

БЮЛЛЕТЕНЬ
МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА
ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

Основан в 1829 году

ОТДЕЛ БИОЛОГИЧЕСКИЙ

Том 117, вып. 2 **2012** Март – Апрель

Выходит 6 раз в год

BULLETIN
OF MOSCOW SOCIETY
OF NATURALISTS

Published since 1829

BIOLOGICAL SERIES

Volume 117, part 2 **2012** March – April

There are six issues a year

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Мельников Ю.И.</i> Адаптация околоводных и водоплавающих птиц к гнездованию в условиях динамичного гидрологического режима: достройка гнезд по мере подъема уровня воды	3
<i>Тоскина И.Н.</i> Несколько новых палеарктических видов рода <i>Stagetus</i> Wollaston, 1861 (Coleoptera: Ptinidae: Dorcatominae)	16
<i>Полтаруха О.П.</i> К глубоководной фауне усоногих раков (Cirripedia, Thoracica) западной части Индийского океана	29
<i>Широких П.С., Мартыненко В.Б., Кунафин А.М., Миркин Б.М.</i> Особенности флористического состава некоторых типов вторичных лесов Южно-Уральского региона	43
<i>Курашев А.С.</i> Антэкология злаков альпийского пояса Северо-Западного Кавказа	56
<i>Научные сообщения</i>	
<i>Рапопорт И.Б.</i> Экология и хорология дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) Кабардино-Балкарского высокогорного заповедника (Центральный Кавказ)	65
<i>Недосеко О.И.</i> Жизненные формы ивы розмаринолистной <i>Salix rosmarinifolia</i> L. в пределах Нижегородской области	75
<i>Дудов С.В., Овчинникова С.В.</i> <i>Eritrichium sachalinense</i> M. Pop. (Boraginaceae) – новый вид для материковой части Дальнего Востока России	82

УДК 598.3/.5:591.524(571.5)

АДАПТАЦИЯ ОКОЛОВОДНЫХ И ВОДОПЛАВАЮЩИХ ПТИЦ К ГНЕЗДОВАНИЮ В УСЛОВИЯХ ДИНАМИЧНОГО ГИДРОЛОГИЧЕСКОГО РЕЖИМА: ДОСТРОЙКА ГНЕЗД ПО МЕРЕ ПОДЪЕМА УРОВНЯ ВОДЫ

Ю.И. Мельников

На основании многолетних работ (1968–2000) в различных районах Восточной Сибири рассмотрены особенности реакции 29 видов околводных и водоплавающих птиц на подтопление их гнезд. Выделено восемь уровней реакции достройки гнезд при подтоплении водой, различающихся по степени совершенства и эффективности. Среди изученных видов птиц с помощью экстенсивной количественной классификации с построением дендрограммы методом ближнего соседа выделены восемь кластеров, хорошо различающихся по уровням используемой реакции достройки гнезд. Уверенно выделяются две группы птиц: 1) виды, одновременно надстраивающие дно лотка и стенки гнезда (гнездятся на влажных лугах и островах более высокой части поймы); 2) виды, быстро поднимающие дно лотка над уровнем воды, а затем достраивающие его боковые стенки (гнездятся по урезу воды или на озерных плесах). Более совершенные уровни реакции, связанные с потерей части яиц кладки, используемых для быстрой достройки гнезда в высоту, редко встречаются у видов с небольшой величиной кладки. Достройка гнезда в высоту по мере подъема уровня воды является важной адаптацией, резко снижающей энергетические затраты птиц, связанные с необходимостью повторного размножения в случае гибели первых кладок.

Ключевые слова: нестабильные водно-болотные экосистемы, околводные и водоплавающие птицы, подтопление кладок, достройка гнезд.

Нестабильный гидрологический режим водоемов – один из основных лимитирующих факторов гнездового периода околводных и водоплавающих птиц. Известно, что гибель гнезд у птиц, использующих водно-болотные экосистемы, при значительных подъемах уровня воды иногда достигает 70% и более (Мельников, 1977; 1982; 2006а; 2007а; 2007б; 2007в; Фефелов и др., 1995; Фефелов, 1996; Подковыров, 1997; Коузов, Кравчук, 2011). Тем не менее эти птицы успешно осваивают такие экосистемы, а уровень их репродукции здесь практически не уступает уровню птиц, гнездящихся на водоемах с более благоприятными условиями размножения (Михантьев, 1980; Фефелов и др., 1995; Мельников, 2006а; Михантьев, Селиванова, 2009). Механизм этого явления до сих пор не известен.

Наши многолетние исследования особенностей гнездования прибрежных птиц в условиях с нестабильным гидрологическим режимом позволили выявить комплекс взаимодополняющих способов адаптации (достройка гнезд по мере подъема уровня воды, повторное размножение, защитные реакции

против хищников и динамичная пространственная структура), обеспечивающих их успешное размножение даже в неблагоприятных условиях. Несмотря на то что данные способы адаптации давно известны (Хроков, 1975; Мельников, 1977; 1982; 2006а; Hudec, 1979), степень их изученности крайне низка. Один из этих способов, а именно достройка гнезд по мере подъема уровня воды, специально рассматривается в нашем сообщении.

Районы работ, материал и методика

Работа подготовлена на материалах многолетних полевых исследований (1968–2000), проведенных на трех стационарах, расположенных в различных регионах Прибайкалья: пойма р. Ока, дельта р. Селенга и устье р. Иркут. Эти районы отличаются сложным составом и динамикой природных и антропогенных факторов. Детальная их характеристика приведена в нескольких публикациях (Мельников, 1982; 2006б; 2007б; 2007в; Фефелов и др., 1995; Фефелов, 1996; Подковыров, 1997) и в нашей работе не рассматривается. В то же вре-

мя мы считаем необходимым указать на некоторые природно-климатические особенности этих регионов Восточной Сибири, важные для понимания рассматриваемого вопроса.

Прежде всего это регионы с горно-пойменным водным режимом, для которого очень характерны сильные весенние паводки и несколько (от 2 до 7) летних подъемов уровня воды из-за таяния снегов в горах (Мельников, 2007б), вызывающих временные затопления территории (от нескольких дней до месяца и более). Кроме того, обводненность изученных регионов или отдельных их участков может определяться обложными и ливневыми дождями, когда за 2–4 дня выпадает месячная, а иногда и 2–3-месячная норма осадков. В таких случаях уровень воды на лугах поднимается на 10–15 см и удерживается от 3–4 до 8 ч. Интенсивность подтопления лугов сильно зависит от уровня грунтовых вод. Высокий уровень их стояния, когда вода выступает на поверхности почвы по следам прошедшего человека, а все небольшие ложбины и понижения подтоплены, сопровождается более сильным заливанием лугов. Сильные (более 20 см), но кратковременные подъемы уровня воды в районах крупных озер, разливов и соров (17–20 см за 3–6 ч), прежде всего в дельте Селенги, наблюдаются в результате перекосов их водного зеркала под влиянием штормовых сгонно-нагонных ветров. Для птиц такие подъемы уровня воды имеют очень большое значение. Полное затопление кладок даже на 1,5–2,0 ч чаще всего приводит к гибели яиц (Мельников, 2007а; 2007б; 2008), поскольку птицы в таких случаях прекращают их насиживание (Мельников, 2011а).

Основными местообитаниями птиц являются берега крупных и мелких протоков, прибрежные мелководья, острова, внутриостровные калтусные озера, межозерные калтусы, сухие и влажные луга дельты р. Селенга, а также высокопойменные озера и заболоченные луга устья р. Иркут и поймы р. Ока. В дельте р. Селенга практически все виды птиц, за исключением серой цапли *Ardea cinerea*, избегают гнездиться в тростниковых крепях, затопленных водой. На таких участках встречаются только единичные гнезда нырковых уток. Однако лысуха *Fulica atra* нередко использует окраины тростниковых крепей с более редкой растительностью и проходами к открытым плесам воды для гнездования, устраивая здесь высокие (обычно плавающие) гнезда.

В устье р. Иркут практически все красноголовые нырки *Aythya ferina* и лысуха гнездятся в рогозовых крепях с проходами к открытым плесам воды, устраивая крупные гнезда до 35 см высотой, которые неред-

ко являются плавающими. Подобные гнезда для этих видов подробно описаны в литературе (Попов, Лукин, 1949; Исаков, 1954; Cramp, Simmons, 1977), а недавно найдены у хохлатой чернети *A. fuligula* (Коузов, Кравчук, 2011). В пойме р. Ока основная часть гнезд прибрежных птиц обнаружена в районе подпора уровня воды Братским водохранилищем на сплавиных и небольших высоких островах (до 1 га), заросших корневищной осокой (*Carex*) и сорным разнотравьем.

В дельте р. Селенга очень сильные наводнения отмечаются один раз в 10–12 лет (малый внутривековой климатический цикл), а в устье р. Иркут и долине р. Ока вода выходит на высокую пойму один раз в 30–45 лет. Последнее связано с особенностями их орографии. Дельта Селенги отличается равнинным относительно низким и заболоченным рельефом и легко подтапливается даже при небольшом повышении водного уровня (10–12 см в верхней части – гидропост дер. Мурзино). В других рассмотренных нами регионах водно-болотные экосистемы расположены на высоких участках поймы. Они заливаются водой только в начале больших внутривековых климатических циклов (30–45 лет) (Мельников, 2007в; 2009а; 2010а).

За время работ нами собраны материалы по особенностям достройки гнезд у 29 видов птиц (табл. 1). Большой объем выборки обусловлен прежде всего высокой долей гнезд колониальных видов. Кроме того, в условиях дельты р. Селенга и устья р. Иркут неколониальные виды птиц часто формируют крупные локальные гнездовые агрегации (от нескольких десятков до сотен гнезд) (Мельников и др., 1984; Мельников, 2004), что значительно облегчает сбор массового полевого материала (Мельников, 2010б; 2011б).

В дельте р. Селенга ежегодно на специально заложённых площадках (не менее 1 га каждая), охватывающих все основные местообитания (пропорционально их соотношению в угодьях), в течение всего гнездового сезона проводился поиск гнезд прибрежных птиц. Общее количество учетных площадок колебалось по годам от 18 (многоводные годы) до 45 (засушливые периоды), их ежегодная учетная площадь составляла ~5 км² (без учета колоний, обрабатываемых отдельно). В поиске гнезд принимали участие от 9 до 18 студентов иркутских вузов. В устье р. Иркут полностью обрабатывался контрольный участок площадью 6 км². В поиске гнезд принимали участие от 18 до 25 школьников Областной станции юных натуралистов и до 5 студентов иркутских вузов. В пойме р. Ока плотность населения птиц была небольшой и основная часть гнезд была найдена на нескольких островах (до

Т а б л и ц а 1

Материалы, собранные для изучения особенностей достройки гнезд околородных и водоплавающих птиц Прибайкалья

Вид	Количество гнезд	Вид	Количество гнезд
Серая цапля <i>Ardea cinerea</i>	260	Лесной дупель <i>Gallinago megala</i>	54
Кряква <i>Anas platyrhynchos</i>	152	Большой веретенник <i>Limosa limosa</i>	150
Шилохвость <i>Anas acuta</i>	173	Азиатский бекасовидный веретенник <i>Limnodromus semipalmatus</i>	621
Чирок-свистунок <i>Anas crecca</i>	45	Малая чайка <i>Larus minutus</i>	210
Серая утка <i>Anas strepera</i>	108	Озерная чайка <i>Larus ridibundus</i>	306
Чирок-трескун <i>Anas querquedula</i>	84	Серебристая чайка <i>Larus argentatus</i>	221
Широконоска <i>Anas clypeata</i>	187	Сизая чайка <i>Larus canus</i>	297
Красноголовая чернеть <i>Aythya ferina</i>	211	Черная крачка <i>Chlidonias niger</i>	21
Хохлатая чернеть <i>Aythya fuligula</i>	260	Белокрылая крачка <i>Chlidonias leucopterus</i>	580
Погоньш-крошка <i>Porzana pusilla</i>	30	Белошекая крачка <i>Chlidonias hybrida</i>	300
Лысуха <i>Fulica atra</i>	330	Речная крачка <i>Sterna hirundo</i>	152
Чибис <i>Vanellus vanellus</i>	167	Чеграва <i>Hydroprogne caspia</i>	411
Поручейник <i>Tringa stagnatilis</i>	232	Желтоголовая трясогузка <i>Motacilla citreola</i>	41
Турухтан <i>Philomachus pugnax</i>	58	Тростниковая овсянка <i>Emberiza schoeniclus</i>	68
Бекас <i>Gallinago gallinago</i>	110	Всего	7 108 гнезд

1 га), формирующихся в зоне подпора Окинского отрога Братского водохранилища. Все гнезда метились пронумерованными колышками, которые устанавливались в 3–4 м от гнезда с наклоном в его сторону. Яйца метились несмывающейся краской (КЦ-52) полосками (чайки) и римскими цифрами (утки, лысухи и другие виды птиц с большой величиной кладки) на узком конце яйца. Значения цифр соответствовали порядку откладки яиц, определяемому флотационным методом (Westershov, 1950).

Во время подъема уровня воды изучали реакцию птиц на затопление их гнезд. Как правило, наблюдения проводили ежедневно, однако при ненастной погоде их осуществляли через 1–2 дня, а на повышенных участках рельефа – через 3–4 дня. При таких перерывах в наблюдениях скорость изменения уровня воды (см/ч) измеряли на футштоке в полевом лагере. В обычных условиях уровень воды измеряли в колониях чайковых птиц, расположенных на озерах. Во время первого описания устанавливали футшток, на котором отмечали исходный уровень воды, что в дальнейшем позволяло легко определять его изменения на окружающих участках.

Реакцию птиц на подтопление гнезд описывали по общей стандартной схеме, включающей сведения о характере надстройки каждого гнезда по отдельным его элементам: глубина лотка, расстояние от дна лотка до уровня воды, высота гнезда от уровня воды и общая высота гнезда относительно исходного уровня воды. Мы считаем важным подчеркнуть, что для анализа материала использованы только гнезда, расположенные на территории, заливаемой водой.

Дополнительно определяли быстроту (см/ч) и качество (уровень совершенства используемой реакции) достройки птицами гнезда в течение суток при различной скорости подъема уровня воды (табл. 2). Проводили описание видового состава растительности вокруг гнезда (в радиусе 5 м) и виды растений, используемых для его достройки. Визуально определяли расстояние, с которого птицы доставляют к гнезду строительный материал. Наблюдения за гнездами проводили до конкретного финального состояния: гибели кладки от различных причин или вылупления и выращивания птенцов. Гнезда каждого вида птиц, резко выделяющиеся по скорости достройки и размерам, после их оставления птицами в результате полного затопления

или вылупления (у воробьиных и выращивания) птенцов полностью разбирались. Такой контроль позволил точно выяснить частоту замуровывания птицами части яиц своей кладки в дно лотка.

За время работ по изучению гнездового консерватизма и отдельных особенностей биологии нами окольцовано более 20 тыс. птиц различных видов (использовали алюминиевые кольца, изогнутые по форме цевки взрослой птицы с пластилиновой подкладкой или перед подъемом птенцов на крыло). Основную часть окольцованных птиц составляли птенцы. Однако при детальном изучении экологии белокрылой крачки на гнездах отловлено, помечено несмывающейся краской и окольцовано более 400 взрослых птиц. От окольцованных взрослых особей этого вида получено восемь возвратов (на следующий год после кольцевания). Данный материал не достаточен для глубокого анализа материала, но может быть использован для решения некоторых вопросов их биологии, в частности, по реакции надстройки гнезда.

Разнородность собранного материала очень затрудняет его анализ. Однако следует отметить, что во всех случаях птицы проявляли реакцию, направленную на спасение кладки, только выражалась она в разной степени (табл. 2). Мы усложнили, по сравнению с прежними описаниями (Хроков, 1975; Мельников, 1982), классификацию данной реакции, введя новое понятие – *уровень совершенства реакции*, выраженный в баллах (табл. 2). Уровень реакции, проявляе-

мой каждой особью (парой) показывает степень ее соответствия сложившейся ситуации. Для анализа собранных материалов использовали стандартные статистические методы (Закс, 1976). Классификация птиц по частоте проявления отдельных уровней реакции при затоплении гнезд и определение степени сходства разных видов по этому признаку проведены с использованием индекса Мориситы–Хорна. Этот индекс может применяться во всех случаях, когда речь идет о классификации разнообразия (изменчивости) изучаемых объектов (Мэгарран, 1992). При решении нашей задачи важно то, что он слабо зависит от количества сравниваемых компонентов (в данном случае общего разнообразия используемых уровней реакции) и размера выборки. Последний показатель имеет принципиальное значение, так как размер наших выборок сильно зависел от численности изучаемых видов.

Данный индекс очень чувствителен к доле наиболее многочисленных уровней реакции. В нашем случае это является его большим преимуществом по сравнению с другими индексами. Предварительный анализ показал, что частота использования наиболее совершенных уровней реакции достройки гнезда разными видами птиц четко отражает степень их адаптации к колебаниям уровня воды и постоянному подтоплению кладок (Мельников, 2010б). Высокая чувствительность этого индекса к наиболее обильному классу наблюдений дает возможность более полно выявлять сходство (или различие) разных видов по

Таблица 2

Особенности реакции околоводных и водоплавающих птиц Прибайкалья на подтопление гнезда

Уровень совершенства реакции, балл	Описание уровней поведенческой реакции птиц разных видов на подтопление гнезда
1	подновление дна лотка
2	слабая надстройка стенок гнезда (на 0,5–1,0 см)
3	выраженная надстройка стенок гнезда (они поднимаются над уровнем воды на 2–3 см и более), в то время как его лоток с кладкой остаются глубоко под водой
4	одновременная надстройка стенок гнезда и дна лотка в высоту
5	выраженная надстройка гнезда в высоту (оно поднимается выше уровня воды, а боковые стенки только удерживают яйца от скатывания в воду)
6	замуровывание одного или нескольких яиц в дно лотка плашмя (это позволяет быстро поднять дно лотка над уровнем воды)
7	замуровывание одного или нескольких яиц в дно лотка вертикально (позволяет быстрее поднять дно лотка над уровнем воды)
8	перенос всей кладки на более высокое место – от 3 до 5–6 м (с постройкой нового гнезда)

данным признакам и правильно выделять основные их группы, объединенные общностью реакции на воздействующий фактор. Для выделения таких групп использован метод экстенсивной количественной классификации с построением дендрограммы методом ближнего соседа (Песенко, 1982).

Результаты

Многолетние наблюдения (1968–2000) в нескольких районах Восточной Сибири показали, что птицы используют достройку гнезд для спасения заливаемых водой кладок. В таких случаях они собирают сухую растительную ветошь около гнезда (в радиусе 1 м). Птицы выбирают стебли растений, обладающие наибольшей плавучестью (хвощ речной *Equisetum fluviatile*, пырей ползучий *Agropyron repens*, вейник пурпуровый *Calamagrostis purpurea*, бекманния восточная *Beckmannia syzigachne*, колосковый *Glyceria spiculosa* и трехцветковый *G. triflora* манники и др.) (Мельников, 1977; 1982; 2006б; 2007а; 2007б; 2010а; Коузов, Кравчук, 2011; Vermeer, Davies, 1978; Hudec, 1979). Только после полного использования этого материала они начинают подбирать сухие стебли других растений и зеленую растительность (Мельников, 2007а; Hudec, 1979), нередко вплетая ее в стенки гнезда, что отмечалось и другими авторами (Коузов, Кравчук, 2011). Большинство видов птиц не собирает строительный материал, расположенный далее 3–5 м от гнезда. В то же время некоторые виды (серая цапля, все чайки, азиатский бекасовидный веретенник, болотные крачки и др.), гнездящиеся на открытых озерных плесах или обширных грязевых отмелях озер, лишенных надводной растительности, собирают строительный материал далеко в стороне от места гнездования (до 500 м и более).

Число гнезд, погибших от подтопления, определяется скоростью повышения уровня воды, перепадами между текущим и исходным ее уровнями (Мельников, 2007в; 2009б), а также способностью отдельных гнезд оставаться на плаву, что зависит от растительности, используемой при строительстве гнезд. При быстром подъеме уровня воды (более 2 см/ч) многие виды птиц в течение одного-двух часов достраивают гнездо на 10–12 см. Для этого собирается вся растительность в радиусе до 1 м от гнезда, после чего скорость его достройки резко снижается. Отдельные птицы даже в такой ситуации могут поднимать его на 15–17 см. Если в течение 12–15 ч скорость подтопления кладок не замедлится, гнезда обречены на гибель. В обычных ситуациях (скорость повышения уровня воды менее

2 см/ч) птицы в течение суток успешно компенсируют подъемы ее уровня до 10–12 см, а иногда и 15–17 см. Основная часть гнезд за это время достраивается именно на такую высоту. При медленном (0,3–0,5 см/ч), но продолжительном повышении уровня воды птицы в течение 3–4 сут достраивают гнезда до 30–35 см, а в отдельных случаях и до 45 см. Болотные крачки и малая чайка в таких ситуациях поднимают гнездо до 1 м и более. Обычно это наблюдается при гнездовании в хвоще, отличающемся высокой плавучестью (белокрылая и черная крачки) или среди камышей (белошекая крачка). В таких случаях гнездо плавает, выдерживая вес кладки и насиживающей птицы. Оно удерживается на одном месте только очень рыхлым слоем затопленной растительности, использованной для его достройки. При высокой скорости изменения уровня воды (17–20 см за 3–6 ч при сгонно-нагонных ветрах) основная часть кладок погибает.

