной стороны, в результате незначительной редукции числа карпелл берут начало верхние апокарпные полимерные плоды базальных таксонов (*Brasenia*, *Cabomba*); с другой – сформировались (в результате срастания по-прежнему полимерных карпелл) верхние синкарпные завязи/плоды (*Nuphar*). В дальнейшем синкарпный плод трансформировался в полунижний (*Nymphaea* s. l.) и полностью нижний (*Euryale*, *Victoria*), и, наконец, олигомеризировался (*Barclaya*, Винтер, Батыгина, 1988). Замечательно, что на протяжении всех этих преобразований анатомическая структура перикарпия изменялась крайне незначительно. Гипотетическим исходным типом для описанной морфогенетической линии мог служить только апокарпный плод с очень архаичной структурой перикарпия (практически не дифференцированного на ткани); допустить вскрывание такого плода невозможно. Четкие морфологические отличия апокарпных и синкарпных плодов и отсутствие переходных гемисинкарпных плодов (гинецеев) у представителей нимфейных, а также существенные отличия в числе слоев, слагающих перикарпий, позволяют рассматривать семейства *Cabombaceae* (*Cabomba*, *Brasenia*) и *Nymphaeaceae* s. str. (*Nuphar*, *Nymphaea*, *Euryale*, *Victoria*, *Barclaya*) лишь в качестве сестринских таксонов, связанных происхождением от общего предка. Карпологические данные не противостоят выделению монотипных семейств *Nupharaceae*, *Euryalaceae* и *Barclayaceae* из состава *Nymphaeaceae* s. l., однако существенное сходство анатомической структуры перикарпия *Nuphar*, *Nymphaea*, *Euryale*, *Victoria* и *Barclaya* свидетельствует о близком родстве этих родов. Возможно, семейство *Hydatellaceae*, входящее согласно J.M. Saarela и др. (2007) и APG-III (2009) в состав порядка *Nymphaeales* вместе с *Cabombaceae* и *Nymphaeaceae* s. str., также может рассматриваться в качестве сестринского по отношению к *Cabombaceae* и *Nymphaeaceae* s. str., но для этого необходимы детальные карпологические исследования представителей *Hydatellaceae*. Согласно данным сравнительной карпологии, порядок *Nymphaeales* s. str. (включая *Cabombaceae* и *Nymphaeaceae* s. str.) представляет собой особую

изолированную линию развития. Другие группы базальных покрытосеменных – *Amborella* (Bobrov et al., 2005), Illiciales (Романов, Бобров, 2005; Romanov et al., 2006), Trimeniaceae (Bobrov et al., 2002), *Austrobaileya* (Romanov et al., 2007) – могут рассматриваться лишь

как сестринские по отношению к нимфейным. Таким образом, карпологические исследования полностью поддерживают сестринское взаимоотношение Nymphaeales как с Amborellaceae, так и с другими членами ANITA grade (Qui et al., 1999, 2000).

Авторы благодарят РФФИ (грант №№ 08-04-01289-а и 08-04-01326-а) за финансовую поддержку исследования и анонимного рецензента за высказанные замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бобров А. В., Меликян А. П., Романов М. С. Морфогенез плодов *Magnoliophyta*. М., 2009. 400 с.
- Винтер А. Н., Батыгина Т. Б. Семейство Vascariaceae // Сравнительная анатомия семян. Т. 2. Л., 1988. С. 147–152.
- Колесова Г. Е., Батыгина Т. Б. Семейство Cabombaceae // Сравнительная анатомия семян. Т. 2. Л., 1988. С. 136–140.
- Кузнецов Н. И. Введение в систематику цветковых растений. Юрьев, 1914. 655 с.
- Левина Р. Е. Репродуктивная биология семенных растений. М., 1981. 96 с.
- Левина Р. Е. Способы распространения плодов и семян. М., 1958. 358 с.
- Меликян А. П., Немирович-Данченко Е. Н. Семейство Nymphaeaceae // Сравнительная анатомия семян. Т. 2. Л., 1988. С. 140–147.
- Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М., 1960. 206 с.
- Романов М. С., Бобров А. В. Сравнительная карпология и филогения порядка Illiciales // Ботанические сады как центры сохранения биоразнообразия и рационального использования растительных ресурсов. Мат-лы междунар. конф., посвященной 60-летию основания ГБС РАН. М., 2005. С. 430–431.
- Романов М. С., Меликян А. П., Пальмарола Бехерано А., Бобров А. В. О типе плода *Degeneria vitiensis* I.W. Bailey et A.C. Sm. (Degeneriaceae) и родственных таксонов архаичных цветковых // Бюл. Гл. бот. сада. 2006. Вып. 191. С. 101–120.
- Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. Л., М., 1966. 611 с.
- Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. М., 1987. 439 с.
- APG II. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II // Bot. J. of the Linnean Society. 2003. Vol. 141, N 4. P. 399–436.
- APG III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III // Bot. J. of the Linnean Society. 2009. Vol. 161, N 2. P. 105–121.
- Bentham G., Hooker J. D. Genera plantarum. L., 1862. Vol. 1. N 1. 454 p.
- Bessey C. E. The phylogenetic taxonomy of flowering plants // Ann. of the Missouri Bot. Garden. 1915. Vol. 2. N 1. P. 109–164.
- Bobrov A. V. F. Ch., Endress P. K., Melikian A. P., Romanov M. S., Sorokin A. N., Palmarola Bejerano A. Fruit structure of *Amborella trichopoda* (Amborellaceae) // Bot. J. of the Linnean Society. 2005. Vol. 148, N 3. P. 265–274.
- Bobrov A. V. F. Ch., Melikian A. P., Romanov M. S., Sorokin A. N. 2002. Comparative carpology and systematics of Trimeniaceae // Тез. докл. II Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. 2002. С. 202.
- Cronquist A. An integrated system of classification of flowering plants. N.Y., 1981. 1262 p.
- Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants. N.Y., 1988. 555 p.
- Dahlgren R. M. T. A revised system of classification of the angiosperms. // Bot. J. of the Linnean Society. 1980. Vol. 80, N 1. P. 91–124.
- De Candolle A. P. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Paris, 1824. Vol. 1. 748 p.
- Dumortier, B.-C. Commentationes botanicae. Observations botaniques et Analyse des familles des plantes, dédiées à la Société d'Horticulture de Tournay. Tournay, 1822/23. P. 1–116.
- Endress P. K. Carpels in *Brasenia* (Cabombaceae) are completely ascadiate despite a long stigmatic crest // Annals of Botany. 2005. Vol. 96, N 2. P. 209–215.
- Engler A., Gilg E. Syllabus der Pflanzenfamilien. Berlin, 1924. 617 p.
- Gaertner J. De fructibus et seminibus plantarum. Tubingae, 1791. Vols. 2, 3. 488 p.
- Gundersen A. Families of Dicotyledons. Waltham, 1950. 237 p.
- Hallier H. L'origin et la système phyletique des angiosperms exposes a l'aide de leur arbre généalogique // Archives Néerlandaises. Sér. II. B. 1912. Vol. 2. P. 146–234.
- Hart K. H., Cox P. A. Dispersal ecology of *Nuphar luteum* (L.) Sirthorp & Smith: abiotic seed dispersal mechanisms // Bot. J. of the Linnean Society. 1995. Vol. 119. N 1. P. 87–100.
- Hutchinson J. The families of flowering plants. 2nd ed. Vol. 1. Dicotyledons. Oxford, 1959. 510 p.
- Igersheim A., Endress P. K. Gynoecium diversity and systematics of paleoherbs // Bot. J. of the Linnean Society. 1998. Vol. 127. N 4. P. 289–370.
- Jussieu A. L. Genera Plantarum. Paris, 1789. 498 p.
- Li H.-L. Classification and phylogeny of *Nymphaeaceae* and allied families // Am. Mid. Naturalist 1955. Vol. 54. N 1. P. 33–41.
- Löhne C., Wiersema J. H., Borsch T. The unusual *Ondinea*, actually just another Australian water-lily of *Nymphaea* subg. *Anecphyra* (Nymphaeaceae) // Willdenowia. 2009. Vol. 39. N 1. P. 55–58.
- Nakai T. A. sinoptical sketch of Korean flora, or the vascular plants indigenous to Korea, arranged in a new natural order // Bul. of Natur. Science Museum. 1952. Vol. 31. N 1. P. 1–152.

Padgett D.J. A monograph of *Nuphar* (Nymphaeaceae) // *Rhodora*. 2007. Vol. 109, No. 937, pp. 1–95.

Pijl L. van der. Principles of dispersal in higher plants. 2nd ed. Berlin, Heidelberg, N.Y., 1972. 162 p.

Qui Y.-L., Lee J., Bernasconi-Quadroni F., Soltis D. E., Soltis P. S., Zanis M., Zimmer E. A., Chen Z., Savolainen V., Chase M.W. The earliest angiosperms: evidence from mitochondria, plastid and nuclear genomes // *Nature*. 1999. Vol. 402. N 6760. P. 404–407.

Qui Y.-L., Lee J., Bernasconi-Quadroni F., Soltis D. E., Soltis P. S., Zanis M., Zimmer E. A., Chen Z., Savolainen V., Chase M.W. Phylogeny of basal angiosperms: analyses of five genes from three genomes // *Int. J. of Plant Sciences*. 2000. Vol. 161, Supplement. P. 3–27.

Romanov M.S., Bobrov A.V. F.Ch., Melikian A.P. The carpology of Illiciaceae and Schisandraceae (Illiciales) in connection with relationships of the families // *Общие вопросы ботаники. Сборник статей молодых ученых, посвященный 60-летию Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН. М., 2005. С. 84–90.*

Romanov M. S., Endress P. K., Bobrov A.V.F. Ch. Fruit structure in *Austrobaileya* s. T. White (Austrobaileyaaceae) // *Мат-лы I (III) Всерос. молод. науч.-практ. конф. ботаников в Новосибирске «Перспективы развития и проблемы современной ботаники».* Новосибирск, 2007. С. 279–282.

Saarela J.M., Rai H.S., Doyle J.A., Endress P.K., Mathews S., Marchant A.D., Briggs B.G., Graham S.W. Hydatellaceae identified as a new branch near the base of the angiosperm phylogenetic tree // *Nature*. 2007. Vol. 446. N 7133. P. 312–315.

Schaffner J.H. Phylogenetic taxonomy of plants // *Quarterly Review of Biology* 1934. Vol. 9. P. 129–160.

Schaffner J.H. Some morphological peculiarities of the Nymphaeaceae and Helobiae // *Ohio Naturalist*. 1904. Vol. 4. P. 83–92.

Schneider E.L., Tucker S.C., Williamson P.S. Floral development in the Nymphaeales // *International Journal of Plant Sciences*. 2003. Vol. 164, Supplement. P. 279–292.

Spjut R.W.A. Systematic treatment of fruit types // *Memoirs of the New York Botanical Garden*. 1994. Vol. 7. P. 1–181.

Takhtajan A.L. Diversity and classification of flowering plants. N.Y., 1997. 643 p.

Takhtajan A.L. Flowering Plants. 2nd ed. Leipzig, 2009. 871 p.

Thorne R. An updated classification of the class Magnoliopsida (“Angiospermae”) // *The Botanical Review*. 2007. Vol. 73. N 2. P. 67–182.

Trecul A. Recherches sur la structure et le developpement du *Nuphar lutea* // *Ann. des Sciences Naturelles; Botanique. Sér. 3*. 1845. Vol. 4. P. 286–345.

Tucker S.C., Douglas A.W. Floral structure, development, and relationships of paleoherbs: *Saruma*, *Cabomba*, *Lactoris*, and selected Piperales // *Flowering Plants: Origin, Evolution and Phylogeny*. N.Y., 1993. P. 141–175.

Ulbrich E. Biologie der Früchte und Samen (Karpobiologie). Berlin, 1928. 254 S.

Поступила в редакцию 15.04.2010

FRUIT STRUCTURE IN WATER LILY FAMILY: CARPOLOGICAL POINT OF VIEW ON SISTER POSITION OF NYMPHAEACEAE S. L. TO ALL OTHER ANGIOSPERMS (EXCEPT AMBORELLA)

I.O. Yatzenko, A.P. Melikian, A.V.F.Ch. Bobrov, M.S. Romanov

Fruit morphology and anatomy of fruit wall of the representatives of Nymphaeaceae s. l. was studied. It was revealed that Nymphaeaceae s. l. has polymerous apocarpous and syncarpous winterinas lacking sclerenchymatous zone in pericarp. The pericarp is differentiated into exocarp (epidermis), mesocarp (consists of peripheral complex parenchymatous zone and inner aerenchymatous zone) and endocarp (epidermis). It was shown that originally apocarpous winterinas of Nymphaeaceae s. l. were transformed into syncarpous superior winterinas (*Nuphar*), then into syncarpous semi-inferior winterinas (*Nymphaea* s. l.) and finally – into syncarpous inferior ones (*Euryale*, *Victoria*). The typical pericarp structure in Nymphaeaceae s. l. could be treated as the synapomorphy for the family. On the other hand, mesocarpal aerenchyma is an important adaptive feature, securing the hydrochory of nymphaeid diaspores.

Key words: fruit morphology, fruit wall anatomy, morphogenesis of fruits.

Сведения об авторах: Яценко Игорь Олегович – аспирант (Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН; e-mail: i_o_yatzenko@mail.ru); Меликян Александр Павлович – профессор кафедры высших растений биологического факультета МГУ, докт. биол. наук; *Бобров Алексей Владимирович* – ст. науч. сотр. кафедры биогеографии географического факультета МГУ, докт. биол. наук (avfch_bobrov@mail.ru); *Романов Михаил Сергеевич* – науч. сотр. Главного ботанического сада РАН, канд. биол. наук (romanov-mikhail@hotmail.com);

УДК 577.475

ЗАВИСИМОСТЬ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ ПЛАНКТОННЫХ ВОДОРОСЛЕЙ БЕЛОГО МОРЯ ОТ ОСВЕЩЕННОСТИ И ФОРМЫ ДОСТУПНОГО АЗОТА

Л.В. Ильяш, Т.А. Белевич

Зависимость структуры фитопланктона от источника азота и освещенности исследовали в обогатительных скляночных опытах с фитопланктоном Белого моря. Три эксперимента было проведено в июле–сентябре 2005, 2006 и 2007 гг. Фитопланктон экспонировали *in situ* 14–18 сут с добавками 0,18 ммоль/л азота в виде нитратов, мочевины, аммония и глицина при двух уровнях освещенности. Один уровень соответствовал освещенности на глубине 1 м, другой был примерно в два раза ниже. Видовой состав и обилие фитопланктона в трех экспериментах различался. В 2005 г. доминировали водоросли рода *Chaetoceros*, в 2006 г. преобладала *Skeletonema costatum*, в 2007 г. – *Ditylum brightwellii*. После внесения добавок азота обилие фитопланктона увеличилось, и изменилась его структура. Различия в структуре, обусловленные освещенностью, проявлялись раньше, чем различия, обусловленные тем, какой азотсодержащий субстрат ассимилировали водоросли. Группировка сообществ по сходству структуры в трех экспериментах различалась. Полученные результаты свидетельствуют о том, что структура сообществ, формирующихся после пульса азота, зависит от формы поступившего азота, освещенности, а также от исходной (до пульса) структуры сообщества.

Ключевые слова: фитопланктон, освещенность, минеральный и органический азот.

В природных экосистемах обеспеченность фитопланктона минеральными и органическими ресурсами меняется как во времени, так и в пространстве. В водах с выраженной сезонной динамикой, в том числе и в Белом море, весеннее развитие фитопланктона ведет к практически полному исчерпанию минерального азота в фотическом слое (Ильяш и др., 2003). По мере снижения биомассы водорослей в результате азотного лимитирования и последующей ее деструкции увеличивается концентрация растворенного органического азота. В летний период при преобладании органического азота в общем объеме этого ресурса наблюдается интенсивное развитие фитопланктона. Многие планктонные водоросли характеризуются миксотрофным типом метаболизма, и динамика их популяций зависит не только от обеспеченности минеральными ресурсами и световой энергией, но также и от содержания в среде органических субстратов. В условиях лимитирования развития водорослей недостатком минеральных форм азота, растворенные азотсодержащие органические субстраты, в частности мочевины и аминокислоты, используются клетками в качестве источника азота (Antia et al., 1991). Азот мочевины составляет от 20 до 50% в суммарном количестве азота, ассимилируемого морским фитопланкто-

ном, а доля азота аминокислот варьирует от 10 до 90% (Mulholland et al., 2003; Andersson et al., 2006). Набор ассимилируемых водорослями азотсодержащих субстратов видоспецифичен, и их потребление зависит от освещенности (Antia et al., 1991). При доступности азота в органической форме взаимодействие между популяциями водорослей соответствует эксплуатационной конкуренции. Конкурентные параметры водорослей видоспецифично зависят от источника азота и уровня освещенности (Ильяш, Запара, 2006; Запара и др., 2007). Соответственно, следует ожидать, что структура сообществ так же будет зависеть от формы доступного азота и уровня освещенности.

В настоящей работе представлены результаты сравнительного анализа структуры фитопланктона Белого моря при обогащении добавками мочевины, глицина, нитратов или аммония при двух уровнях освещенности.

Материал и методы исследований

Эксперименты проводили на Беломорской биологической станции Московского государственного университета (Карельский берег Кандалакшского залива Белого моря) в июле–сентябре 2005, 2006 и 2007 гг. (таблица). Концентрация минерального азота

Сравнительная характеристика экспериментальных сообществ, росших с добавками нитратов (N), мочевины (M), глицина (G), аммония (A) и без добавок азота (контрольное сообщество) при уровнях освещенности E₁ и E₂. V_{макс} – максимальная суммарная биомасса, V₀ – суммарная биомасса в исходном сообществе

Параметр	2005 г. 11–29 августа	2006 г. 29 июля–12 августа		2007 г. 23 августа–10 сентября	
	E ₁	E ₁	E ₂	E ₁	E ₂
Число видов	61	46		55	
Доминирующие виды в исходном сообществе	<i>Chaetoceros</i> spp.	<i>S. costatum</i>		<i>D. brightwellii</i>	
(V _{макс} –V ₀)/V _{макс} в контрольном сообществе	0,69	0,97	0,97	0,85	0,87
Скорость роста (0–6 сут), сут ⁻¹ в контрольном сообществе	0,184	0,519	0,530	0,316	0,335
Соотношение V _{макс} сообществ с добавками	G > N = A > M	G > N > A	G > N = A > M	N > M > G > A	A > G > N > M

в Кандалакшском заливе в этот период не превышает 3 мкмоль/л, и его недостаток лимитирует развитие фитопланктона (Ильяш и др., 2003).

Фитопланктон, послуживший исходным материалом для эксперимента, отбирали с помощью сети из планктонного газа № 78 в слое 2–5 м и пропускали через газ № 40 для устранения зоопланктона. В 1,5-литровые пластиковые емкости добавляли отфильтрованную морскую воду, концентрированный фитопланктон (посевной титр составлял 870–1150 кл/мл) и все за исключением азота биогенные элементы, согласно прописи среды f/2 (Guillard, Ryther, 1962). Азот вносили в виде мочевины, глицина, нитратов или аммония в концентрации 0,18 ммоль/л. Соотношение содержания азота и фосфора в среде равнялось пяти, что обусловило ограничение развития водорослей недостатком азота (Ryther, Dunstan, 1971). Контролем служил фитопланктон, росший без добавок азота. Экспериментальные емкости экспонировали *in situ* на плотиках на глубине 1 м. Освещенность на этой глубине далее обозначена как E₁. При проведении эксперимента в 2007 г. E₁ в полдень составляла 25–365 мкЕ/(м² с). Более низкую освещенность (E₂) создавали экранированием склянок тканью средней плотности. Величина E₂ составляла в среднем 51% от E₁. В 2005 г. эксперимент проводили только при освещенности E₁. Все варианты эксперимента ставили в трех повторностях. Раз в трое суток из каждой емкости отбирали пробы объемом 20 мл и фиксировали их раствором Люголя. Пробы, представляющие повторности для каждого варианта добавки и контроля, сливали и микроскопическому анализу подвергали интегральную пробу. Численность водорослей определяли методом прямого счета в камере Нажотта (объемом 0,05 мл).

Объемы клеток определяли методом геометрического подобия (Hillebrand et al., 1999). Клеточное содержание органического углерода рассчитывали по аллометрическим уравнениям (Menden-Deuer, Lessard, 2000).

Статистическую обработку проводили с помощью пакета анализа экологических данных PRIMER Version 5.2.4. (Clarke, Warwick, 2001). В качестве характеристики структуры сообществ использовали относительные вклады популяций водорослей в суммарную биомассу. Сходство структуры экспериментальных сообществ оценивали по индексу Брея–Кертиса, чувствительного к изменению относительного обилия как доминирующих, так и редких видов. Затем проводили ординацию сообществ методом многомерного шкалирования (MDS). Достоверность влияния факторов (времени, добавок азота и освещенности) на структуру сообществ оценивали процедурой двухфакторного анализа матриц сходства (ANOSIM).

При дальнейшем изложении сообщества, росшие с использованием разных источников азота, обозначены следующим образом: сообщество, ассимилирующее мочевины – M, глицин – G, нитраты – N, аммоний – A.

Результаты

Общая характеристика экспериментальных сообществ

Фитопланктон, использовавшийся в качестве посевого материала в экспериментах 2005, 2006 и 2007 гг., различался по видовому составу, обилию и структуре. В 2005 г. в исходном фитопланктоне по численности и биомассе преобладали виды рода *Chaetoceros*. С учетом определяющей роли *Chaetoceros* spp. в ис-

ходном планктоне совокупность экспериментальных сообществ в 2005 г. далее будет называться фитоценом *Chaetoceros* spp. В 2006 г. в исходном фитоценоме по численности преобладала водоросль *Skeletonema costatum*, которая уже с третьих суток роста во всех сообществах заняла лидирующее положение и по биомассе. Поэтому совокупность экспериментальных сообществ в 2006 г. далее будет называться фитоценом *S. costatum*. В 2007 г. в исходном фитоценоме по численности и биомассе преобладала водоросль *Ditylum brightwellii*. Эта водоросль сохраняла доминирование во всех сообществах в течение всего эксперимента. Соответственно совокупность экспериментальных сообществ в 2007 г. названа фитоценом *D. brightwellii*.

Во всех трех экспериментах отмечался рост водорослей в сообществах без добавок азота (контрольных). Рост, по-видимому, происходил за счет внутриклеточных запасов азота. Способность накапливать азот показана для многих водорослей (Falkowski, Raven, 1997). Скорость роста и относительный прирост биомассы в отсутствие добавок были наименьшими в фитоценоме *Chaetoceros* spp., наибольшими – в фитоценоме *S. costatum* (таблица). Это свидетельствует о том, что водоросли в исходных сообществах трех фитоценов различались по клеточной обеспеченности азотом: наибольшая степень дефицита азота была у водорослей в исходном сообществе фитоценома *Chaetoceros* spp., наименьшая – в фитоценоме *S. costatum*.

Во всех фитоценомах в сообществах, росших с добавками, обилие водорослей возрастало в большей

степени, чем в отсутствие добавок. Величина $V_{\text{макс}}$ фитоценома, росшего с добавками, зависела от источника азота и уровня освещенности (таблица).

Динамика структуры сообществ

В фитоценоме *Chaetoceros* spp. в течение первых шести суток происходила синхронная сукцессия, не зависящая от типа добавок. На 9-е сутки сообщества с добавками стали достоверно отличаться от контроля. Структура сообщества N изменилась сходным образом со структурой сообщества M, а структура сообщества G – со структурой сообщества A. На 12-е сутки отмечено достоверное отличие пар сообществ N и M, а также G и A, которое сохраняется и на 15–18-е сутки (рисунок). Дифференцирующими видами, определявшими различия структуры двух групп сообществ, были водоросли *Licmophora oedipus*, *Melosira moniliformis*, *Nitzschia* sp. и мелкие пеннатные диатомеи. После 12-х суток структурные изменения во времени не были выражены.