Вероятнее всего интенсивность достройки гнезда и степень совершенства уровней реакции птиц связаны с их индивидуальным опытом, возрастной структурой вида. Это подтверждается тем, что основная доля плохо достраиваемых гнезд приходится на вторую половину гнездового сезона, когда гнездятся молодые птицы. Особенно это прослеживается в колониях и групповых поселениях птиц. Часть пар определенно уступает другим в искусстве наращивания гнезд, хотя попытки к достройке отмечаются практически у всех особей. Белокрылая крачка – один из наиболее специализированных видов, гнездящихся в условиях крайне нестабильного гидрологического режима. Все повторно отловленные на следующий год окольцованные птицы (восемь особей) данного вида, т.е. особи имеющие опыт предыдущего гнездования в подобных условиях, отличались хорошо развитой реакцией надстройки гнезда.

Еще более показательны в этом отношении многовидовые поселения птиц. Хорошо известно, что разные виды птиц существенно различаются по совершенству этой реакции (Хроков, 1975; Мельников, 1982). Однако при совместном гнездовании разных видов (например, чибис и азиатский бекасовидный веретенник на расстоянии от 1,5 до 5,0 м друг от друга) отмечено существенное улучшение достройки гнезда (использование реакции 5-го уровня) у вида, отличающегося меньшими способностями к использованию данного уровня реакции (чибис). Следовательно, птицы обучаются строительству гнезд друг у друга на основе подражания более опытным особям, как своего вида, так и при совместном гнездовании разных видов. Даже поверхностное рассмотрение материалов по-

зволяет выявить наиболее предпочитаемые уровни реакции птиц. Уже при затяжных дождях отмечается подновление мокрого лотка (1-й уровень реакции), которое мы считаем исходной реакцией птиц на подтопление их гнезд (Мельников, 2007а; 2010б). В то же время такое поведение может рассматриваться и как реакция на повышенную влажность, направленная на устранение дискомфорта, связанного с контактом наседных пятен птицы с мокрой подстилкой. Тем не менее достройка гнезда практически всегда начинается с подновления лотка, что позволяет относить такие действия к низким уровням реакции птиц, направленной на сохранение кладки (табл. 2). Характерно, что данный уровень реакции отмечается у большинства видов птиц, не отличающихся высокой способностью к спасению кладок. Он явно преобладает у чегравы, для которой несвойственно строительство гнезда. В обычных условиях у данного вида оно представлено гнездовой ямкой, лишь иногда обложенной раковинками и цементированной пометом птицы. Тем не менее в дельте р. Селенга в условиях подтопления гнезд значительная часть птиц этого вида (около 30%) собирает в прибойной полосе выброшенные водой стебли рдестов (*Potamogeton*) и подновляет лоток гнезда, иногда даже пытаясь поднять его стенки. Правда, необходимо отметить, что подобная их реакция отмечалась нами только при гнездовании чегравы в непосредственной близости от таких выбросов (до 5–6 м).

Слабая надстройка стенок гнезда при его подтоплении рассматривается нами как продолжение предыдущей реакции и встречается при медленном подъеме уровня воды у многих видов птиц (уровень 2). Они нередко быстро прекращают надстройку гнезда, и оно гибнет при наличии несомненной возможности его спасения. Хорошо выраженная надстройка стенок гнезда характерна для многих птиц, гнездящихся на сплавинах или сырых лугах (уровень 3). В таком случае вода заливаает гнездо, хотя стенки подняты выше ее уровня. Значительно более совершенный уровень надстройки гнезда, когда птицы одновременно поднимают дно лотка и его боковые стенки (уровень 4), встречается практически у всех видов птиц, а для большинства из них – это основной уровень реакции на подтопление гнезд.

В критической ситуации, когда уровень воды поднимается быстро (более 2 см/ч), для спасения кладки необходимо срочно поднять дно лотка выше уровня воды, фактически не достраивая его боковые стенки (уровень 5). Задача быстрой достройки гнезда может быть решена и другим способом. Птицы оставляют на дне лотка от одного до трех яиц (в зависимости

от размера лотка и кладки) и поверх них достраивают лоток гнезда до необходимой высоты (уровень 6). Некоторые виды прибрежных птиц способны решать эту задачу еще более совершенным способом. Они замуравывают в дно лотка яйца, поставленные вертикально (уровень 7). Это позволяет выиграть еще 3–4 см, быстро компенсируя подъем уровня воды. В исключительно редких случаях отдельные птицы способны переносить заливаемую водой кладку на более высокое место (возвышение микрорельефа или большую кочку) – на расстояние до 5–6 м от предыдущего гнезда (уровень 8) (табл. 2). Большое количество разных уровней реакции достройки гнезда у каждого конкретного вида сильно затрудняет анализ и классификацию собранного материала обычными способами. Однако методом экстенсивной количественной классификации с построением дендрограммы (Песенко, 1982) хорошо выделяются восемь кластеров (I–VIII), каждый из которых объединяет птиц разных видов по сходству используемых уровней реакции на затопление их гнезд (рис. 1, табл. 3).

Первый кластер (I) включает только один вид – чеграву. Она гнездится исключительно на открытых песчаных островах дельты р. Селенга, обрамляющих ее по периметру устьевого участка. Находки ее колоний известны и на низких островах сора (в периоды очень высоких уровней воды), зарастающих исключительно хвостником обыкновенным *Hippuris vulgaris*. Однако, как указывалось нами выше, для достройки гнезд чеграва использует исключительно выбросы водных растений, собираемых в прибойной полосе. Для нее характерны только два первых невысоких уровня реакции (табл. 3, рис. 2), что исключает возможность спасения кладки даже при незначительном подтоплении гнезд. Тем не менее попытки достройки гнезда у данного вида указывают на то, что его предковая форма, вероятнее всего, гнездилась в травянистых местообитаниях и имела реакцию спасения гнезда, хотя и на низком уровне.

Второй кластер (II) включает виды, которые обладают реакцией достройки гнезда с очень большой долей низких уровней (1–3), не обеспечивающих спасения кладки (рис. 1). Степень варьирования по кластерам уровней этой реакции во время подъемов воды как ответ на подтопление их гнезд у разных видов прибрежных птиц достаточно велика (табл. 3, рис. 2).

В третий кластер (III) группируются виды, у которых доля 4-го уровня реакции (самого распространенного) превышает 30% и увеличивается доля реакции высоких уровней (5-го и 6-го). Одновременно в этом

Таблица 3

Изменчивость уровней реакции на подтопление гнезд у различных видов околоводных и водоплавающих птиц Прибайкалья

Вид	Количество гнезд	Уровень реакции*, %							
		1	2	3	4	5	6	7	8
кластер I									
Чеграва	411	56,4	43,6	–	–	–	–	–	–
кластер II									
Желтоголовая трясогузка	41	12,9	18,4	28,9	39,8	–	–	–	–
Тростниковая овсянка	68	11,4	12,6	33,6	42,4	–	–	–	–
Турухтан	58	18,3	21,3	25,0	30,6	3,6	1,2	–	–
Поручейник	232	9,9	10,2	44,2	33,4	2,3	–	–	–
Чибис	167	10,1	12,6	33,3	32,8	11,2	–	–	–
кластер III									
Шилохвость	173	–	21,5	26,3	37,6	9,4	5,2	–	–
Кряква	152	–	22,0	23,0	38,0	7,5	6,5	3,0	–
Чирок–трескунок	84	–	20,3	24,5	36,6	11,3	7,3	–	–
Серая цапля	255	–	12,0	30,0	40,0	12,0	6,0	–	–
Серебристая чайка	221	2,4	11,2	24,0	30,7	18,9	7,6	5,2	–
кластер IV									
Чирок–свистунок	45	–	28,2	36,1	30,0	3,7	2,0	–	–
кластер V									
Широконоска	187	–	13,8	24,2	52,4	6,3	3,3	–	–
Бекас	110	1,4	8,9	22,5	54,9	8,4	3,9	–	–
Лесной дупель	54	3,8	15,6	18,2	53,2	5,8	3,4	–	–
Погоньш–крошка	30	18,4	11,8	15,9	52,4	1,5	–	–	–
кластер VI									
Серая утка	108	–	5,4	12,8	34,4	18,1	16,4	12,9	–
Красноголовая чернеть	211	–	3,8	12,3	38,7	21,4	11,0	10,8	2,0
Сизая чайка	297	–	3,4	11,8	46,4	21,4	12,0	3,9	1,1
Лысуха	330	1,8	5,4	18,6	48,2	13,4	7,3	5,3	–
Хохлатая чернеть	260	6,6	8,4	23,1	44,6	8,3	5,1	3,9	–
Озерная чайка	306	–	–	5,8	58,9	24,8	8,3	2,2	–
кластер VII									
Речная крачка	152	–	10,0	16,3	35,1	38,6	–	–	–
Большой веретенник	150	–	–	18,9	30,0	44,4	6,7	–	–
кластер VIII									
Малая чайка	210	–	–	2,7	24,9	64,8	4,8	2,8	–
Черная крачка	21	–	–	8,9	18,4	72,7	–	–	–
Белокрылая крачка	580	–	1,5	4,4	18,2	47,7	18,3	9,9	–
Белошекая крачка	300	–	–	9,9	11,8	71,9	6,4	–	–
Азиатский бекасовидный веретенник	621	–	–	–	8,8	89,4	1,8	–	–

кластере сокращается, вплоть до полного исчезновения, реакция 1-го уровня.

Четвертый кластер (IV) представлен только одним видом – чирком-свистунком (рис. 1, табл. 3). Для него характерна высокая доля реакции низких уровней (при полном отсутствии первого уровня) и присутствие реакции высоких уровней (5-го и 6-го). Этот вид гнездится преимущественно по высоким участ-

кам поймы в зарослях кустарника и ивняка, а его гнезда относительно редко подтапливаются водой.

Пятый кластер (V) характеризуется заметным увеличением доли реакции 4-го уровня (50% и более) (табл. 3). Несовершенные уровни реакции у птиц, входящих в этот кластер, составляют почти половину от их общего числа, а средняя доля реакции высоких уровней невелика (табл. 3).

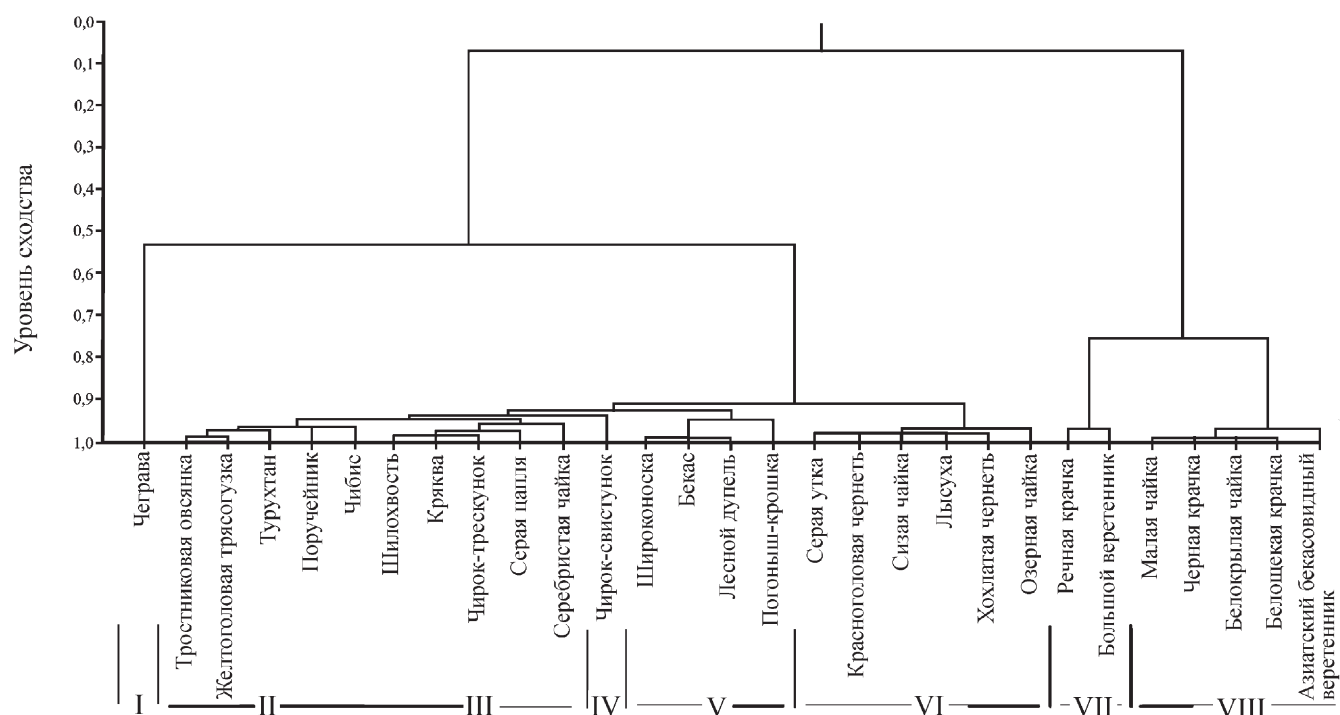


Рис. 1. Экологические группы (кластеры) околотовных и водоплавающих птиц, различающиеся по степени совершенства реакции достройки гнезд, как одной из основных адаптаций к колебаниям уровня воды

Шестой кластер (VI) отличается более высоким разнообразием видового состава птиц. Наблюдается сокращение доли реакции низких уровней и увеличение доли реакции высоких (особенно 5-го) (табл. 3).

В данном кластере имеются виды, для которых характерен перенос кладки на более высокое место. В нем же отмечена наибольшая доля реакций 6-го и 7-го уровней. В этом кластере также много видов с большой величиной кладки (6–12 яиц).

В седьмом кластере (VII) полностью отсутствует реакция 1-го уровня, но резко увеличивается доля 5-го уровня. Реакция 4-го и 5-го уровней составляет основу их ответов на подтопление гнезд (табл. 3). Доля реакции наиболее высоких уровней сильно уменьшается. Это, вероятно, связано с небольшой величиной кладки данных видов птиц (2–3, как исключение – 5 яиц).

Видовой состав птиц восьмого кластера (VIII) увеличивается (рис. 1, табл. 3). Он включает виды с небольшой величиной кладки (2–3, как исключение – 4 яйца). Для большей части птиц данного кластера характерна исключительно экономичная и совершенная реакция 5-го уровня при резком сокращении доли реакции низких уровней и с небольшим присутствием

реакции 6-го и 7-го уровней. Наиболее полное представление о характере различий в уровнях реакции на подтопление гнезд, используемых разными видами птиц, можно получить на основе анализа модельных видов, каждый из которых лучше других отражает особенности их проявления в своем кластере (рис. 2, табл. 2, 3). Хорошо видно, что при переходе от кластера к кластеру птицы начинают все в большей степени использовать реакции высоких уровней (рис. 2). Как показали наблюдения, проявление у птиц реакции высоких уровней обеспечивает максимально возможное сохранение кладок от затопления.

Обсуждение

Специальное изучение реакции околотовных и водоплавающих птиц на подтопление гнезд показало, что вопреки первым сообщениям (Хроков, 1975; Мельников, 1982) практически все виды околотовных и водоплавающих птиц водно-болотных экосистем способны к достройке гнезд. Деление прибрежных птиц на две группы, из которых одна достраивает гнезда, а другая бросает их при подтоплении водой, связано с относительно небольшими объемами выборок в начале наших исследований. Продолжительные работы, позволившие накопить обширный материал

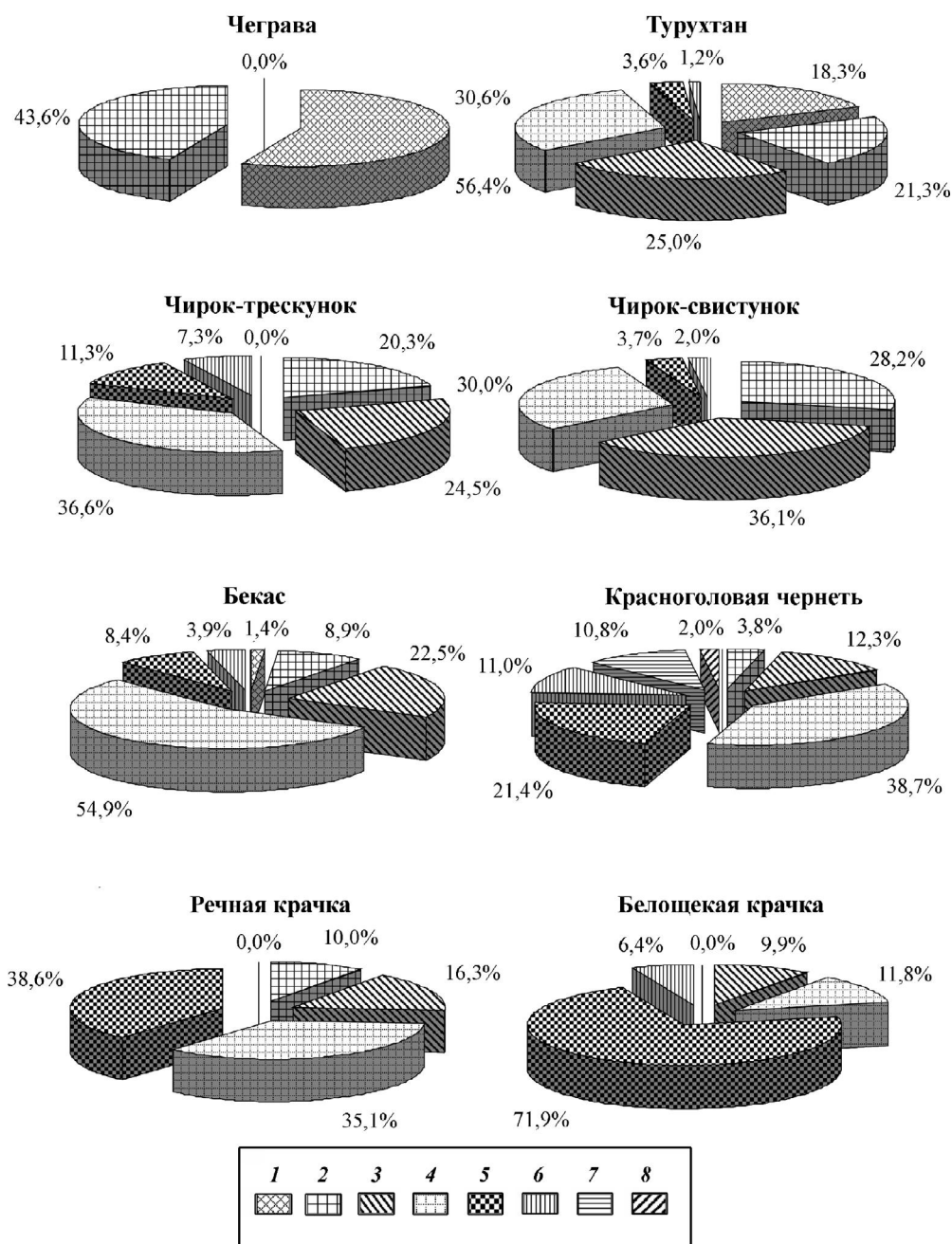


Рис. 2. Изменчивость уровней реакции околоводных и водоплавающих птиц на подтопление их гнезд, характерная для разных кластеров (на примере модельных видов): 1 – реакция 1-го уровня, 2 – реакция 2-го уровня, 3 – реакция 3-го уровня, 4 – реакция 4-го уровня, 5 – реакция 5-го уровня, 6 – реакция 6-го уровня, 7 – реакция 7-го уровня, 8 – реакция 8-го уровня (описание уровней реакции, используемых птицами при достройке гнезд, см. в табл. 2)

по многим видам птиц, гнездящимся в разных условиях, показали, что уровни данной реакции значительно различаются, как у разных видов, так и у особей внутри одного вида (Мельников, 2010б; 2011а; Коузов, Кравчук, 2011) (табл. 3, рис. 2).

Детальный анализ материалов показывает, что основное число видов при высоком уровне сходства

(индекс Мориситы–Хорна (C_{MN}) составляет 0,91) объединяется в одну группу (кластеры II–VI). Внутри нее сходство видов по используемым уровням реакции достройки гнезда очень высоко (C_{MN} всегда превышает 0,90) (рис. 1). Однако при переходе от кластера к кластеру у птиц наблюдается постепенное повышение доли высоких уровней этой реакции (рис. 2, табл. 3). Данная

группа объединяется с первым кластером, включающим только чеграву, при среднем уровне сходства ($C_{\text{мн}} = 0,53$), формируя вторую группу кластеров (рис. 1).

Виды третьей группы кластеров (VII–VIII) по сравнению со второй группой объединяются на более высоком уровне сходства ($C_{\text{мн}} = 0,74$). Тем не менее этот уровень ниже, чем среди всех видов первой группы кластеров ($C_{\text{мн}} = 0,91$) (рис. 1). Следовательно, птицы первой группы кластеров отличаются очень высоким сходством по используемым уровням реакции надстройки гнезда. Это объясняется присутствием в ней большого количества низких уровней данной реакции. Именно по этому признаку идет объединение этой группы кластеров с первым кластером, единственный вид которого – чеграва, не проявляет высоких уровней реакции.

Для птиц, входящих в третью группу кластеров, характерно резкое сокращение доли реакции низких уровней. Однако виды, объединенные в эти кластеры, существенно различаются по доле высоких уровней реакции надстройки гнезда. В восьмом кластере резко преобладает наиболее эффективный, а главное более экономичный, 5-й уровень реакции, в то время как в седьмом кластере доли реакции 4-го и 5-го уровней довольно близки (табл. 3). Виды первой и второй групп кластеров объединяются с видами третьей группы в общую группу кластеров на очень низком уровне сходства ($C_{\text{мн}} = 0,07$) (рис. 1).

Такой низкий уровень присоединения подчеркивает существенные различия между видами птиц, объединяемыми в эти группы кластеров, по используемым уровням реакции надстройки гнезда. От кластера к кластеру наблюдается рост доли используемых птицами местообитаний, отличающихся повышенной динамикой гидрологического режима, вплоть до гнездования по урезу воды или даже на озерных плесах среди растений с плавающими листьями (белошекая крачка) (Мельников, 2002; 2006б; 2010б), где его влияние максимально. Для видов третьей группы кластеров (VII, VIII) характерны большое совершенство реакции достройки гнезда и гнездование в очень нестабильных местообитаниях с постоянными колебаниями уровня воды. Именно это и определяет более высокое совершенство используемых птицами уровней реакции надстройки гнезда в данных кластерах. Фактически можно говорить о принципиальных различиях между видами, формирующими вторую и третью группы кластеров, по характеру их реакции на подтопление гнезд.

Достройка гнезд при подтоплении водой входит в число способов адаптации, обеспечивающих успеш-

ное гнездование птиц в динамичных водно-болотных экосистемах (Мельников, 1982; 2006а; 2007а; 2007б; 2008; Vermeer, Davies, 1978; Hudec, 1979). Однако особенности использования этого способа прибрежными птицами не раскрыты, как в отечественной, так и в зарубежной литературе. Наши исследования показали, что околководных и водоплавающих птиц можно уверенно разделить на две группы. Птицы каждого кластера, входящие в первую группу видов, занимают либо только высокие участки лугов, либо пониженные их части, концентрируясь по береговой кромке небольших луж и маленьких водоемов. Некоторые виды кластеров первой группы используют для гнездования затопленные кочкарники – межозерные калтусы. В соответствии с этим виды данных кластеров хорошо отличаются по способности к достройке гнезд. Птицы, входящие в кластеры видов, заселяющих часто затапливаемые биотопы, используют более совершенные уровни реакции достройки гнезд (Мельников, 2010б) (рис. 2, табл. 3).

Вторая, относительно небольшая, группа видов использует наиболее совершенные уровни реакции достройки гнезд при подтоплении. Они объединены в VII и VIII кластерах, которые включают виды птиц, осваивающих местообитания, расположенные по урезу воды крупных водоемов, или озерные плесы. Для этой группы птиц основной способ достройки гнезда – быстрый подъем дна лотка над уровнем воды, а затем достройка его боковых стенок. При этом реакция 1-го уровня у них отсутствует, а 2-й уровень встречается редко и только у некоторых видов, отличающихся очень большими объемами выборки. Доля реакций 6-го и 7-го уровней, при которых птицы замуровывают яйца в дно лотка плашмя или вертикально, используя этот способ как вынужденную меру по спасению гнезда, в третьей группе кластеров заметно сокращается, т.е. они используют наиболее совершенные уровни реакции, не приводящие к гибели части яиц кладки.

Необходимо обратить внимание на то, что эти виды птиц имеют небольшую величину кладки. Это должно существенно сократить успешность их размножения даже при потере 1–2 яиц. Действительно, в обычной кладке уток гибель 2–3 яиц из 8–10, составляет всего 20,0–30,0% от ее размера. У чаек и крачек (кладка составляет 2–3 яйца), а тем более у азиатского бекасовидного веретенника (обычная величина кладки 2 яйца) потеря даже 1–2 яиц составляет от 33,3% до 67,0% от исходной величины кладки. Очевидно, что у видов с небольшой величиной кладки развитие 6-го и 7-го уровней реакции достройки гнезда должно быть ограничено. Именно это мы и наблюдаем в при-

роде. Реакция достройки гнезда 6-го и 7-го уровней встречается у таких видов только во второй половине насиживания, когда восстановление кладки за счет повторного размножения становится уже невозможным (Мельников, 1982; 2011б).

Роль достройки гнезда как специального способа адаптации, повышающего успешность размножения птиц в условиях нестабильного гидрологического режима, ведущего к значительной гибели кладок, специально проанализирована нами в нескольких обобщающих публикациях (Мельников, 1982; 2006а; 2006б; 2007а; 2008; 2010а). Основным лимитирующим фактором, определяющим величину гибели кладок, является нестабильный гидрологический режим в середине лета, когда наблюдается массовое размножение птиц. Это наиболее часто повторяющийся фактор, влияние которого проявляется практически ежегодно. В основном гибель кладок обусловлена разницей между уровнями воды в начале массового размножения птиц и в середине лета. С ростом величины перепада между этими уровнями (иногда до 109 см) возрастает и общая гибель гнезд – до 70,0% и более (Мельников, 2009б).

В таких случаях большую роль в сохранении кладок играет рельеф, поскольку сохраняются только гнезда, расположенные на более высоких участках заболоченных территорий (Мельников, 2007б). На них подъем уровня воды сказывается в наименьшей степени. Сложный микрорельеф территории с большим количеством кочек, повышенных участков местности между озерами, сплави́н, плавающих растительных остатков, заломов тростника, камыша и рогоза, часто используемых для устройства гнезд, обеспечивает лучшую сохранность гнезд у всех видов прибрежных птиц. При гнездовании на более высоких местах достройка гнезда на 10–15 см часто оказывается достаточной для спасения кладки от подтопления. Влияние на птиц обложных (3–4 дня) и ливневых дождей не существенно, поскольку от кратковременного подтопления страдают только наиболее высокие участки лугов или равнинной поймы, на которых наблюдается накопление выпавших осадков до начала действия стихийно складывающейся системы стока на более низкие гипсометрические уровни, обычно представленные достаточно крупными озерами и болотами. В связи с большой их площадью уровень воды здесь поднимается всего на 2–3 см. В таких условиях достройка гнезда на обычную и доступную для большинства видов птиц высоту в 10–12 см практически всегда обеспечивает спасение кладок. Большое значение имеет и сегрегация разных видов по местообита-

ниям, хорошо известная у болотных крачек и куликов (Мельников, 2002; 2008; 2010в). Виды, занимающие более высокие и относительно сухие участки поймы, меньше страдают от затопления гнезд (лесной дупель, турухтан). Здесь подъемы уровня воды минимальны и успешно компенсируются достройкой гнезд. Поэтому практически все кладки данных видов в годы с частым повторением сильных обложных дождей или ливней находятся в достроенных гнездах, а общая успешность их размножения в среднем составляет от 44,9±1,0% до 46,0±0,8% соответственно (Мельников, 2007б; 2008). Относительно высокие гнездовые потери этих видов связаны с хищничеством птиц и млекопитающих, а также с хозяйственной деятельностью человека (выпас скота с использованием пастушеских собак, раннее сенокошение и рекреация).

Наиболее сильно действующий лимитирующий фактор – стонно-нагонные штормовые ветры. Перекос водного зеркала на крупных озерах и сорах может достигать в дельте р. Селенга достаточно большой величины – 22 см. Основное его влияние связано с быстрым нагоном воды на берег с наветренной стороны. В этих условиях большие площади равнинных берегов за короткое время оказываются под водой и основная часть птиц из-за очень быстрого подъема уровня воды не может спасти кладки надстройкой гнезд. Достроить гнезда успевают только птицы, гнездящиеся на более высоких участках рельефа или на достаточном удалении от берега водоема. Необходимо отметить, что этот фактор играет ведущую роль в успешности размножения белошекой крачки, устраивающей гнезда на открытых плесах среди растений с крупными плавающими листьями. В условиях штормовых ветров сохраняются только отдельные гнезда и колонии, защищенные от них крупными массивами тростниковых или камышовых крепей (Мельников, 2006б). Данный фактор оказывает сильное локальное действие на успешность размножения прибрежных птиц. Гибель гнезд от него на отдельных участках может достигать 90,0%, а все сохранившиеся кладки в зоне его действия находятся в достроенных гнездах.

Многолетние работы показывают, что к концу инкубации на участках вдоль береговой линии озер (по урезу воды) у птиц первой группы от 22,0±0,8 до 46,0±1,4% кладок обычно находятся в достроенных гнездах. На заболоченных высокопойменных лугах (первая группа) и озерных плесах (третья группа), зарастающих растениями с крупными плавающими листьями, прежде всего нимфейником щитолистным *Nymphoides peltatum* и кубышкой малой *Nuphar pumila*, в наблюдениях большинства годов среди первых

кладок успешными являются только находящиеся в надстроенных гнездах – до $69,9 \pm 2,0\%$ (Мельников, 2006а; 2006б; 2007а; 2008). В целом значение данного способа адаптации чрезвычайно велико, поскольку он резко снижает энергетические затраты птиц, связанные с необходимостью повторного (компенсационного) размножения в случае гибели первых кладок (Мельников, 2008; 2010а; 2011б).

Таким образом, все виды птиц водно-болотных экосистем достраивают гнезда при их подтоплении во время подъемов уровня воды. По степени совершенства реакции достройки гнезда (использование разных ее уровней) птицы делятся на две неравные группы: 1) группа видов (наиболее многочисленная) использует для гнездования стаии, расположенные на более высоких участках поймы; 2) группа видов (относительно малочисленная) гнездится по урезу воды и на озерных плесах.

Вторая группа видов, часто испытывая влияние сильных подъемов уровня воды, в отличие от первой группы, использует при достройке гнезд наиболее высокие и экономные уровни реакции дострой-

ки гнезда (4–5-й и, как исключение, 6–7-й уровни). Достройка гнезда при его подтоплении является одним из наиболее важных экологических способов адаптации, который значительно снижает энергетические затраты птиц, связанные с необходимостью повторного (компенсационного) размножения в случае гибели первых кладок.

В процессе сбора полевого материала мне постоянно помогали сотрудники Селенгинского зоологического отряда Научно-исследовательского института биологии при Иркутском государственном университете А.В. Шинкаренко, В.А. Подковыров и В.Е. Журавлев, а также студенты факультета охотоведения Иркутского сельскохозяйственного института Н.И. Мельникова, Н.М. Клименко, С.И. Лысиков, С.Г. Коневин, С.К. Захаров, В.В. Пронкевич, И.И. Щербаков и школьники Областной станции юных натуралистов. При подготовке работы большую помощь в освоении программ Microsoft Office Excel 2003 и 2007 оказал сотрудник Байкальского музея ИНЦ СО РАН В.С. Маслоков. Всем, помогавшим мне в работе, выражаю свою искреннюю признательность.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Закс Л.А. Статистическое оценивание. М., 1976. 598 с.
- Исаков Ю.А. Подсемейство утки Anatinae // Птицы Советского Союза. М., 1954. Т. 4. С. 344–635.
- Коузов С.А., Кравчук А.В. Постройка хохлатой чернышью *Aythya fuligula* высоких гнезд в подтапливаемой зоне островов у Кургальского полуострова и в плавнях Невской губы как адаптация к колебаниям уровня воды // Рус. орнитол. журн. Экспресс-вып. 2011. Т. 20. № 625. С. 101–109.
- Мельников Ю.И. Экологические адаптации белокрылой крачки к колебаниям уровня воды // Механизмы адаптации живых организмов к влиянию факторов среды. Л., 1977. С. 91–92.
- Мельников Ю.И. О некоторых адаптациях прибрежных птиц // Экология. 1982. № 2. С. 64–70.
- Мельников Ю.И. Болотные крачки (Sterninae, Charadriiformes, Aves): сегрегация по биотопам и ее причины // Биология внутренних вод: проблемы экологии и биоразнообразия. Борок, 2002. С. 84.
- Мельников Ю.И. Роль пятен седиментации в формировании сложных поселений околородных и водоплавающих птиц (на примере дельты р. Селенги) // Научные основы сохранения водосборных бассейнов: междисциплинарные подходы к управлению природными ресурсами. Улан-Удэ, 2004. Т. 2. С. 25–27.
- Мельников Ю.И. Популяционный гомеостаз в репродуктивный период (на примере околородных и водоплавающих птиц) // Развитие орнитологии в Северной Евразии: Тр. XII Междунар. орнитол. конф. Ставрополь, 2006а. С. 316–334.
- Мельников Ю.И. Особенности размножения белошеюй крачки (*Chlidonias hybrida*) в условиях нестабильного гидрологического режима // Сибирская орнитология (Вестн. БГУ, спец. серия). Улан-Удэ, 2006б. Вып. 4. С. 163–187.
- Мельников Ю.И. Адаптации птиц к гнездованию в условиях нестабильного гидрологического режима: достройка гнезд при подтоплении // IV Всерос. конф. по поведению животных. М., 2007а. С. 467–468.
- Мельников Ю.И. Адаптации прибрежных птиц к гнездованию на высокопойменных лугах Прибайкалья // Структура, функционирование и охрана природной среды: Мат-лы конф. к 75-летию биолого-географического факультета Бурятского государственного университета. Улан-Удэ, 2007б. Ч. 2. С. 68–73.
- Мельников Ю.И. Гидрологический режим водоемов как экологический фактор (на примере дельты р. Селенги) // Охрана и научные исследования на особо охраняемых природных территориях Дальнего Востока и Сибири. Хабаровск, 2007в. С. 137–148.
- Мельников Ю.И. Успешность размножения куликов в условиях интенсивного антропогенного воздействия // Достижения в изучении куликов Северной Евразии: мат-лы VII совещ. по вопросам изучения куликов. Мичуринск, 2008. С. 94–103.
- Мельников Ю.И. Циклические изменения климата и динамика ареалов птиц на юге Восточной Сибири // Орнитогеография Палеарктики: современные проблемы и перспективы. Махачкала, 2009а. С. 47–69.
- Мельников Ю.И. Прибрежные птицы дельты р. Селенги: сезонная динамика уровня воды как лимитирующий фактор // Биоразнообразие и роль особо охраняемых природных территорий в его сохранении. Тамбов, 2009б. С. 239–242.
- Мельников Ю.И. Структура ареала и экология азиатского бекасвидного веретенника *Limnodromus semipalmatus* (Blyth, 1848). Иркутск, 2010а. 284 с.

- Мельников Ю.И.* Изменчивость реакций прибрежных птиц на затопление их гнезд в зависимости от используемых биотопов // Первые Межд. Беккеровские чтения. Волгоград, 2010б. Ч.1. С. 448–450.
- Мельников Ю.И.* Пространственная структура лугово-болотных видов куликов в гнездовой период: избирательность микростадий и ее причины (на примере устья р. Иркут) // Изв. ИркутскГУ. Сер. Биология. Экология. 2010в. Т. 3. № 4. С. 52–64.
- Мельников Ю.И.* Изменчивость реакции надстройки гнезда при повышении уровня воды у околводных и водоплавающих птиц Прибайкалья // Там же. 2011а. Т. 4. № 1. С. 33–46.
- Мельников Ю.И.* Повторное (компенсационное) размножение и популяционный гомеостаз (на примере околводных и водоплавающих птиц) // Современные проблемы эволюции: XXV Любищевские чтения – 2011. Ульяновск, 2011б. С. 383–391.
- Мельников Ю.И., Шинкаренко А.В., Подковыров В.А., Мельникова Н.И., Лысков С.И.* Некоторые аспекты гнездования водоплавающих в колониях чайковых птиц на Южном Байкале // Фауна и экология птиц Восточной Сибири. Иркутск, 1984. С. 52–68.
- Михантьев А.И.* Некоторые эколого-этологические механизмы регуляции численности утиных в природе и возможности их использования в биотехнии // Биотехния. Теоретические основы и практические работы в Сибири. Новосибирск, 1980. С. 141–190.
- Михантьев А.И., Селиванова М.А.* Экологические основы прогнозирования продуктивности и численности уток // Казарка. М., 2009. С. 47–67.
- Мэгарран Э.* Экологическое разнообразие и его измерение. М., 1992. 182 с.
- Песенко Ю.А.* Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М., 1982. 287 с.
- Подковыров В.А.* Экология водоплавающих птиц Байкала в условиях антропогенной трансформации водно-болотных биоценозов // Дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1997. 18 с.
- Попов В.А., Лукина А.В.* Животный мир Татари (Позвоночные). Казань, 1949. 219 с.
- Хроков В.В.* Реакция прибрежных птиц на затопление их гнезд // Экология. 1975. № 3. С. 102–104.
- Фефелов И.В.* Роль гидрологического режима дельты р. Селенги в динамике населения уток // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск. 1996. 18 с.
- Фефелов И.В., Шинкаренко А.В., Подковыров В.А.* Динамика популяций уток в дельте Селенги // Рус. орнитол. журн. 1995. Т. 4. № 1/2. С. 45–53.
- Hudec K.* Der Einfluss der Schwankungen des Wasserspiegels auf die Nester der Wasservögel // Folia Zool. 1979. Vol. 28. N 8. P. 269–282.
- Cramp S., Simmons K.E.L.* Handbook of the birds of Europe the Middle East and Africa. The Birds of the Western Palearctic. Ostriches to ducks. Oxford, 1977. Vol. 1. 722 p.
- Vermeer K., Davies B.* Comparison of the breeding of Canada and Snow Geese at Westham Island, British Columbia // Wildfowl. 1978. Vol. 29. P. 31–43.
- Westershov K.* Method for determining the age of game birds eggs // J. Wildlife Management. 1950. Vol. 14. N 1. P. 56–57.

Поступила в редакцию 17.09. 10.

ADAPTATION SHOREBIRDS AND THE WATERFOWL TO NESTING IN CONDITIONS OF THE DYNAMICAL HYDROLOGICAL REGIME: BUILDING ON NESTS ON THE MEASURE OF RISE OF THE WATER LEVEL

Yu.I. Mel'nikov

On the basis of long-term works (1968–2000) in various areas of Eastern Siberia features of reaction of 29 species shorebirds and a waterfowl on flooding of their nests are considered. It is allocated eight levels of reaction building of nests at flooding by the water, differing on a degree of perfection and efficiency. Among the investigated species of birds, the method of extensive quantitative classification with construction dendrogram a method of the near neighbour, allocates eight clusters, well differing on levels of used reaction building of nests. It is confidently allocated two groups of birds: 1) the species mainly building on a bottom of a tray and a wall of a nest simultaneously and nesting on damp meadows and islands of higher part flood-lands; 2) the species quickly lifting a bottom of a tray above a water level, and then lateral walls completing it and nesting on border waters or on lake reaches. More perfect levels of reaction are connected to loss of a part of eggs of the laying used for fast building of nests in height, seldom meet at species with small size of a clutch. Building of nests in height on a measure of rise of a water level is very important adaptation sharply lowering power expenses of birds, connected with necessity of repeated duplication in case of destruction of the first clutches.

Key words: astable water-marsh ecosystems, shorebirds and a waterfowl, flooding clutches, building on nests.

Сведения об авторе: Мельников Юрий Иванович – руководитель дендрологического парка. Учреждение Российской академии наук «Байкальский музей Иркутского научного центра СО РАН», канд. биол. наук (yumel48@mail.ru).

УДК 595.766.44

НЕСКОЛЬКО НОВЫХ ПАЛЕАРКТИЧЕСКИХ ВИДОВ РОДА *STAGETUS* WOLLASTON, 1861 (COLEOPTERA: PTINIDAE: DORCATOMINAE)

И.Н. Тоскина

Описано 6 новых палеарктических видов рода *Stagetus* и 1 новый подвид (*S. calabriensis*, *S. clarki*, *S. espanoli*, *S. fabiani*, *S. israelsoni*, *S. mahunkai* spp.n., *S. italicus paganettii* ssp.n.). Даны дифференциальные диагнозы с учетом новых признаков.

Ключевые слова: *Stagetus*, Dorcatominae, Ptinidae, Coleoptera, Палеарктика, новые виды.

Род *Stagetus* был выделен Волластоном в 1861 г. (Wollaston, 1861) для канарских видов *hirtulus* и *crenatus*. Немного раньше Мюльсан и Рей (Mulsant et Rey, 1861) описали род *Theca* с видом *byrrhoides*. Но позже оказалось, что *Theca* Mulsant et Rey является младшим омонимом *Theca* Murey, 1845 (White, 1974) и, следовательно, синонимом *Stagetus* Wollaston, 1861. Большинство видов, описанных в XIX и начале XX в. с родовым названием *Theca* перешли в *Stagetus*.

До начала 40-х годов палеарктическими видами рода *Stagetus* (или *Theca*) много занимались Мюльсан и Рей (Mulsant et Rey, 1861), Обе (Aubé, 1861), Райтер (Reitter, 1884, 1885, 1889, 1901), Шильский (Schilsky, 1899), Пик (Pic, 1902, 1903, 1910, 1921). Кроме того, были еще единичные описания видов, сделанные Обенбергером (Obenberger, 1917) и др. В послевоенные годы наиболее успешно родом *Stagetus* занимались Эспаньол (Espanol, 1969a, 1969b, 1992, 1993–1994) и Израэльсон (Israelson, 1971a, 1971b, 1974). Эспаньол ревизовал виды *Stagetus* Средиземноморья, используя в качестве основного критерия строение эдеагуса (Espanol, 1969a). При этом многие виды Пика оказались синонимами описанных ранее. Израэльсон вместе с описанием новых видов и подвидов *Stagetus* с Канарских островов составил определительную таблицу канарских видов *Stagetus* (Israelson, 1974). Все это вместе с недавним описанием новых видов Сакаи (Sakai, 1995) и Заградником (Zahradník, 1997) нашло свое отражение в новом Каталоге жуков (Catalogue of Palaearctic Coleoptera, 2007).