В фитоценоме *S. costatum* синхронная сукцессия сообществ отмечалась по 6-е сутки включительно. При этом фактор времени проявлялся совместно с фактором освещенности, достоверное влияние которого отмечалось до конца эксперимента. С 9-х по 14-е сутки по мере снижения биомассы *S. costatum* стали проявляться различия в структуре сообществ, ассимилировавших разные субстраты. Структура всех сообществ с добавками достоверно отличалась от контроля. На 12–14-е сутки выделяются две группы сообществ с достоверно различающимися структурами. Диффе-

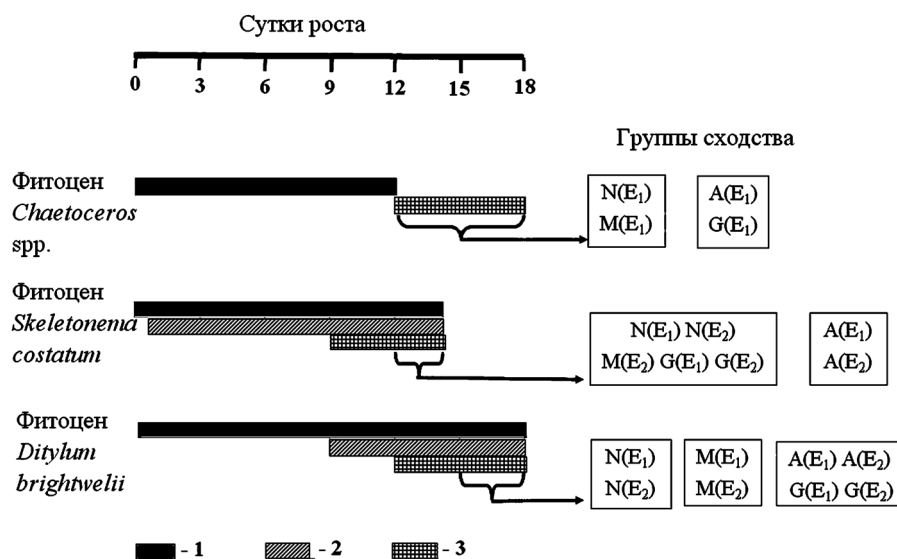


Схема влияния факторов времени (1), освещенности (2), ассимилируемого субстрата (3) на структуру сообществ, росших с добавками нитратов (N), мочевины (M), глицина (G) и аммония (A) при освещенности E_1 и E_2 и группы сходства сообществ

ренцирующими видами были *Chaetoceros decipiens*, *C. compressus*, *Licmophora oedipus*. Хотя на поздних стадиях развития сообществ эффект добавки перекрывал эффект освещенности, однако группа сообществ А(Е₁) и А(Е₂) оказалась довольно гетерогенной по структуре, и в ней эффект освещенности проявлялся в гораздо большей степени, чем в сообществах, ассимилировавших нитраты, глицин и мочевины при двух уровнях освещенности.

В фитоцено *D. brightwellii* синхронная сукцессия сообществ отмечалась по 9-е сутки включительно. С 9-х по 12-е сутки основным фактором, определяющим изменения структуры, стала освещенность, и сообщества, росшие при Е₁ и Е₂ (не независимо от добавки), достоверно отличались друг от друга. На 15–18-е сутки выделяются три группы сообществ с достоверно различающимися структурами. Таким образом, на поздних стадиях развития сообществ эффект добавки перекрывал эффект освещенности. Группа сообществ А(Е₂), А(Е₁), G(Е₁), G(Е₂) была довольно гетерогенной по структуре, в ней эффект освещенности проявлялся в гораздо большей степени, чем в сообществах N и M при двух уровнях освещенности. В наибольшей степени различия в структуре сообществ А и G, росших при разной освещенности, были обусловлены неодинаковой степенью снижения вклада *Ditylum brightwellii* в суммарную биомассу. Помимо этого разница в структуре сообществ, росших при разной освещенности, определялась более интенсивным ростом водорослей *Melosira moniliformis*, *Cylindrotheca closterium*, *Thalassiosira* sp., *Navicula* sp. и их большим вкладом в суммарную биомассу в сообществах А(Е₁) и G(Е₁) по сравнению с этими показателями в сообществах А(Е₂) и G(Е₂). В период, когда основным фактором, определявшим изменения структуры, являлась освещенность (9–12-е сутки), эти водоросли входили в список дифференцирующих видов.

Сопоставление результатов трех экспериментов показывает, что к 12–18 суткам роста в трех фитоценох сформировались сообщества с разной группировкой по сходству структуры (рисунок). Похожее разбиение сообществ по группам отмечалось при Е₁ в фитоценох *Chaetoceros* spp. и *D. brightwellii*, за исключением того, что сообщества N(Е₁) и M(Е₁) в фитоцено *D. brightwellii* попали в разные группы. В фитоценох *Chaetoceros* spp. и *D. brightwellii* сообщество А(Е₁) имело сходную структуру с G(Е₁), а вот в фитоценох *S. costatum* структура этих сообществ достоверно отличалась. В фитоцено *S. costatum* сообщество N(Е₂), G(Е₂) и M(Е₂) входили в группу высокого сходства, а в фитоцено *D. brightwellii* эти сообщества попали в разные группы сходства. Сообщества, асси-

милировавшие нитраты при Е₁ и Е₂ как в фитоцено *S. costatum*, так и в фитоцено *D. brightwellii* характеризовались высоким сходством. Аналогично высокое сходство было у сообществ M(Е₁) и M(Е₂) в фитоцено *D. brightwellii*. А вот сообщества, росшие с использованием аммония и глицина при Е₁ и Е₂, хотя и входили в одну группу сходства, однако влияние освещенности на структуру этих сообществ проявляется в гораздо большей степени, чем на структуру сообществ, ассимилировавших нитраты и мочевины.

Обсуждение результатов

Фитопланктон, использовавшийся в качестве посевного материала для экспериментов, проведенных в летний и летне-осенний периоды, по видовому составу, обилию, структуре и по клеточной обеспеченности азотом различался в экспериментах 2005, 2006 и 2007 гг. Различия могут быть обусловлены следующими причинами.

1. Эксперименты проводили в разные календарные сроки. Для фитопланктона Кандалакшского залива характерна выраженная сезонная динамика обилия и состава доминирующих форм, обусловленная в первую очередь изменением концентрации неорганического азота и освещенности (Ильяш и др., 2003).

2. В целом для летнего периода характерно низкое содержание неорганического азота в слое над термоклином (Максимова, 1991). Однако биогенные элементы могут поступать в результате действия локальных (в пространстве и времени) гидрофизических явлений – ветрового вертикального перемешивания, интенсивного приливного перемешивания, топографически инициированных течений и др. (Пантюлин, 2004). Такое локальное обогащение верхней части водного столба обуславливает значительную пространственно-временную вариабельность видового состава и биомассы фитопланктона.

Наибольшая степень дефицита азота отмечалась в исходном сообществе фитоцено *Chaetoceros* spp., наименьшая – в фитоцено *S. costatum*. После пульса азота (внесение добавок азота в любой форме) обилие водорослей возрастало, и изменялась структура сообществ. Сопоставление результатов трех экспериментов дает основание заключить, что структура сообществ, формирующихся после пульса азота, зависит от формы поступившего азота, освещенности, а также от исходной (до пульса) структуры сообщества и обеспеченности водорослей азотом. На начальных этапах, после того как азот стал доступен водорослям, сукцессия сообществ протекала синхронно. Различия в структуре, обусловленные освещенностью, проявлялись раньше, чем различия, обусловленные

тем, какой азотсодержащий субстрат ассимилировала водоросли. Эффект добавки проявлялся на 9–15-е сутки, при этом в трех исходных фитоценозах сформировались сообщества с разной группировкой по сходству структуры.

Зависимость структуры фитопланктона от источника азота, по-видимому, обусловлена тем, что разные формы этого незаменимого элемента используются отдельными водорослями на рост и другие метаболические нужды с неодинаковой эффективностью (Fan et al., 2003), причем эффективность зависит от освещенности (Levasseur et al., 1993). Так покрытие клеточных потребностей в азоте за счет мочевины у водоросли *Prorocentrum minimum* в три раза выше такового за счет нитратов, тогда как у *Thalassiosira weissflogii* наоборот, потребности в азоте на порядок более эффективно покрывались при использовании нитратов (Fan et al., 2003). Видоспецифичная и зависящая от освещенности эффективность использования определенных азотсодержащих субстратов приводит к тому, что одни популяции растут с большей скоростью при обеспеченности минеральными ресурсами, другие – при обеспеченности органическими субстратами. Более того, видоспецифичность проявляется и в отношении разных азотсодержащих органических субстратов. Например, у *D. brightwellii* при более высокой освещенности отмечена более высокая скорость роста при использовании мочеви-

ны, а при низкой освещенности скорость роста *D. brightwellii* выше при использовании глицина. У мелких пелляльных диатомей, наоборот, скорость роста была выше при ассимиляции глицина при E_1 , а при E_2 – при ассимиляции мочевины. К тому же, спектры органических субстратов, которые способны потреблять морские планктонные водоросли, видоспецифичны (Antia et al., 1991). Соответственно, изменение относительного содержания тех или иных субстратов в общем пуле растворенного органического азота на фоне флуктуаций освещенности может приводить к изменению структуры фитопланктона.

В ряде работ показано, что поступление в экосистему азота в виде нитратов ведет к преимущественному развитию диатомовых водорослей (Collos et al., 1997; Berg et al., 2003), тогда как с пульсами азота в форме растворенного органического вещества коррелируют вспышки цианобактерий, эукариотного пикофитопланктона и миксотрофных жгутиковых (Paerl, 1991; Berg et al., 1997, 2003; Berman, Chava, 1999). Результаты экспериментов с фитопланктоном Белого моря свидетельствуют о том, что диатомеи также могут занимать лидирующее положение в фитопланктоне при преобладании в пуле азота органических субстратов.

Авторы выражают искреннюю благодарность докт. биол. наук А.И. Азовскому за помощь в расчетах показателей сходства структуры сообществ.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 08-04-00932).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Запара Е.В., Белевич Т.А., Ильяш Л.В. Конкуренционные отношения между планктонными водорослями Белого моря при разных источниках азота // Журн. общ. биол. 2007. Т. 68. № 3. С. 195–204.
- Ильяш Л.В., Запара Е.В. Конкуренция двух морских диатомовых водорослей за азот мочевины и нитратов при трех уровнях освещенности // Журн. общ. биол. 2006. Т. 67. № 6. С. 464–475.
- Ильяш Л.В., Житина Л.С., Федоров В.Д. Фитопланктон Белого моря. М., 2003. 168 с.
- Максимова М.П. Гидрохимия Белого моря // Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. II. Белое море. Вып. 2. Л., 1991. С. 8–152.
- Пантюлин А.Н. Гидрологические и экологические особенности Белого моря // География, общество и окружающая среда. Т. 6. Динамика и взаимодействие атмосферы и гидросферы. М., 2004. С. 265–281.
- Andersson M.G.I., van Rijswijk P., Middelburg J.J. Uptake of dissolved inorganic nitrogen, urea and amino acids in the Scheldt estuary: comparison of organic carbon and nitrogen uptake // Aquatic Microbial Ecology. 2006. Vol. 44. P. 303–315.
- Antia N.J., Harrison J.P., Oliveira L. The role of dissolved organic nitrogen in phytoplankton nutrition, cell biology and ecology // Phycologia. 1991. Vol. 30. P. 1–89.
- Berg G.M., Balode M., Purina I., Bekere S., Béchemin C., Maestrini S.Y. Plankton community composition in relation to availability and uptake of oxidized and reduced nitrogen // Aquatic Microbial Ecology. 2003. Vol. 30. P. 263–274.
- Berg G.M., Glibert P.M., Lomas M.W., Buford M.A. Organic nitrogen uptake and growth by the chrysophyte *Aureococcus anophagefferens* during a brown tide event // Marine Biology. 1997. Vol. 129. P. 377–387.
- Berman T., Chava S. Algal growth on organic compounds as nitrogen sources // Journal of Plankton Research. 1999. Vol. 21. P. 1423–1437.
- Clarke K R, Warwick R M. Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation. 2nd edition: PRIMER-E. Plymouth, 2001. 172 p.
- Collos Y., Vaquer A., Bibent B., Slawyk G., Garcia N., Souchu P. Variability in nitrate uptake kinetics of phytoplankton communities in a Mediterranean coastal lagoon // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 1997. Vol. 44. P. 369–375.

Falkowski P.G., Raven J.A. Aquatic photosynthesis. Malden, 1997. 375 p.

Fan C., Glibert P.M., Lomas M.W. Characterization of urease activity in three marine phytoplankton species, *Aureococcus anophagefferens*, *Prorocentrum minimum*, and *Thalassiosira weissflogii* // Marine Biology. 2003. Vol. 142. P. 949–958.

Guillard R.R.L., Ryther J.H. Studies on marine diatoms. I. *Cyclotella nana* Hustedt and *Detonula confervacea* (Cleve) Gran. // Canadian Journal of Microbiology. 1962. Vol. 8. P. 229–239.

Hillebrand H., Durselen C.D., Kirschtel D., Pollinger U., Zohary T. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae // J. of Phycology. 1999. Vol. 35. P. 403–424.

Levasseur M., Thompson P.A., Harrison P.J. Physiological acclimation of marine phytoplankton to different nitrogen sources // J. of Phycology. 1993. Vol. 29. P. 587–595.

Menden-Deuer S., Lessard D.J. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton // Limnology and Oceanography. 2000. Vol. 45. P. 569–579.

Mulholland M.R., Lee C., Glibert P.M. Extracellular enzyme activity and uptake of carbon and nitrogen along an estuarine salinity and nutrient gradient // Marine Ecology Progress Series. 2003. Vol. 258. P. 3–17.

Paerl H.W. Ecophysiological and trophic implications of light-stimulated amino acid utilization in marine picoplankton // Applied and Environmental Microbiology. 1991. Vol. 57. P. 473–479.

Ryther J., Dunstan W.M. Nitrogen, phosphorus and eutrophication in the coastal marine environment // Science. 1971. Vol. 171. P. 1008–1013.

Поступила в редакцию 31.05.2010

THE DEPENDANCE OF COMMUNITY STRUCTURE OF THE WHITE SEA PLANKTON ALGAE ON IRRADIANCE AND ON FORM OF AVAILABLE NITROGEN

L.V. Ilyash, T.A. Belevich

The response of phytoplankton structure to addition of different nitrogen sources and irradiance was assayed in enriched bottle experiments with the White Sea phytoplankton. Three experiments were conducted in July – September 2005, 2006 and 2007. Phytoplankton were exposed *in situ* 14 – 18 days with the additions of 0,18 mM/L of nitrogen as nitrate, urea, ammonium and glycine under two levels of irradiance. One level of irradiance was that at 1 m depth, another was approximately two times lower. Species composition and biomass of phytoplankton differed in three experiments, with *Chaetoceros* spp. dominant in 2005, *Skeletonema costatum* in 2006, and *Ditylum brightwellii* in 2007. After enrichment abundance of phytoplankton increased, and its structure changed. The differences of assembles structure caused by irradiance became apparent earlier than differences caused by nitrogen substrate. Grouping of assembles according to structure similarity was different among the three experiments. Our results revealed that phytoplankton structure depended on nitrogen source, irradiance and initial (before nitrogen pulse) phytoplankton structure.

Key words: phytoplankton, inorganic and organic nitrogen, irradiance.

Сведения об авторах: *Ильяш Людмила Васильевна* – вед. науч. сотр. кафедры гидробиологии биологического факультета МГУ, докт. биол. наук (ilyashl@mail.ru); *Белевич Татьяна Алексеевна* – ст. науч. сотр. кафедры гидробиологии биологического факультета МГУ, канд. биол. наук (3438083@list.ru).

УДК 575.86:581.9(470.4)

ДИНАМИКА СТЕПНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ В ГОЛОЦЕНЕ

Н.В. Благовещенская, А.В. Чернышев

Растительный покров центральной части Приволжской возвышенности в течение голоцена менялся следующим образом: **степной (AL/DR- 3, DR-3, PB)** → **лесостепной (BO-1, BO-2)** → **лесной (AT-1, AT-2, SB-1, SB-2)** → **лесостепной (SA-1, SA-2, SA-3)**. Основные этапы сукцессии степных сообществ: **AL/DR-3, DR-3**: перигляциальные холодные степи из разреженных полынно-маревых, полынных, кустарничково-зеленомошных сообществ → **PB**: сомкнутые полынно-марево-злаковые ценозы → **BO-1**: настоящие полынно-марево-злаковые; злаково-разнотравные; каменистые степи → **BO-2**: луговые злаково-разнотравные и дерновинно-злаковые степи → **AT-1, AT-2**: луговые (разнотравно-злаковые из мезофильных трав, тырсовые, перистоковыльные); и песчаные степи. Появление сорных видов → **SB-1**: луговые степи с заметным участием сорняков. Окончательное формирование всех видов степей → **SB-2**: сокращение разнотравных и расширение дерновинно-злаковых ценозов с участием полыней, маревых и сорных видов. Появление первых агроценозов → **SA-1**: вторичные луговые степи с обилием сорных видов, вторичные типчаковые на месте дерновинно-злаковых, вторичные полынно-злаковые и полынные степи, вторичные песчаные степи на месте сведения сосновых лесов. Расширение агроценозов → **SA-2**: вторичные злаково-разнотравные, ковыльно-разнотравные степи. Сокращение агроценозов → **SA-3**: современные вторичные луговые, каменистые, песчаные степи и агроценозы.

Ключевые слова: голоцен, степная растительность, Приволжская возвышенность.

Согласно ботанико-географическому районированию европейской части нашей страны (Сафронова и др., 1999), западные, северо-западные и северные районы центральной части Приволжской возвышенности входят в подзону широколиственных лесов широколиственной лесной зоны, а восточные, северо-восточные и южные районы – в подзону лесостепи широколиственной лесной зоны. Однако вопрос о первичности или вторичности степных сообществ на территории центральной части Приволжской возвышенности до сих пор остается спорным. Так, еще С.И. Коржинский (1891) был убежден в первичности луговых степей на Приволжской возвышенности и широко их распространении до начала хозяйственной деятельности человека. Такого же мнения придерживались и его последователи (Спрыгин, 1931; Кузнецов, 1928; Гроссет, 1932; Мильков, 1950; Лавренко, 1980). Однако с этим были категорически не согласны другие ученые, считающие все виды степей вторичными, возникшими исключительно в результате сведения сосновых и позднее сосново-широколиственных лесов (Сукачев, 1903; Гордягин, 1933; Смирнов, 1940; Марков, 1957; Комаров, 1951; Тарасов, 1953; Скворцов, 1961; Семенова-Тян-Шанская, 1966; Благовещенский, 1971). Единственным коренным видом сте-

пей признавались тырсовые степи – заключительная стадия динамики каменистых степей, имеющих ограниченное распространение.

Существующие разногласия обусловили необходимость изучения палеорастительности степей и взаимоотношений леса и степи на исследуемой территории в течение последнего геологического этапа – голоцена. Полученные нами палинологические и радиоуглеродные данные (Благовещенская, 2009) позволили решить эту задачу.

Объекты и методы исследования

Для изучения истории растительности центральной части Приволжской возвышенности использовали комплекс сопряженных методов. В основном применяли следующие методы: полевые исследования, анализ субрецентных спектров, спорово-пыльцевой анализ органогенных и минерогенных отложений голоцена, ботанический анализ торфов, радиоуглеродное датирование и определение относительного возраста методом экстраполяции. Кроме того, при реконструкции растительности прошлого применяли геоморфологический метод.

Подробно были изучены разрезы голоценовых отложений 52 болот, расположенных более или менее

равномерно во всех ландшафтных районах изучаемой территории, согласно физико-географическому районированию центральной части Приволжской возвышенности И.В. Благовещенского (2006). Обобщенные результаты по составу пыльцы и спор данных разрезов представлены на рис. 1, 2.

Бурение и отбор образцов торфов, органогенных и минеральных отложений для дальнейшего анализа выполняли с помощью бура В.Н. Сукачева или непосредственно со стенок карьеров через каждые 5, 10 или 20 см. Было отобрано 918 образцов торфа и минерогенных отложений (815 и 103 соответственно). Обработку образцов в целях выделения спорово-пыльцевого спектра проводили с помощью сепараци-

онного метода В.П. Гричука и сернокислого метода Г. Эрдмана (Пыльцевой анализ, 1950). Пыльцу и споры определяли под микроскопом «Биолам Р-12» при увеличении в 600 и 1350 раз.

Подсчет пыльцевых зерен проводили отдельно по группам: деревья (от 200 до 500 шт. в зависимости от концентрации пыльцы в образце); споровые (от 150 до 200 шт.), травы (от 150 до 200 шт.). В группе деревьев определения вели, как правило, до вида (за исключением *Salix* spp.), в группе споровых и трав – до семейства и рода, реже – вида. Существует общепринятое мнение, что пыльцевой анализ оказывает неоценимую помощь в восстановлении культурной истории (Гуман и др, 1981; Благовещенская, 1987; Хотинский,

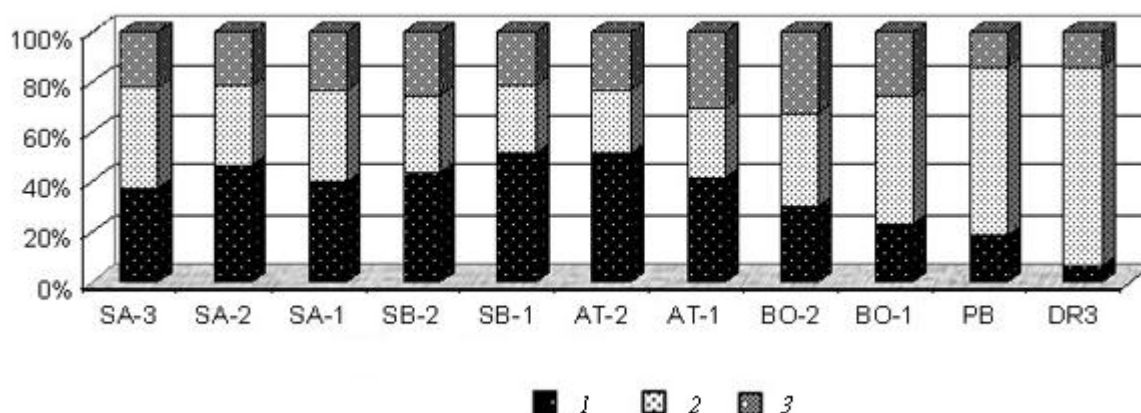


Рис. 1. Спорово-пыльцевые комплексы общего состава (1 – деревья, 2 – травы, 3 – споровые) по периодам голоцена (DR3 – поздний дриас, PB – предбореальный, BO-1 – раннебореальный, BO-2 – позднебореальный, AT-1 – раннеатлантический, AT-2 – позднеатлантический, SB-1 раннесуббореальный, SB-2 – познесуббореальный, SA-1 – раннесубатлантический, SA-2 – среднесубатлантический, SA-3 – познесубатлантический)

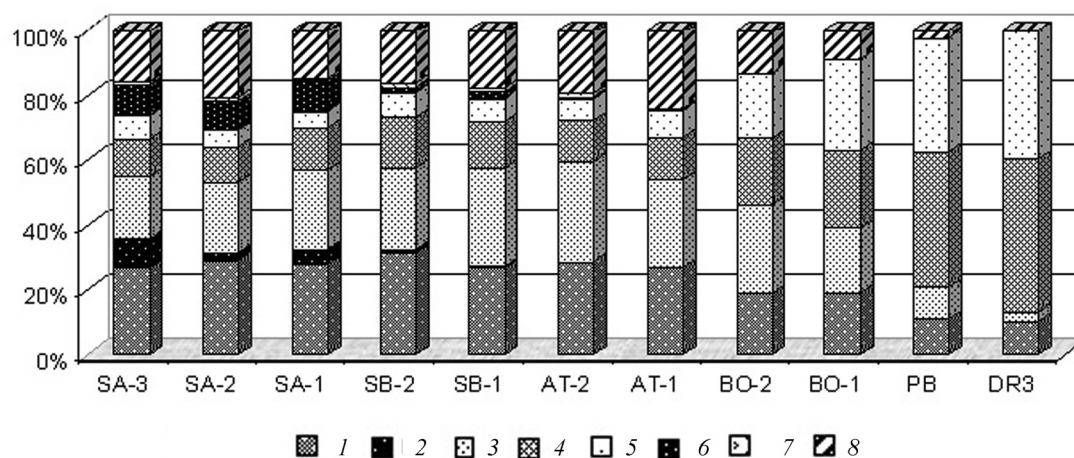


Рис. 2. Динамика участия по периодам голоцена пыльцы трав: 1 – Poaceae, 2 – Cerealia, 3 – Cyperaceae, 4 – Artemisia, 5 – Chenopodiaceae, 6 – сорные травы, 7 – Ericaceae, 8 – varia

1987, Березина, 2000; и др.), поэтому при определении пыльцы особое внимание обращалось на антропохорные виды. В первую очередь это относится к выделению из состава Poaceae пыльцы культурных хлебных злаков (Cerealia). При выделении групп сорняков: сеgetальных (полевых), пасквальных (пастбищных) и рудеральных (мусорных) использовались характеристики, данные в работах М.А. Гуман (1978) и в монографии «Antropogenic indicators ...» (1986). Кроме того, для видовых определений трав (особенно эдификаторных, сорных, культурных видов) широко использовались эталонные препараты, изготовленные в подавляющем большинстве авторами (680 видов) и их фотографии, изготовленные и оформленные в личный фотоальбом авторами совместно с И.В. Благовещенским.