Виды рода *Stagetus* различаются многими чертами внешней морфологии: величиной и (редко) фор-

мой глаз, члеников усиков (главным образом, длиной 3-го и 11-го члеников, соотношением длин 7-го и 8-го члеников), формой и соотношением ширины и длины переднеспинки и характером пунктировки ее поверхности, формой щитка (соотношением длины и ширины) и формой надкрыльев (с плечевыми буграми или без них), видом бороздок на диске надкрыльев и на боковых сторонах (щелевидных или грубо точечных), видом междурядий (плоских или выпуклых и суженных или нет на боковых сторонах), соотношением длин члеников лапок, иногда цветом, и, разумеется, строением эдеагуса. Имеются различия и в строении заднегруди, судя по нескольким имеющимся рисункам.

К сожалению, о большинстве признаков, особенно в работах, опубликованных до 40-х годов, вообще не упоминается. Никогда не сравнивались величина глаз, форма точек пунктировки (круглые, овальные), соотношения члеников лапок, детали вентральной поверхности. Конечно, самый точный критерий – строение генитального аппарата, но сравнение ложных яйцекладов, насколько нам известно, пока не проводилось.

При изучении представителей подсемейства Dorcatominae в коллекции Венгерского музея естественной истории (ВМЕИ) мы нашли несколько новых видов рода *Stagetus*. Кроме литературных источников, для сравнения мы имели несколько типовых экземпляров видов этого рода (*Theca dorcatomoides* Reitter, 1884, *Th. numidica* Pic, 1903, *Th. puncticollis* Reitter, 1884, *Th. remota* Reitter, 1884, *Th. reitteri* Schilsky, 1899, *Th. sardoia* Reitter, 1915, *Th. xyletina* Reitter, 1889). При этом мы уточнили их морфологические характеристики, составляя диф-

ференциальные диагнозы новых видов. Эспаньол, благодаря исследованиям генитального аппарата разных видов, установил, что *Th. numidica* является синонимом *S. championi* (Schilsky, 1899), *Th. reitteri* – синонимом *S. latior* (Pic, 1899), *Th. remota* – синонимом *S. anda-lusiacus criblicollis* (Aubé, 1861) (Espanol, 1969a).

Методика измерений. Длину переднеспинки измеряли в профиль, при этом апикальный и базальный края устанавливали на одном уровне. При измерении переднеспинки сверху получают искаженные результаты: переднеспинка выглядит короче из-за своей выпуклой (часто неравномерно выпуклой) формы. Длину надкрыльев измеряли от базального края щитка вдоль шва надкрыльев, ширину надкрыльев измеряли чуть ниже плеч. Длину члеников усиков и лапок измеряли между точками соединения их члеников. Изображение эдеагуса дано с дорсальной стороны. Звездочкой помечены промеры голотипа. Ниже приведены описания новых видов.

***Stagetus calabriensis* sp. nov. (рис. 1)**

Н о л о т у р е ♂, Calabria, d'Aspromonte, 1905, Paganetti. Paratype: Calabria, Sta. Eufemia

d'Aspromonte, 1905, Paganetti. (Типовой материал хранится во ВМЕИ).

О п и с а н и е

Внешний вид. Жуки черно-вишневые, усики буро-желтые. Опушение светло-серое, торчащее, разнородное. Тело заметно выпуклое, немного блестящее, в 1,7 раза длиннее своей ширины (рис. 1, 1).

Голова. Лоб выпуклый. Глаза круглые, очень умеренно выпуклые, разделены расстоянием около 3 диаметров глаза. Усики с 3-членистой булавой. Последний членик челюстных щупиков вдвое длиннее своей наибольшей ширины близ вершины; имеет вид пластинки, слабо расширяющейся к косо срезанной вершине (рис. 1, 2).

Переднеспинка в 1,5*–1,6 раза шире своей длины, трапециевидная (рис. 1, 3); задние углы тупые, четкие, уплощенные (рис. 1, 4). Поверхность в двойной пунктировке; на диске крупные точки расположены на расстоянии, равном 1–2 диаметрам точки (рис. 1, 5), на боках сплошные ряды крупных точек (рис. 1, 6).

Щиток очень маленький, треугольный, с черточкой по бокам. Надкрылья в 1,2 раза длиннее своей ширины и в 1,8 раза длиннее переднеспинки.

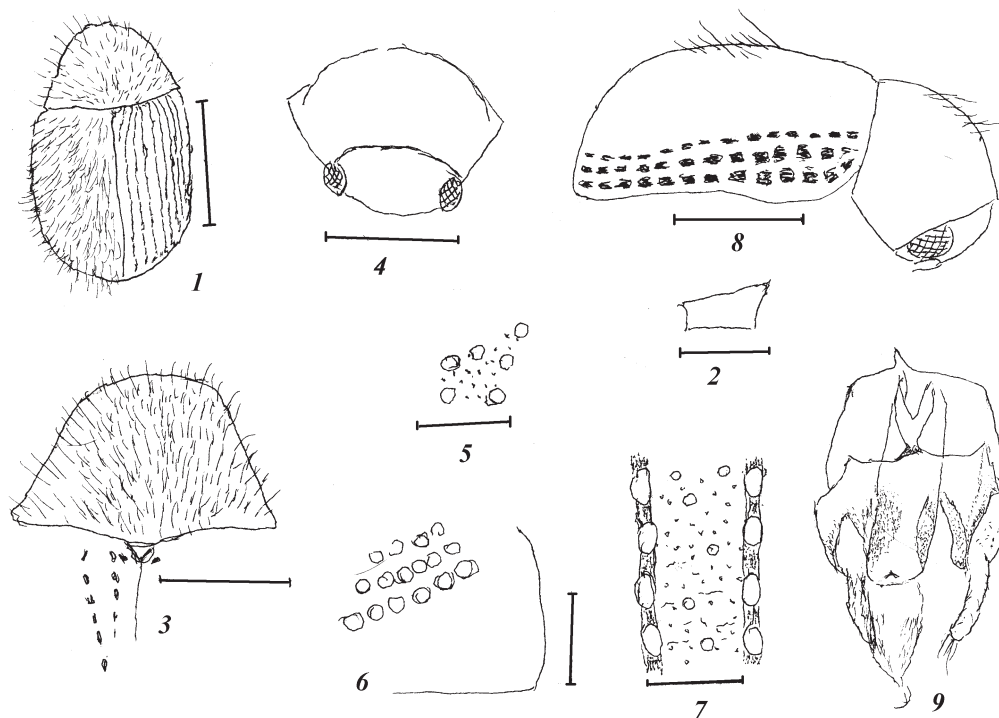


Рис. 1. *Stagetus calabriensis* sp. nov., ♂: 1 – общий вид жука, 2 – последний членик челюстного щупика, 3 – переднеспинка со щитком, вид сверху, 4 – переднеспинка, вид спереди, 5 – пунктировка поверхности диска переднеспинки, 6 – пунктировка близ бокового края переднеспинки, 7 – междурядье с бороздками на диске надкрыльев, 8 – вид тела сбоку, 9 – эдеагус. Масштаб: 0,05 мм (9); 0,1 мм (2, 5–7); 0,5 мм (3, 4, 8); 1,0 мм (1)

Плечевые бугры не выражены. Междурядья на диске плоские, на границе с боковыми частями – выпуклые. Бороздки сплошные, на диске – с овальными точками (рис. 1, 7). Междурядья на диске шире бороздок в 6 раз. Латеральные бороздки с крупными, прямоугольными или квадратными, точками (рис. 1, 8); междурядья не шире точечных рядов в базальной трети бокового участка. Поверхность на диске в разреженной двойной пунктировке.

Эдеагус. Пенис примерно равной ширины на всем протяжении, не сужается к вершине, примерно в 4 раза длиннее своей ширины на немного закругленной вершине. Парамеры очень короткие, с длинным конечным отростком в виде немного изогнутой палочки с небольшой кисточкой волосков на вершине (рис. 1, 9).

Длина 1,60*–1,70 мм, ширина 0,95 мм.

Э т и м о л о г и я . Вид назван по месту сбора жуков.

Д и ф ф е р е н ц и а л ь н ы й д и а г н о з . Новый вид относится к группе коричневых видов рода *Stagetus* без развитых плечевых бугров и с короткой переднеспинкой (ее ширина не менее чем в 1,5 раза больше длины). Это виды *S. dorcatomoides* (Reitter, 1884), *S. hirtulus brachypilosus* Israelson, 1971, *S. h. crenatus* Wollaston, 1861, *S. h. orientalis* Israelson, 1974, *S. propinquus* Obenberger, 1917, *S. wollastoni* Español, 1969. От *S. dorcatomoides* новый вид отличается плоскими междурядьями (у *S. dorcatomoides* междурядья выпуклые). От канарских подвидов *S. hirtulus* новый вид (*S. calabriensis*) отличается более длинным телом и уплощенными задними углами переднеспинки (у *S. h. brachypilosus*, *S. h. crenatus* и *S. h. orientalis* задние углы переднеспинки не уплощенные (Israelson, 1971a)). От *S. propinquus* новый вид отличается видом латеральных бороздок с крупными точками (у *S. propinquus* латеральные бороздки состоят из мелких, редких точек (Obenberger, 1917)). *S. wollastoni* имеет тело овальное, широкое, сильно выпуклое, с эдеагусом другого вида: пенис сужается у вершины, конечные отростки парамер короткие, толстые) (Español, 1969a, рис. 8). В отличие от него *S. calabriensis* не сильно выпуклый, пенис не сужается к вершине, отростки парамер длинные, тонкие.

***Stagetus clarki* sp. nov. (рис. 2)**

Н о л о т у р е ♂?, Algiers, May 1861, H. Clark. Coll. Reitter. (Голотип хранится во ВМБИ).

О п и с а н и е

Внешний вид. Жук черный; надкрылья с коричневым оттенком, ноги темно-коричневые. Опушение светло-серое, приподнятое, двойное, есть редкие, длинные волоски. Тело овальное, выпуклое, в 1,8 раза длиннее своей ширины (рис. 2, 10).

Голова. Лоб выпуклый. Глаза круглые, умеренно выпуклые, разделены расстоянием в 2 диаметра глаза. Усики: 3-й членик очень маленький, длина и ширина одинаковые; 4–6-й членики продольные, с короткими зубцами, причем 5-й зубец чуть больше соседних, 7-й и 8-й членики поперечные, 8-й членик примерно в 1,5 раза шире 7-го; 11-й членик веретеновидный, в 3,5 раза длиннее своей ширины и в 2,4 раза длиннее 10-го членика (рис. 2, 11).

Переднеспинка в 1,4 раза больше своей длины, сильно сужается к переднему краю (рис. 2, 12); задние углы тупые, четкие; боковые края уплощенные (рис. 2, 13). Пунктировка поверхности на диске двойная, крупные точки находятся на расстояниях 1–2 и более диаметров точки (рис. 2, 14).

Щиток полукруглый, точек или черточек по бокам нет. Надкрылья в 1,2 раза длиннее своей ширины и в 1,9 раза длиннее переднеспинки. Плечевые бугры не выражены. Междурядья плоские, на диске в 9 раз шире очень тонких, щелевидных бороздок. Бороздки образованы короткими черточками (рис. 2, 15), более грубыми в латеральных бороздках. Боковые междурядья шире бороздок (рис. 2, 16). Поверхность очень мелко пунктирована, тонко морщинистая.

Ноги. Передняя голень с венчиком волосков перед вершиной; 1-й членик длиннее суммы трех следующих члеников, более или менее равных между собой; 5-й членик очень маленький (рис. 2, 17).

Длина 2,25 мм, ширина 1,25 мм.

Э т и м о л о г и я . Вид назван в честь нашего этого жука.

З а м е ч а н и е . Жук собран полтора столетия назад. Вскрыть его брюшко не удалось. Пол определен по форме последнего членика булавы (у самок он, как правило, овальный).

Д и ф ф е р е н ц и а л ь н ы й д и а г н о з . Новый вид относится к группе черных видов рода *Stagetus* с надкрыльями без плечевых бугров. Это *S. championi* (Schilsky, 1899), *S. curimoides* (Reitter, 1884), *S. israelsoni* sp.n., *S. latior* (Pic, 1899). Новый вид отличается от *S. championi* и *S. latior* отсутствием наколотой точки или черточки у щитка (у названных видов она имеется (Reitter, 1901)). Кроме

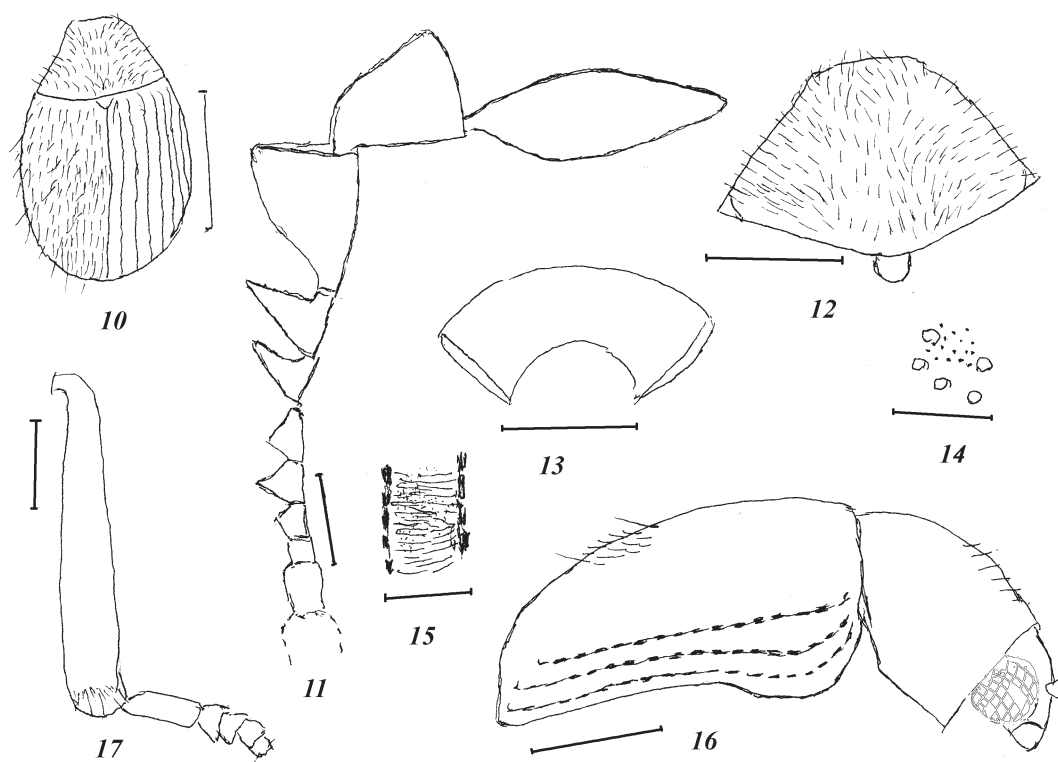


Рис. 2. *Stagetus clarki* sp. nov., ♂?: 10 – общий вид жука, 11 – усик, 12 – переднеспинка со щитком, вид сверху, 13 – переднеспинка, вид спереди, 14 – пунктировка поверхности диска переднеспинки, 15 – междурылье с бороздками на диске надкрыльев, 16 – вид тела сбоку, 17 – передние голень и лапка. Масштаб: 0,1 мм (11, 14, 15, 17); 0,5 мм (12, 13, 16); 1,0 мм (10)

того, у *S. latior* латеральные бороздки расширены, с крупными точками (*S. reitteri* Schilsky, 1899 = *S. latior* Pic, 1899), а у нового вида латеральные бороздки такие же щелевидные, как бороздки на диске надкрыльев. У *S. curimoides* тело почти круглое, щиток треугольный (Reitter, 1884), а у *S. clarki* тело в 1,8 раза длиннее своей ширины и щиток полуовальный. *S. clarki* отличается также от *S. israelsoni* и остальных названных видов уплощенными боковыми краями переднеспинки.

Stagetus espanyoli sp. nov. (рис. 3)

Н о л о т у р е ♂, Greece, Korfu, Roda, 16–23.VI.1995, leg. Zs. Czeto. (Голотип хранится во ВМЕИ).

О п и с а н и е

Внешний вид. Дорсальная поверхность чернокоричневая, голова и вентральная поверхность черные; усики (со 2-го членика) и лапки светлорыжие. Опушение желтовато-серое, двойное: кроме коротких, приподнятых, имеются довольно редкие, длинные, наклонные волоски. Тело (не

считая голову) длиннее своей ширины в 2,4 раза (рис. 3, 18).

Голова. Лоб слабо выпуклый, в однородной пунктировке. Глаза круглые, разделены расстоянием в 1,1 диаметра глаза. Усики: 2-й членик бочковидный, 3-й членик вытянутый, без зубца, в 3 раза длиннее своей ширины и длиннее 2-го членика; 4–8-й членики с зубцом; 8-й членик примерно в 1,5 раза шире 7-го; 6–8-й членики поперечные, остальные продольные. 11-й членик в 4 раза длиннее своей ширины и в 2 раза длиннее 10-го членика (рис. 3, 19).

Переднеспинка в 1,5 раза шире своей длины, трапециевидная, если смотреть сверху (рис. 3, 20); бока немного вогнуты, задние углы заметно не уплощенные (рис. 3, 21). Поверхность в двойной пунктировке: на диске крупные точки круглые, редкие (рис. 3, 22); на боковых частях крупные точки мельче и более частые (рис. 3, 23).

Щиток полукруглый, с точкой по бокам. Надкрылья длиннее своей ширины в 1,8 раза и длиннее переднеспинки в 2,7 раза. Плечевые бугры имеются, тело немного расширяется к концу.

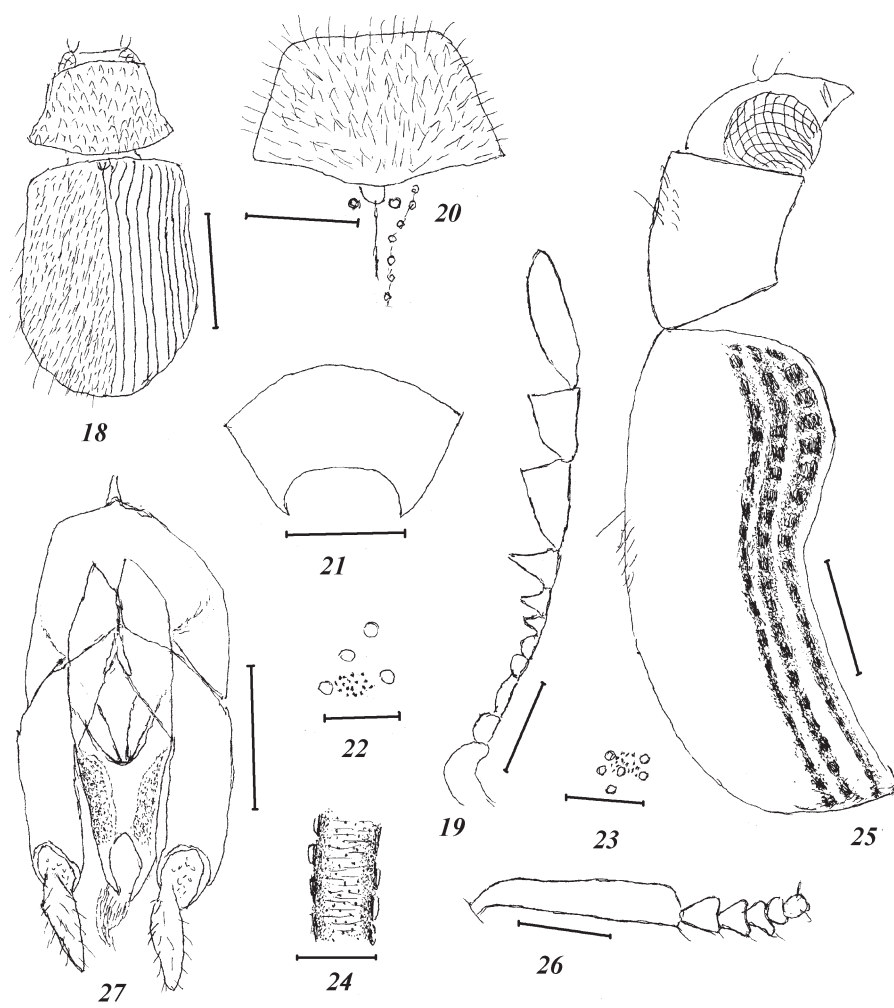


Рис. 3. *Stagetus spagnoli* sp. nov., ♂: 18 – общий вид жука, 19 – усик, 20 – переднеспинка со щитком, вид сверху, 21 – переднеспинка, вид спереди, 22 – пунктировка поверхности диска переднеспинки, 23 – пунктировка поверхности бока переднеспинки, 24 – междурядье с бороздками на диске надкрыльев; 25 – вид тела сбоку, 26 – передние голень и лапка, 27 – эдеагус. Масштаб: 0,05 мм (27); 0,1 мм (22–24); 0,2 мм (19, 26); 0,5 мм (20, 21, 25); 1,0 мм (18)

Междурядья выпуклые. Бороздки на диске довольно тонкие (щелевидные), образованы узко овальными точками-углублениями (рис. 3, 24). Прищитковая бороздка и базальная треть пришовной бороздки состоят из крупных круглых точек. Боковые бороздки образованы крупными, почти квадратными точками (рис. 3, 25). Междурядья на диске примерно в 9 раз шире бороздок, на боках – уже бороздок. Поверхность междурядий на диске тонко морщинистая и в мелкой пунктировке.