Для точной хронологии основных контактов и палинологических уровней голоцена в различных районах центральной части Приволжской возвышенности использовали метод радиоуглеродного датирования (по ^{14}C). Было получено 27 радиоуглеродных дат. При реконструкции растительности и палеогеографических условий прошлого широко использовали картографический материал по геологии, почвам и растительности изучаемой территории. Палеоклиматические показатели в разные периоды голоцена были рассчитаны по методике В.А. Климанова и опубликованы нами в более ранних работах (Климанов, 1976, 1994, 1995)

Аллеред (12 000–11 000 лет назад)

На исследуемой территории не выявлены отложения, относящиеся к аллереду, поэтому можно ссылаться лишь на данные исследователей западных территорий лесостепи европейской части России (Артюшенко, 1959). С большой долей вероятности можно предположить, что западные районы центральной части Приволжской возвышенности были заняты березово-сосновой лесостепью особого перигляциального типа с полынно-маревыми и полынными растительными сообществами. Растительность восточных, северо-восточных и южных районов можно представить в виде перигляциальной степи из полынно-маревых и полынных сообществ.

Поздний дриас (11 000–10 300 лет назад)

Отложения позднего дриаса выявлены нами на изучаемой территории, и датированы по стратиграфическим и палинологическим данным. Климатические условия периода становятся еще более суровыми, чем в аллереде – происходит резкое похолодание и усиление континентальности климата. Хотя центральная

часть Приволжской возвышенности не была подвергнута оледенению, но она входила в так называемую перигляциальную область, и более близкое соседство разлившегося ледника не могло не сказаться на ее природных условиях.

По нашим данным, во всех районах исследуемой территории в позднем дриасе безраздельно господствовали полынно-маревые степи (рис. 1, 2), в основном, из ксерофитов и галофитов: *Atriplex* sp., *Eurotia ceratoides*, *Kochia laniflora*, *Kochia* sp., *Salsola* sp., произрастающих на голых минеральных и сильно щебнистых субстратах, в которых заметную роль играли сообщества из березы приземистой (*Betula humilis*). В отдельных спектрах этого времени встречается *Ephedra*.

Антропогенные нагрузки на степные сообщества были ничтожны. По данным А.Х. Халикова (1969), племена позднего палеолита насчитывали не более одной тысячи человек на всей территории Среднего Поволжья. Вполне закономерно, что «следов» пребывания человека не обнаружено и в пыльцевых комплексах.

Пребореальный период (10 300–9 500 лет назад)

Потепление и уменьшение континентальности климата в начале периода приводят к перелому в развитии природных процессов. Именно в это время, по данным А.А. Александровского (1983), в средней полосе России начали формироваться дерново-глебовые почвы с признаками оподзоливания. Можно предположить, что подобные почвы на нашей территории были широко развиты в западных, северо-западных и северных районах – в местах распространения верхнего плато и древних ложбин стока. В восточных, северо-восточных, южных районах по нижнему плато и на глинистых отложениях нижнего мела начали развиваться дерново-карбонатные и дерново-подзолистые почвы.

Хотя общий облик растительного покрова по-прежнему оставался еще степным, но происходят существенные качественные изменения. В перигляциальных холодных степях роль галофитов уменьшается, а роль *Artemisia*, Poaceae растет, появляется первое разнотравье (в основном представители семейств *Asteraceae*, *Brassicaceae*).

Во второй половине периода (около 9 800 лет назад), по данным Н.В. Кинд (1976), происходит значительное похолодание, которое отмечалось не только в средней полосе, но и на всей территории нашей страны. Именно к этому времени в отложениях наблюдается максимум *Artemisia*. Происходит как бы кратковременный возврат к холодным перигляциальным степям позднего дриаса.

Пребореальный период и первая половина бореального относятся к эпохе раннего мезолита на территории Русской равнины (Крайнов и др., 1984). В это время человек селился в основном на надпойменных террасах и древних дюнах в жилищах типа «шалашей», поскольку вел подвижный образ жизни. Основным занятием племен была охота и поэтому никакого заметного влияния на окружающие ландшафты человек не оказывал. Имеется радиоуглеродная датировка этого времени (9870 ± 110 лет назад).

Раннебореальный период (9 500–8 500 лет назад)

Климат начавшегося бореального периода во многом имел черты конца пребореального – он был сухим и прохладным. Однако общая континентальность климата уже к середине бореального периода снижается. Продолжает развиваться почвообразование. Именно в бореальном периоде начинают формироваться дерново-подзолистые, дерново-карбонатные и первичные серые лесные почвы.

Растительный покров приобретает типично лесостепной облик (рис. 1). По верхнему плато западных районов и золотым формам рельефа северных господствовали лесные сообщества. На склонах возвышенного верхнего плато и плакорных участках на значительной территории по-прежнему господствовали степные участки, но с принципиально другой флорой. Перигляциальный комплекс, особенно к концу периода, сходит на нет. Резко сокращается также присутствие *Betula humilis*. Все большую роль в полынно-маревых группировках играют представители злаковых и разнотравья.

Позднебореальный период (8 500–8 000 лет назад)

К началу второй зоны бореального периода на исследуемой территории произошло существенное потепление: хотя температура января еще оставалась ниже современной примерно на 3°C , среднеиюльская температура была такой же, как сейчас. Годовая сумма осадков не изменилась, но общая влажность воздуха несколько повысилась за счет повсеместного поднятия уровня грунтовых вод и общего базиса эрозии основных рек. Окончательно формируются дерново-подзолистые, дерново-карбонатные и серые лесные почвы. Произошли и существенные изменения в формировании растительности. Существенным образом преобразуется и степная растительность: она становится злаково-разнотравной с небольшим участием полынно-маревых сообществ, видовой состав которых становится менее ксерофильным. По-

являются представители семейств Rosaceae, Ranunculaceae, Brassicaceae, Fabaceae, Apiaceae. Резко сокращается роль ценозов из *Salix* spp. и *Betula humilis*. Видимо с этого времени они прекращают играть какую-либо роль в сложении сообществ «холодной степи» и остаются только в околородных местообитаниях. В южных районах повсюду начинают доминировать дерновинно-злаковые и злаково-разнотравные луговые степи. Вторая половина бореального периода и начало атлантического периода относятся к эпохе позднего мезолита. Как известно, основным занятием человека этого времени были охота и рыболовство. Численность населения во всем Среднем Поволжье составляла 2–3 тыс. человек (Халиков, 1969) и никакого заметного влияния на окружающие ландшафты своей деятельностью они оказывать не могли. В спорово-пыльцевых спектрах также не обнаружено антропохорных видов. Радиоуглеродная датировка этого времени $8\ 170 \pm 130$ лет.

Раннеатлантический период (8 000–6 000 лет назад)

Начало атлантического периода – важный рубеж в развитии растительности Приволжской возвышенности. Повсеместно начавшееся в это время небольшое похолодание (Климанов и др., 1995), с одной стороны, и повышение уровня грунтовых вод – с другой приводят к массовому облесению территории (рис. 1). Растительный покров даже южных районов начиная с атлантического периода и до рубежа с суббореальным становится лесостепным. Площади, занятые степными сообществами, повсеместно сокращаются и остаются лишь на южных склонах возвышенностей и по древним ложбинам стока (песчаные и луговые степи), а также на каменистых отложениях палеогена с недоразвитой щебнистой почвой (каменистые степи), на притеррасных выровненных и пойменных участках (луговые степи, лугово-болотные сообщества). Во флоре степных сообществ безраздельно господствующую роль с этого времени захватывают Poaceae и разнотравье, в составе которых много мезофильных видов (Lamiaceae, Rosaceae, Ranunculaceae, Rubiaceae, Fabaceae). К концу данного периода из состава растительных сообществ исчезает и более уже не встречается *Betula humilis*. В настоящее время ареал этого вида находится намного севернее и на данной территории имеет категорию очень редкого. Степные сообщества из полынно-маревых окончательно превращаются в злаково-разнотравные, дерновинно-злаковые. В южных районах наряду с ними определенные площади занимали настоящие песчаные степи, о чем свидетельствует пыльца типичных псаммофитов. Начиная с неолита (око-

ло 6 500 лет назад), влияние поселений человека на окружающие ландшафты становится заметным. Это не могло не найти отражения в спорово-пыльцевых комплексах этого времени. Появляется первая пыльца сорных (рудеральных) видов, которая свидетельствует о начале заметной хозяйственной деятельности первых общин человека на данной территории (рис. 2). Однако содержание такой пыльцы ни на одной из диаграмм не превышает 0,2–0,5%. Получены радиоуглеродные датировки раннеатлантического периода исследуемой территории – 7680±90 и 7480±130 лет назад.

Позднеатлантический период (6 000–4 500 лет назад)

Палеогеография второй половины атлантического периода представляет чрезвычайно большой интерес. В настоящее время общепринято мнение, что атлантический период – наиболее теплый и влажный период голоцена. Согласно исследованиям многих палеоклиматологов и палеогеографов, максимальная выраженность этих процессов приходится на «климатический оптимум» голоцена (6 000–5 000 лет назад) (Бурашникова и др., 1982; Климанов и др., 1994, 1995; Хотинский и др., 1985). Именно позднеатлантическая фаза характеризуется оптимальным соотношением тепла и влаги. В этих условиях формировались ландшафты с максимальной биологической продуктивностью. На исследуемой территории температуры января и июля были выше современных на 2–3°C, годовая сумма осадков составляла не менее 550 мм, т.е. климат был менее континентальным, чем современный. В это время окончательно устанавливается западный перенос воздушных масс. Начинают формироваться лугово-черноземные почвы, и заканчивается процесс формирования остальных типов почв, особенно зрелых дерново-карбонатных, дерново-подзолистых, светло- и темносерых лесных (Маданов, 1967, Чендев, 2005). Существенным образом меняется ландшафт. Облесение территорий повсюду было максимальным. Это единственное время в течение всего голоцена, когда на исследуемой территории господствовали леса не только в западных, северных, северо-западных, но и в восточных районах. Меньшие площади занимали луговые степи с богатой мезофильной растительностью. По сравнению с раннеатлантическим периодом роль *Chenopodiaceae* и *Artemisia* уменьшилась вдвое. Даже в типично степных южных районах только в это время соотношение леса и степи становится равным (рис. 1). Возвышенные плакоры и южные склоны возвышенностей здесь безраздельно занимали лугово-степные ценозы. Однако, как уже отмечалось

выше, облесение степи и здесь достигло максимальных значений. Эпоха позднего неолита (совпадающая с позднеатлантическим этапом голоцена) на данной территории представлена единичными археологическими памятниками. По мнению большинства авторов, изучавших древнюю историю Приволжской возвышенности, основным занятием людей неолита были рыболовство и охота (Мерперт, 1958; Халиков, 1969; Буров, 1972). Появившаяся пыльца сорных (рудеральных) видов во всех районах в это время имеет ничтожное содержание. Лишь в северо-восточных и северных районах появляется пыльца , свидетельствующая о начале земледелия в приволжских районах (рис. 2). К этому же времени в данном районе приурочены и первые находки сеgetальных и пасквальных сорняков. Радиоуглеродные датировки этого времени: 6155±40; 5825±120; 5920±105; 5935±110; 5200±120; 5730±60; 5050±60; 5100±120 лет назад.

Раннесуббореальный период (4 500–3 200 лет назад)

Рубеж атлантического и суббореального периода ознаменовался самым массовым облесением территории и максимальной выраженностью всех процессов, начавшихся в позднеатлантическое время. Можно сказать, что климатический оптимум голоцена на территории центральной части Приволжской возвышенности имел наиболее яркое выражение именно с самого конца атлантического периода до начала суббореального, т.е. 4590±120 и 4495±85 лет назад.

Первая половина суббореального периода на исследуемой территории характеризуется прохладным и влажным климатом. Несмотря на это, по данным А.Л. Никитина (1978), в первой половине периода произошло значительное понижение уровня грунтовых вод. Степные ценозы занимали те же площади с теми же сообществами что и в позднеатлантическое время, т.е. преобладали лугово-разнотравные, лугово-типчачковые и ковыльно-разнотравные сообщества. Но в их составе уже появляются рудеральные и пасквальные сорняки (рис. 2).

Раннесуббореальный период относится к эпохе энеолита и началу эпохи бронзы (Крайнов и др., 1984). В это время резко увеличивается общая заселенность данной территории, что связано с миграцией населения степных зон. В результате катастрофических засух из-за резкого падения уровня грунтовых вод падает биологическая продуктивность степных районов. Многие скотоводческие племена двинулись в лесную зону, где использовали для выпаса скота поймы рек и опушки лесов. На рубеже атлантического и суббореального периодов в пыльцевых спектрах восточного и северо-западного районов появляются типичные «ин-

дикаторы пастбищ неолита» – *Rumex acetosa*, *Ranunculus repens*, *Chenopodium album*. Кривая пыльцы сорных видов на диаграммах с этого времени становится непрерывной. Во всех районах появляется пыльца *Cerealia*, красноречиво свидетельствующая о повсеместно начавшемся земледелии (хотя роль и сорных, и культурных видов еще крайне мала). Таким образом, полученные палинологические данные в основных чертах подтверждают мнение В.М. Слободина (1952), Н.Я. Мерперта (1958), и А.Х. Халикова (1969) о начале земледелия и распашке степей в первой половине II тысячелетия до н.э.: 3810±80; 3400±75; 3975±80; 3500±60; 3390±60 лет назад.

Позднесуббореальный период (3 200–2 500 лет назад)

Происходит дальнейшее похолодание климата, а в самом конце периода увеличивается общая влажность (Климанов и др., 1995). В почвенном покрове происходят важные изменения: формируется гуматно-кальциевый горизонт черноземных почв. Серьезное похолодание климата приводит к тому, что площади, занимаемые лесами, сокращаются, а степные увеличиваются. В степных сообществах роль дерновинно-злаковых ценозов увеличивается, а разнотравных – сокращается. Повышается роль сорных видов – полыней и (или) маревых. В результате начавшейся заметной хозяйственной деятельности человека (а именно, распашки земель) вдвое увеличивается присутствие сорных и культурных видов, особенно в северо-восточных районах. С этого времени динамику развития степной растительности уже нельзя рассматривать без учета хозяйственной деятельности человека.

С наступлением эпохи бронзы антропогенное воздействие на растительный покров резко возрастает. По мнению Н.Я. Мерперта (1958), именно к эпохе бронзы относится массовое заселение Среднего Поволжья. Древнего человека привлекали богатейшие пойменные луга, благоприятные условия для подсечно-огневого земледелия и возможность широких связей по крупнейшим рекам (Волге, Суре, Алатырю). На изучаемой территории выявлены многочисленные стоянки поселений бронзового века. В основном господствовали племена срубной культуры (Буров, 1972, 1974). Основным их занятием было земледелие и скотоводство. В археологических раскопках курганов бронзового века в большом числе обнаружены кости домашних животных (коровы, овцы, свиньи, лошади), а также примитивные мотыги и бронзовые топоры. Выпас скота в облесенных районах приводил к остепнению и изреживанию сосново-широколиственных

лесов, уничтожению естественного травяного покрова и появлению пастбищных сорных видов. Однако начавшееся земледелие не приводило к заметному сокращению площади лесов. Для населения этого времени вполне хватало имеющихся открытых степных пространств для возделывания богатых черноземных и дерново-карбонатных почв. Таким образом, соотношение леса и степи в данном периоде по сравнению с предыдущим не изменилось. Радиоуглеродные датировки этого времени: 2950±45 и 2730±50 лет назад.

Раннесубатлантический период (2 500–700 лет назад)

Конец суббореального и начало субатлантического периодов на территории центральной части Приволжской возвышенности все исследователи голоцена европейской части России единодушно характеризуют, с одной стороны, переломным этапом в развитии климатических процессов в сторону дальнейшего похолодания и, с другой, увеличением влажности и поднятием уровня грунтовых вод. Окончательно формируются все современные типы почв. Начало субатлантического периода примерно совпадает с началом железного века на изучаемой территории. Площадь лесов в это время практически повсеместно значительно сокращается, а степей – возрастает (рис. 1). Северо-западные районы с этого времени приобретают лесостепной облик. В восточных районах пыльца трав начинает доминировать над пылью деревьев. Судя по значительному участию пыльцы культурных злаков и сеgetальных сорняков, указанные изменения происходят за счет распашки и освоения земель (рис. 2). Вместе с *Cerealia* увеличивают свое содержание и сопутствующие сорняки: *Centaurea cyanus*, *Fagopyrum tataricum*, *Consolida regalis*, *Polygonum aviculare*. Растительный покров северо-восточных и южных районов приобретает степной характер. Помимо агроценозов, повышается роль вторичных луговых степей с обилием сорных видов (*Urtica dioica*, *Rumex acetosa*, *Cichorium intybus*, *Artemisia absinthium*, *Ranunculus repens*, *Taraxacum officinale* и др.).

Именно в это время (в конце I тысячелетия до н.э.) роль скотоводства в хозяйственной деятельности человека существенно возрастает, так как на территории Приволжской возвышенности стали распространяться кочевые азиатские племена – скифы и сарматы, а позднее и хазары, основным занятием которых было скотоводство. Интенсивный выпас скота в восточных, северо-восточных и южных районах, где в основном селились кочевники, а затем и болгары, привел к тому, что дерновинно-злаковые степи на многих участках стали превращаться в типчаковые, полынно-злаковые,

попынные с большим участием сорных видов. В конце SA-1-периода (по данным археологов, VII–XIII века н.э.) на территории восточной части Приволжской возвышенности сложилось государство волжских булгар, имеющих многочисленные населенные пункты. Их поселения тянулись на 500–600 м вдоль рек. Основным занятием булгар было хорошо развитое земледелие: хлеб даже вывозился в соседние государства. Такое расширенное земледелие, естественно, приводило не только к распашке свободных степных участков, но и требовало сведения лесов. В некоторых случаях, возможно, возникали песчаные степи. Большинство современных участков песчаных степей западных, северных и восточных районов, на наш взгляд, имеют раннесубатлантический возраст. Радиоуглеродные датировки этого времени: 1660±75; 1905±35; 810±45 лет назад.

Среднесубатлантический период (700 – 300 лет назад)

Данное сравнительно короткое время в субатлантическом периоде стало возможным выделить на основании анализа многих диаграмм центральной части Приволжской возвышенности (Благовещенская, 2009). Формирование растительности этого времени связано как с климатическими причинами, так и историей хозяйственного освоения данной территории. 700 лет назад произошло резкое похолодание климата: так называемый «малый ледниковый период» (Кинд, 1976). Кроме того, начиная с XIV до конца XVII в. нашей эры, на изучаемой территории произошло значительное сокращение антропогенного воздействия. Территория подверглась нападению монгольских завоевателей и целиком вошла в государство Золотой Орды. После опустошительных походов Тамерлана она на 400 лет стала практически безлюдной (Чекалин, 1892). Антропогенное воздействие на растительность повсеместно становится минимальным, а в некоторых районах прекращается совсем. Климатические условия привели к тому, что во всех лесных районах и частично в восточных лесостепных площадь лесов несколько расширилась. Этому способствовали и супесчаные почвы, на которых после забрасывания пашен не мог развиваться сомкнутый травостой с плотной дерниной. Изменившиеся антропогенные условия явились причиной практически повсеместного сокращения в составе трав и сорных видов (рис. 2). На склонах водоразделов и на выровненных плакорах нижнего плато продолжали развиваться степные ценозы как первичные, так и вторичные, возникшие на месте сведенных человеком лесов. Содержание в их составе Poaceae и разнотравья

повысилось, а сорных видов – уменьшилось. Зброшенные после распашки земли зарастали злаковыми и разнотравно-злаковыми сообществами, а на суглинистых и глинистых почвах, скорее всего, появлялись ковыльно-разнотравные сообщества. Впоследствии в исторических актах XVIII в. они были названы «дикими степями», «новьями» и «порозжими землями». Их выделяли для освоения поселившимся здесь русичам, мордве и чувашам (Перетяткович, 1882). Именно их наблюдал в 1768 г. П.С. Паллас, путешествуя вверх по Волге (Паллас, 1803). Некоторыми исследователями они были приняты за первичную и основную растительную формацию восточных и южных районов данной территории (Спрыгин, 1931). Несколько особым образом формировался растительный покров северо-восточных районов. Здесь соотношение лесных и степных сообществ практически не изменилось. Видимо, небольшие поселения здесь продолжали оставаться, и антропогенная нагрузка полностью не прекращалась, хотя и уменьшилась. Радиоуглеродная датировка этого времени: 405±55 лет назад.

Позднесубатлантический период (300–0 лет назад)

При заселении 300 лет назад изучаемой территории земледельцами увеличилось воздействие человека на природу. Площадь лесов повсеместно сократилась, а степей – расширилась (рис. 1, 2). Содержание пыльцы трав существенно увеличилось за счет сорных и культурных видов. Естественные степные ценозы сохранились только на неудобьях – высоких возвышенностях и их склонах.

Основные сукцессии палеорастительности в голоцене

Анализ средних спорово-пыльцевых комплексов всей территории показал, что растительный покров территории менялся от степного в древнем голоцене к лесостепному в раннем, лесному – в среднем и вновь к лесостепному – в позднем: **степная (AL/DR-3, DR-3, PB) → лесостепная (BO-1, BO-2) → лесная (AT-1, AT-2, SB-1, SB-2) → лесостепная (SA-1, SA-2, SA-3).**

На основе анализа вышеуказанного фактического материала, а также динамики пыльцы травянистых растений в голоцене основные этапы сукцессии степных сообществ можно представить следующим образом.

AL/DR-3, DR-3 (перигляциальные холодные степи из разреженных попынно-маревых, попынных, кустарничково-зеленомошных сообществ → **PB** (сомкнутые попынно-марево-злаковые ценозы) →

ВО-1 (настоящие полынно-марево-злаковые; злаково-разнотравные; каменистые степи) → **ВО-2** (луговые злаково-разнотравные и дерновинно-злаковые степи) → **АТ-1, АТ-2** (луговые (разнотравно-злаковые из мезофильных трав, тырсовые, перистоковыльные); и песчаные степи). Появление рудеральных сорных видов → **SB-1** (луговые степи с заметным участием пасквальных сорных видов, каменистые и песчаные степи) → **SB-2** (сокращение разнотравных и расширение дерновинно-злаковых ценозов с участием полыней, маревых и сорных видов (пасквальных и сегетальных)). Появление первых агроценозов → **SA-1** (вторичные луговые степи с обилием сорных видов (рудеральных, пасквальных и сегетальных), вторичные типчаковые на месте дерновинно-злаковых, вторичные полынно-злаковые и полынные степи, вторичные песчаные степи на месте сведения сосновых лесов). Расширение агроценозов → **SA-2** (вторичные злаково-разнотравные, ковыльно-разнотравные сте-

пи). Сокращение агроценозов → **SA-3** (современные вторичные луговые, каменистые, песчаные степи и агроценозы).

Таким образом, полученные палинологические и радиоуглеродные данные доказывают существование первичных, доагрикультурных степей всех видов и формирование лесостепного ландшафта задолго до начала хозяйственного освоения территории. Современные степные ландшафты окончательно сформировались в раннеатлантическом периоде (около 7 000 лет назад). Несмотря на раннее заселение человеком изучаемой территории (начиная с палеолита), существенные и заметные антропогенные изменения в растительном покрове степей начались лишь с началом массового развития земледелия в позднесуббореальном периоде (около 3 000 лет назад). Вторичное сокращение площади лесов и расширение степей относится к началу субатлантического периода (около 2 500 лет назад).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александровский А.Л. Эволюция почв Восточно-Европейской равнины в голоцене. М., 1983. 150 с.

Артюшенко А.Т. Растительность Аллерета на территории Русской равнины в связи с общим развитием растительного покрова в позднеледниковье в Восточной и Средней Европе // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 6. С. 772–785.

Березина Н.А., Лисс О.Л. О необходимости палинологических исследований при изучении проблемы взаимоотношений человека с окружающей средой // Болота и люди. М., 2000. С. 136–145.

Благовещенская Н.В. Антропогенные изменения ландшафтов центральной части Приволжской возвышенности в голоцене // Антропогенная эволюция геосистем и их компонентов. М., 1987. С. 143–160.

Благовещенская Н.В. История растительности центральной части Приволжской возвышенности в голоцене. Дис. ... докт. биол. наук. Ульяновск, 2009. 48 с.

Благовещенский В.В. Лесная растительность центральной части Приволжской возвышенности. Дис. ... докт. биол. наук. Пермь, 1971. 42 с.

Благовещенский И.В. Структура растительного покрова, систематический, географический и эколого-биологический анализ флоры болотных экосистем центральной части Приволжской возвышенности. Дис. ... докт. биол. наук. Ульяновск, 2006. 41 с.

Бурашников Т.А., Муратова М.В., Суетова И.А. Климатическая модель территории Советского Союза во время голоценового оптимума // Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене. М., 1982, С. 245–251.

Буров Г.М. Археологические памятники Верхней Свияги. Ульяновск, 1972. 56 с.

Буров Г.М. Курганы бронзового века близ Ульяновска. Ульяновск, 1974. 68 с.

Гордягин А.Я., Васильева Л.Н., Васильков Б.П. и др. Сводный отчет о работах геоботанической экспедиции в Чувашской АССР и некоторых прилегающих районах // Уч. зап. Казанского ун-та. Казань, 1933. Т. 93. Вып. 1. С. 78–153.

Гроссет Г.Э. Геоботанический очерк северо-восточной части б. Ульяновской губ. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1932. Т. 41. Вып. 1–2. С. 125–183.

Гуман М.А., Хотинский Н.А. Антропогенные изменения растительности центра Русской равнины в голоцене (по палинологическим данным) // Антропогенные факторы в истории развития современных экосистем. М., 1981. С. 7–19.

Гуман М.А. Антропогенные изменения растительности юга Псковской области в голоцене (по палинологическим данным) // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 10. С. 1415–1429.

Кинд Н.В. Палеоклиматы и природная среда голоцена // История биогеоценозов СССР в голоцене. М., 1976. С. 5–14.

Климанов В.А. Восстановление количественных характеристик климата голоцена и плейстоцена по данным палинологического анализа. Дис. ... канд. геогр. наук. М., 1976. 23 с.

Климанов В.А., Хотинский Н.А., Благовещенская Н.В. Короткопериодные колебания климата за исторический период в центре Русской равнины // Короткопериодные и резкие ландшафтно-климатические изменения за последние 15 000 лет. М., 1994. С. 150–159.

Климанов В.А., Хотинский Н.А., Благовещенская Н.В. Колебания климата за исторический период в центре Русской равнины // Изв. РАН, сер. геогр. 1995. № 1. С. 89–96.

Комаров Н.Ф. Этапы и факторы эволюции растительного покрова черноземных степей. М., 1951. Т. 13. 328 с.

Коржинский С.И. Северная граница черноземно-степной области восточной полосы Европейской России в ботанико-географическом и почвенном отношении. II.

Фитогеографические исследования в губерниях Симбирской, Самарской, Уфимской, Пермской и отчасти Вятской. Казань, 1891. Т. 22. Вып. 6. 204 с.

Крайнов Д.А., Хотинский Н.А. Хронология, периодизация и палеогеография первобытных племен центра Русской равнины в голоцене // Археология и палеогеография мезолита и неолита Русской равнины. М., 1984. С. 114–119.

Кузнецов Н.И. Геоботаническая карта европейской части СССР. Краткая записка Л., 1928.

Лавренко Е.М. Восточно-европейские луговые степи и остепненные луга // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 220–231.

Маданов П.В., Войкин Л.М., Тюрменко А.Н. Вопросы палеопочвоведения и эволюции почв Русской равнины в голоцене. Казань, 1967. 124 с.

Марков М.В. Степная растительность // Очерки по географии Татарии. Казань, 1957.

Мерперт Н.Я. Из древнейшей истории Среднего Поволжья // Тр. Куйбышев. археол. экспедиции. М., 1958. С. 45–156.

Мильков Ф.Н. Лесостепь Русской равнины М., 1950. 112 с.

Паллас П.С. Путешествие по разным провинциям Российской империи. СПб., 1809. Ч. 1. 658 с.

Перетяткович Г.И. Поволжье в XVII и начале XVIII столетия. Новороссийск, 1882. Т. 34. 399 с.

Пыльцевой анализ. М., 1950. 571 с.

Сафронова И.Н., Юрковская Т.К., Микляева И.М. и др. Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий: карта. М., 1999.

Семенова Тянь-Шанская А.М. Динамика степной растительности. М.:Л., 1966. 169 с.

Скворцов А.К. О путешествии И.Р. Форстера в Нижнее Поволжье в 1765 г. // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 1. С. 151–154.

Слободин В.М. К вопросу о развитии и смене систем земледелия (от времени его возникновения на территории СССР до I тысячелетия н.э.) // Материалы по истории земледелия СССР. М., 1952. Сб. 1. С. 9–65.

Смирнов П.А. О географическом распространении *Festuca sylvatica* Vill. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1940. Т. 49. Вып. 2. С. 73–79.

Спрыгин И.И. Растительный покров Средневожского края. Самара, 1931. 66 с.

Сукачев В.Н. Очерк растительности юго-восточной части Курской губернии. СПб., 1903. 226 с.

Тарасов А.О. Геоботанические и экологические исследования степных пастбищ Приволжской возвышенности в связи с их улучшением. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 1953. 35 с.

Халиков А.Х. Древняя история Среднего Поволжья. М., 1969. 395 с.

Чекалин Ф.Ф. Саратовское Поволжье с древнейших времен до конца XVII века. Саратов, 1892. 81 с.

Хотинский Н.А., Савина С.С. Палеоклиматические схемы территории СССР в бореальном, атлантическом и суббореальном периодах голоцена // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1985. № 4. С. 18–35.

Хотинский Н.А. Радиоуглеродная хронология и корреляция природных и антропогенных рубежей голоцена. Новые данные по геохронологии четвертичного периода. М., 1987. С. 39–45.

Чендев Ю.Г. Естественная и антропогенная эволюция лесостепных почв Среднерусской возвышенности в голоцене. Дис. ... докт. геогр. наук. М., 2005. 47 с.

Antropogenic indicators in pollen diagrams / Ed. K.-E. Behre. Rottergram, 1986.

Поступила в редакцию 31.05.2010

DYNAMICS OF DEVELOPMENT OF STEPPE VEGETATION OF VOLGA UPLAND CENTRAL AREA IN THE HOLOCENE

N.V. Blagoveshchenskaya, A.V. Chernyshov

The Holocene vegetation cover of Volga upland central area was changing as follows: **steppe (AL/DR-3, DR-3, PB) → forest-steppe (BO-1, BO-2) → forest (AT-1, AT-2, SB-1, SB-2) → forest-steppe (SA-1, SA-2, SA-3)**. The main stages of succession of steppe plant complexes: **AL/DR-3, DR-3**: periglacial cold steppes of diluted vermouth-pigweeds, vermouth, bushwood-mosh plant complexes → **PB**: closed vermouth-pigweeds-grass cenoses → **BO-1**: true vermouth-pigweeds-grass; grass-herbs; stony steppes → **BO-2**: meadow grass-herbs and bunchgrass steppes → **AT-1, AT-2**: meadow (herbs-grass of mesophilous herbs, feather grass); and sand steppes. Appearance of ruderal species → **SB-1**: meadow steppes with significant part of ruderals. Final forming of steppes of all kinds → **SB-2**: reduction of herbs and increasing of bunchgrass cenoses with vermouth, pigweeds and ruderal species. Appearance of first agrocenoses → **SA-1**: secondary meadow steppes with abundant ruderal species and secondary fescue grass steppes in place of bunchgrass steppes, secondary vermouth-grass and vermouth steppes, secondary sand steppes in place of pine forest clearance. Increasing of agrocenoses → **SA-2**: secondary herbs-grass, feather grass-herbs steppes. Reduction of agrocenoses → **SA-3**: modern secondary meadow, stony, sand steppes and agrocenoses.

Kew words: Holocene, steppe vegetation, Volga upland central area.

Сведения об авторах: Благовещенская Нина Васильевна – доцент кафедры общей экологии экологического факультета Ульяновского государственного университета, докт. биол. наук (globularia@mail.ru); Чернышев Антон Витальевич – аспирант кафедры общей экологии Ульяновского государственного университета.

УДК 528.29:502.53:581.5

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННЫЕ ТРЕНДЫ ВЕЛИЧИН КОНЦЕНТРАЦИИ НЕКОТОРЫХ ЭЛЕМЕНТОВ В СЛОЕВИЩАХ ЭПИФИТНЫХ ЛИШАЙНИКОВ ИЗ ПОДМОСКОВЬЯ И РЯДА РАЙОНОВ МОСКВЫ

Бязров Л.Г., Пельгунова Л.А.

Проведено сравнение величин концентрации ряда элементов в слоевищах эпифитных лишайников, собранных в 1989–1992 и в 2008–2009 гг в Истринском р-не Московской обл. (*Hypogymnia physodes*), а также в Москве: Тушино (*Hypogymnia physodes* и *Parmelia sulcata*) и Коньково (*Hypogymnia physodes*). Результаты свидетельствуют о значительном загрязнении среды обитания лишайнобиоты Московского региона. За сравниваемый период величины концентрации большинства измеренных в слоевищах лишайников элементов практически не изменились. Особенно незначительные изменения величин концентрации элементов во времени зафиксированы в талломах из Подмосковья. Величины концентрации элементов в слоевищах *H. physodes*, собранных в разные сроки в черте города, отражают тенденцию к уменьшению этого признака за сравниваемый период, но только у небольшого числа элементов. Анализ пространственного распределения величин концентрации элементов в слоевищах *H. physodes* показал, что по этому признаку в оба срока практически нет различий между талломами, собранными в черте города (Тушино, Коньково). В то же время заметны различия между концентрациями ряда элементов в слоевищах из Подмосковья, с одной стороны, и собранными в городе (Тушино, Коньково), с другой. Установлены пространственные различия величин концентрации элементов в слоевищах другого эпифитного вида *Phaeophyscia orbicularis*, образцы которого собраны на расположенных неподалеку друг от друга трех участках в центре города.

Ключевые слова: лишайники, мониторинг, загрязнение, концентрация элементов, варьирование во времени и пространстве, окружающая среда, Москва, Подмосковье.

Доступность как макро-, так и микроэлементов минерального питания, жизненно важных для осуществления физиологических функций, лимитируют рост и развитие всех организмов, в том числе и лишайников. Сосудистые растения потребляют воду и элементы минерального питания из почвы своей корневой системой. У лишайников корни отсутствуют, что обуславливает зависимость их снабжения водой и питательными элементами от атмосферных источников. Последние в сравнении с почвой относительно бедны минеральными элементами, поэтому жизненно важными для лишайников являются механизмы концентрирования элементов из атмосферы. Факт наличия таких механизмов привел в 1950-е и последующие годы к широкому научному интересу к лишайникам как к суррогатным рецепторам региональных атмосферных выпадений радиоактивных и других минеральных и органических загрязнителей (Бязров, 2002, 2005). Исследования, базирующиеся на способности лишайников накапливать в их телах различные химические вещества, в своих выводах

опираются на сведения о содержании элементов и веществ в слоевищах (талломах) лишайников, динамике величин концентрации элементов в слоевищах отдельных видов во времени и/или пространстве. Такие исследования условно можно разделить на два основных направления:

1) устанавливающие базовый уровень или «точку отсчета» концентрации избранных элементов или соединений в талломах ограниченного числа видов лишайников для определения долговременного варьирования содержания этих веществ на исследуемой территории, что предполагает повторное измерение элементов или соединений в слоевищах тех же видов лишайников через некоторый промежуток времени; при этом изменчивость концентрации измеренных веществ в пространстве обычно составляет сопутствующую проблему таких исследований;

2) устанавливающие особенности только пространственной вариабельности содержания элементов в слоевищах ограниченного числа видов лишайников; при этом изменчивость химического состава

лишайников во времени может быть сопутствующей проблемой таких исследований. Понятно, что доступные результаты исследований второго направления становятся «точкой отсчета» для установления изменений концентраций элементов или соединений от источников загрязнения во времени при последующих измерениях этих показателей по аналогичной методике в пробах с тех же мест.

Сведения о видовом разнообразии лишайников Москвы доступны из нескольких источников (Бязров, 1996, 2002, 2009; Инсаров, Мучник, 2007; Пчелкин, 1998, 2005). Однако состав элементов в лишайниках города практически не изучался, за исключением краткосрочных наблюдений за пересаженными в ряд районов города из Подмосковья слоевищами *Hypogymnia physodes* (Biazrov, Adamova, 1995) и получения данных о концентрации элементов в талломах *Phaeophyscia orbicularis*, собранных со стволов деревьев в центре города (Пельгунова, Бязров, 2008). В 1990-е годы в Москве и Московской обл., как и во всей стране, произошли значительные социально-экономические изменения – поменялась политическая система, имел место значительный спад активности промышленных предприятий. Эти изменения сказались и на составе биоты эпифитных лишайников Москвы, число видов которых к 2006 г. в сравнении с концом 1980-х увеличилось почти вдвое (Бязров, 2009). Однако относительно изменения концентраций элементов в слоевищах лишайников данные отсутствуют. Целью проведенного авторами в 2007–2009 гг. исследования было, с одной стороны, выявление произошедших с начала 1990-х изменений концентрации ряда элементов в талломах эпифитных лишайников из Подмосковья и двух районов города, с другой – установление базового уровня или «точки отсчета» концентраций элементов в талломах эпифитных лишайников города и одного района Подмосковья для долговременного мониторинга этих показателей в местах отбора проб лишайников.

Материал и методы

Концентрация элементов была измерена в слоевищах эпифитных лишайников, собранных в следующих пунктах: 1) Истринский р-н Московской обл., 200 м на северо-восток от платформы 73 км Рижского направления железной дороги, в смешанном березово-еловом с примесью дуба и осины лесу (10 декабря 1990 г. и 16 декабря 2008 г.); 2) Северо-Западный административный округ г. Москвы, долина р. Сходня в Тушине (17 июня 1989 г. и 26 января 2009 г.); 3) Юго-Западный административный округ г. Москвы, березовый лес в Конькове, 150–200 м от ул. Профсоюзная в сторону санатория Узкое (27 января 1992 г. и 27 января 2009 г.); 4) с деревьев на

Тверском бульваре (19 июня 2007 г.); 5) с деревьев на Чистопрудном бульваре (11 июня 2007 г.); 6) с деревьев в саду «Эрмитаж» на ул. Каретный ряд (16 июня 2007 г.). В пунктах 1–3 в качестве акцепторов были отобраны слоевища листоватого эпифитного вида *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl., а в долине р. Сходня также талломы листоватого эпифита *Parmelia sulcata* Tayl. В пунктах 4–6, где названные выше виды отсутствовали или представлены в недостаточном для отбора проб количестве, были собраны слоевища листоватого эпифита *Phaeophyscia orbicularis* (Neck.) Moberg.

Слоевища лишайников срезались со стволов деревьев на высоте 1–2 м вместе с субстратом (корой). Образцы помещались в полиэтиленовые пакеты, которые в свою очередь помещались в бумажные пакеты, на которых писалась этикетка с указанием номера пробы, вида древесной породы, места и даты отбора. Опыт предшествующей работы свидетельствовал, что характер выпадений находящихся в атмосфере взвешенных частиц обычно бывает пятнистый, поэтому на каждом участке отбиралось по 3–5 проб лишайников, при этом соблюдалось правило: одна проба с одного дерева, т.е. на каждом участке пробы лишайника отбирали с 3–5 деревьев.

В лаборатории проводилась индивидуализация проб, поскольку в одну пробу могли попасть слоевища нескольких видов лишайников, а для дальнейшей работы с пробами необходимо было отобрать слоевища лишь того вида, который был выбран в качестве акцептора в пункте отбора. При этом стремились, чтобы талломы были примерно одного размера и соответственно сходного возраста. Затем проводилось многократное обмывание проб деионизированной водой для удаления с поверхности слоевищ посторонних частиц. Эта процедура для исследователей является предметом дискуссии (Бязров, 2002; Jackson et al., 1993). Предполагается, что при этом, возможно, происходит вымывание из слоевищ ряда элементов, поэтому некоторые исследователи не обмывали образцы перед анализом (Bargagli, 1989; Nimis et al., 2001). Другие при подготовке материала для измерения концентрации элементов талломы лишайников обмывали водой (Garty et al., 1977; Nieboer et al., 1972). Достоверные сведения о том, что более агрессивный процесс очистки приводит к уменьшению концентрации элементов, отсутствуют. Кроме того, современная измерительная аппаратура позволяет проводить определения концентрации элементов в незначительных по объему образцах, поэтому внешне незаметное поверхностное загрязнение слоевищ животными, человеком и другими агентами при высокой степени точности измерительной аппаратуры

может дать искаженное представление о содержании элементов или их соединений в тканях лишайника. Следует также отдавать отчет, воспринимаем ли мы таллом лишайника как физическую поверхность, на которую осаждаются различные вещества, или считаем слоевище живым телом, аккумулирующим в себе вещества из окружающей среды. В первом случае обмывать образцы не следует, во втором – необходимо.

Влажные слоевища отделяли от субстрата с помощью стеклянных и пластмассовых шпателей и вновь обмывали их деионизированной водой. Очищенные части слоевищ помещали в пакеты из кальки. Полученные таким образом чистые пробы лишайников предварительно сушили в сушильном шкафу при температуре 105°C. Известно, что при температуре выше 100°C происходит потеря массы из-за улетучивания ряда веществ (Jackson et al., 1993). Но поскольку для всех образцов, собранных в разных пунктах и в разное время, процедура подготовки проб для измерения, в том числе обмывание и сушка, была одинаковой, то и на результаты сравнения концентрации элементов в собранных талломах лишайников возможные потери в ходе этих процедур не повлияли. Высушенные образцы затем измельчали растиранием в агатовой ступке до получения пудры с размером частиц не более 50 мкм. Из полученной массы отбирали навеску 25–35 мг (взвешивание проводили на аналитических весах АЕ240 фирмы «Mettler» с точностью до пятого знака), из которой готовили образцы в виде суспензии (связующий компонент – 1%-й водный раствор Triton X100). Аликвоту полученной суспензии наносили непосредственно на прободержатель и высушивали при температуре 40–50°C. Все манипуляции с лишайниками проводили в специальной одноразовой пластиковой посуде.

Качественный и количественный элементный состав в подготовленных таким образом лишайниковых препаратах определяли методом рентгенофлуоресцентного анализа (TXRF) в Лаборатории экологического мониторинга в регионах АЭС и биоиндикации ИПЭЭ РАН. Принцип рентгенофлуоресцентной спектроскопии базируется на том, что атомы под воздействием мягкого гамма- или рентгеновского излучения индуцируют вторичное флуоресцентное рентгеновское излучение. Длина волны и энергия флуоресцентного излучения имеют определенное значение для каждого элемента. Специальная аппаратура с энергодисперсионным детектором регистрирует вторичное характеристическое рентгеновское излучение каждого присутствующего в образце элемента, а интенсивность его, по которой рассчитывается концентрация любого элемента, измеряется с помощью усилителя, соединенного с многоканальным анализатором.

Абсолютная чувствительность данного метода составляет в среднем $10^{-12}\%$.

Измерение элементного состава и концентрации элементов проводили на спектрометрической установке «S2 PICOFOX» («Bruker», Германия). Для количественного определения использовали метод внутреннего стандарта, т.е. в каждый образец вводили элемент определенной концентрации, не присутствующий в пробе. В данном случае использовали раствор селена азотнокислого с концентрацией 10 мкг/мл, приготовленный из стандартного образца (инвентарный № 32116, собственный № А09R023, «Alfa Aesar, A Johnson Matthey Company»).

При TXRF-анализе препараты помещаются на отражающую рентгеновские лучи подложку диаметром 30 мм, изготовленную из акрилового или кварцевого стекла.

Процесс качественного и количественного анализов включает следующие шаги:

измерение всего спектра (линии всех элементов измеряются одновременно);

оценка спектра, выделение определяемых элементов;

расчет концентраций выделенных элементов.

Полученные первичные данные затем подвергались ревизии, пробы, по которым появлялись вопросы, измерялись повторно, уточнялась оценка спектров и происходила коррекция первичных данных. Статистическая обработка полученных величин концентрации элементов проведена с использованием соответствующего приложения программы Microsoft Office Excel 2003.