Ноги. Лапки короткие, толстые; длина передней лапки равна 0,6 длины ее голени; 1-й членик передней лапки в 1,4 раза длиннее 2-го; 2-й членик в 1,8 раза длиннее 3-го; 3-й членик в 1,4 раза длиннее 4-го; 5-й членик короче 2-го, широкий (рис. 3, 26).

Эдеагус. Пенис расширен в базальной половине, к вершине сужается, примерно в 8 раз длиннее своей ширины на вершине. Парамеры на конце с довольно длинным отростком, который в 3,4 раза длиннее своей наибольшей ширины близ основания (рис. 3, 27).

Длина 3,2 мм, ширина 1,3 мм.

Э т и м о л о г и я. Вид назван в честь энтомолога д-ра Ф. Эспаньола, подробно изучавшего род *Stagetus*.

Д и ф ф е р е н ц и а л ь н ы й д и а г н о з. Новый вид относится к группе коричневых или рыжеватых видов рода *Stagetus* с развитыми плечевыми буграми и длинными надкрыльями (длина надкрыльев больше их общей ширины в 1,7 раза и

более). Это виды *S. elongatus* Mulsant et Rey, 1861, *S. khnזורiani* Español, 1969, *S. montanus* Toskina, 1998, *S. sardous* (Reitter, 1915). Новый вид отличается от *S. elongatus* более короткими надкрыльями, присутствием точки у щитка, расширенными латеральными бороздками, 8-м члеником усиков, в 1,5 раза более широким, чем 7-й членик (у *S. elongatus* надкрылья дважды длиннее своей ширины, прищитковая точка отсутствует, 8-й членик усиков шире 7-го в 2 раза (Reitter, 1901); эдеагус: у *S. elongatus* параметры значительно короче, чем у нового вида, и пенис другой формы (Español, 1969a, рис. 12, 1992, рис. 65 E)).

Новый вид отличается от *S. montanus* выпуклыми междурядьями и латеральными бороздками, более широкими, чем боковые междурядья (у *S. montanus* междурядья на диске надкрыльев плоские, латеральные бороздки уже боковых междурядий (Toskina, 1998, рис. 250, 252), эдеагус совершенно другой формы (там же, рис. 258). *S. espagnoli* от-

личается от *S. sardous* не-уплощенными задними углами переднеспинки и латеральными бороздками, более широкими, чем боковые междурядья (у *S. sardous* задние углы переднеспинки уплощенные, боковые междурядья шире латеральных бороздок). *S. espagnoli* отличается от *S. khnזורiani* относительно большими размерами тела (больше 3 мм, против 1,6–2,1 мм у *S. khnזורiani*) и меньшим 8-м члеником усиков (у *S. khnזורiani* 8-й членик усиков значительно превышает 7-й членик (Español, 1969b)), а также эдеагусом другой формы (у *S. khnזורiani* эдеагус сильно вытянутой формы (там же, рис. 10)).

***Stagetus fabiani* sp. nov. (рис. 4)**

Н о л о т у р е ♀, Turkmenistan, Kopet-Dagh Mts, 1800 m Sayvana valley cca 8 km E of Sayvana, 56° 55'E, 38° 22'N, 29.06.1992, No L 61, leg. Gy. Fábíán, B. Herczig, A. Podlussány and Z. Varga. (Голотип хранится во ВМЕИ).

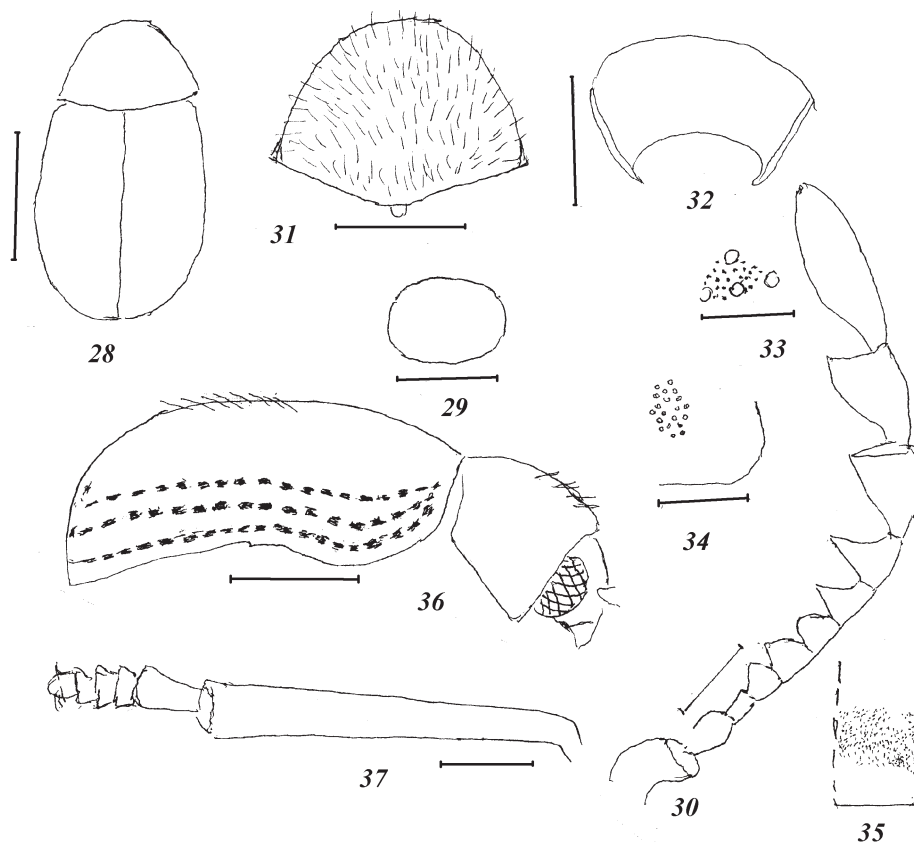


Рис. 4. *Stagetus fabiani* sp. nov., ♀: 28 – общий контур тела, 29 – контур глаза; 30 – усик, 31 – переднеспинка со щитком, вид сверху, 32 – переднеспинка, вид спереди, 33 – пунктировка поверхности диска переднеспинки, 34 – пунктировка поверхности у бокового края переднеспинки, 35 – междурядье с бороздками на диске надкрыльев, 36 – вид тела сбоку, 37 – передние голень и лапка. Масштаб: 0,1 мм (30, 33–35, 37); 0,2 мм (29); 0,5 мм (31, 32, 36); 1,0 мм (28)

О п и с а н и е

Внешний вид. Жук черный; усики (со 2-го членика) и лапки коричневые. Опушение светлосерое, однородное, на переднеспинке торчащее, на надкрыльях приподнятое. Тело (не считая головы) длиннее своей ширины примерно в 2 раза, немного расширяется к концу (рис. 4, 28).

Голова. Лоб выпуклый. Глаза овальные (рис. 4, 29), выпуклые, разделены расстоянием в 2,2 продольных диаметра глаза. Усики: 3-й членик цилиндрический, в 2 раза короче булавовидного 2-го членика; 4–8-й членики с зубцом, 8-й членик почти в 1,5 раза шире и немного длиннее 7-го членика; 5-й членик немного крупнее соседних, у которых вершина зубца закругленная; все членики, кроме 8-го, продольные; 11-й членик в 3 раза длиннее своей ширины и в 1,6 раза длиннее 10-го членика (рис. 4, 30).

Переднеспинка в 1,3 раза шире своей длины и имеет форму шапочки, если смотреть сверху (рис. 4, 31); боковые края узко уплощенные (рис. 4, 32). Поверхность в двойной пунктировке на диске, где крупные точки находятся на расстояниях 1–2 диаметров точки (рис. 4, 33), и мелкой, однородной на боках (рис. 4, 34).

Щиток маленький, полукруглый, без точек по бокам. Надкрылья в 1,5 раза длиннее своей ширины и в 2,7 раза длиннее переднеспинки. Плечевые бугры имеются. На диске междурядья плоские, шире тонких щелевидных бороздок примерно в 15 раз (рис. 4, 35). Латеральные бороздки образованы крупными продольными точками, но междурядья шире бороздок (рис. 4, 36).

Ноги. Лапки короткие: длина передней лапки равна 0,4 длины передней голени: 1-й членик лапки примерно в 3 раза длиннее 2-го членика и равен примерно общей длине 2–4-го члеников (рис. 4, 37).

Длина 2,35 мм, ширина 1,20 мм.

Э т и м о л о г и я. Вид назван в честь одного из сборщиков энтомологического материала.

Д и ф ф е р е н ц и а л ь н ы й д и а г н о з. Новый вид относится к группе черных видов рода *Stagetus* с развитыми плечевыми буграми. Это *S. conicicollis* (Schilsky, 1899), *S. italicus italicus* (Reitter, 1885), *S. italicus paganettii* ssp.n., *S. striatulus* (Schilsky, 1899). *S. fabiani* отличается от перечисленных видов уплощенными боковыми краями переднеспинки и овальными глазами. Кроме того, у *S. conicicollis* переднеспинка равной длины и ширины

(Schilsky, 1899) (у *S. fabiani* ширина переднеспинки в 1,3 раза больше ее длины); у *S. i. italicus* бороздки на диске надкрыльев сильно пунктированы (Reitter, 1885), ареал вида – среднее Средиземноморье, а у *S. fabiani* бороздки щелевидные, ареал вида – горы Копет-Дага в Туркмении. От *S. i. paganettii* новый вид еще отличается более длинной переднеспинкой (ширина больше длины в 1,3 раза против 1,7 раза у *S. i. paganettii*) и отсутствием прищитковой точки или черточки (у *S. i. paganettii* имеется прищитковая черточка). *S. fabiani* еще отличается от *S. striatulus* формой переднеспинки: у *S. fabiani* она имеет форму шапочки, а у *S. striatulus* она конически сужается к вершине (Schilsky, 1899).

***Stagetus israelsoni* sp. nov. (рис. 5)**

Н о л о т ы п е ♂, Gomera, Umg. Laguna Grande, 1300 m, u. Steinen, 17.I.916. Anobiidae – det. S.A. Slipinski 93. (Голотип хранится во ВМЕИ).

О п и с а н и е

Внешний вид. Жук черный, блестящий; усики и ноги буро-коричневые. Опушение серовато-желтоватое, двойное: мелкие волоски густые, приподнятые, крупные волоски наклонные. Тело кругловатое, выпуклое, в 1,8 раза длиннее своей ширины (рис. 5, 38).

Голова. Лоб выпуклый. Глаза круглые, разделены расстоянием в 2,6 диаметра глаза. Усики: 2–8-й членики очень малы, 7-й и 8-й членики примерно равной ширины. Членики булавы продольные. 11-й членик в 5 раз длиннее своей ширины и примерно в 1,7 раза длиннее 10-го членика (рис. 5, 39).

Переднеспинка в 1,46 раза шире своей длины, конусообразно сужается к вершине (рис. 5, 40); задние углы четкие и очень коротко уплощенные (рис. 5, 41). Пунктировка поверхности двойная, мелкие точки разреженные, крупные точки неправильной формы, на диске расположены друг от друга на расстояниях примерно двух диаметров точки (рис. 5, 42); на апикальном крае крупные точки гуще; на боковых частях точки мало отличаются размерами друг от друга и расположены рядами (рис. 5, 43).

Щиток очень маленький, треугольный, без точек или черточек по бокам. Надкрылья сросшиеся, в 1,12 раза длиннее своей ширины и в 1,8 раза длиннее переднеспинки. Крылья и плечевые бугры не развиты. Междурядья плоские, шире очень тонких, щелевидных бороздок на диске в 32–34 раза (рис. 5, 44). Латеральные бороздки не расширены, такие же,

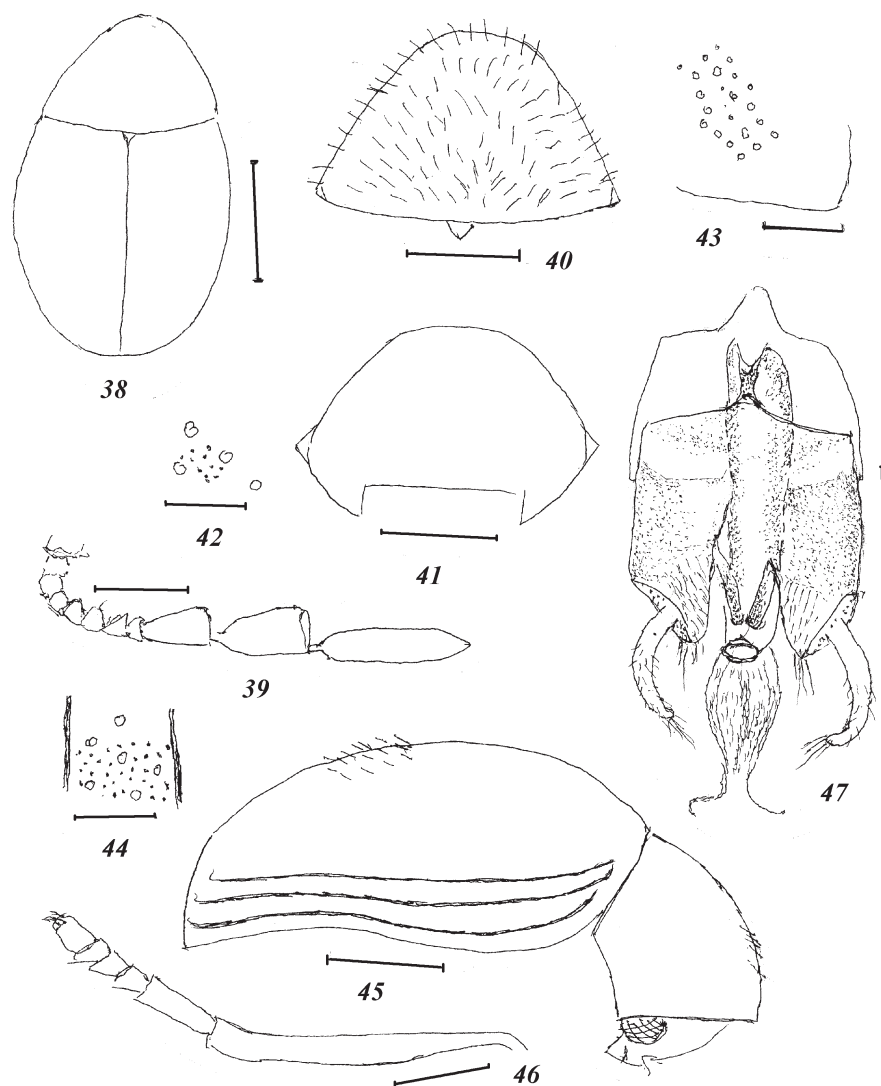


Рис. 5. *Stagetus israelsoni* sp.nov., ♂: 38 – общий контур тела, 39 – усик, 40 – переднеспинка со щитком, вид сверху, 41 – переднеспинка, вид спереди, 42 – пунктировка поверхности диска переднеспинки, 43 – пунктировка поверхности у бокового края переднеспинки, 44 – междурядье с бороздками на диске надкрыльев, 45 – вид тела сбоку, 46 – задние голень и лапка, 47 – эдеагус. Масштаб: 0,05 мм (47); 0,1 мм (42–44); 0,2 мм (39, 46); 0,5 мм (40, 41, 45); 1,0 мм (38)

как на диске (рис. 5, 45). Поверхность в двойной пунктировке, подобной таковой на диске.

Ноги. Длина задней лапки равна примерно 0,6 длины задней голени; 1-й членик длиннее 2-го примерно в 2,7 раза; 2-й членик почти равен 3-му (длиннее 3-го в 1,1 раза); 3-й членик длиннее 4-го в 1,6 раза; 5-й членик длиннее 2-го (рис. 5, 46).

Эдеагус. Пенис слабо сужается к вершине, в 21 раз длиннее своей ширины на вершине (волокнистый кончик в расчет не принимается). Отростки на концах парамер длинные, крючковидно изогнуты и с небольшой кисточкой волосков на конце (рис. 5, 47).

Длина 2,7 мм, ширина 1,5 мм.

Этимология. Вид назван в честь шведского энтомолога Г. Израэльсона, который занимался изучением энтомофауны Канарских островов, в частности видами рода *Stagetus*.

Дифференциальный диагноз. Вид относится к группе черных видов рода *Stagetus* без развитых плечевых бугров. Это *S. championi* (Schilsky, 1899), *S. clarki* sp.nov., *S. curimoides* (Reitter, 1884), *S. latior* (Pic, 1899). *S. israelsoni* отличается от всех названных видов прежде всего сросшимися надкрыльями. Кроме того, от *S. latior* новый вид отличается щелевидными бороздками не

только на диске надкрыльев, но и на их боковых частях, а также треугольным щитком без прищитковой точки или черточки (у *S. latior* латеральные бороздки расширены, с крупными точками, щиток полукруглый, с прищитковыми точками (Reitter, 1901)). Эдеагус: *S. championi* сильно отличается от эдеагуса *S. israelsoni* формой пениса и отсутствием конечных отростков у парамер (Español, 1969a, рис. 6). *S. israelsoni* отличается от *S. clarki* очень коротко уплощенными задними углами переднеспинки и треугольным щитком (у *S. clarki* переднеспинка с уплощенными боковыми краями, щиток полукруглый). Новый вид отличается от *S. curimoides* отсутствием прищитковой точки или черточки и видом пунктировки поверхности переднеспинки: у нового вида боковые части переднеспинки с крупными точками, а у *S. curimoides* тонко морщинистые, щиток с прищитковыми точками (Reitter, 1884); эдеагус имеет другие формы пениса и конечных отростков парамер (Español, 1969b, рис. 11).

Stagetus mahunkai sp. nov. (рис. 6)

Н о л о т у р е ♀, Tunisia, Environs of Ain Draham, 31.III.1977, No 37, «leg. S. Mahunka &». (Голотип хранится во ВМБИ).

О п и с а н и е

Жук черно-коричневый, переднеспинка почти черная; усики светло-коричневые. Опушение желтовато-серое, двойное: мелкие волоски густые, наклонные, длинные волоски почти торчащие. Опушение на переднеспинке направлено вперед, на надкрыльях – назад. Тело в два раза длиннее своей ширины (рис. 6, 48).

Голова. Лоб выпуклый, поверхность в двойной пунктировке. Глаза круглые, очень умеренно выпуклые, разделены расстоянием в 3,5 диаметра глаза. Усики: 3-й членик равной длины и ширины, без зубца, в 2 раза короче 2-го членика; 4–8-й членики с зубцом, 7-й и 8-й членики почти равны по ширине; 5–8-й членики поперечные. 11-й членик в 4 раза длиннее своей ширины и в 1,8 раза длиннее 10-го членика (рис. 6, 49).

Переднеспинка в 1,37 раза шире своей длины; задние углы тупые, четкие, очень коротко уплощенные (рис. 6, 50). Переднеспинка довольно сильно сужается к переднему краю, имеет вид шапочки (рис. 6, 51). Поверхность слабо морщинистая и в двойной пунктировке; крупные точки на диске расположены на расстояниях 1,5–2,0 диаметров точки (рис. 6, 52), на боках – на расстоянии 1 диаметра.

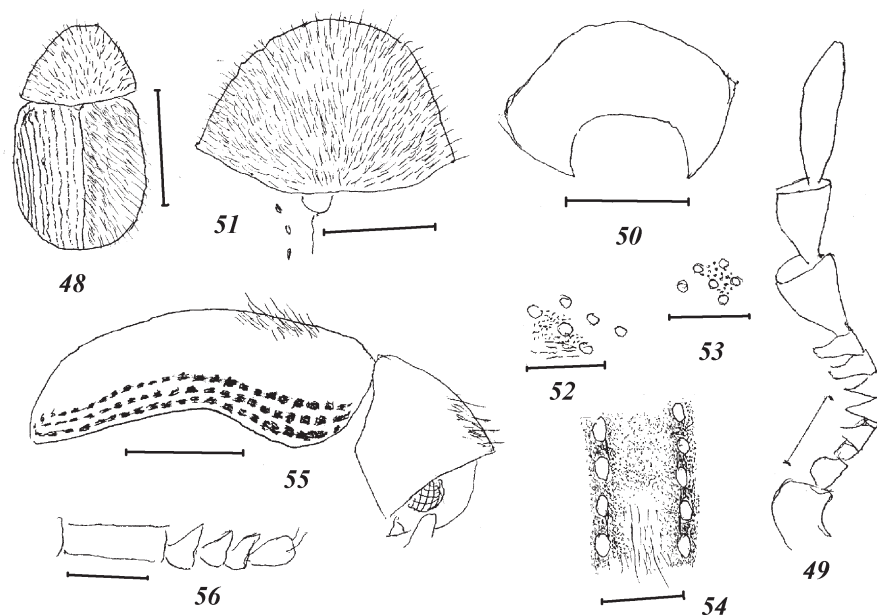


Рис. 6. *Stagetus mahunkai* sp. nov., ♀: 48 – общий вид жука, 49 – усик, 50 – переднеспинка (вид спереди), 51 – переднеспинка со щитком (вид сверху), 52 – пунктировка поверхности диска переднеспинки, 53 – пунктировка апикального края переднеспинки, 54 – междуярьё с бороздками на диске надкрыльев, 55 – вид тела сбоку, 56 – задняя лапка. Масштаб: 0,1 мм (49, 52–54, 56); 0,5 мм (50, 51, 55); 1,0 мм (48)

На апикальном крае большие точки чуть меньше, чем на диске (рис. 6, 53).