Результаты и обсуждение

Названным ранее методом во всех измеренных пробах лишайников обнаружено наличие 26 элементов: As, Ag, As, Au, Ba, Br, Ca, Cl, Cr, Cu, Fe, I(1), K, Mn, Ni, Pb, Rb, S, Sb, Sr, Th, Ti, V, W, Y, Zn (табл. 1–5), в том числе и такого редкого как актиний (Ac), который зафиксирован в образцах из Подмосковья, Коньково и с Чистопрудного бульвара. Согласно принятой классификации ингредиентов выбросов вредных веществ (Общероссийский классификатор...), из выявленных элементов к классу опасности 1 принадлежат Cr, Pb и V. Элементы As, Br, Cl, Cu, I, Mn, Ni и Zn относятся к классу опасности 2, а соединения Fe и Sb – к классу опасности 3. Ca, Fe, K, Ti имеют высокое содержание в земной коре, их кларки составляют 4,1; 4,1; 2,1 и 0,55% соответственно (Эмсли, 1993). Из этих четырех элементов первые три необходимы для жизнедеятельности организмов, они участвуют в формировании тканей растений и животных. Стабильный щелочной металл Sr практически безвреден, его роль в составе

Таблица 1

Концентрации (мг/кг сухой массы) обнаруженных элементов в слоевищах эпифитного лишайника *Hypogymnia physodes* ($n = 5$) со стволов березы из смешанного леса в Истринском р-не Московской обл. в 200 м от пл. 73 км Рижской железной дороги, собранных с интервалом 18 лет

Элемент	10.12.1990		16.12.2008	
	концентрация, мг/кг			
	средняя±ошибка	максимальная	средняя±ошибка	максимальная
Ac	–	73*	–	н/д
Ag	609±262	1282	–	н/д
As	–	97*	–	96*
Ba	–	338*	–	364*
Br	56±23	102	73±24	102
Ca	10480±2767	15933	52855±22273	115152
Cl	3300±895	6228	4703±480	5762
Cu	222±53	404	156±15	199
Fe	9828±2663	16742	9858±1423	13607
K	5834±923	7106	8402±489	9706
Mn	1014±428	2304	10141±782	12409
Ni	31±21	109	–	н/д
Pb	33±13	62	27±17	69
Rb	17±8	40	–	32*
S	869±410	2180	–	н/д
Sb	–	803*	–	н/д
Sr	79±19	145	110±15	140
Ti	296±109	576,7	127±75	288
Zn	970±282	1814	1642±55	1759

*Элемент обнаружен лишь в одной пробе.

земной коры не столь высока, как железа, но достаточно заметна – кларк элемента составляет $3,7 \cdot 10^{-2}\%$ (Эмсли, 1993). Формы Au, W обычно нерастворимы и не токсичны. Pb токсичен и при накоплении в организме действует как яд. В окружающую среду поступает главным образом с выбросами двигателей автотранспорта; используется в элементах электропитания, в красках, при изготовлении стекла.

Концентрацию элементов в объектах окружающей человека среды обычно определяют в целях установления степени загрязнения среды. В Законе Российской Федерации «Об охране окружающей среды» от 10 января 2002 г. № 7-ФЗ (Российская газета за 12 января 2002 г., № 6) загрязнение определяется как «поступление в окружающую среду вещества и (или) энергии, свойства, местоположение или количество которых оказывают негативное воздействие на окружающую среду», а загрязнителем среды считается «вещество или смесь веществ, количество и (или) концентрация которых превышают установленные для химических веществ, в том числе радиоактивных, иных веществ и микроорганизмов нормативы и оказывают негативное воздействие на окружающую среду» (статья 1). Таким образом, за-

грязнением обозначают процесс поступления в среду различных веществ после того, как их содержание в среде достигает некоторой нормируемой критической для человека величины – предельно допустимой концентрации (ПДК), превышение которой негативно для населения. Нормирование осуществляют государственные органы. К сожалению, содержание веществ в лишайниках не нормируется. Но и нормы для пищевых продуктов также не могут быть ориентиром. Так, ПДК в пищевых продуктах растительного происхождения составляет (мг/кг): 0,2 (As), 0,1–0,3 (Cr), 5–10 (Cu), 50 (Fe), 1500 (Mn), 0,5 (Ni), 0,2–0,5 (Pb), 0,1–0,3 (Sb), 10–25 (Zn) (Беспмятников, Кротов, 1985).

Но эти величины установлены для материала (зерно, овощи, фрукты), который сформировался в течение нескольких месяцев (вегетационный период), тогда как возраст отбираемых для анализов слоевищ лишайников превышает пять лет, а чаще этот показатель составляет более 10 лет. Кроме того, элементы в лишайники поступают из воздушной среды. Поэтому не удивительно, что приведенные выше значения ПДК элементов в пищевых продуктах намного ниже величин концентрации этих элементов в лишайниках

Т а б л и ц а 2

Концентрации (мг/кг сухой массы) обнаруженных элементов в слоевищах эпифитного лишайника *Hypogymnia physodes* (n = 3) со стволов ивы в долине р. Сходня в Тушино (Москва), собранных с интервалом 19,5 лет

Дата сбора Элемент	10.12.1990		16.12.2008	
	концентрация, мг/кг			
	средняя±ошибка	максимальная	средняя±ошибка	максимальная
Ag	3798±149	4046	2593±1590	5484
As	–	108*	–	54*
Ba	–	н/д	–	1825*
Br	26±13	40	–	н/д
Ca	244652±23321	287799	225802±58517	332564
Cl	3089±208	3422	2557±706	3373
Cr	–	519*	–	н/д
Cu	115±6	121	65±22	107
Fe	21993±1136	24250	8665±1893	10871
I	–	15517*	–	17344*
K	12625±341	13270	9525±1753	11312
Mn	988±60	1101	254±55	317
Ni	–	98*	–	29*
Pb	89±44	137	27±15	54
Rb	84±3	87	30±6	40
S	–	н/д	–	2541*
Sr	317±21	339	315±109	521
Ti	1113±210	1469	234±134	463
Zn	2009±935	3879	748±459	1583

*Элемент обнаружен лишь в одной пробе.

(табл. 1–5). Следовательно, при оценке показанных в табл. 1–5 данных необходимо ориентироваться на содержание этих элементов в лишайниках из «фоновых» участков или других регионов, для которых известна хотя бы качественная оценка состояния среды, т.е. «чистый» или «грязный» этот регион. В нашем случае таким подходящим для сравнения участком стал Центрально-Лесной заповедник (ЦЛЗ), расположенный в Тверской обл., примерно в 280 км на запад от Москвы. На этой территории в 1990 г. были собраны слоевища лишайника *Hypogymnia physodes*, в которых измерили концентрации 52 элементов (Второва, Маркерт, 1995). Эта величина (мг/кг) составила: 1,31 (As); 23 (Ba); 11,5 (Br); 810 (Ca); 2,23 (Cr); 10,9 (Cu); 664 (Fe); 3655 (K); 149 (Mn); 3,405 (Ni); 8,59 (Pb); 7,37 (Rb); 1300 (S); 0,265 (Sb); 6 (Sr); 0,193 (Th); 1,5 (V); 0,58 (Y); 72 (Zn). На основании сравнения показателей концентрации элементов в тканях исследованного вида с аналогичными данными из Западной Европы территория ЦЛЗ признана как удовлетворительно среднезагрязненная (Второва, Маркерт, 1995). Поскольку величины концентрации элементов в слоевищах того же вида из Подмосковья и Москвы много выше (табл. 1, 2, 4), то Московский регион следует от-

нести к сильно загрязненному. Данные табл. 1–5 показывают пространственную пятнистость распределения ряда элементов в одном пункте отбора, поскольку они были обнаружены лишь в одной из 3–5 лишайниковых проб, т.е. на одном из 3–5 деревьев участка. Это прежде всего As, Au, Ba, V, W, Y и некоторые другие. Однако большинство элементов (Ca, Cu, Fe, K, Mn, Pb, Rb, Sr, Ti, Zn) представлены практически во всех отобранных в оба срока образцах лишайников из всех перечисленных ранее мест. Полученные результаты позволяют провести анализ изменений величины концентрации элементов как во времени, так и в пространстве.

Варьирование концентрации элементов во времени

Изменение величин концентрации элементов во времени позволяют установить данные измерений образцов лишайников из Подмосковья (табл. 1), Тушино (табл. 2, 3) и Коньково (табл. 4). Различия показателей концентрации элементов в слоевищах из Подмосковья для большинства элементов, представленных в оба срока, статистически (критерий *t*) не достоверны. Только у Mn средняя концентрация за 18 лет с 1990 г. увели-

Таблица 3

Концентрации (мг/кг сухой массы) обнаруженных элементов в слоевищах эпифитного лишайника *Parmelia sulcata* ($n = 5$) со стволов ивы в долине р. Сходня в Тушино (Москва), собранных с интервалом 19,5 лет

Элемент	10.12.1990		16.12.2008	
	концентрация, мг/кг			
	средняя±ошибка	максимальная	средняя±ошибка	максимальная
Ag	702±296	1390	551±352	1699
As	35±15	65	39±11	61
Ba	–	н/д	–	309*
Br	–	н/д	–	27*
Ca	25640±7020	51853	69404±14930	120849
Cl	353±206	779	1713±253	2246
Cr	–	112*	71±57	292
Cu	51±14	81	96±16	138
Fe	18278±3707	30323	16572±2636	22365
K	11675±1718	18045	11655±1748	16966
Mn	623±366	1327	459±70	615
Ni	–	н/д	–	296*
Pb	–	39*	13±8	36
Rb	55±15	88	71±15	106
S	1106±468	2291	–	3304*
Sr	69±20	104	163±29	247
Ti	1656±238	2464	1140±115	1424
Y	–	65*	–	н/д
Zn	661±137	1143	867±154	1268

*Элемент обнаружен лишь в одной пробе.

чилась на порядок, а As, Ag, Ni, S, Sb не обнаружены в пробах, собранных в декабре 2008 г. (табл. 1).

На северо-западе Москвы (Тушино) различия во времени величин концентрации в слоевищах *H. physodes* для большинства элементов, представленных в оба срока, также статистически не достоверны. Только концентрации Fe, Mn, Pb и Rb значительно уменьшились за 19,5 лет. Ba и S не обнаружены в пробах 1989 г., а Br и Cr – в пробах 2009 г. (табл. 2). В слоевищах собранного здесь же вида *Parmelia sulcata* различия величин концентрации во времени статистически достоверны для Ca, среднее содержание которого за 19,5 лет увеличилось более чем в 2 раза. В пробах, собранных в 1989 г., не выявили Ba и Ni, а в пробах 2009 г. – Br и Y (табл. 3). Сравнение величин концентрации элементов в пробах лишайников двух видов, собранных в долине р. Сходня, показало, что статистически значимые различия в величинах концентрации между слоевищами *H. physodes* и *P. sulcata* в 1989 г. были у элементов Ag, Ca, Cl, Cu, Sr, а в 2009 г. – у Ca, Ti, причем из этих элементов талломы *H. physodes* в сравнении с другим видом содержали меньше только Ti.

На юго-западе Москвы (Коньково) различия во времени величин концентрации в слоевищах *H. physodes*, представленных в оба срока, статистически значимы для Fe, Mn, Ti, причем концентрация Mn за 17 лет увеличилась, а двух других элементов – уменьшилась. В пробах, собранных в 2009 г., здесь не обнаружены As, Ba, I, Ni и Y (табл. 4).

Варьирование концентрации элементов в пространстве. Этот показатель анализировали по величинам концентрации элементов в слоевищах лишайников *Hypogymnia physodes* и *Phaeophyscia orbicularis*. Сравнение величин концентрации элементов между собой в талломах *H. physodes* из разных мест показывает, что в конце 1980-х – начале 1990-х годов по этому показателю пробы из Тушина и Конькова различались по трем элементам, а в 2009 г. – по шести (табл. 6), при этом различия были обусловлены тем, что эти элементы отсутствовали в пробах либо из Тушина (знак «–») в табл. 6), либо из Конькова (знак «+»). В то же время в оба срока были статистически значимыми различия величин концентрации 9–11 элементов между пробами из Подмосковья и пробами из Тушина и Конькова, т.е. различия между пунктами

Таблица 4

Концентрации (мг/кг сухой массы) обнаруженных элементов в слоевищах эпифитного лишайника *Hypogymnia physodes* (n = 4) со стволов березы в Конькове в 150–200 м от ул. Профсоюзная в сторону санатория Узкое (Москва), собранных с интервалом 17 лет

Элемент	10.12.1990		16.12.2008	
	концентрация, мг/кг			
	средняя±ошибка	максимальная	средняя±ошибка	максимальная
Ac	–	33*	–	н/д
Ag	1605±915	4993	3200±141	3535
As	59±26	129	46±27	102
Ba	278±172	778	–	н/д
Br	24±10	50	34±9	58
Ca	154667±38563	296462	170775±15953	217461
Cl	2731±380	3846	3212±874	5651
Cu	86±13	112	88±22	150
Fe	23720±4544	33788	12029±2123	18210
I	4117±3179	16417	–	н/д
K	14076±2153	18727	13694±1503	18185
Mn	812±162	1224	3414±586	5172
Ni	39±28	144	–	н/д
Pb	42±29	147	41±23	84
Rb	66±14	93	39±5	53
S	1025±641	2979	2122±1144	5372
Sr	213±50	371	262±20	313
Ti	2385±521	4140	1000±157	1342
Y	–	73*	–	н/д
Zn	1572±727	4465	1196±279	1940

*Элемент обнаружен лишь в одной пробе.

в черте города были меньше, чем между пробами из тех же пунктов и из Подмосковья (табл. 6). В 1990 г. практически у всех элементов величина концентрации в пробах из Подмосковья была ниже, чем в лишайниках из черты города (табл. 6), тогда как в 2009 г. для ряда элементов величина концентрации в городе стала ниже по сравнению с Подмосковьем (в Тушине – Cl, Cu, Mn; в Конькове – Br, Cu, Mn).

Сад «Эрмитаж», бульвары Тверской и Чистопрудный расположены неподалеку друг от друга, поэтому для нас неожиданно статистически значимыми оказались различия величин концентрации элементов в слоевищах *Phaeophyscia orbicularis* с Чистопрудного бульвара с пробами того же вида из сада «Эрмитаж» (по 12 элементам) и Тверского бульвара (по 8 элементам), тогда как различия этого показателя между образцами с Тверского бульвара и из сада «Эрмитаж» были значимыми лишь для трех элементов (табл. 7), при этом они были обусловлены тем, что эти элементы отсутствовали в пробах либо из сада «Эрмитаж» (знак «+» в табл. 7), либо с Тверского бульвара (знак «-»). Лишайники с

Чистопрудного бульвара в сравнении с лишайниками из сада «Эрмитаж» содержат больше Ba, Cr, K, Sr, а в сравнении с пробами с Тверского бульвара – As, Ba, Sr. Также в слоевищах *P. orbicularis* с Чистопрудного бульвара обнаружены Ac, Au, V, W, не выявленные в талломах того же вида, собранных на деревьях сада «Эрмитаж» и Тверского бульвара.

Результаты проведенной работы свидетельствуют о значительном загрязнении среды обитания лишайников Московской региона. Если с конца 1980-х годов до середины 2006 г. в Москве число видов эпифитных лишайников увеличилось почти вдвое (Бязров, 2009), то за немногим более продолжительный период концентрации большинства измеренных в слоевищах *Hypogymnia physodes* элементов практически не изменились. Это подтверждает сделанный ранее вывод, что увеличение числа видов эпифитных лишайников и частоты встречаемости некоторых из них в Москве связано со снижением пресса кислотного загрязнения среды и ее нитрофикацией (Бязров, 2009). Наблюдаемые для ряда элементов различия во времени, возможно, связаны с пятнистостью их

Т а б л и ц а 5

Величины концентрации (мг/кг сухой массы) элементов в слоевищах лишайника *Phaeophyscia orbicularis* в пробах с деревьев Тверского, Чистопрудного бульваров и сада «Эрмитаж» (отбор проб проводили в июне 2007 г.)

Элемент	Тверской бульвар (n = 3)		Чистопрудный бульвар (n = 3)		Сад «Эрмитаж» (n = 3)	
	концентрация, мг/кг					
	средняя±ошибка	максимальная	средняя±ошибка	максимальная	средняя±ошибка	максимальная
Ac	–	н/д	–	1,4*	–	н/д
As	–	0,14*	1,1±0,4	1,8	–	н/д
Au	–	н/д	–	0,03*	–	н/д
Ba	3±1	3,9	30±1	30	10±3	13
Ca	3315±1152	4799	1470±284	1876	4512±222	4756
Cr	2,2±1,2	4	–	17*	1,7±0,6	2,2
Cu	6±2	9	7±2	11	5±1	7,5
Fe	2082±931	3941	1136±190	1486	4084±320	4547
K	582±110	733	647±80	789	327±47	421
Mn	22±6	31	28±4	35	13±4	21
Ni	–	н/д	–	0,8*	1,1±0,6	1,7
Pb	21,8±7,6	30	2,7±0,5	3	15,4±2,5	19
Rb	0,4±0,1	0,5	0,4±0,1	0,5	0,3±0,2	0,7
Sr	5±1	7	7±1	9	3±1	4
Th	–	н/д	–	н/д	1,4±0,6	2
Ti	5±2	7	9±2	13	11±3	14
V	–	н/д	–	5*	–	н/д
W	–	н/д	–	1,3*	–	1,2*
Zn	21±5	25	29±5	36	13±4	20

*Элемент обнаружен лишь в одной пробе.

Т а б л и ц а 6

Элементы со статистически значимыми различиями (критерий *t*) величин концентрации в слоевищах *Hypogymnia physodes* из разных мест их отбора и в разные сроки

Год	1990			2009		
	73 км	Тушино	Коньково	73 км	Тушино	Коньково
73 км	■	–Ac, <Ag, <Ca, <Fe, +I, <K, –Sb, <Sr, <Ti	<Ca, <Fe, +I, <K, <Rb, –Sb, <Sr, <Ti, +Y	■	+Ag, –Br, <Ca, >Cl, >Cu, +I, >Mn, +Ni, +S	+Ag, –Ba, >Br, <Ca, >Cu, <K, >Mn, <Rb, +S, <Sr, <Ti
Тушино		■	+Ac, –Cr, +Y		■	–Ba, +Br, –I, +Mn, –Ni

П р и м е ч а н и е: «–» – элемент представлен в сравниваемом пункте; «+» – элемент в сравниваемом пункте не обнаружен; «<» – величина концентрации больше, чем в сравниваемом пункте; «>» – величина концентрации меньше, чем в сравниваемом пункте.

пространственного распределения, поскольку в оба сравниваемых срока эти элементы, как правило, обнаруживали в одной из нескольких проб. Особенно незначительные изменения величин концентрации элементов во времени зафиксированы в талломах из Подмосковья (табл. 1). Величины концентрации элементов в слоевищах *H. physodes*, собранных в разные сроки в черте города (табл. 2, 3), отражают тенденцию к уменьшению этого показателя за сравниваемый период, но только у небольшого числа элементов. И

все же они как в Подмосковье, так и в Москве намного превышают уровни концентрации в талломах того же вида с территории среднезагрязненного ЦЛЗ (Второва, Маркерт, 1995), что позволяет сделать вывод о значительном загрязнении окружающей среды в Московском регионе.

Таким образом, анализ пространственного распределения величин концентрации элементов в слоевищах *H. physodes* показал (табл. 6), что по этому показателю в оба срока практически нет различий меж-

Т а б л и ц а 7

Элементы со статистически значимыми различиями (критерий *t*) величин концентрации в слоевищах *Phaeophyscia orbicularis* между разными местами отбора проб лишайника

Место	Чистопрудный бульвар	Сад «Эрмитаж»	Тверской бульвар
Чистопрудный бульвар	■	-As, -As, -Au, >Ba, <Ca, >Cr, <Fe, >K, <Pb, >Sr, +Th, -V, -W	-As, >As, -Au, >Ba, >Cr, -Ni, -V, -W
Сад «Эрмитаж»		■	+As, -Ni, -Th

П р и м е ч а н и е: «-» – элемент представлен в сравниваемом пункте; «+» – элемент не обнаружен в сравниваемом пункте; «<» – величина концентрации больше, чем в сравниваемом пункте; «>» – величина концентрации меньше, чем в сравниваемом пункте.

ду талломами, собранными в черте города (Тушино, Коньково). В то же время заметны различия между концентрациями ряда элементов в слоевищах из Подмосковья, с одной стороны, и собранными в городе (Тушино, Коньково), с другой.

Установлены пространственные различия величин концентрации элементов в слоевищах другого эпифитного вида *Phaeophyscia orbicularis*, собранных на расположенных неподалеку друг от друга трех участках в центре города (табл. 5, 7). По этому показателю отличаются пробы с Чистопрудного бульвара, где концентрации ряда элементов превышали этот показатель в пробах с Тверского бульвара и сада «Эрмитаж», тогда как между двумя последними участками различий по большинству параметров практически нет. Выявленные различия свидетельствуют о неоднородности центра Москвы по показателям загрязнения окружающей среды, что требует крупномасштабного обследования всей территории города в пределах Садового кольца для получения объективной картины территориальной дифференциации центра города по степени загрязнения окружающей среды. Поскольку варьирование концентрации элементов в пределах вида существенное, видимо, необходимо увеличить число образцов, отбираемых в сравниваемых точках, а также собирать одновозрастные слоевища.

Различия величин концентрации элементов между слоевищами *H. physodes* и *P. sulcata*, собранными

на одном участке (Тушино), подтверждает рекомендацию использовать для мониторинга, связанного с измерением содержания элементов, один вид лишайников (Бязров, 2002, 2005).

Обнаружение в талломах лишайников As и ряда других редких элементов подтверждает свойство лишайников концентрировать в своих телах элементы, что дает основание использовать лишайники для выявления редких элементов в окружающей среде. Мы полагаем, что результаты проведенного исследования, устанавливающие как базовый уровень концентрации избранных элементов в талломах трех видов лишайников, так и варьирование содержания этих веществ в слоевищах на исследованной территории во времени и пространстве, наряду с опубликованными данными об изменении видового состава эпифитных лишайников (Бязров, 2009), будут полезны для оценки современного состояния среды в Московском регионе, а кроме того, и станут «точкой отсчета» для последующего мониторинга состояния окружающей среды в городе и области на основе измерения концентрации элементов в слоевищах.

Работа выполнена по плану научных исследований Лаборатории экологического мониторинга в регионах АЭС и биоиндикации учреждения РАН Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова. Авторы благодарят анонимного рецензента за тщательный анализ рукописи, ее положительную оценку и сделанные ценные замечания, учтенные при ее доработке.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беспмятников Г.П., Кротов Ю.А. Предельно допустимые концентрации химических веществ в окружающей среде. Л., 1985. 528 с.

Бязров Л.Г. Видовое разнообразие лишайников Москвы // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101, вып. 3. С. 68–77.

Бязров Л.Г. Лишайники в экологическом мониторинге. М., 2002. 336 с.

Бязров Л.Г. Лишайники – индикаторы радиоактивного загрязнения. М., 2005. 476 с.

Бязров Л.Г. Эпифитные лишайники г. Москвы: современная динамика видового разнообразия. М., 2009. 146 с.

Второва В. Н., Маркерт Б. Мультиэлементный анализ растений лесных экосистем Восточной Европы // Изв. РАН. Сер. биол. 1995. Вып. 4. С. 447–454.

Инсаров Г.Э., Мучник Е.Э. Лишайники в условиях загрязнения воздуха в Москве // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. СПб, 2007. Т. 21. С. 404–434.

Общероссийский классификатор ингредиентов выбросов вредных веществ // Электр. ресурсы. Режим доступа: <http://citysoft.mosmap.ru/ClassIng/ClassIng.htm> (04.05.2010).

Пельгунова Л.А., Бязров Л.Г. Первые данные о концентрации элементов в слоевищах эпифитного лишайника на деревьях центра Москвы // Современная микология в России. Т. 2. Мат-лы 2-го Съезда микологов России. М., 2008. С. 534.

Пчелкин А.В. Распространение лишайников в Москве. М., 1998. Деп. в ВИНТИ (№ 2910-В98). 21 с.

Пчелкин А.В. Сравнение флоры лишайников Москвы и Приокско-Террасного заповедника // Экосистемы Приокско-Террасного биосферного заповедника. Пущино, 2005. С. 95–104.

Эмсли Д. Элементы. М., 1993. 256 с. (Перевод с английского).

Bargagli R. Determination of metal deposition patterns by epiphytic lichens // Toxicological & Environmental Chemistry. 1989. V. 18. P. 249–256.

Biazrov L.G., Adamova L.I. The estimation of some trace and toxic elements behaviour in Moscow city with help of lichens // Third International Conference on the Biogeochemistry of Trace Elements, 15–19 May 1995. Paris, France. Abstracts. Theme C: Evaluation and Management of Risk. 1995. C. 3.

Garty J., Fuchs C., Zisapel N., Galun M. Heavy metals in lichen *Caloplaca aurantia* from urban, suburban and rural regions in Israel. A comparative study // Water, Air, and Soil Pollution. 1977. V. 8. P. 171–188.

Jackson L.L., Ford J., Schwartzman D. Collection and chemical analysis of lichens for biomonitoring // Lichens as bioindicators of air quality. General technical report / Eds. K. Stolte et al. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station, Fort Collins, Colorado, 1993. P. 96–115.

Nieboer E., Ahmed H.M., Puckett K.J., Richardson D.H.S. Heavy metal content of lichens in relation to distance from a nickel smelter in Sudbury, Ontario // Lichenologist. 1972. V. 5. P. 292–304.

Nimis P.L., Andreussi S., Pittao E. The performance of two lichen species as bioaccumulators of trace metals // Science of the Total Environment. 2001. V. 275. P. 43–51.

Поступила в редакцию 25.05.2010

SPATIAL-TEMPORAL TRENDS OF SOME ELEMENTS CONCENTRATION IN THALLI OF EPIPHYTIC LICHENS FROM NEAR MOSCOW SITE AND SOME DISTRICTS OF MOSCOW CITY

L.G. Biazrov, L.A. Pelgunova

The comparison of values of concentration of some elements in thalli of epiphytic lichens collected in 1989–1992 and in 2008–2009 in Istra districts of the Moscow region (*Hypogymnia physodes*) and also in Moscow city: Тушино (*Hypogymnia physodes* and *Parmelia sulcata*) and Коньково (*Hypogymnia physodes*) is carried out. The results show to significant pollution of lichen habitats in the Moscow region. For the compared period the values of concentration of the majority measured elements in lichen thalli practically have not changed. The especially insignificant changes of values of concentration of elements in time are fixed in thalli from Istra district. The values of concentration of elements in *H. physodes* thalli collected in different terms in Moscow city boundaries show the tendency of reduction of this parameter for the compared period but only at small number of elements. The analysis of spatial distribution of values of concentration of elements in *H. physodes* thalli has shown that on this parameter in both terms practically there are no distinctions between thalli collected in Moscow city boundaries (Tushino, Kon'kovo). At the same time are appreciable distinctions between concentration of some elements in thalli from Istra district and collected in city (Tushino, Kon'kovo). Also are established the spatial distinctions of values of concentration of elements in thalli of epiphytic lichen *Phaeophyscia orbicularis* collected in city centre on the three sites located nearby from each other.

Key words: lichens, monitoring, pollution, concentration, elements, temporal and spatial variation, environment, Moscow city, Moscow region.

Сведения об авторах: Бязров Лев Георгиевич – вед. научн. сотр. Института проблем экологии и эволюции РАН, канд.биол.наук (lev.biazrov@rambler.ru); Пельгунова Любовь Андреевна – науч. сотр. Института проблем экологии и эволюции РАН (platon@sevin.ru).

УДК 581.9(470.317)

ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ФЛОРЫ СЕВЕРО-ВОСТОКА КОСТРОМСКОЙ ОБЛАСТИ (БАССЕЙН Р. ВОХМА)

Н.Г. Прилепский

В статье приведен географический анализ флоры северо-востока Костромской обл. – одного из наименее изученных с точки зрения ботаники районов Центральной России. Своеобразие растительного покрова района определяется его пограничным статусом в системе ботанико-географического районирования. Географический анализ проводится на основании выделения долготных (15) и широтных (8) географических групп.

Ключевые слова: Костромская область, флора, географический анализ.

Активная эксплуатация территорий средней полосы Европейской России существенно изменила естественное биоразнообразие этого региона, поэтому особое значение приобретает исследование тех участков в составе Нечерноземного центра, где хозяйственная деятельность человека еще не уничтожила полностью природные сообщества. Одним из наиболее интересных в этом отношении районов является северо-восток Костромской обл. Исторически сложилось так, что растительный покров области оказался исследован хуже, чем флора и растительность сопредельных с ней Ярославской, Нижегородской, Кировской и Вологодской областей, и в то же время крайне неравномерно (Прилепский и др., 1991; Прилепский, 1992а, 1992б; 2009; Тихомиров и др., 1998). На протяжении более двух столетий изучалась в основном западная, более густонаселенная и более легкодоступная часть области (в прошлом – губернии). Что касается ее северо-восточных административных районов (Вохомского, Павинского и Октябрьского), то они до недавнего времени оставались своего рода «белым пятном» на ботанической карте средней полосы Европейской России. В связи с этим проведенное нами в 1988–1993 гг. исследование флоры северо-востока Костромской обл. (бассейн р. Вохма), результатом которого является настоящая публикация, продолжает оставаться актуальным.

Своеобразие растительного покрова района определяется особенностями его географического (в первую очередь ботанико-географического) положения. Район непосредственно примыкает к той части Русской равнины, природа которой издавна привлекала внимание ученых как форпост сибирской тайги в пределах Восточной Европы. В системе флористического районирования территория исследования относится к Североевропейской провинции Циркумбореальной

области Бореального подцарства Голарктического царства (Тахтаджян, 1978). В системе флористического районирования европейской части СССР, предложенной Ан.А. Федоровым (1979), район исследования входит в состав Заволжско-Уральского округа Западно-Сибирской провинции Евро-Сибирской подобласти Северо-Голарктической области Голарктического царства. В системе ботанико-географического районирования (Исаченко, Лавренко, 1980) изучаемая территория находится на севере подзоны (полосы) южной тайги, практически на границе Валдайско-Онежской подпровинции Североевропейской таежной провинции и Камско-Печорско-Западноуральской подпровинции Урало-Западносибирской таежной провинции Евразийской таежной (хвойнолесной) области. В системе геоботанического районирования (Геоботаническое районирование Нечерноземья..., 1989) район расположен на севере подзоны (полосы) южной тайги, на границе Северо-Галичского округа Северодвинско-Верхнеднепровской подпровинции Североевропейской таежной провинции и Среднеунжинско-Верхневелжского округа Камско-Печорско-Западноуральской подпровинции Урало-Западносибирской таежной провинции Евразийской таежной (хвойнолесной) области. Граница пересекает район исследования почти строго в широтном направлении: южная часть района (юг Вохомского и Октябрьского административных районов) относится к Урало-Западносибирской таежной провинции, а центральная и северная (Павинский р-н, большая часть Вохомского и север Октябрьского административных районов) – к Североевропейской таежной провинции. На карте «Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий» (1996) район находится на границе восточноевропейских (прибалтийско-ветлужских) и приуральских лесов

подзоны южной тайги таежной зоны. Характерным для района является присутствие во флоре целого ряда видов сибирского происхождения, не встречающихся в других флористических округах европейской части страны. В их числе такие лесообразующие породы как *Abies sibirica*, *Larix sibirica*, кустарники *Lonicera pallasii*, *Ribes hispidulum*, кустарниковая лиана *Atragene sibirica* и многие травянистые растения (*Actaea erythrocarpa*, *Cacalia hastata*, *Ranunculus monophyllus* и др.).

Кроме значительного участия в растительном покрове района сибирских видов и расположения района на севере подзоны (полосы) южной (а, возможно, и на юге средней – Н.Г. Прилепский (2010)) тайги, своеобразие флоры района определяется следующими основными факторами:

1) расположением района на южных отрогах возвышенности Северные Увалы (Письмеров, 1977; Курнаев, 1982);

2) неравномерной (на севере – незначительной) сельскохозяйственной освоенностью территории;

3) отсутствием на территории района крупных железнодорожных и автомобильных магистралей.

По данным наших исследований, флора северо-востока Костромской области насчитывает 592 вида сосудистых растений, входящих в 290 родов и 90 семейств, причем 549 видов (92,7% от общего числа видов) приходится на долю аборигенной флоры, а 43 вида (7,3%) являются антропогенными (антропохорными) растениями (заносные растения и ускользящие из культуры интродуценты) (Цвелев, 2000). Заносные (адвентивные) виды и интродуценты, натурализовавшиеся на территории района исследования и включенные в список естественной флоры (*Elodea canadensis*, *Impatiens parviflora*, *Epilobium adenocaulon* и др.), составляют антропогенную группу (антропогенный компонент флоры). Антропогенный компонент фактически не является географическим элементом флоры (Цвелев, 1988) и в дальнейшем в силу своей специфики при географическом анализе не учитывается.

Для выяснения особенностей флоры и истории ее формирования проведен анализ составляющих ее географических элементов. В ходе анализа был использован метод биогеографических координат, разработанный Б.А. Юрцевым (1968). Сущность метода состоит в определении координат флоры в системе биогеографического разделения Земли. Для равнинных флор определяются биогеографические «широ-

та» и «долгота». «Широта» устанавливается по соотношению во флоре различных широтных (зональных) групп видов, «долгота» – по соотношению различных долготных (провинциальных) групп. Объединение видов в широтные группы проводилось на основании их преимущественной зональной приуроченности (принцип «центра тяжести ареала» по Б.А. Юрцеву, 1968); при определении долготных групп учитывалась вся амплитуда меридионального распространения (принцип «крайних пределов»), но без излишней детализации¹.

Незначительное захождение ареала вида в тот или иной долготный географический сектор не учитывалось. Наша классификационная схема в отношении долготных групп наиболее близка к схеме, предложенной Н.Б. Октябрьской (1985) и авторами «Определителя растений Мещеры» (1986–1987). Синантропная часть ареалов видов при определении географических групп (в тех случаях, когда она может быть достоверно установлена) нами не учитывалась (исключение составляют некоторые плюрирегиональные виды, для которых сделаны соответствующие оговорки (Прилепский, Карпухина, 1994)).

Для определения границ ареалов видов флоры использовали следующие основные источники (предпочтение отдавалось тем из них, в которых содержатся карты распространения тех или иных видов): «Флора СССР», 1934–1964; Hulten, 1958, 1962–1971, 1968; «Арктическая флора СССР», 1960–1987; «Флора Еуропаеа», 1964–2001; «Ареалы растений флоры СССР», 1965–1976; Meusel et al., 1965–1992; Егорова, 1966; Скворцов, 1968; «Биологическая флора Московской области», 1974–2003; «Флора северо-востока европейской части СССР», 1974–1977; «Флора европейской части СССР», 1974–1989; Цвелев, 1976; «Злаки Украины», 1977; «Ареалы деревьев и кустарников СССР», 1977–1986; «Флора Центральной Сибири», 1979; «Атлас ареалов и ресурсов...», 1980; «Сосудистые растения советского Дальнего Востока», 1985–1996; «Флора Сибири», 1987–2003; «Ареалы лекарственных и родственных им растений», 1990; «Флора Восточной Европы», 1996–2004, и др. На основании анализа ареалов видов аборигенной флоры района выделено 8 широтных и 15 долготных групп.

Широтные группы

1. Аркто-альпийская (А). Включает 1 вид (*Juncus trifidus*), свойственный как Арктике, так и альпийско-

¹Принимая во внимание специфику географического положения района, мы при выделении долготных групп в первую очередь учитывали характер распространения видов в пределах Евразии и, в особенности, Европы.

му поясу более южных гор умеренной зоны северного полушария.

2. Гипоарктическая (НА). Включает виды, происхождение и преимущественное распространение которых связано с гипоарктическим ботанико-географическим поясом (Юрцев, 1966), т.е. с северной тайгой, лесотундрой и значительной частью тундровой зоны (подзона южных тундр и большая часть подзоны типичных (мохово-лишайниковых) тундр): *Vaccinium uliginosum*, *Petasites frigidus*, *Rubus chamaemorus* и др.

3. Гипоаркто-бореальная (и бореально-гипоарктическая) (НА-В). Включает виды, широко распространенные как в пределах Гипоарктики, так и в зоне тайги (вплоть до подзоны южной тайги): *Carex globularis*, *Eriophorum vaginatum*, *Ledum palustre*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Rubus arcticus* и др.

4. Бореальная (В). Включает виды, происхождение и преимущественное распространение которых связано с таежной зоной (Крылов, 1898; Толмачев, 1943, 1949, 1951, 1954, и др.): *Abies sibirica*, *Larix sibirica*, *Picea × fennica*, *Linnaea borealis*, *Vaccinium myrtillus*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea* и др.

5. Бореально-неморальная (и неморально-бореальная) (В-Н). Включает виды, широко распространенные в южных частях таежной зоны (преимущественно в подзоне южной, иногда и на юге подзоны средней тайги) и в зоне широколиственных лесов: *Daphne mezereum*, *Frangula alnus*, *Lonicera xylosteum*, *Aegopodium podagraria*, *Equisetum hyemale*, *Lathyrus vernus*, *Paris quadrifolia*, *Scrophularia nodosa*, и др.

6. Неморальная (Н). Включает виды, происхождение и преимущественное распространение которых связано с зоной широколиственных лесов (Клеопов, 1941, 1990): *Tilia cordata*, *Ulmus glabra*, *U. laevis*, *Anemonoides ranunculoides*, *Galeobdolon luteum*, *Pulmonaria obscura*, *Ranunculus cassubicus*, *Viola mirabilis* и др.

7. Лесостепная и степная (LS-S). Включает виды, распространенные главным образом в лесостепи (луговостепной подзоне² степной зоны³ (Лавренко, 1956, Степи Евразии, 1991)) (*Chamaecytisus ruthenicus*, *Astragalus danicus*, *Bunias orientalis*, *Galium verum*, *Silene tatarica*, *Thalictrum minus* и др.), а также южные виды, связанные с аллювием крупных рек (*Petasites spurius* и др.).

8. Плуризональная (PZ). Включает виды, характеризующиеся значительным распространением в не-

скольких природных зонах умеренного пояса северного полушария, а также плурирегиональные виды⁴: *Alisma plantago-aquatica*, *Carduus crispus*, *Plantago major*, *Potamogeton natans*, *Sonchus arvensis*, *Thlaspi arvense*, *Typha latifolia* и др.

Во флоре в целом, как и в большинстве растительных сообществ, преобладают бореальные виды, причем их доля составляет, как правило, не менее 50% от общего числа видов (так, во флоре района их насчитывается 290 видов или 52,8% от общего числа видов аборигенной флоры). Такое соотношение вполне согласуется с зональным положением района исследования. Наиболее существенна роль бореальных видов в хвойных лесах, с которыми и связано их происхождение. Значительно их участие и в луговых сообществах. Бореальные виды не являются преобладающей группой лишь в сообществах водной и прибрежно-водной растительности, сорно-рудеральной растительности и агрофитоценозах.

Гипоарктобореальные и гипоарктические виды, доля которых во флоре в целом невелика (17 видов; 3,1%), приурочены, главным образом, к наиболее «северным» типам растительности изученного района – заболоченным хвойным лесам (сфагновым ельникам и соснякам) и переходным болотам, где они играют существенную роль в сложении сообществ. В хвойных лесах других типов их участие значительно снижается.

Доля бореально-неморальных и неморальных видов во флоре района довольно велика (60 видов; 11%). Виды этих групп представлены прежде всего в заболоченных хвойных лесах, а также в сероольшаниках и луговых сообществах. Особенно значительна их роль в темнохвойных лесах неморальнотравяно-кисличных и травяных, расположенных в долинах рек и на склонах к ним, где создаются особенно благоприятные микроклиматические и почвенные условия для существования видов неморального комплекса. В заболоченных хвойных лесах и сообществах переходных болот участие бореально-неморальных видов крайне незначительно, а неморальные виды в них вообще не встречаются. Очень слабо представлены эти группы и в сообществах сорно-рудеральной растительности, а в сообществах водной и прибрежно-водной растительности и агрофитоценозах бореально-неморальные и неморальные виды отсутствуют.

Лесостепные и степные виды не играют существенной роли во флоре района (15 видов; 2,7%). Встречаются они почти исключительно на лугах

²Подзона луговых степей и остепненных лугов по Е.М. Лавренко (1980).

³Некоторые виды характеризуются значительным распространением и в более южных частях степной зоны.

⁴Отнесение плурирегиональных видов к плуризональной широтной группе носит условный характер, поскольку эти виды не являются зональными (Определитель растений Мещеры, 1986–1987).

(за исключением избыточно увлажненных), а также в сообществах аллювиальных наносов и сорно-рудеральной растительности. Их участие в растительном покрове района незначительно.

Плюризональные виды по численности занимают второе место во флоре района (166 видов; 30,2%) и играют заметную роль в сложении большинства растительных сообществ. Особенно велика их роль в азональных сообществах водной и прибрежно-водной растительности, сорно-рудеральной растительности и агрофитоценозах, где они преобладают над бореальными видами. Несколько меньше их участие в интразональных сообществах пойменных лугов, а также в сообществах суходольных лугов, вырубков и лесных дорог. В то же время для коренных сообществ хвойных лесов плюризональные виды мало характерны. В заболоченных хвойных лесах они практически не встречаются.

Долготные группы

1. Плюрирегиональная (Р). Включает виды, характеризующиеся значительным распространением по крайней мере в трех флористических царствах (Камелин, 1973): *Capsella bursa-pastoris*, *Chenopodium album*, виды р. *Lemna*, *Phragmites australis*, *Potamogeton pectinatus*, *Pteridium aquilinum* и др. Часто такие виды называют космополитными (космополитическими), что неоднократно подвергалось критике (Камелин, 1973; Толмачев, 1974, и др.); более корректно использование термина «гемикосмополиты» (Октябрева, 1985).

2. Евразийско-североамериканская (преимущественно Голарктическая) (Е-А-НА). Включает виды, широко распространенные в Европе, внетропической Азии, Северной Америке, а в большинстве случаев – и в Северной (внетропической) Африке, т.е. в пределах Голарктического флористического царства (Тахтаджян, 1978): *Linnaea borealis*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Alisma plantago-aquatica*, *Calla palustris*, *Caltha palustris*, *Comarum palustre*, *Equisetum arvense*, *Goodyera repens*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Lycopodium clavatum*, *Menyanthes trifoliata*, *Oxalis acetosella*, *Utricularia vulgaris* и др. Некоторые виды имеют небольшие фрагменты ареала в южном полушарии (Южной Америке, Африке или Австралии).

3. Евразийская (преимущественно Палеарктическая) (Е-А). Включает виды, широко распространенные в Европе и внетропической Азии (до Тихого океана), а в большинстве случаев – и в Северной Африке, т.е. в пределах Палеарктики: *Pinus sylvestris*, *Populus tremula*, *Padus avium*, *Salix caprea*, *Maianthemum bifolium*, *Rubus saxatilis*, *Sagittaria sagittifolia* и др.

4. Евросибирская (Е-S). Включает виды с ареалом, охватывающим большую часть Европы и Сибири (без Дальнего Востока), а в ряде случаев – и северные районы Казахстана. В пределах группы выделяются две подгруппы: а) собственно евросибирская (*Betula pubescens*, *Salix viminalis*, *S. rosmarinifolia*, *Dactylorhiza fuchsii*, *Fragaria vesca*, *Paris quadrifolia*, *Polemonium caeruleum* и др.); б) европейско-западносибирская (включает виды, распространение которых на востоке ограничено Западной Сибирью: *Frangula alnus*, *Lonicera xylosteum*, *Salix cinerea*, *S. pentandra*, *Aegopodium podagraria*, *Carex rhizina*, *Geum rivale*, *Ranunculus acris*, *Stellaria holostea* и др.).

5. Европейская (паневропейская) (Е). Включает виды, распространенные на большей части территории Европы, иногда с локальными участками ареала в горах Средиземноморья, Кавказа и Малой Азии: *Ulmus glabra*, *U. laevis*, *Sorbus aucuparia*, *Salix starkeana*, *S. myrsinifolia*, *S. aurita*, *Actaea spicata*, *Anemonoides nemorosa*, *A. ranunculoides*, *Asarum europaeum*, *Corydalis solida*, *Galeobdolon luteum*, *Galium mollugo*, *Melampyrum nemorosum*, *Pulmonaria obscura*, *Ranunculus cassubicus* и др. Ареал некоторых видов заходит в Западную Сибирь.

6. Европейско-древнесредиземноморская (Е-АМ). Включает два вида, распространенных на территории Европы и Древнего Средиземноморья (в понимании М.Г.Попова (1927)): *Plantago lanceolata*, *Epilobium nervosum* (преимущественно восточноевропейско-древнесредиземноморский вид).

7. Евросибирско-древнесредиземноморская (Е-S-АМ). Включает виды, распространенные на территории Европы, Сибири и Древнего Средиземноморья. В пределах группы выделяются две подгруппы: а) собственно евросибирско-древнесредиземноморская (*Seseli libanotis*, *Sinapis arvensis*, *Vicia angustifolia* и др.); б) европейско-западносибирско-древнесредиземноморская (*Salix alba*, *Rubus caesius*, *Artemisia absinthium*, *Lepidium ruderales*, *Melilotus officinalis*, *Sisymbrium loeselii* и др.).

8. Европейско-североамериканская (амфиатлантическая) (Е-НА). Включает виды, распространенные на большей части территории Европы и в Северной Америке (преимущественно в ее восточной, приатлантической части): *Carex echinata*, *Dryopteris cristata*, *Veronica officinalis* и др.

9. Евросибирско-североамериканская (Е-S-НА). Включает виды, распространенные в Европе, Сибири и Северной Америке. В пределах группы выделяются две подгруппы: а) собственно евросибирско-североамериканская (*Potamogeton obtusifolius*, *Sagina procumbens* и др.); б) европейско-западносибирско-североамериканская (*Botrychium multifidum*, *Carex*

nigra, *C. pallescens*, *C. pseudocyperus*, *Dryopteris filix-mas*, *Luzula multiflora* и др.).

10. Восточноевропейско-азиатско-североамериканская (ЕЕ-А-NA). Включает виды, распространенные в Восточной Европе (в пределах Русской равнины), умеренной зоне Азии и Северной Америки: *Rosa acicularis*, *Rubus arcticus*, *Cinna latifolia*, *Nymphaea tetragona*, *Petasites frigidus*, *Viola selkirkii* и др. Ареал некоторых видов заходит в Фенноскандию.

11. Восточноевропейско-азиатская (ЕЕ-А). Включает виды, распространенные в Восточной Европе и умеренной зоне Азии (до Тихого океана): *Aconitum septentrionale*, *Actaea erythrocarpa*, *Agrostis clavata*, *Carex globularis*, *Diplazium sibiricum*, *Glyceria lithuanica* и др. Ареал некоторых видов заходит в Фенноскандию.

12. Восточноевропейско-сибирская (ЕЕ-S). Включает виды, распространенные в Восточной Европе и Сибири. Ареал некоторых видов заходит в Фенноскандию. В пределах группы выделяются две подгруппы: а) собственно восточноевропейско-сибирская (*Crepis sibirica*, *Delphinium elatum*); б) восточноевропейско-западносибирская (*Heracleum sibiricum* и др.).

13. Восточноевропейская (ЕЕ). Включает виды, распространенные преимущественно в пределах Русской равнины: *Picea × fennica*, *Alchemilla baltica*, *A. conglobata*, *Valeriana wolgensis* и др. Ареал некоторых видов заходит в Западную Сибирь или Фенноскандию.

14. Азиатская (А). Включает виды, распространенные в пределах умеренной зоны Азии (до Тихого океана), ареал которых заходит лишь в восточную (северо-восточную) часть Русской равнины: *Swida alba*, *Cacalia hastata*, *Ranunculus monophyllus*, *Rubus humilifolius*.

15. Сибирская (S). Включает виды, распространенные в пределах Сибири, ареал которых заходит в восточную (северо-восточную) часть Русской равнины: *Abies sibirica*, *Larix sibirica*, *Lonicera pallasii*, *L. × subarctica*, *Atragene sibirica*, *Ribes hispidulum* (преимущественно западносибирский вид).

Отметим, что виды долготных групп 11, 12, 14 и 15 тяготеют в своем распространении к Сибири (имеют в этом регионе «центр тяжести ареала») и нередко трактуются как «сибирские» (в широком смысле слова) (Цинзерлинг, 1934; Мишкин, 1953; Миняев, 1965; Флора северо-востока..., 1974-1977; Раменская, 1983; Флора северо-востока европейской части СССР как ботанико-географическая система, 1987, и др.)⁵.