Щиток полукруглый, без точек или черточек по бокам. Надкрылья в 1,3 раза длиннее своей ширины и в 1,8 раза длиннее переднеспинки. Плечевые бугры имеются. Междуярдья выпуклые, на диске в 5 раз шире бороздок, которые образованы овальными точками (рис. 6, 54). Латеральные бороздки образованы более грубыми, почти квадратными точками, а междуярдья в базальной трети этой части надкрыльев почти равны ширине бороздок (рис. 6, 55). Поверхность междуярдий в очень мелкой пунктировке.

Ноги. 1-й членик задней лапки немного длиннее суммы трех следующих члеников и длиннее 2-го членика в 3 раза; 2-й членик длиннее 3-го в 1,25 раза; 3-й членик длиннее 4-го в 1,3 раза; 5-й членик длиннее 2-го (рис. 6, 56).

Длина 1,95 мм, ширина 1,0 мм.

Э т и м о л о г и я. Вид назван в честь сборщика энтомологического материала С. Махунки.

Д и ф ф е р е н ц и а л ь н ы й д и а г н о з. Новый вид относится к группе коричневых и желтоватых видов рода *Stagetus* с развитыми плечевыми буграми, с короткими надкрыльями (длина надкрыльев больше их общей ширины в 1,3–1,5, редко в 1,6 раза), с выпуклыми междуярдьями. Это *S. makarovi* Zahradník, 1997, *S. vicinus* (Pic, 1921), *S. xyletinus* (Reitter, 1889). *S. mahunkai* отличается от *S. makarovi* формой тела (у последнего оно расширяется к концу (Zahradník, 1997, рис. 21)), полукруглым щитком (у *S. makarovi* щиток треугольный), более плотно расположенными крупными точками на переднеспинке (у *S. makarovi* они разреженные (Zahradník, 1997)). Черно-коричневый *S. mahunkai* отличается от рыжеватого *S. vicinus* формой тела: *S. vicinus* – продолговатый, широкий, с короткой переднеспинкой (Pic, 1921), а у *S. mahunkai* переднеспинка довольно длинная (ширина больше длины в 1,37 раза), а надкрылья короткие (длина больше ширины в 1,3 раза). Новый вид отличается от *S. xyletinus* полукруглым щитком без прищитковых точек (у *S. xyletinus* щиток треугольный, с прищитковыми точками (Reitter, 1889)), и более длинной переднеспинкой (у *S. xyletinus* ширина переднеспинки больше ее длины в 1,6 раза, а у *S. mahunkai* в 1,37 раза).

***Stagetus italicus paganettii* ssp. nov. (рис. 7)**

Н о л о т у р е ♂, Ins. Elba, 1908, Paganetti. (*Theca italica* – designated by anon.; *Stagetus*

sp. – designated by anon.). (Голотип хранится во ВМБИ).

О п и с а н и е

Внешний вид. Жук черный, усики коричневые. Опушение светло-серое, негустое, двойное, сильно приподнятое, особенно на боках. Тело выпуклое, длиннее своей ширины в 1,8 раза (рис. 7, 57).

Голова. Лоб выпуклый. Глаза круглые, выпуклые, разделены расстоянием в 2,4 диаметра глаза. Усики: 3-й членик цилиндрический, почти в 2 раза длиннее своей ширины, немного короче булавовидного 2-го членика и длиннее 4-го; 4–8-й членики с зубцом, 5-й, 7-й и 8-й членики поперечные, 8-й членик примерно в 1,5 раза шире 7-го и немного длиннее последнего; 11-й членик в 3,5 раза длиннее своей ширины и в 1,5 раза длиннее 10-го членика (рис. 7, 58).

Переднеспинка шире своей длины в 1,7 раза, трапециевидная, со слабо двувыемчатым основанием (рис. 7, 59), задние углы тупые, закруглены (рис. 7, 60). Поверхность в двойной пунктировке; на диске крупные точки расположены на расстояниях 2–3 диаметров точки (рис. 7, 61), на боковых частях крупные точки очень частые.

Щиток полуовальный, с черточкой по бокам. Надкрылья в 1,3 раза длиннее своей ширины и в 2,3 раза длиннее переднеспинки. Плечевые бугры имеются. Междуярдья плоские; на диске бороздки щелевидные, сплошные, точки в них узко овальные; междуярдья шире бороздок в 8–9 раз (рис. 7, 62). Латеральные бороздки расширены, точки в них почти квадратные, боковые междуярдья в базальной трети не шире бороздок (рис. 7, 63).

Ноги. Длина задней лапки равна примерно 0,7 длины ее голени; 1-й членик длиннее 2-го в 3 раза; 2-й членик чуть длиннее 3-го; 3-й членик примерно в 1,3 раза длиннее 4-го; 5-й членик вдвое длиннее 2-го (рис. 7, 64).

Эдеагус. Пенис немного сужается к вершине, в 7 раз длиннее своей ширины на вершине. Парамеры на конце с коротким, толстым отростком с кисточкой волосков на вершине (рис. 7, 65).

Длина 2,20 мм, ширина 1,25 мм.

Э т и м о л о г и я. Подвид назван в честь собравшего этого жука.

Д и ф ф е р е н ц и а л ь н ы й д и а г н о з. *S. italicus paganettii* отличается от *S. italicus italicus* присутствием черточки у щитка и сильно расширенными латеральными бороздками (у *S.*

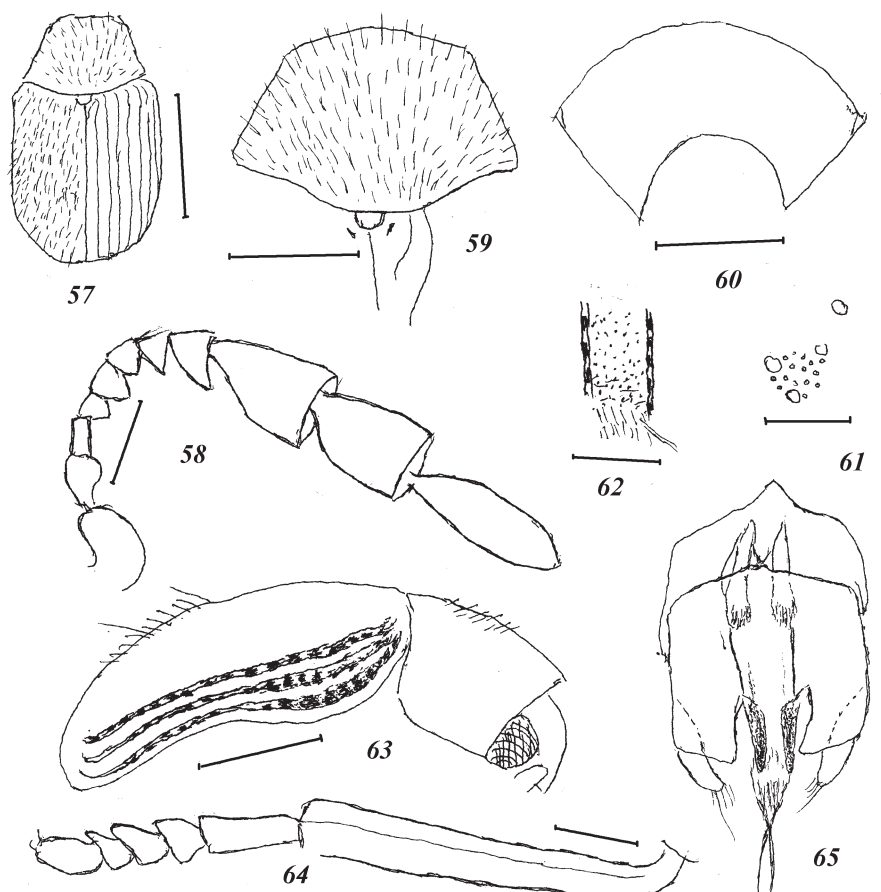


Рис. 7. *Stagetus italicus paganettii* ssp. nov., ♂: 57 – общий вид жука, 58 – усик, 59 – переднеспинка со щитком, вид сверху, 60 – переднеспинка, вид спереди, 61 – пунктировка поверхности диска переднеспинки, 62 – междурядье с бороздками на диске надкрыльев, 63 – вид тела сбоку, 64 – задние голень и лапка, 65 – эдеагус. Масштаб: 0,05 мм (65); 0,1 мм (58, 61, 62, 64); 0,5 мм (59, 60, 63); 1,0 мм (57)

i. italicus прищитковых черточек или точек нет; латеральные бороздки немного сильнее вдавлены (Reitter, 1885, 1901)). Мы посчитали бы этого жука самостоятельным видом, но эдеагусы, судя по рисунку в работе Эспаньола (Español, 1969a, рис. 10), весьма сходны и различаются длиной пениса (длина больше ширины у апикального края в 6,3 раза у основного подвида), меньшей длиной конечных отростков парамер у нового подвида и несколько различной формой перепончатой части на конце пениса.

S. i. paganettii отличается от других черных видов рода *Stagetus* с развитыми плечевыми буграми и плоскими междурядьями на диске надкрыльев (*S. conicicollis* (Schilsky, 1899), *S. clarki* sp.n., *S. fabiani* sp.n., *S. striatulus* (Schilsky, 1899)) следующими чертами. *S. i. paganettii* отличается от *S. clarki* расширенными латеральными бороздками (у *S. clarki* бороздки щелевидные как на диске

надкрыльев, так и на боках). Новый подвида отличается от *S. conicicollis* короткой переднеспинкой (у *S. conicicollis* ширина переднеспинки равна ее длине (Schilsky, 1899)). *S. i. paganettii* отличается от *S. fabiani* круглыми глазами (у последнего глаза овальные), наличием черточки у полукруглого щитка (у *S. fabiani* у щитка нет ни точки, ни черточки), короткими надкрыльями (у нового подвида длина надкрыльев больше ширины в 1,3 раза, а у *S. fabiani* – в 1,5 раза), суженными боковыми междурядьями (у *S. fabiani* боковые междурядья шире латеральных бороздок). От *S. striatulus* новый подвида отличается присутствием черточки у щитка (у *S. striatulus* прищитковая точка или черточка отсутствуют); сильно расширенными латеральными бороздками, из-за чего боковые междурядья в базальной трети становятся уже бороздок (у *S. striatulus* боковые междурядья не уже бороздок (Schilsky, 1899)).

Автор сердечно благодарит доктора О. Меркла (ВМЕИ, Будапешт) за предоставление типовой коллекции, А.С. Украинского (ГосНИИР, Москва) и программиста Н.Л. Клепикову (Москва) за большую помощь в работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Aubé Ch.* Description de quatre nouvelles espèces de Coléoptères appartenant à un genre nouveau // Annales de la Société Entomologique de France. 1861. Vol. 1. N 4. P. 93–96.
- Catalogue of Palaearctic Coleoptera / Eds. I. Löbl & A. Smetana. Stenstrup. 2007. Vol. 4.
- Español F.* Notas sobre Anóbidos (Coleoptera). XXXV. Los *Stagetus* Woll. del Mediterraneo occidental // EOS (Revista española de entomología). 1969a. Vol. 44. P. 103–119.
- Español F.* Notas sobre anóbidos (Col.). XXVII. Mas datos sobre los *Stagetus* del Africa tropical. XXXVIII. Dos nuevos del Asia paleártica // Publicaciones del Instituto de biología aplicada. 1969b. Vol. 46. P. 49–64.
- Español F.* Fauna Iberica. Vol. 2. Coleoptera: Anobiidae. Madrid, 1992. 195 p.
- Español F.* Anobiidae (Coleoptera) de la fauna ibero-marroquí, con una nueva especie de *Stagetus* Wollaston, 1861 // Miscellánea Zoológica. 1993–1994. Vol. 17. P. 149–152.
- Israelson G.* On the *Stagetus* species of the Canary Islands (Col., Anobiidae) // Nouvelle Revue d'Entomologie. 1971a. Vol. 1. N 3. P. 287–295.
- Israelson G.* Notes on some North-European Coleoptera // Entomologiske Tidskrift. 1971b. Vol. 92. N 1–2. P. 66–73.
- Israelson G.* New or poorly known Anobiidae from the Canarian Islands, with keys (Col.) // Miscellánea zoológica. 1974. Vol. 3. N 4. P. 71–89.
- Mulsant E., Rey C.* Description d'un genre nouveau de la famille Anobides // Annales de la Société Linnéenne de Lion (N. S.). 1861. Vol. 7. P. 293–345.
- Obenberger J.* Beitrag zur Kenntnis der palaearktischen Käferfauna // Archiv für Naturgeschichte. 1917. Bd. A82. N 4. S. 9–45.
- Pic M.* Nouvelles espèces et variétés de Coléoptères paléarctiques // L'Echange, Revue Linnéenne. 1902. An. 17. N 216. P. 79–80.
- Pic M.* Notes entomologiques // Bulletin de la Société Entomologique de France. 1903. P. 81.
- Pic M.* Descriptions ou diagnoses et notes diverses // L'Echange, Revue Linnéenne. 1910. An. 26. N 302. P. 9–11.
- Pic M.* Notes diverses, descriptions et diagnoses // L'Echange, Revue Linnéenne (Moulins). 1921. Vol. 37. No 405. P. 9–11.
- Reitter E.* Neuer Beitrag zur Käferfauna Griechenlands. Unter Mitwirkung der Herren Dr. Eppelsheim und L. Ganglbauer // Deutsche Entomologische Zeitschrift. 1884. Bd. 28. S. 17–100.
- Reitter E.* Neue Coleopteren aus Europa und den angrenzenden Ländern bekannte Arten // Deutsche Entomologische Zeitschrift. 1885. Bd. 29. S. 353–397.
- Reitter E.* Neue Coleopteren aus Europa und den angrenzenden Ländern und Sibirien mit Bemerkungen über bekannte. Siebenter Teil // Deutsche Entomologische Zeitschrift. 1889. S. 273–288.
- Reitter E.* Analytische Uebersicht der palaearktischen Gattungen und Arten der Coleopteren-Familien: Byrrhidae (Anobiidae) und Cioidae (Bestimmungs-Tabelle europäischen Coleopteren. Byrrhidae) // Verhandlungen des Naturforschenden Vereines in Brünn. 1901. Bd. 47. S. 3–64.
- Sakai M.* *Stagetus uenoi* (Coleoptera, Anobiidae), a New Dorcatominae Species from Japan // Special Bulletin of the Japanese Society of Coleopterology. 1995. N 4. P. 419–423.
- Schilsky J.* Käfer Europa's nach der Natur beschrieben von Dr. H.C. Küster und Dr. G. Kraatz. Nürnberg, 1899. H. 36. S. 1–100, 36a–36ddd.
- Toskina I.N.* Rare and new Anobiidae (Coleoptera) from the Arabian Peninsula // Fauna of Arabia. 1998. Vol. 17. P. 51–91.
- White R.E.* Type-species for world genera of Anobiidae (Coleoptera) // Transactions of the American Entomological Society. 1974. Vol. 99. N 4. P. 415–475.
- Wollaston T.V.* On the Anobiidae of Canary Islands // Annals and Magazine of Natural History. 1861. Vol. 7. P. 11–19.
- Zahradnik P.* Six new species of Anobiidae (Coleoptera) from East Palaearctic Region // Entomologica Basiliensia. 1997. Vol. 20. P. 101–114.

Поступила в редакцию 04.08.11

SOME NEW PALAEARCTIC SPECIES OF THE GENUS *STAGETUS* WOLLASTON, 1861 (COLEOPTERA: PTINIDAE: DORCATOMINAE)

I.N. Toskina

6 new species and 1 new subspecies of the genus *Stagetus* (Coleoptera: Ptinidae: Dorcatominae) from palaeartic region are described: *S. calabriensis*, *S. clarki*, *S. spagnoli*, *S. fabiani*, *S. israelsoni*, *S. mahunkai* spp.n., and *S. italicus paganettii* ssp.n. They have following characters. *S. calabriensis* from Calabria are dark brown beetles with short elytra (1.2 times as long as wide) without shoulder-knobs, with flat interstriae on elytral disc and convex ones on lateral parts; lateral striae are wider than interstriae. Scutellum without large puncture at every side. Pronotum with flattened posterior angles and with continuous rows of large punctures on pronotal sides. Aedeagus: penis not narrowing to its

apex, 4 times as long as wide at the apex. Parameres very short, their appendages long, baculiforms, a little curved. *S. clarki* from Algiers is a black beetle with short elytra (1.2 times as long as wide) without shoulder-knobs, with flat interstriae and slit-like striae on elytral disc and sides. Scutellum without large puncture at every side. Pronotum with flattened lateral margin and strongly narrowing to apical margin. *S. spagnoli* from Isl. Korfu is a black-brown beetle with long elytra (1.8 times as long as wide) with shoulder-knobs, with convex interstriae, with narrow striae on elytral disc and widened lateral striae because the lateral interstriae are narrower than the striae itself. Scutellum with large puncture at every side. Pronotum trapeziform. 8th antennal segment 1.5 times as wide as the 7th one, 3rd segment elongated. Aedeagus: penis 8 times as long as wide at its apex, its basal half widened; paramere appendages are long papilliform. *S. fabiani* from Turkmenistan, Kopet-Dagh Mts, is a black beetle with oval eyes. 8th antennal segment 1.5 times as wide as the 7th one. Pronotum long (1.3 times as wide as long) and with narrowly flattened lateral margins. Scutellum without large puncture at every side. Elytra are 1.5 times as long as wide, with shoulder-knobs; interstriae flat and striae slit-like on elytral disc; lateral striae widened because are formed with large punctures. 1st segment of hind tarsi as long as 2-4th segments together. *S. israelsoni* from Isl. Gomera (Kanary Isls.) is a black and shining beetle with rather small eyes, with 8th antennal segment nearly as wide as the 7th one. Pronotum 1.46 times as wide as long, narrowing conoidally to the apical margin, with double punctation on the disc and uniform one on sides. Scutellum triangular, without large puncture at every side. Elytra connate, 1.12 times as long as wide, without shoulder-knobs; interstriae flat, and striae are slit-like on elytral disc and sides. Aedeagus: penis 21 times as long as wide at its apex, paramere appendages hamate. *S. mahunkai* from Tunisia is a black-brown beetle with small round eyes; 8th antennal segment nearly as wide as the 7th one. Pronotum 1.4 times as wide as long; its posterior angles very shortly flattened; surface with dual punctation, being more dense on pronotal sides. Scutellum semicircular, without large puncture at every side. Elytra short, 1.3 times as long as wide, with shoulder-knobs; interstriae convex; striae formed with oval punctures on disc and with large, quadrate punctures on sides, width of interstriae and lateral striae are equal. *S. i. italicus paganettii* from Isl. Elba differs from *S. italicus italicus* in having small line at every side of scutellum, in strongly widened lateral striae (small lines lacking at scutellum, lateral striae stronger impressed in *S. i. italicus* (Reitter, 1885)); penis a little longer, and paramere appendages thicker and shorter, than in *S. i. italicus* (Español, 1969a, Fig. 10).

Key words: *Stagetus*, Dorcatominae, Ptinidae, Coleoptera, Palaearctica, new species.

Сведения об авторе: Тоскина Ирина Николаевна – канд. биол наук (pina_11235813@mail.ru).

УДК 595.351.6

К ГЛУБОКОВОДНОЙ ФАУНЕ УСОНОГИХ РАКОВ (CIRRIPEDIA, THORACICA) ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ИНДИЙСКОГО ОКЕАНА

О.П. Полтаруха

Исследованы ранее не определенные сборы усонюгих раков (Cirripedia, Thoracica), собранные в ходе 17-го рейса НИС «Витязь» в западной части Индийского океана с глубин 95–3120 м. В десяти исследованных пробах определены следующие виды: *Amigdoscalpellum aurivillii*, *Amphibalanus improvisus*, *A. reticulatus*, *Arcoscalpellum micrum*, *A. michelottianum*, *Euscalpellum triflagellum*, *Glyptelasma carinatum*, *G. tatjanae*, *Megalasma lanceata*, *Poecilasma kaempferi kaempferi*, *Scillaelepas fosteri*, *Solidobalanus echinoplacis*, *Trianguloscalpellum gigas*, *T. regium*. В статье приводятся рисунки и описания этих видов в сравнении с литературными данными. Полученные результаты расширяют ареал и вертикальные границы обитания ряда видов, дополняют сведения по их морфологии.

Ключевые слова: усонюгие раки, батияль, абиссаль, Индийский океан.

Принятые в статье обозначения: SH – внешний вид животного сбоку; SHC – вид животного со стороны карины; SHR – вид животного со стороны рострума; C – карина изнутри; SC-IN – скutum изнутри; T-IN – тергум изнутри; SC-EX – скutum снаружи; T-EX – тергум снаружи; LB – лабрум; LBP – лабиальный щупик; MND – мандибула; MX-I – максилла I; MX-II – максилла II; CA – каудальный придаток; FA – придатки просомы.