Спектр долготных географических групп видов флоры отражает явное преобладание во флоре района видов, характеризующихся значительным долготным распространением (евразийско-североамериканская, евразийская и евросибирская группы), – 338 видов (61,6% от общего числа видов аборигенной флоры). Наиболее значительно представлены в перечисленных группах бореальные виды (188 видов; 34,2% от общего числа видов аборигенной флоры или немногим менее 2/3 всех бореальных видов флоры). Среди них значительная часть представителей таких характерных для таежной зоны групп, как плауны, хвощи, папоротники, осоковые, грушанковые, вересковые и др. (Крылов, 1898; Богдановская-Гиенэф, 1946; Толмачев, 1954 и др.; Хохряков, 1965). Эти виды тяготеют в изученном районе, прежде всего, к хвойным (в том числе заболоченным) лесам и переходным болотам. Существенную роль в названных долготных группах играют также плюризональные виды (100 видов; 18,2% от общего числа видов аборигенной флоры района) – преимущественно водные (*Butomus umbellatus*, *Hippuris vulgaris*, виды рода *Myriophyllum*, *Nuphar lutea*, *Potamogeton natans*, *Scirpus lacustris* и др.), водно-болотные (*Equisetum fluviatile*, *E. palustre*, *Oenanthe aquatica*, *Rorippa amphibia* и др.), луговые (виды рода *Cerastium*, *Dactylis glomerata*, *Leucanthemum vulgare*, *Phleum pratense*, *Poa pratensis* и др.) и сорные (*Carduus crispus*, *Fallopia convolvulus*, *Sonchus arvensis*, *Thlaspi arvense* и др.) растения, приуроченные к аazonальным и интразональным сообществам и всевозможным нарушенным местообитаниям.

Доля бореально-неморальных и особенно неморальных видов в евразийско-североамериканской, евразийской и евросибирской группах относительно невелика (41 вид; 7,5% от общего числа видов аборигенной флоры: *Daphne mezereum*, *Frangula alnus*, *Lonicera xylosteum*, *Padus avium*, *Viburnum opulus*, *Aegopodium podagraria*, *Lathyrus vernus*, *Paris quadrifolia*, *Stellaria holostea*, *Viola mirabilis* и др.). К этим долготным группам относится подавляющее большинство (более 2/3) гипоарктобореальных и гипоарктических видов флоры (прежде всего представителей семейств Ericaceae и Rufolesae), но относительно видов других широтных групп их участие в евразийско-североамериканской, евразийской и евросибирской долготных группах незначительно (12 видов; 2,2% от общего числа видов аборигенной флоры: *Salix phylicifolia*, *Andromeda polifolia*,

⁵Виды с восточноевропейско-азиатско-североамериканским типом ареала (группа 10), генетически близкие к «сибирским» (s.l.) видам (Мишкин, 1953) и тождественные им по характеру распространения в пределах Европы, в составе европейских флор могут рассматриваться как «условно сибирские» (Миняев, 1965).

Arctostaphylos uva-ursi, *Ledum palustre*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *Eriophorum vaginatum*, *Rubus chamaemorus*, и др.). Суммарное количество лесостепных и степных видов, представленных в обсуждаемых долготных группах, еще ниже (7 видов; 1,3% от общего числа видов аборигенной флоры: *Astragalus danicus*, *Bunias orientalis*, *Galium verum*, *Thalictrum minus* и др.).

Весьма значительно участие во флоре видов с европейским (паневропейским) типом ареала (102 вида; 18,6%). Особенно велика их роль в незаболоченных темнохвойных лесах района. В пределах европейской долготной группы преобладают бореальные виды (52 вида; 9,6% от общего числа видов аборигенной флоры: *Sorbus aucuparia*, *Salix aurita*, *S. myrsinifolia*, *S. starkeana*, *Cirsium palustre*, *Dactylorhiza maculata*, *Juncus effusus*, *Melampyrum sylvaticum*, *Nardus stricta*, *Trollius europaeus* и др.), но существенно возрастает относительная роль бореально-неморальных и неморальных видов (25 видов; 4,5%: *Ulmus glabra*, *U. laevis*, *Actaea spicata*, *Anemonoides ranunculoides*, *A. nemorosa*, *Corydalis solida*, *Ficaria verna*, *Galeobdolon luteum*, *Melampyrum nemorosum*, *Pulmonaria obscura*, *Ranunculus cassubicus* и др.). Подчеркнем, что к европейской группе относится большинство неморальных видов (2/3 общего числа неморальных видов флоры). Участие плюризональных видов в этой группе довольно существенно (20 видов; 3,6%). Это преимущественно водные (*Alisma lanceolatum*, *Callitriche cophocarpa*, *Potamogeton acutifolius*, *P. trichoides* и др.) и сорные (*Arctium minus*, *Cirsium vulgare*, *Matricaria perforata*, *Spergula arvensis* и др.) растения. Европейская группа включает и ряд лесостепных и степных видов (5 видов; 0,9%: *Chamaecytisus ruthenicus*, *Silene tatarica* и др.).

Присутствие во флоре района целого ряда видов, тяготеющих в своем распространении к Сибири (восточноевропейско-азиатская, восточноевропейско-сибирская, азиатская и собственно сибирская группы – всего 26 видов; 4,7%) объясняется своеобразием географического (в первую очередь ботанико-географического) положения района (см. выше) и историческими связями его флоры с сибирской флорой (Ильинский, 1919; Жадовский, 1920; Белозеров, 1949).

Среди «сибирских» (в широком понимании) видов существенно преобладают бореальные виды (20 видов; 3,6% от общего числа видов аборигенной флоры или немногим менее 80% от общего числа «сибирских» (s.l.) видов). К ним относятся такие древесные породы, как *Abies sibirica* и *Larix sibirica*, кустарники *Lonicera pallasii*, *Ribes hispidualum* и *Swida alba*, ку-

старниковая лиана *Atragene sibirica*, а также целый ряд характерных «сибирских» (s.l.) видов травянистых растений (*Aconitum septentrionale*, *Actaea erythrocarpa*, *Cacalia hastata*, *Delphinium elatum*, *Diplazium sibiricum*, *Rubus humilifolius* и др.). Многие из вышеперечисленных видов играют весьма заметную роль в растительном покрове района, придавая ему местами «характер сибирской тайги» (Жадовский, 1920). Отметим, что особенно велико участие «сибирских» (s.l.) видов в темнохвойных травяных и неморально-травяно-кисличных лесах, т.е. в тех же сообществах, к которым тяготеют в своем распространении виды неморального комплекса (см. выше).

Участие плюрирегиональных видов (см. выше) во флоре района не очень велико (22 вида; 4,0%). Они приурочены главным образом к всевозможным сорным и водным местообитаниям, т.е. входят в состав азональных сообществ.

Европейско-североамериканская и евросибирско-североамериканская группы характеризуются во флоре района небольшим участием (21 вид; 3,8%). Как и во многих других группах, здесь преобладают бореальные виды (11 видов; 2,0% от общего числа видов аборигенной флоры: *Carex nigra*, *C. palleescens*, *Dryopteris cristata*, *Luzula multiflora* и др.). Отметим, что к евросибирско-североамериканской долготной группе относится и единственный арктоальпийский вид нашей флоры – *Juncus trifidus*.

Виды, ареал которых охватывает часть Древнего Средиземноморья (европейско-древнесредиземноморская и евросибирско-древнесредиземноморская группы) не играют существенной роли во флоре района (14 видов; 2,6%). Они представлены прежде всего сорными плюризональными видами (*Lepidium ruderales*, *Melilotus officinalis*, *Sinapis arvensis*, *Sisymbrium loeselii* и др.).

Восточноевропейско-азиатско-североамериканская группа («условно сибирские» виды по Миняеву, 1965) насчитывает 13 видов (2,4%) и представлена во флоре преимущественно бореальными видами (*Rosa acicularis*, *Calamagrostis purpurea*, *Nymphaea tetragona*, *Viola selkirkii* и др. – всего 11 видов или 2,0% от общего числа видов аборигенной флоры), некоторые из которых играют довольно существенную роль в растительных сообществах. Присутствие этих растений во флоре района, наряду с участием во флоре целого ряда «сибирских» (s.l.) видов (см. выше), придает растительному покрову особое своеобразие. Наиболее узким географическим ареалом характеризуются виды, относящиеся к восточноевропейской долготной группе (10 видов; 1,9%). Это, в первую очередь, бореальные виды (*Alchemilla*

baltica, *A. conglobata*, *Valeriana wolgensis* и др.), среди которых основная лесообразующая порода района и значительной части севера Русской равнины в целом – *Picea × fennica*. На основании анализа географических групп отметим следующее.

1. В зональном плане для флоры в целом, как и для большинства растительных сообществ, характерно преобладание бореальных видов, что вполне согласуется с зональным положением района исследования; бореальные виды преобладают также в большинстве долготных групп. Довольно существенную роль во флоре играют бореально-неморальные и неморальные виды. Плуризональная группа представлена большим числом видов, приуроченных в основном к сообществам аazonальной и интразональной растительности.

2. В долготном отношении наиболее значительно представлены во флоре района виды с обширными ареалами (евразийско-североамериканские, евразийские и евросибирские). Довольно существенную роль во флоре играют виды европейской долготной группы. Участие видов, тяготеющих в своем распространении к Сибири, во флоре в целом менее значительно, однако оно заметно возрастает в коренных сообществах района (темнохвойных лесах).

3. Преобладание видов с обширными ареалами, наряду с неоднородностью состава слагающих флору долготных и широтных географических групп и отсутствием во флоре эндемичных таксонов, свидетельствует о преимущественно миграционном характере флоры и ее относительной молодости (Определитель растений Мещеры, 1986–1987).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ареалы деревьев и кустарников СССР / С.Я.Соколов, О.И.Связева, В.А.Кубли. Л., 1977–1986. Т. 1–3.
- Ареалы лекарственных и родственных им растений СССР. 2-е изд. Л., 1990. 222 с.
- Ареалы растений флоры СССР. Л., 1965–1976. Вып. 1–3.
- Арктическая флора СССР. М.;Л., 1960–1987. Вып. 1–10.
- Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. М., 1980. 340 с.
- Белозеров П.И. Растительность и животный мир Костромской области / П. Белозеров, М. Торопова, В. Макридин. Кострома, 1949.
- Биологическая флора Московской области. М., 1974–2003. Вып. 1–15.
- Богдановская-Гиенэф И.Д. О происхождении флоры бореальных болот Евразии // Мат-лы по истории флоры и растительности СССР. М.;Л., 1946. Вып. 2. С. 425–468.
- Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части СССР. Л., 1989. 61 с.
- Егорова Т.В. Осоки СССР. Виды подрода *Vignea*. М.;Л., 1966. 266 с.
- Жадовский А.Е. Растительность Костромской губернии // Тр. по установлению губерн., уезд. и волост. границ по экономич. признакам. 1920. Вып. 4. С. 3–18.
- Злаки Украины / Под ред. Ю.Р.Шеляг-Сосонко. Киев, 1977. 518 с.
- Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий (карта) / Отв. ред. Г.Н. Огуреева. М., 1 : 8 000 000. М., 1996.
- Ильинский Н.В. Естественно-исторический очерк Никольского уезда. Вологда, 1919. 15 с.
- Исаченко Т.И., Лавренко Е.М. Ботанико-географическое районирование // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 10–20.
- Камелин Р.В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л., 1973. 353 с.
- Клеопов Ю.Д. Основные черты развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР // Мат-лы по истории флоры и растительности СССР. М.;Л., 1941. Вып. 1. С. 183–256.
- Клеопов Ю.Д. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Киев, 1990. 350 с.
- Крылов П.Н. Тайга с естественно-исторической точки зрения // Научн. очерки Томского края. Томск, 1898. С. 1–15.
- Курнаев С.Ф. Дробное лесорастительное районирование Нечерноземного центра. М., 1982. 118 с.
- Лавренко Е.М. Степи сельскохозяйственные земли на месте степей // Растительный покров СССР. Пояснительный текст к «Геобот. карте СССР». Т. 2. М.;Л., 1956. С. 595–730.
- Лавренко Е.М. Характеристика степей как типа растительности // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 203–272.
- Миняев Н.А. Сибирские таежные элементы во флоре северо-запада европейской части СССР // Ареалы растений флоры СССР. Вып. 1. Л., 1965. С. 50–92.
- Мишкин Б.А. Флора Хибинских гор, ее анализ и история. М.;Л., 1953. 114 с.
- Октябрева Н.Б. Флора Московской Мещеры. Дис. ... канд. биол. наук. М., 1985. 24 с.
- Определитель растений Мещеры. М., 1986–1987. Ч. 1–2.
- Письмеров А.В. Методические указания по лесорастительному районированию Костромской области. М., 1977.
- Попов М.Г. Основные черты истории развития флоры Средней Азии // Бюл. Среднеазиатск. гос. ун-та. Ташкент, 1927. Вып. 15. С. 239–292.
- Прилепский Н.Г. К истории ботанического изучения Костромской области (губернии): XVIII век – 20-е годы XX века // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992а. Т. 97, вып. 5. С. 118–128.
- Прилепский Н.Г. К истории ботанического изучения Костромской области (с 20-х годов XX века до наших дней) // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1992б. Т. 97, вып. 6. С. 125–135.

- Прилепский Н.Г.* Очерк растительности северо-востока Костромской области (бассейн р. Вохма). Леса // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2009. Т. 114, вып. 4. С. 27–36.
- Прилепский Н.Г.* Очерк растительности северо-востока Костромской области (бассейн р. Вохма). Луга, болота и другие сообщества // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2010. Т. 115, вып. 1. С. 50–57.
- Прилепский Н.Г., Жмылев П.Ю., Карпухина Е.А.* К флоре Костромской области: интересные находки сосудистых растений в ее восточной части // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 96, вып. 1. С. 139–144.
- Прилепский Н.Г., Карпухина Е.А.* Флора северо-востока Костромской области (бассейн р. Вохмы) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99, вып. 5. С. 77–95.
- Раменская М.Л.* Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л., 1983. 213 с.
- Скворцов А.К.* Ивы СССР. Систематический и географический обзор. М., 1968. 262 с.
- Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985–1996. Т. 1–8.
- Степи Евразии. Л., 1991. 143 с.
- Тихтаджян А.Л.* Флористические области Земли. Л., 1978. 247 с.
- Тихомиров В.Н., Губанов И.А., Калиниченко И.М., Лозарь Р.А.* Флора Средней России. Аннотированная библиография. М., 1998. 191 с.
- Толмачев А.И.* К вопросу о происхождении тайги как зонального растительного ландшафта // Сов. ботаника. 1943. № 4. С. 8–23.
- Толмачев А.И.* Еще несколько мыслей о происхождении тайги // Изв. Всесоюз. геогр. о-ва. 1949. Т. 81, вып. 1. С. 26–35.
- Толмачев А.И.* О некоторых архаичных чертах растений тайги, их экологической и исторической обусловленности // Тр. Томск. гос. ун-та. 1951. Т. 116. Сер. биол. С. 163–172.
- Толмачев А.И.* К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.;Л., 1954. 155 с.
- Толмачев А.И.* Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с.
- Федоров Ан.А.* Фитохория европейской части СССР // Флора европейской части СССР. Т. 4. Л., 1979. С. 10–27.
- Флора Восточной Европы. Т. IX. СПб., 1996; Т. X. СПб., 2001.; Т. XI. СПб., 2004.
- Флора европейской части СССР / Под ред. Ан.А.Федорова. Л., 1974–1989. Т. 1–8.
- Флора северо-востока европейской части СССР / Под ред. А.И. Толмачева. Л., 1974–1977. Т. 1–4.
- Флора северо-востока европейской части СССР как ботанико-географическая система // АН СССР. Коми филиал. Науч. докл. Сыктывкар, 1987. Вып. 166. 20 с.
- Флора Сибири. Новосибирск, 1987–2003. Т. 1–14.
- Флора СССР. Л., 1934–1964. Т. 1–30.
- Флора Центральной Сибири. Новосибирск, 1979. Т. 1–2.
- Хохряков А.П.* Археофиты и неморальный комплекс во флоре тайги // Бот. журн. 1965. Т. 50, № 2. С. 240–244.
- Цвелев Н.Н.* Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.
- Цвелев Н.Н.* Флора Хоперского государственного заповедника. Л., 1988. 192 с.
- Цвелев Н.Н.* Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб., 2000. 780 с.
- Цинзерлинг Ю.Д.* География растительного покрова северо-запада европейской части СССР // Тр. Геоморфологического института. Сер. физ.-геогр. 1934. Вып. 4. 377 с.
- Юрцев Б.А.* Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры // Комаровские чтения. XIX. М.;Л., 1966. 93 с.
- Юрцев Б.А.* Флора Сунтар-Хаята. Л., 1968. 235 с.
- Flora Europaea / Ed. by T.G.Tutin et al. Cambridge, 1964–2001. V. 1–5.
- Hulten E.* The amphiatlantic plants and their phytogeographical connections. Stockholm: Almqvist & Wiksell, 1958. 340 p.
- Hulten E.* The circumpolar plants. Stockholm et al.: Almqvist & Wiksell, 1962–1971. I–II.
- Hulten E.* Flora of Alaska and neighboring territories. Stanford: Stanford Univ. press, 1968. 1008 p.
- Meusel H., Jager E., Weinert E.* Vergleichende Chorologie der Zentraleuropaischen Flora. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1965–1992. Band 1–3.

Поступила в редакцию 15.04.2010.

GEOGRAPHICAL FEATURES OF FLORA OF THE NORTHEAST KOSTROMA REGION (THE VOXHMA RIVER BASIN)

N.G. Prilepsky

The article presents geographical features of flora of the northeast Kostroma region – one of the least explored, as far as botany is concerned, areas of Central Russia. The peculiarity of vegetation cover of the area is determined by its boundary status in the system of botanical-geographic division. Geographical analysis is conducted on the basis of separation of longitude (15) and latitude (8) groups.

Key words: Kostroma region, geographical features of flora.

Сведения об авторе: *Прилепский Николай Георгиевич* – науч. сотр. кафедры геоботаники биологического факультета МГУ (nprilepsky@mail.ru).

НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ
SCIENTIFIC COMMUNICATIONS

УДК 594+574.632

ГИСТОПАТОЛОГИЧЕСКОЕ ОБСЛЕДОВАНИЕ ПЕЧЕНИ
UNIONIDAE (MOLLUSCA, BIVALVIA) ИЗ НЕВСКОЙ ГУБЫ
ФИНСКОГО ЗАЛИВА

А.В. Макрушин, С.М. Голубков, Т.А. Асанова

У Unionidae, собранных в Невской губе Финского залива, печень была патологически изменена. Способность этих моллюсков жить в сильно загрязненной воде позволяет использовать результаты гистопатологического обследования их печени для оценки качества вод в широком диапазоне уровня загрязнения.

Ключевые слова: Unionidae, Финский залив, печень, гистопатология, загрязнение вод.

В России для биологического анализа качества пресных вод используются в основном западноевропейские методы, основанные на изучении видового состава и биоразнообразия гидробионтов. Но они разработаны для контроля за загрязнением акваторий, которые значительно меньше российских (Макрушин, 1974). С помощью этих методов специалисты-гидробиологи в нашей стране не могут обеспечить слежение за состоянием обширных водоемов и водотоков. России нужны иные подходы к слежению за уровнем загрязнения вод. Одним из них может стать гистопатологическое обследование Unionidae (Bivalvia, Mollusca). Эти моллюски – долгожители, их ткани хранят информацию об уровне загрязнения воды за продолжительный срок, предшествующий их сбору. Оценка качества воды по состоянию их тканей позволяет проводить обследование водоема реже, что сокращает объем работ на данном объекте, и дает возможность обследовать больше водоемов, получая информацию о состоянии большей акватории, чем при использовании западноевропейских методов.

Работы, проведенные ранее на волжских водохранилищах (Макрушин, 1998; Макрушин и др., 2000) показали, что печень Unionidae в ответ на загрязнение воды патологически изменяется. Представляло интерес продолжить выяснение возможностей метода.

Цель настоящей работы – гистопатологическое обследование печени этих моллюсков из Невской губы Финского залива. Загрязнение Невской губы, принимающей в себя стоки С.-Петербурга и его при-

городов, в последние десятилетия возросло (Алимов, Голубков, 2008). В ее донных отложениях наблюдается повышенная концентрация тяжелых металлов, нефтепродуктов, хлорорганических соединений и полициклических ароматических углеводородов (Опекунов и др., 1999; Рыбалко, Федорова, 2008).

Печень Bivalvia состоит из множества слепо оканчивающихся пищеварительных трубочек (рис. 1, А, m), соединенных протоками (рис. 1, А, n) с желудком. Пространство между трубочками и между протоками заполнено соединительной тканью (рис. 1, А, cm). В ходе работ, проведенных ранее на волжских водохранилищах (Макрушин, 1998; Макрушин и др., 2000), и в ходе работы на Невской губе не было найдено различий в строении печени разных видов Unionidae и в ее реакции на загрязнение воды. Поэтому результаты, полученные на различных видах моллюсков, будут рассматриваться вместе.

Материалы и методика

Моллюски собраны драгой с судна 1 и 2 августа 2010 г. на 10 станциях, расположенных между дельтой Невы и дамбой, строящейся для защиты С.-Петербурга от наводнений. В жидкости Буэна была зафиксирована печень 48 экз. *Anodonta* sp., 131 экз. *Unio pictorum* (L., 1758) и 67 экз. *U. tumidus* Philippon, 1788. Толщина парафиновых срезов составляла 7 мкм. Их окраска проводилась гематоксилином, по Гейденгайну. Вместо покровных стекол применяли раствор полистирола (Саркисов, 1951). Фотографии сделаны на цифровом микроскопе VHX-1000E с объективом VH-Z250W.

Результаты и их обсуждение

Печень всех обследованных моллюсков была патологически изменена (рис. 1, 2), но существенных различий в ее состоянии у особей, собранных на разных станциях, не обнаружено. В печени встречались очаги склероза (рис. 1, Б, В). Пищеварительные трубочки иногда были лишены просвета (рис. 1, В–Е, рис. 2, А–Г), были атрофированы (рис. 1, В, Г, *am*) и распадались (рис. 2, Г, *стрелки*). У протоков, соединяющих пищеварительные трубочки с желудком, эпителий местами отслаивался. В результате этого

базальная мембрана протока обнажалась. Участок такой обнажающейся мембраны указан *стрелкой* на рис. 2, В. В соединительной ткани наблюдались очаги дезорганизации (рис. 1, Е; рис. 2, Г, *од*), сопровождающиеся отеком (рис. 1, Б; рис. 2, А, *о*). Инфильтрация гемоцитами участков соединительной ткани свидетельствует о воспалительном процессе. Очаги воспаления указаны *стрелками* на рис. 1, А и 1, В. На рис. 1, Г очаг воспаления занимает всю его площадь и распространяется за ее пределы. Иногда на препара-

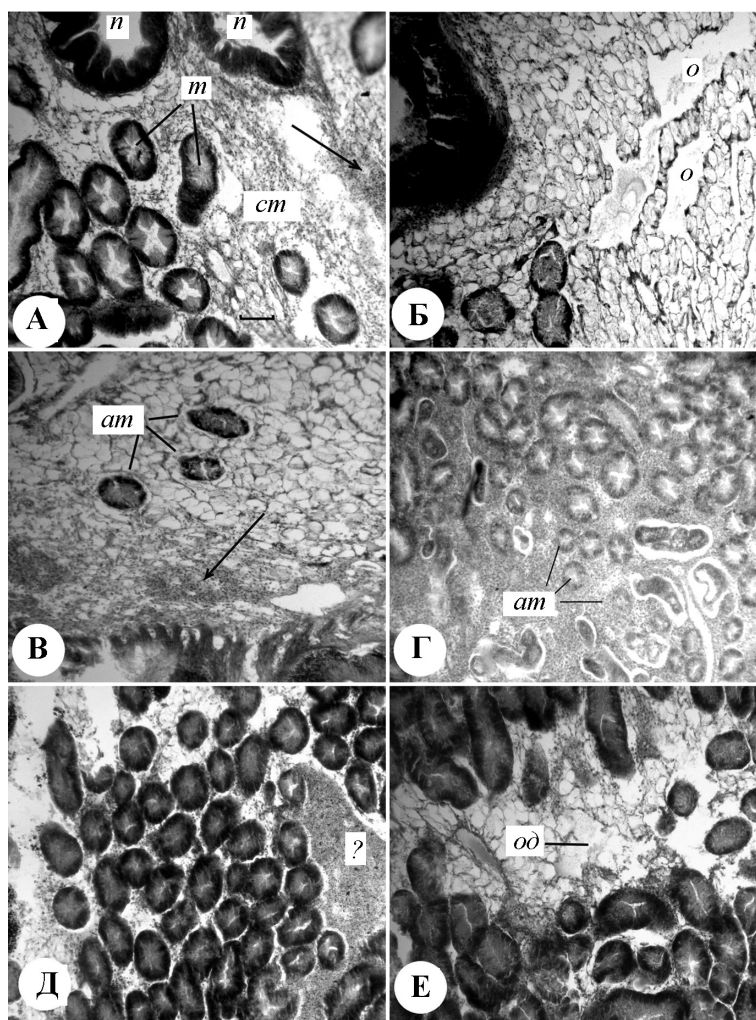


Рис. 1. Срезы печени Unionidae. А – *Anodonta* sp., *стрелкой* указано скопление гемоцитов, свидетельствующее о местном воспалительном процессе, масштаб 150 мкм; Б – *Unio tumidus*, отек, пищеварительные трубочки замещены соединительной тканью, что говорит о склерозе; В – *U. tumidus*, местный воспалительный процесс (*стрелка*), склероз; Г – *U. tumidus*, большой очаг воспаления; Д – *U. tumidus*, атрофия пищеварительных трубочек, образование невыясненной природы; Е – *U. tumidus*, атрофия пищеварительных трубочек, очаг дезорганизации соединительной ткани (*n* – протоки, соединяющие пищеварительные трубочки с желудком, *m* – пищеварительные трубочки, *o* – отек, *am* – атрофирующиеся пищеварительные трубочки, *ct* – соединительная ткань, *од* – очаг дезинтеграции соединительной ткани, ? – образование невыясненной природы)

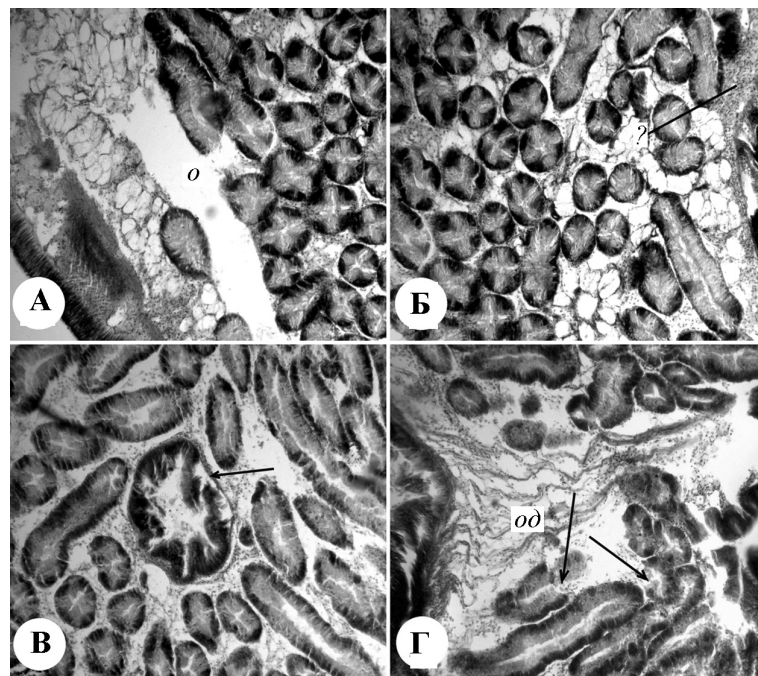


Рис. 2. Срезы печени *Unio tumidus*: А – отек; Б – образование невыясненной природы; В – эрозия эпителия протока; Г – распад пищеварительных трубочек (стрелка), дезорганизация соединительной ткани. Обозначения и масштаб те же, что и на рис. 1

тах наблюдались образования невыясненной природы (рис. 1, Д; рис. 2, Б?). Похожие образования Л.Н. Ушева с соавторами (2006) называет скоплениями клеток с липофусцином.

Способность Unionidae жить в сильно загрязненной воде делает анализ качества вод по результатам гистопатологического обследования их печени возможным в широком диапазоне уровня загрязнения. Существенных различий в состоянии печени моллюсков, собранных на разных станциях, не обнаружено, потому что течения на открытой акватории губы перемешивают воду и средний уровень загрязнения на всех станциях примерно одинаков.

У моллюсков, собранных на открытых акваториях волжских водохранилищ, существенных разли-

чий в состоянии печени тоже не наблюдалось. Но у моллюсков, населявших узкие сильно загрязненные волжские акватории с замедленным течением, находящиеся в окружении антропогенного ландшафта, патологические изменения в печени были сильными (Макрушин, 1998; Макрушин и др., 2000). Это убедительно доказывает, что хотя состояние печени Unionidae зависит не только от уровня загрязнения, но и от многих других разных причин, качество воды оказывает на него основное влияние. Гистопатологический анализ печени *Bivalvia* часто используется для оценки степени загрязнения морей и эстуариев (Ушева и др., 2006; Au, 2004). Думается, что и для оценки качества пресных вод России он может быть полезен как один из альтернативных западноевропейским методам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алимов А.Ф., Голубков С.М. Изменения в экосистемах восточной части Финского залива // Вестник РАН. 2008. № 3. С. 223–230.

Макрушин А.В. Биологический анализ качества вод /под ред Г.Г. Винберга. Л., 1974. 62 с.

Макрушин А.В. Опыт биоиндикации загрязнения пресных вод по результатам гистопатологического обследования печени моллюсков // Биология внутренних вод. 1998, №3. С. 90–94.

Макрушин А.В., Жгарева Н.Н., Худолей В.В. Гистопатологическое обследование беспозвоночных верхневолжских водохранилищ // Гос. н.-и. ин-т озерного и речного рыбного хозяйства. Сб. науч. трудов. СПб. 2000. Вып. 326. С. 226–233.

Опекунов А.Ю., Рыбалко А.Е., Барт М.Е., Фруммин Г.Т., Крыленкова Н.Л. Геохимическая характеристика донных осадков // Финский залив в условиях антропогенного воздействия. СПб. 1999. С. 90–101.

Рыбалко А.Е., Федорова Н.К. Донные отложения эстуария реки Невы и их загрязнение под влиянием антропогенных процессов // Экосистема эстуария реки Невы: биологическое разнообразие и экологические проблемы. М., 2008. С. 39–58.

Саркисов Д.С. О применении пластических масс в гистологической технике. Л., 1951. 16 с.

Ушева Л.Н., Ващенко М.А., Дуркина В.Б. Гистопатология пищеварительной железы двустворчатого моллюска *Creno-*

mytilus grayanus (Dunker, 1853) из юго-западной части залива Петра Великого Японского моря // Биология моря. 2006. Т. 32, № 3. С. 197–2003.

Au D.W.T. The application of histo-cytopathological biomarkers in marine pollution monitoring: a review // Mar. Poll. Bull. 2004. Vol. 18. P. 817–834.

Поступила в редакцию 10.02.11

HISTOPATHOLOGICAL EXAMINATION OF DIGESTIVE GLAND UNIONIDAE (MOLLUSCA, BIVALVIA) FROM THE GULF OF FINLAND NEVA BAY

A.V. Makrushin, C.M. Golubkov, T.A. Asanova

In Unionidae, collected in the Neva Bay Gulf, the digestive gland was pathologically altered. The ability of these molluscs to live in highly polluted water allows to use the results of histopathological examination of their digestive gland to assess water quality in a wide range of pollution levels.

Key words: Gulf of Finland, Unionidae, digestive gland, histopathology, pollution.

Сведения об авторах: *Макрушин Андрей Валентинович* – глав. науч. сотр. Института биологии внутренних вод РАН им. И.Д. Папанина, докт. биол. наук (makru@ibiw.yaroslavl.ru); *Голубков Сергей Михайлович* – ст. науч. сотр. Зоологического института РАН г. Санкт-Петербурга, докт. биол. наук (golubkov@zin.ru); *Асанова Татьяна Аликовна* – аспирант Государственного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства, г. Великий Новгород (asanovatatjana@rambler.ru).

УДК 595.773.1

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

О.О. Маслова, О.П. Негробов, О.В. Селиванова

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

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

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

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

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

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

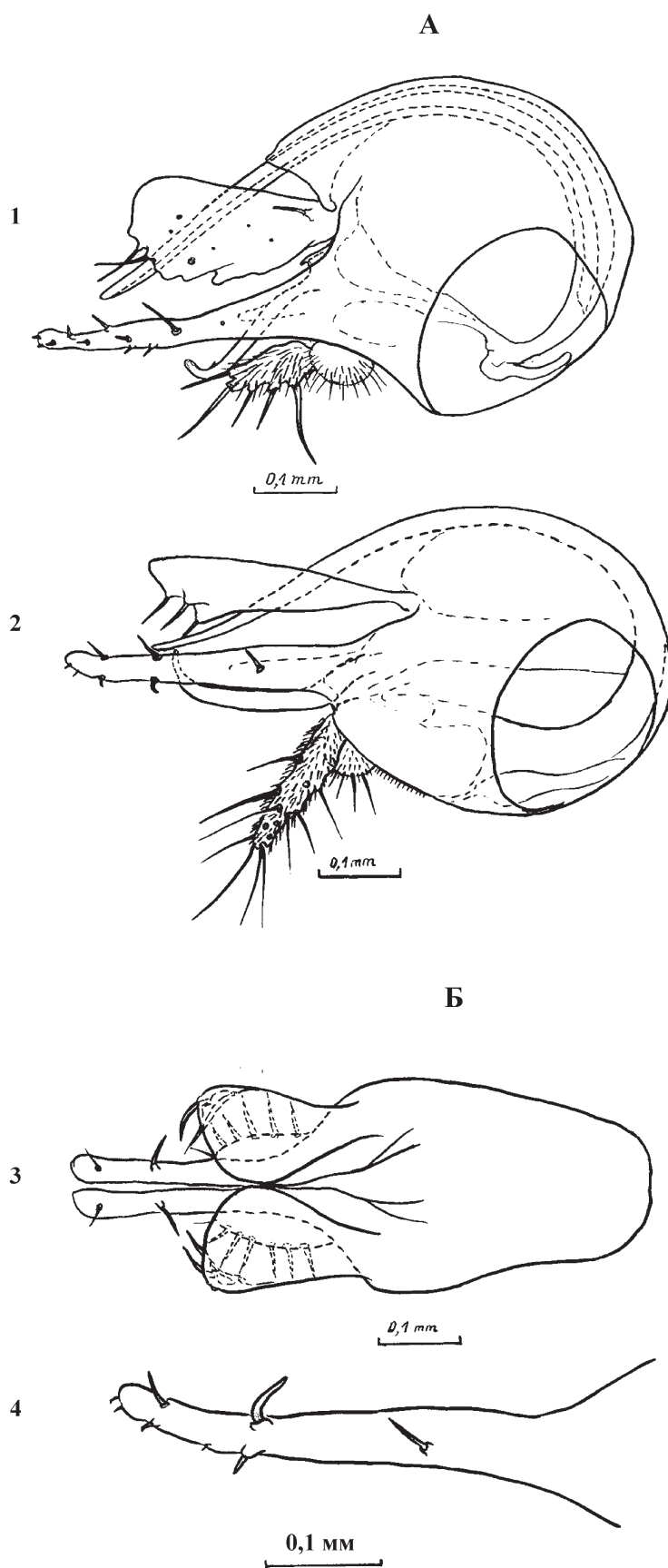
Впервые изучена морфология гипопигия *Dolichopus basalis* (рисунок, 2). Гипандрий удлинённый, с широким угловидным выростом в средней части его вентральной стороны, длина более чем в 1,5 раза больше ширины. Сурстили широкие с 1 щетинкой у основания и 1 утолщенной щетинкой на вершине. Фаллус в средней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

желтые, по краю с черной каймой и серповидными щетинками. Ниже приводится описание нового вида с о. Сахалин.

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

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

Грудь зеленая с бронзовым оттенком. Средне-спинка металлически блестящая с бронзовым оттенком, плеры груди в серой пыльце. Проплевры внизу с одной крепкой черной щетинкой и двумя группами мелких светлых волосков. Передние тазики желтые с белыми волосками, на вершине с черными щетинками. Средние и задние тазики темные, на вершине желтые с черными щетинками и волосками, средние тазики с передней стороны с мелкими светлыми щетинками. Бедра, передние и средние голени, задние голени у самого основания, 1–3-е членики передних лапок, 1-й членик средних лапок желтые. Вершины передних лапок, большая часть средних лапок вер-



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

шина 1-го членика и 2–5-е членики средних лапок, задние голени и задние лапки темные, пульвиллы белые. Задние бедра у вершины с дорсальной стороны с темным пятном. Средние и задние бедра с одной крепкой предвершинной щетинкой. Задние бедра с длинными желтыми щетинками с вентральной стороны, длина которых в средней части примерно равна ширине бедра. Передние голени без длинной апиковентральной щетинки, с тремя переднедорсальными, двумя заднецентральными и двумя-тремя заднецентральными щетинками; 5-й членик передних лапок едва расширен. Соотношение длины передних голеней и длины члеников передних лапок (с 1-го по 5-й) составляет 7,2:3,8:2,1:1,7:0,9:0,8. Средние голени с пятью переднедорсальными, двумя заднедорсальными, двумя переднецентральными и одной заднецентральными щетинками; 1-й членик средних лапок с одной крепкой щетинкой с дорсальной стороны и несколькими мелкими щетинками. Соотношение длины средних голеней к длине члеников средних лапок (с 1-го по 5-й) составляет 10,0:5,7:2,8:2,2:1,7:0,9. Задние голени искривлены, утолщены, особенно сильно в основной трети голени, в основной трети с внутренней стороны с площадкой, лишенной волосков, на вершине с длинной белой дорсальной косой щелью – тибияльным органом, с пятью переднедорсальными и 6 заднедорсальными щетинками, с семью мелкими вентральными щетинками; 1-й членик задних лапок с четырьмя-пятью крепкими щетинками. Соотношение длины задних голеней и длины члеников задних лапок (с 1-го по 5-й) составляет 10,2:5,0:4,7:2,4:1,8 1,3.

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

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

Самка не известна.

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

Голотип, ♂, Сахалин, 32 км восточнее Александровска, поселок Тымовский, 16.07. 1982 (Шамшев), паратипы 2 ♂♂, Сахалин, 12 км западнее Долинска, 24. 07. 1982 (Шамшев), 1 ♂, Сахалин, 20 км южнее Южно-Сахалинска, поселок Дачное, 25. 07. 1982 (Шамшев), 3 ♂♂, Сахалин, Южно-Сахалинск, 22.07. 1956 (Виолович).

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

Дифференциальный диагноз

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

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

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

Новые данные по фауне *Dolichopus basalis* России

Dolichopus basalis Lw. 1 ♂, Иркутская обл., окрестности Иркутска, 24–26. 06. 1911(Усова); 1 ♂, Забайкалье, 17.06.1928 (Михно); 6 ♂♂, Бурятия, Баргузинский государственный заповедник, Давше, 18–20.07.1965 (Негробов); 2 ♂♂, 8–12.07.1911, Пронино, окрестности Витима (возможно Бурятия) (Розенталь); 1 ♂, Chita area, Кура distr., Sokhondo State reserve, upper Bukukun river, Verkhnij Bukukun mine, 1650–1750 m. (Gladca Vicu); 1 ♂, 1♀, 1–14.08.1911, Хабаровский край, порт Аян (Солдатов); 1 ♂, окрестности Хабаровска, разнотравье у ручья, 22.07.1971 (Негробов), 1 ♂, Хабаровский край, пос. Высокогорный, опушка леса, 5.08.1971 (Негробов); 6 ♂♂, Магаданская обл., 18 км севернее пос. Оротукан, луг, разнотравье, 10.07.1981 (Лебедев); 1 ♂, Амурская обл., Зея, 30.07.1981 (Горбунов); 1 ♂, 20.08.1932, Камчат-

ка, Усть-Камчатск (Бордонос); 1 ♂, 2 ♀♀, Камчатка, впервые отмечается для Читинской и Иркутской об-
7–8.07.1909, 27.07.1909 (Верещагин). Данный вид ластей, а так же для Бурятии и Хабаровского края.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 11-04-01051-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Поступила в редакцию 15.07.11.

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

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

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

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

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

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ
CRITIQUE AND BIBLIOGRAPHY

«Жесткокрылые насекомые (Insecta, Coleoptera) Республики Адыгея (аннотированный каталог видов) / Под ред. А.С. Замотайлова и Н.Б. Никитского. Майкоп, 2010. 404 с.

(Конспекты фауны Адыгеи. № 1)»

Coleopterous insects (Insecta, Coleoptera) of Republic of Adygheya (annotated catalogue of species) (Fauna conspecta of Adygheya. № 1) / Edited by A.S. Zamotajlov and N.B. Nikitsky. Maykop: Adyghei State University Publishers, 2010. 404 p.

Изучение биоразнообразия животных различных регионов России, безусловно, является актуальной задачей в связи с необходимостью научнообоснованной оценки значимости и перспектив использования биоресурсов, а также определения зоологического статуса, как отдельных представителей фауны, так и территорий, на которых они обитают. Республика Адыгея представляет в этом отношении особый интерес как динамично развивающийся регион, обладающий разнообразными горными, в том числе уникальными природными ландшафтами. Хотя территория республики в значительной степени лежит внутри границ разнообразных особо охраняемых природных территорий, среди которых такая известная и большая, как Кавказский государственный природный биосферный заповедник, тем не менее, нужно особо учитывать, что здесь реализуются разнообразные масштабные хозяйственные проекты, прежде всего, рекреационной направленности, затрагивающие многие, еще не проанализированные сколько-нибудь подробно учеными, природные объекты.

Изучение энтомофауны требует особых подходов. С одной стороны, многие насекомые малоизвестны (и подчас требуют особых методов сбора), с другой – очень разнообразны. При этом среди них много практически важных для человека видов – вредителей сельского и лесного хозяйства, опылителей медоносов, энтомофагов, индикаторов различных ландшафтов и т.д. Северо-Западный Кавказ характеризуется большим таксономическим разнообразием и своеобразием фауны насекомых и занимает одно из

первых мест (наряду с югом Дальнего Востока России) по видовому разнообразию жесткокрылых насекомых (Coleoptera).

Авторами рецензируемой книги предпринята попытка комплексной инвентаризации фауны жесткокрылых Адыгеи, с привлечением для этой работы ведущих специалистов-систематиков по разным группам жуков. В подготовке издания принимали участие ученые из ряда российских и зарубежных научных и учебных учреждений, особенно из Майкопа, Краснодар, Москвы, Санкт-Петербурга и Ростова-на-Дону. Представленная в книге информация отражает новейшие данные по таксономии и номенклатуре жесткокрылых. Приводятся разнообразные данные о хорологии, стациально-биотопическом распределении, биологии и экологии, а также природоохранном статусе жесткокрылых. Публикация рецензируемой книги весьма удачно совпала с подготовкой нового издания Красной книги Адыгеи, многие авторы которой принимают активное участие в обеих работах.

Научная новизна, полученная при подготовке аннотированного каталога жуков Адыгеи, представляется весьма значимой. Как выяснилось, региональная фауна жуков насчитывает более 3300 видов (из 1244 родов, относящихся к 106 семействам), около половины которых впервые указывается для республики, т.е. кадастр животных этого региона увеличен более чем на 1500 видов. Книга содержит много другой абсолютно новой информации о распространении и экологии весьма значительного числа таксонов, что представляет значительный интерес не только для республики, но

и для других субъектов Российской Федерации. В связи с тем, что в книге изложена подробная информация о вредоносности ряда групп жуков, она будет полезна не только ученым, занимающимся фундаментальными проблемами, но также и специалистам сельского и лесного хозяйства. Не вызывает сомнения, что приведенная информация будет использована (а в ряде случаев уже используется) при реализации природоохранных проектов в Адыгее. Наконец, очевидна ценность данного издания для его использования в учебном процессе как своего рода справочника при изучении ряда биологических дисциплин.

Конечно, как и любая публикация, книга имеет определенные погрешности. В некоторых семействах

пропущен ряд подродов, т.е. немного нарушена унификация.

В такой полной книге по всем жукам Адыгеи желательно было бы включить в указатель также названия семейств, подродов и видов, не ограничиваясь только таксонами самого высокого ранга и родами. Однако эти небольшие погрешности ни в коей мере не снижают большой значимости проделанной ее авторами работы, которая является важным вкладом в изучение природы Республики Адыгея, и может быть рекомендована для выдвижения на премирование, например, Государственной премией Республики Адыгея по науке (т.е. региона, исследованию которого она посвящена).

*Член-корреспондент РАН, докт. биол. наук,
профессор Б.Р. Стриганова*

Biological series
Volume 117. Part 1
2012

C O N T E N T S

<i>Trounov V.L.</i> Feeding of the Barbets (Piciformes, Capitonidae) in the Plain Forests of Soust Vietnam	3
<i>Korablev N.P., Korablev M.P., Korablev P.N.</i> Craniometrical Vvariability of Raccon Dog – <i>Nyctereutes procyonoides</i> Gray (Carnivora, Canidae) in Tver Region: from Reintroducents to Modern Populations	16
<i>Holin A.V., Verzhutski D.B.</i> Modern Spreading Siberian Ground Squirrels (<i>Spermophilus undulatus</i>) on Baikal Seaside	26
<i>Yatzenko I.O., Melikian A.P., Bobrov A.V.F.Ch., Romanov M.S.</i> Fruit structure in water lily family: carpological point of view on sister position of Nymphaeaceae s. l. to all other angiosperms (except <i>Amborella</i>)	33
<i>Ilyash L.V., Belevich T.A.</i> The Dependance of community structure of the White sea plankton algae on irradiance and on form of avialable nitrogen	44
<i>Blagoveshchenskaya N.V., Chernyshov A.V.</i> Dynamics of Development of Steppe Vegetation of Volga Upland Central area in the Holocene	50
<i>Biazrov L.G., Pelgunova L.A.</i> Spatial-Temporal Trends of Some Elements Concentration in Thalli of Epiphytic Lichens from near Moscow Site and some Districts of Moscow City	59
<i>Prilepsky N.G.</i> Geographical Features of Flora of the Norheast Kostroma Region (the Vorhma River Basin)	69
<i>Scientific communications</i>	
<i>Makrushin A.V., Golubkov C.M., Asanova T.A.</i> Histopathological Examination of Digestive Gland Unionidae (Mollusca, Bivalvia) from the Gulf of Finland Neva Bay	77
<i>Maslova O.O., Negrobov O.P., Selivanova O.V.</i> New data on systematic and fauna the genus <i>Dolichopus</i> Latreille, 1797 (Diptera, Dolichopodidae)	81
<i>Critique and bibliography</i>	
<i>Striganova B.R.</i> Coleopterous insects (Insecta, Coleoptera) of Republic of Adygheya (annotated catalogue of species) / Edited by A.S. Zamotajlov and N.B. Nikitsky.	85

**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 WINWORD. 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.