Для Индийского океана характерна богатая фауна усонюгих раков. При этом, если по фауне Cirripedia восточной части Индийского океана существует большее число работ, то публикаций, посвященных усонюгим ракам, обитающим в западной части Индийского океана, т.е. в акваториях, примыкающих к восточной Африке и Мадагаскару, заметно меньше. Еще слабее изучена глубоководная, т.е. батияльная и абиссальная фауна усонюгих раков западной части Индийского океана. Работ, целиком или в значительной степени посвященных глубоководным усонюгим ракам этого района, немного (Barnard, 1924; Stubbings, 1936; Ren, 1989; Зевина, Шрейдер, 1992; Шрейдер, 1994; Foster, Buckeridge, 1995), также некоторые сведения по глубоководным усонюгим ракам обсуждаемого района содержатся и в других работах (Зевина, 1973а; 1973б; 1981; 1982; Newman, 1980; Young, 2007).

Усонюгие раки, собранные в ходе 17-го рейса НИС «Витязь», ранее уже были частично определены и описаны (Зевина, Шрейдер, 1992; Шрейдер, 1994). Тем не менее полностью определение и описание материала по усонюгим ракам, собранным в этом рейсе, так и не было завершено. В настоящей работе приводится описание ранее не определенных сборов усонюгих

раков из 17-го рейса НИС «Витязь». Систематическое положение обсуждаемых видов дается в соответствии с работой Ньюмана (Newman, 1996).

Станция 2560, 27.10.1988, 12°17,7' N, 53°08,9' E – 12°14,2' N, 53°05,6' E, 375–380 м, промысловый донный трал, *Amphibalanus improvisus* (Darwin, 1854) – 2 экз.; *Euscalpellum triflagellum* Ren, 1989 – 1 экз.

Станция 2569, 30.10.1988, 10°18,0' N, 56°07,0' E – 10°20,4' N, 56°07,9' E, 410–420 м, трал Сигсби 2,5 м, *Megalasma lanceata* Zevina et Schreider, 1992 – 1 экз.

Станция 2632, 23.11.1988, 26°06,4' S, 34°52,5' E – 26°04,6' S, 34°48,2' E, 95 м, креветочный трал, *Amphibalanus reticulatus* (Utinomi, 1967) – 6 экз.

Станция 2633, 24.11.1988, 25°25' S, 38°45' E – 25°24' S, 38°48' E, 420–430 м, трал Сигсби 2,5 м, *Poecilasma kaempferi kaempferi* Darwin, 1851 – 2 экз.

Станция 2635, 25.11.1988, 25°05,0' S, 35°15,3' E – 25°05,8' S, 35°15,0' E, 230–210 м, креветочный трал, *Glyptelasma tatjanae* (Zevina et Schreider, 1992) – 7 экз.; *Poecilasma kaempferi kaempferi* Darwin, 1851 – 7 экз.; *Solidobalanus echinoplacis* (Stubbings, 1936) – 34 экз.

Станция 2636, 25.11.1988, 25°06,3' S, 35°24,0' E – 25°10,0' S, 35°23,5' E, 660–680 м, трал, *Megalasma lanceata* Zevina et Schreider, 1992 – 3 экз.

Станция 2639, 27.11.1988, 25°07.0' S, 36°49,4' E – 25°12.7' S, 36°48,2' E, 2140–2240 м, креветочный трал, *Arcoscalpellum michelottianum* (Seguenza, 1876) – 2 экз.; *Trianguloscalpellum regium* (Wyville-Thomson, 1873) – 2 экз.

Станция 2686, 12.12.1988, 33°04.0' S, 43°52' E, 660–680 м, креветочный трал, *Arcoscalpellum micrum* (Pilsbry, 1907) – 4 экз.; *Scillaelepas fosteri* Newman, 1980 – 1 экз.

Станция 2742, 20.12.1988, 34°41,8' S, 45°28,0' E – 34°44,8' S, 45°28,3' E, 1750–1800 м, креветочный трал, *Arcoscalpellum michelottianum* (Seguenza, 1876) – 1 экз.

Станция 2780, 27.12.1988, 28°51' S, 47°22' E, 3040–3120 м, креветочный трал, *Amigdoscalpellum aurivillii* (Pilsbry, 1907) – 1 экз.; *Arcoscalpellum michelottianum* (Seguenza, 1876) – 4 экз.; *Glyptelasma carinatum* (Hoek, 1883) – 1 экз.; *Trianguloscalpellum gigas* (Hoek, 1883) – 2 экз.; *Trianguloscalpellum regium* (Wyville-Thomson, 1873) – 1 экз.; *Arcoscalpellinae* gen. sp. (juv.) – 1 экз.

Отряд Pedunculata Lamarck, 1818

Подотряд Lepadomorpha Pilsbry, 1916

Семейство Pencilmatidae Annandale, 1909

Род *Glyptelasma* Pilsbry, 1907

Glyptelasma carinatum (Hoek, 1883)

Pencilasma carinatum Hoek, 1883: 44, pl. I, figs. 8–10, pl. II, fig. 1, pl. VII, figs. 7–8.

Синонимы до 2001 г. см. *Glyptelasma carinatum* Young, 2001: 720–723, fig. 10C–D.

Glyptelasma carinatum Poltarukha, Zevina, 2006b: 168, fig. 7; Полтаруха, 2010: 27–28, рис. 3.

Описание (рис. 1). Головка вытянуто-яйцевидной формы с заостренной верхушкой покрыта тонкой гладкой кутикулой. Все таблички с тонкими, но отчетливыми линиями роста, радиальная исчерченность не выражена. Скутум крупный, с выпуклым сочленовным краем, тергальный край – прямой, каринальный край выпуклый в верхней части и с заметной выемкой в нижней. Тергум трапецевидной формы, с практически прямыми сторонами и очень коротким каринальным краем. Карина равномерно изогнута, заметно расширяется книзу. Стебелек в несколько раз короче головки, без известковых чешуек.

Ротовые органы. Лабрум голый, с небольшими треугольными зубцами. Лабialsкие щупики цилиндрические, покрыты щетинками. Мандибула трехзубая, с пильчатым нижним углом. Максилла I с широкой выемкой, которая отделяет верхнюю часть,

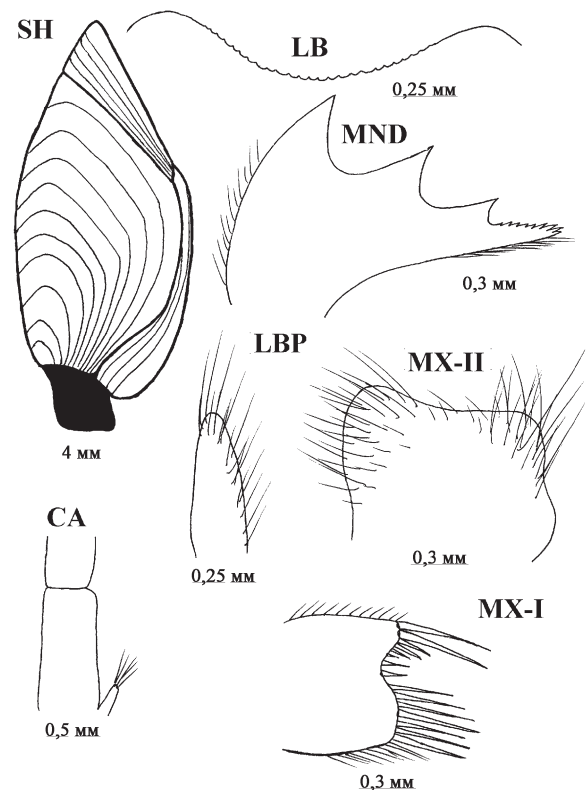


Рис. 1. *Glyptelasma carinatum* (Hoek, 1883)

несущую пару крупных и несколько мелких зубов. Несколько мелких зубов находятся непосредственно в выемке. Нижняя часть несет группу зубов среднего размера. Максилла II четырехугольная, покрыта щетинками.

На нижней поверхности просомы расположены многочисленные нитевидные придатки.

Число члеников усонжек:

I	II	III	IV	V	VI
7/8	14/15	16/17	17/ 17	18/18	18/18

Каудальные придатки очень короткие, одночленистые, с пучком щетинок.

Распространение. Традиционно *G. carinatum* принято считать космополитом. Данный вид указывается для вод Вест-Индии, Южной Африки, Малайского архипелага, Новой Зеландии, Южно-Китайского моря, Северной Атлантики и Юго-Восточной Пацифики на глубинах 60–2865 м (Зевина, 1982), впоследствии он был обнаружен на глубине 3800 м (Poltarukha, Zevina, 2006b). Однако существует мнение (Young, 1999), что ареал обитания *G. carinatum* ограничен Атлантикой, а за ее пределами обитают другие виды рода *Glyptelasma*.

Обсуждение. Морфология исследованного в настоящей работе экземпляра *G. carinatum* сходна с описанной в литературе (Зевина, 1982; Hoek, 1883; Pilsbry, 1907; Young, 1999; 2001). Таким образом, данное исследование дает аргументы в пользу традиционного взгляда на ареал *G. carinatum*, т.е. обитание данного вида за пределами Атлантики.

Glyptelasma tatjanae (Zevina et Schreider, 1992)
Megalasma (Glyptelasma) tatjanae Зевина, Шрейдер, 1992: 40–42, рис. 1.

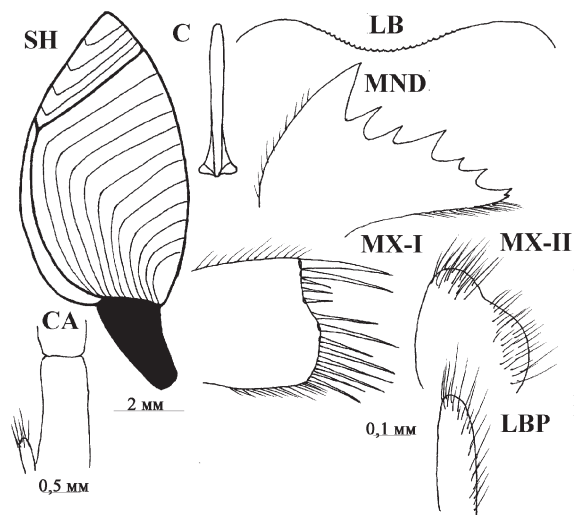


Рис. 2. *Glyptelasma tatjanae* (Zevina et Schreider, 1992)

Описание (рис. 2). Головка вытянутая, высота в два раза превышает ширину, покрыта тонкой гладкой кутикулой. Таблички с тонкими линиями роста. Скутум крупный, с выпуклым сочленовным краем, тергальный край прямой, каринальный край выпуклый. От пупка к вершине проходит гребень, отделяющий узкую ланцетовидную часть. С внутренней стороны заметен пупковый зуб и широкая низкая и гладкая базальная мозоль. Тергум широкий, четырехугольный. Карина равномерно изогнута, с широкой выпуклой крышей, пупок изогнут и заходит немного ниже основания скутума. В основании карины находится несколько вогнутый диск со слегка вогнутым верхним краем, в разные стороны от него отходят два зуба, кроме того два зубца меньших размеров находятся в верхних углах. Стебелек составляет около 1/3 длины головки, без известковых чешуек.

Ротовые органы. Лабрум голый, с мелкими треугольными зубцами. Лабialsные щупики несут щетинки. Мандибула семизубая с коротким нижним углом. Максилла I со слабо выраженной выемкой, отделяющей верхнюю часть, несущую пару крупных и несколько мелких зубов. Нижняя часть несет группу

зубов среднего размера. Максилла II с хорошо выраженной выемкой, покрыта щетинками.

Нитевидные придатки отсутствуют.

Число члеников усоножек:

I	II	III	IV	V	VI
11/8	19/17	19/17	18/18	18/18	18/18

Каудальные придатки короткие, одночленистые, с пучком щетинок.

Распространение. Указанные в настоящей работе нахождения данного вида расположены недалеко от типового нахождения, но на значительно меньшей глубине – 230–210 м вместо 1000–980 м.

Обсуждение. Морфология исследованных в настоящей работе экземпляров полностью сходна с первоописанием (Зевина, Шрейдер, 1992).

Род *Megalasma* Hoek, 1883

Megalasma lanceata Zevina et Schreider, 1992

Megalasma (Megalasma) lanceata Зевина, Шрейдер, 1992: 42–43, рис. 2.

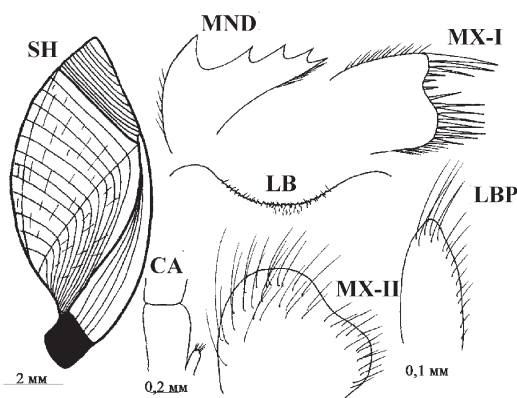


Рис. 3. *Megalasma lanceata* Zevina et Schreider, 1992

Описание (рис. 3). Головка вытянутая, ланцетовидной формы с острой верхушкой, покрыта тонкой гладкой кутикулой. Таблички с отчетливыми линиями роста и тонкой радиальной исчерченностью, особенно выраженной на скутуме. Скутум крупный, ниже пупка резко изгибается книзу. От пупка к тергокаринальному углу проходит хорошо заметный гребень. Изнутри каждый скутум с крупным пупковым зубом, ниже которого скутум сильно суживается и оканчивается острой вершиной треугольной формы. Тергум почти клиновидный, от вершины к нижнему краю каринальной стороны проходит гребень. Карина равномерно изогнута, очень сильно расширяется книзу. Имеется хорошо развитый киль. Стебелек короткий, морщинистый, без известковых чешуек.

Ротовые органы. Лабрум с мелкими треугольными зубцами и тонкими щетинками. Лабиальные щупики заостренные на конце, несут щетинки. Мандибула четырехзубая, с коротким нижним углом, часто раздвоенным. Максилла I с выраженной выемкой, отделяющей верхнюю часть, несущую три крупных и несколько мелких зубов. Несколько мелких зубов расположено в выемке. Нижняя часть несет группу зубов среднего размера. Максилла II с двумя долями, разделенными выемкой, покрыта щетинками.

Ниже первой пары усоможек заметна пара нитевидных придатков.

Число члеников усоможек:

I	II	III	IV	V	VI
13/12	18/17	19/17	19/ 18	19/18	18/18

Каудальные придатки короткие, одночленистые, с пучком щетинок.

Распространение. Первоначально описана из района с координатами 12°31' S, 48°05' E – 12°25' S, 48°08' E с глубины 700 м (Зевина, Шрейдер, 1992). Указанные в настоящей работе нахождения расширяют ареал данного вида к северу до 10° N, к югу до 25° S, к востоку до 56° E и к западу до 35° E, а также уменьшают минимальную известную глубину обитания данного вида до 410 м.

Обсуждение. Морфология исследованных в настоящей работе экземпляров полностью сходна с первописанием (Зевина, Шрейдер, 1992).

Род *Poecilasma* Darwin, 1852

Poecilasma kaempferi kaempferi Darwin, 1851

Poecilasma kaempferi Darwin, 1852: 102, pl. II, fig. 1.

Синонимы до 1982 г. см. *Poecilasma kaempferi kaempferi* Зевина, 1982: 98, рис. 86, а–и.

Poecilasma kaempferi Зевина, Шрейдер, 1992: 40; Шрейдер, 1994: 159; Foster, Buckeridge, 1995: 166, fig. 1B; Poltarukha, Zevina, 2006b: 169–170, fig. 9; Полтаруха, 2010: 26, 27, рис. 2.

Описание (рис. 4). Головка округлая, уплощенная. Таблички белого цвета с заметными линиями роста и тонкой радиальной исчерченностью. Скutum с хорошо выраженным гребнем, идущим от пупка к вершине. Гребень, идущий от пупка к терго-каринальному углу, слабо выражен. Каринальный край выпуклый, сочленовный край выпуклый. С внутренней стороны на месте пупка расположен хорошо выраженный зуб, а также округлое базальное ребро. Форма тергума

близка к четырехугольной. Карина короткая, равномерно изогнутая, узкая, слегка расширяется книзу. Ножка без известковых чешуек, короче половины длины головки.

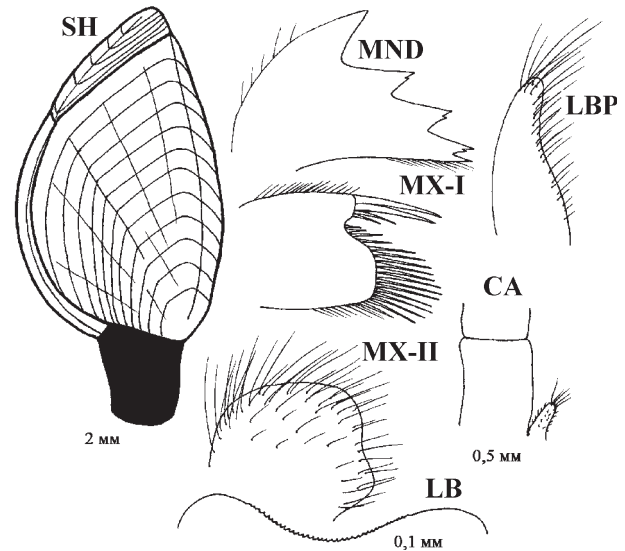


Рис. 4. *Poecilasma kaempferi kaempferi* Darwin, 1851

Ротовые органы. Лабрум слабоогнутый, без щетинок, с мелкими острыми зубцами. Лабиальные щупики короткие, заостренные, покрыты щетинками. Мандибула четырехзубая с короткой нижней частью. Второй, третий и четвертый зубцы немного расщеплены. Максилла I разделена отчетливой широкой вырезкой на верхнюю часть, несущую пару крупных и два-три более мелких зубцов, и вытянутую вперед нижнюю часть, несущую группу зубцов среднего размера. В вырезке находится несколько мелких зубцов. Максилла II округлая с небольшой выемкой, покрыта щетинками.

Число члеников усоможек:

I	II	III	IV	V	VI
10/10	16/16	17/20	23/ 24	24/25	25/26

Каудальные придатки покрыты щетинками, одночленистые, короткие, составляют примерно 1/3 длины базального членика усоможек VI пары.

Распространение. У Западной Африки, Японии и южной части Тихого океана, 126–1885 м, на крупных декаподах (Зевина, 1982). Ранее обсуждаемый вид, правда без указания подвида, уже указывался для данного района (Зевина, Шрейдер, 1992; Шрейдер, 1994).

Обсуждение. В настоящее время общепринятого взгляда на систему комплекса видов (подвидов?)

Poecilasma kaempferi не существует. В литературе описано большое число морфологически сходных форм (Зевина, 1982; Darwin, 1852; Gruvel, 1902; Pilsbry, 1907; Annandale, 1909; и др.), которые одними авторами (Young, 1998a, 1998 b; 1999; 2001) рассматриваются как самостоятельные виды, тогда как другие исследователи (Foster, Buckeridge, 1995) считают их экологическими формами *Poecilasma kaempferi*. При этом четких диагностических признаков предложено не было, так что для диагностики использовался определительный ключ, разработанный Г.Б. Зевиной (1982), согласно которому исследованные особи следует отнести к *Poecilasma kaempferi kaempferi*.

Подотряд Scalpellomorpha Newman, 1987
 Семейство Calanticidae Zevina, 1987
 Род *Euscalpellum* Hoek, 1907
Euscalpellum triflagellum Ren, 1989
Euscalpellum triflagellum Ren, 1989: 434–436, fig. 2.
 (?) *Euscalpellum squamuliferum* Зевина, Шрейдер, 1992: 40; Шрейдер, 1994: 159.

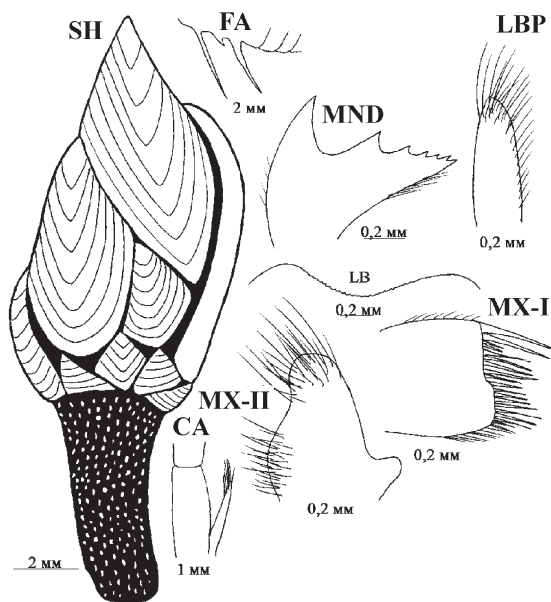


Рис. 5. *Euscalpellum triflagellum* Ren, 1989

Описание (рис. 5). Головка удлиненная, покрывающая ее кутикула лишена щетинок. На табличках отчетливо видны линии роста, радиальная исчерченность отсутствует. Скутум крупный, с немного вогнутым тергальным краем и острой верхушкой. Тергум крупный, по форме близок к ромбу, с острой верхушкой. Карина почти прямая в нижней части и изогнута в верхней, пупок верхушечный. Верхняя латералия четырехугольная. Ростролатералия и каринолате-

ралия небольшие, треугольные. Средняя латералия крупная, четырехугольная. Рострум крупный, ромбовидной формы, наибольшая ширина в средней части. Субкарина треугольная, примыкает к основанию карины. Стебелек цилиндрический, короче головки, покрыт очень мелкими известковыми чешуйками.

Ротовые органы. Лабрум вогнутый, с мелкими зубцами, без щетинок. Лабиальные щупики цилиндрические, заостренные на конце, несут щетинки. Мандибула с пятью зубцами и коротким нижним углом, на конце которого находится еще пара мелких зубцов. Максилла I со ступенчато поднятой нижней частью, несущей группу зубцов среднего размера. Верхняя часть максиллы I несет пару крупных зубцов, ниже которых располагается несколько мелких зубов, а еще ниже зубцы среднего размера. Максилла II с небольшой вырезкой, покрыта щетинками. Максиллярный орган небольшой.

На дорзальной стороне просомы расположено три придатка (передний и задний нитевидные, а средний конической формы).

Число члеников усоножек:

I	II	III	IV	V	VI
16/18	21/21	26/25	24/ 23	25/25	26/26

Каудальные придатки одночлениковые, немного короче протоподита усоножек VI пары, оканчиваются несколькими щетинками.

Распространение. Воды, омывающие Мадагаскар, 285–380 м (Ren, 1989). Описанная в настоящей работе находка расширяет ареал данного вида к северу

Обсуждение. Исследованная особь сходна с первоописанием (Ren, 1989). В литературе (Зевина, Шрейдер, 1992; Шрейдер, 1994) отмечено обитание в исследованном районе *E. squamuliferum* (Weltner, 1894). К сожалению, в Зоологическом музее МГУ, где хранятся эти материалы, удалось обнаружить только головку со стебельком, мягкие части отсутствовали. Учитывая, что *E. squamuliferum* обитает в районе Малайского архипелага, и внешне очень похож на *E. triflagellum*, можно предположить, что указания на нахождение *E. squamuliferum* в омывающих Мадагаскар водах (Зевина, Шрейдер, 1992; Шрейдер, 1994), относятся к *E. triflagellum*.

Род *Scillaelepas* Seguenza, 1872

Scillaelepas fosteri Newman, 1980

Scillaelepas (Scillaelepas) fosteri Newman, 1980: 383–385, fig. 3, 4.

Scillaelepas fosteri Зевина, Шрейдер, 1992: 40; Шрейдер, 1994: 159.

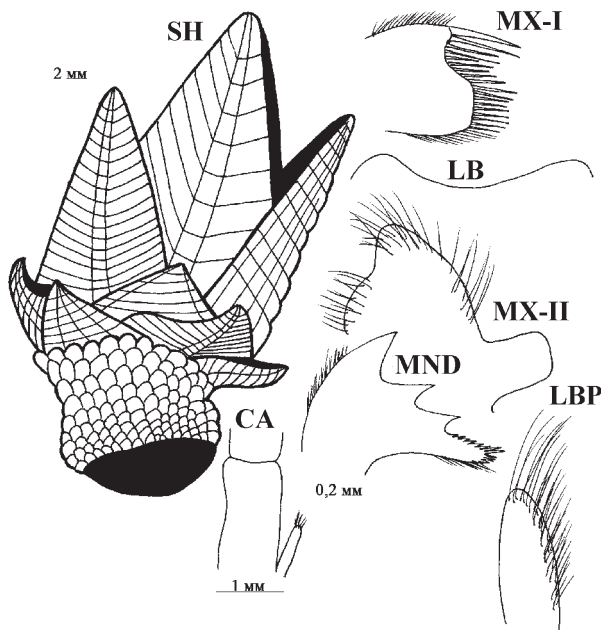


Рис. 6. *Scillaelepas fosteri* Newman, 1980

Описание (рис. 6). Имеется 13 толстых известковых табличек с хорошо развитыми линиями роста и радиальной исчерченностью. Скутум треугольный с затупленной верхушкой, от которой идет хорошо развитый апикобазальный гребень. Тергум крупнее и выше скутума, также треугольный с затупленной верхушкой и апикобазальным гребнем. Карина почти прямая, расширяющаяся книзу. Верхушка карины направлена в сторону и не соприкасается с тергумом. Три пары латеральных табличек широкотреугольные. Субкарина треугольная, ее верхушка отклонена в сторону. Рострум крупный, треугольный с крючковидной верхушкой. Стебелек широкий и короткий, составляет меньше половины длины головки, покрыт многочисленными известковыми чешуйками.

Ротовые органы. Лабрум вогнутый, лишен зубцов и щетинок. Лабиальные шупики ланцетовидные с округлой верхушкой, несут щетинок. Мандибула с тремя зубцами и длинным пильчатым нижним углом. Максилла I с широкой выемкой, отделяющей верхнюю часть, несущую пару крупных и несколько средних по размеру зубцов. В выемке и на ступенчато выдвинутой вперед нижней части максиллы I расположены зубцы среднего размера. Максилла II с небольшой вырезкой, покрыта щетинками. Максиллярный орган цилиндрический.

Число члеников усоножек:

I	II	III	IV	V	VI
16/16	20/20	21/22	22/ 22	24/22	25/23

Каудальные придатки одночлениковые, достигают середины протоподита усоножек VI пары, оканчиваются несколькими щетинками.

Распространение. К юго-западу от Новой Зеландии, 53°00' S, 171°13' E - 48°10' S, 179°30' E, 401–1075 м (Newman, 1980), воды, омывающие Мадагаскар, 25°13' S, 35°22' E 1000 м (Зевина, Шрейдер, 1992; Шрейдер, 1994). Описанное в настоящей работе нахождение расширяет ареал данного вида в районе Мадагаскара к югу и востоку.

Обсуждение. Исследованная особь сходна с описаниями *S. fosteri* из района Новой Зеландии (Foster, 1978; Newman, 1980), так что, по всей вероятности, это один и тот же вид. Такой разорванный ареал *S. fosteri* позволяет надеяться на обнаружение данного вида и в батииали других районов Индовестпацифики.

Семейство Scalpellidae Pilsbry, 1907

Подсемейство Arcoscalpellinae Zevina, 1978

Род *Amigdoscalpellum* Zevina, 1978

Amigdoscalpellum aurivillii (Pilsbry, 1907)

Scalpellum aurivillii Pilsbry, 1907: 64, fig. 26a, b, pl. IV, figs. 9, 13, pl. V, fig. 15.

Синонимы: до 1999 г. см. *Amigdoscalpellum aurivillii* Young, 1999: 617, fig. 6A-D.

Amigdoscalpellum aurivillii Зевина, Шрейдер, 1992: 40; Шрейдер, 1994: 159; Poltarukha, Zevina, 2006a: 154–155, fig. 3.

Описание (рис. 7). Головка покрыта тонкой и гладкой кутикулой. 13 табличек плотно прилегают одна к другой, так что только между тергумом и каринной имеется небольшой промежуток. Таблички с тонкими, но отчетливыми линиями роста и слабо различимой радиальной исчерченностью. Скутум с изогнутой вершиной, высота таблички превышает ее длину более чем в два раза, сочленовный и базальный края слабовыпуклые, тергальный край слабовогнутый. Тергум треугольной формы, сочленовный край выпуклый, каринальный край выпуклый в верхней части и вогнутый в нижней. Карина равномерно изогнута, с верхушечным пупком, крыша плоская, окаймлена ребрами. Боковые стороны сужаются книзу. Верхняя латералия пятиугольная, с вогнутым скутальным и выпуклым тергальным краями, другие края почти прямые. Рострум отсутствует. Ростролатералия почти квадратной формы, с верхушечным пупком, от пупка к базальной стороне идет радиальная исчерченность. Средняя латералия треугольная, пупок верхушечный. Каринолатералия с пупком в нижней части каринального края, от пупка к базальной стороне идет ради-

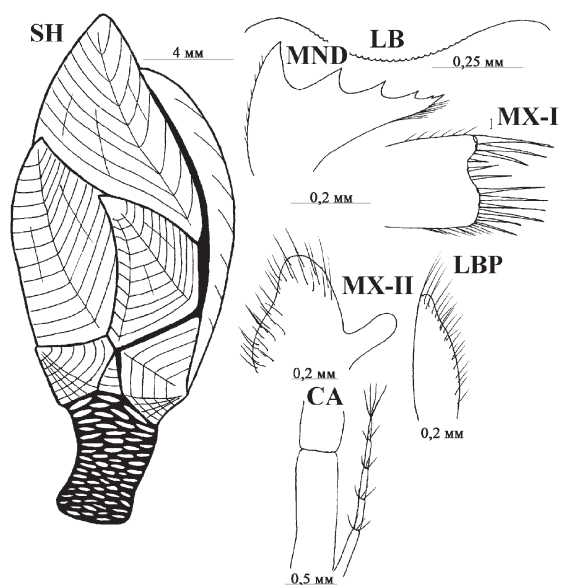


Рис. 7. *Amigdoscalpellum aurivillii* (Pilsbry, 1907)

альная исчерченность. Стебелек короткий, покрыт узкими и длинными чешуйками.

Ротовые органы. Лабрум слабоогнутый, с мелкими треугольными зубцами, волоски отсутствуют. Лабиальный щупик заостренный, покрыт волосками. Мандибула четырехзубая с коротким нижним углом, на котором находятся два мелких зубца. Максилла I разделена широкой неглубокой выемкой на две доли. Верхняя часть несет два крупных зубца и несколько зубцов меньших размеров. В нижней части расположены сравнительно тонкие, но довольно длинные зубцы. Максилла II с небольшой выемкой, несет щетинки. Максиллярный орган небольшой, цилиндрический.

Число члеников усоножек:

I	II	III	IV	V	VI
7/9	13/14	16/16	21/ 21	22/22	25/25

Каудальные придатки пятичленистые, немного длиннее протоподита усоножек VI пары.

Распространение. Северо-Западная Атлантика (Зевина, 1981), Хребет Рейкьянес (Poltarukha, Zevina, 2006a), Южная Атлантика, (Young, 1999), отмечался также в западной части Индийского океана (Зевина, Шрейдер, 1992; Шрейдер, 1994), 790–3442 м (Young, 1999).

Обсуждение. Единственный экземпляр *A. aurivillii*, обнаруженный в исследованных сборах, сходен с описанными в литературе (Зевина, 1981; Young, 1999).

Род *Arcoscalpellum* Hoek, 1907

Arcoscalpellum micrum (Pilsbry, 1907)

Scalpellum micrum Pilsbry, 1907: 57, fig. 24.

Синонимы: см. *Arcoscalpellum micrum* Зевина, 1981: 356–357, рис. 275.

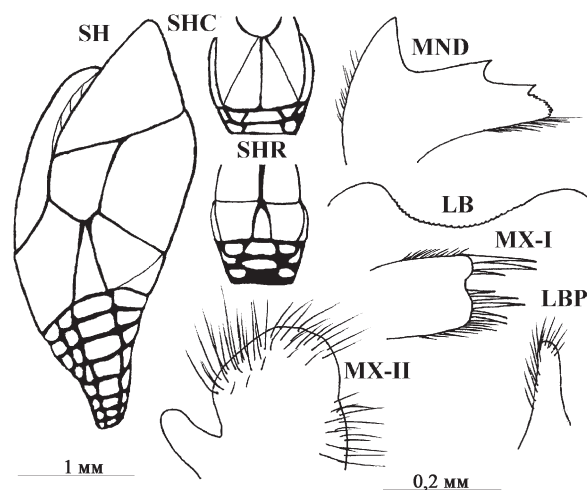


Рис. 8. *Arcoscalpellum micrum* (Pilsbry, 1907)

Описание (рис. 8). Головка белая, таблички плотно прилегают одна к другой, радиальная исчерченность незаметна, линии роста слабо выражены. Форма скутума близка к трапецевидной, верхушка слегка загнута к тергуму. Тергум треугольный с прямой затупленной верхушкой. Карина короткая, равномерно изогнута, расширяется книзу. Верхняя латералия пятиугольная, с острой верхушкой. Каринолатералия высокая, пятиугольная, с вогнутыми каринальными и базальными краями. Средняя латералия треугольная, высокая с верхушечным пупком. Ростролатералия четырехугольная, с пупком в верхнем ростральном углу. Рострум сравнительно крупный, треугольный, пупок верхушечный. Стебелек короткий, около половины длины головки, сужен к основанию, покрыт крупными чешуйками.

Ротовые органы. Лабрум вогнутый, несет мелкие зубцы, щетинки отсутствуют. Лабиальные щупики небольшие, цилиндрические, несут щетинки. Мандибула трехзубая с округлой зазубренной нижней частью. Максилла I с отчетливой выемкой. Верхняя часть несет пару крупных и один мелкий зуб, нижняя часть несет сравнительно многочисленные зубцы мелкого и среднего размера. Максилла II широкая, округлая, вырезка слабо выражена, покрыта щетинками. Максиллярный орган небольшой.

Число члеников усоможек:

I	II	III	IV	V	VI
6/7	9/10	10/11	11/ 11	11/ 11	10/ 11

Каудальные придатки отсутствуют.

Распространение. Впервые данный вид был описан из прибрежных вод Северной Каролины с глубины 535 м (Pilsbry, 1907). В дальнейшем был обнаружен у побережья Южной Африки на глубине 560–650 м (Barnard, 1924) и вблизи Курильских островов на глубинах 1060–3633 м (Зевина, 1981).

Обсуждение. Такой обширный и фрагментированный ареал *A. micrum* позволяет усомниться в том, что все указанные выше находки относятся к одному виду. Вполне возможно, что *A. micrum* в его нынешнем понимании представляет собой комплекс морфологически сходных видов, характеризующихся мелкими размерами и часто поселяющихся на гидроидах.

Arcoscalpellum michelottianum (Seguenza, 1876)

Scalpellum michelottianum Seguenza, 1876: 381, pl. 6, figs. 15–25, 464, pl. 10, fig. 26.

Синонимы: до 2001 г. см. *Arcoscalpellum michelottianum* Young, 2001: 731, fig. 18

Trianguloscalpellum michelottianum Ren, 1989: 442–443, fig. 6.

Arcoscalpellum michelottianum Зевина, Шрейдер, 1992: 40; Шрейдер, 1994: 159; Poltarukha, Zevina, 2006a: 155–156, fig. 4.

Описание (рис. 9). Головка широкая, почковидная, покрыта толстой, желтоватой кутикулой, несущей щетинки. 14 толстых табличек, которые плотно прилегают одна к другой, за исключением карины. Хорошо заметны линии роста и слабо выраженная радиальная исчерченность. Скутум четырехугольный с клювовидной верхушкой. Тергум очень крупный со слегка загнутой или прямой верхушкой. Края тергума выпуклые за исключением верхней части каринального края, который может быть прямой или слабоогнутой. Карина равномерно изогнута, расширяется книзу, крыша с широкими боковыми гребнями. Верхняя латералия сравнительно небольшая, треугольной формы. Пупок каринолатералии обычно не выступает за край карины, но сильно отклоняется в сторону от плоскости, в которой расположены таблички. Средняя латералия сравнительно крупная, по форме близка к равностороннему треугольнику. Ростролатералия трапециевидная, низкая, ее ширина примерно вдвое превышает высоту. Рострум сравни-

тельно крупный, треугольный. Стебелек обычно короткий, но иногда может достигать почти половины длины головки, покрыт довольно редкими, крупными чешуйками линзовидной формы.

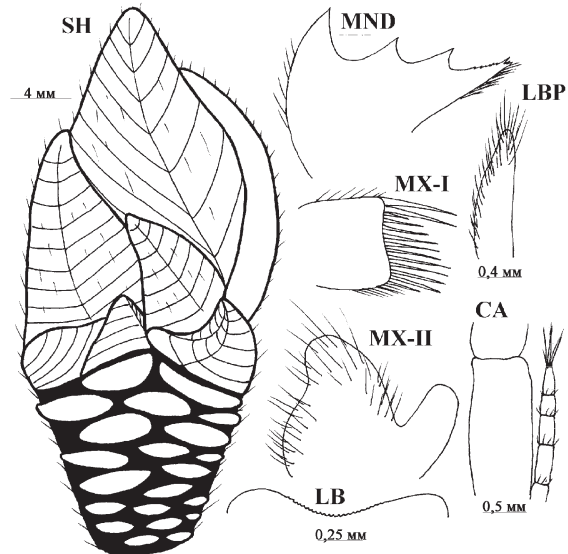


Рис. 9. *Arcoscalpellum michelottianum* (Seguenza, 1876)

Ротовые органы. Лабрум слабоогнутой с выпуклой центральной частью, несет мелкие зубцы. Лабиальные щупики ланцетовидные, несут щетинки. Мандибула трехзубая с длинной пильчатой нижней частью. Режущий край максиллы I почти прямой. Самыми крупными являются два верхних зубца, ниже расположено несколько мелких зубцов, а еще ниже зубцы среднего размера. Максилла II широкая, с заметной вырезкой, покрыта щетинками. Максиллярный орган небольшой.

Число члеников усоможек:

I	II	III	IV	V	VI
7/10	18/17	19/19	21/29	22/22	26/25

Каудальные придатки у исследованной особи пятичленные, примерно в полтора раза длиннее протоподита.

Распространение. Обсуждаемый вид является одним из наиболее распространенных глубоководных усоможек раков и обнаружен во всех океанах кроме Северного Ледовитого (Зевина, 1981; Young, 1998b) на глубинах 64–5190 м. В исследованном районе данный вид также известен (Зевина, Шрейдер, 1992; Шрейдер, 1994; Ren, 1989), хотя некоторые указанные в данной работе находки обнаружены южнее известных ранее (Зевина, Шрейдер, 1992; Шрейдер, 1994; Ren, 1989).

Обсуждение. В целом исследованные особи соответствовали описаниям других авторов (Зевина, 1981; Newman, Ross, 1971; Ren, 1989; Young, 2001). При этом следует отметить, что существует мнение (Young, 2001) о том, что данный вид может представлять собой комплекс морфологически сходных видов, каждый из которых имеет более узкий ареал.

Род *Trianguloscalpellum* Zevina, 1978

Trianguloscalpellum gigas (Hoek, 1883)

Scalpellum gigas Hoek, 1883: 102, pl. 4, fig. 1–2, pl. 9, fig. 11.

Синонимы: см. *Trianguloscalpellum gigas* Young, 2007: 63–64, fig. 79–80.

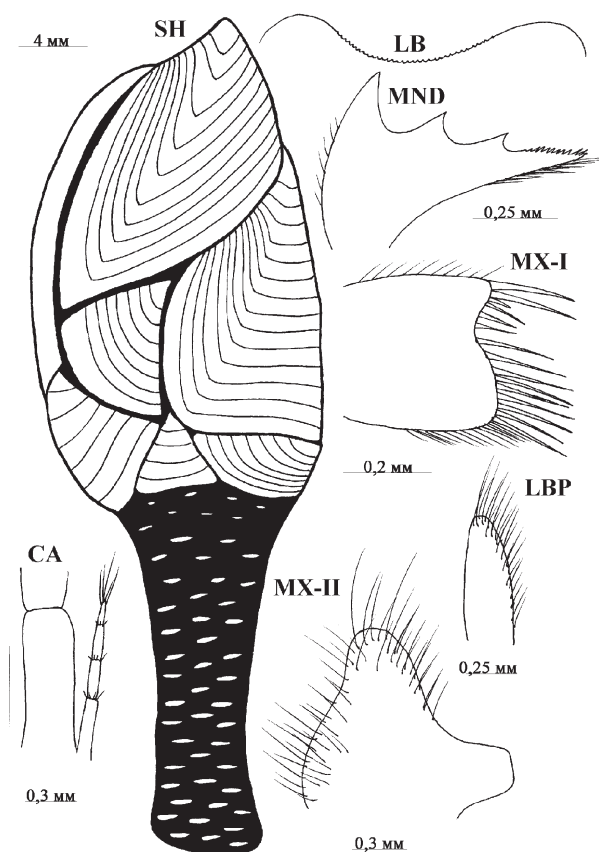


Рис. 10. *Trianguloscalpellum gigas* (Hoek, 1883)

Описание (рис. 10). Головка уплощенная, яйцевидной формы, бархатистая на ощупь из-за микроскопических щетинок на кутикуле, покрывающей таблички и стебелек. На табличках отчетливо видны линии роста, радиальная исчерченность не выражена. Скутум широкий, четырехугольный, с острым клювовидным верхним углом. Сочленовный и латеральный края слегка выпуклые, тергальный – вогну-

тый. Тергум крупный, широкий, с тупой верхушкой. Карина равномерно изогнута, почти не расширяется книзу. Верхняя латералия имеет форму кругового сектора, вершина несколько загнута в сторону скутума. Ростролатералия трапециевидная, низкая, базальная сторона короче скутальной. Средняя латералия крупная, в форме равнобедренного треугольника. Каринолатералия треугольная, вершина клювовидно загнута в направлении к роструму. Рострум небольшой, треугольный. Стебелек покрыт чешуйками чечевицеобразной формы, причем значительная часть каждой чешуйки скрыта под кутикулой и снаружи не заметна.

Ротовые органы. Лабрум вогнутый, с мелкими зубцами, без щетинок. Лабиальные щупики цилиндрические, покрыты щетинками. Мандибула трехзубая с длинным пальчатом нижним углом. Максилла I с широкой вырезкой, отделяющей верхнюю часть, несущую пару крупных и несколько мелких зубов, часть из которых находится в вырезке. Нижняя часть несет тонкие зубцы среднего размера. Максилла II с небольшой вырезкой, покрыта щетинками. Максиллярный орган довольно широкий, цилиндрический.

Число члеников усоножек:

I	II	III	IV	V	VI
9/11	24/25	28/28	29/30	30/30	31/32

Каудальные придатки короткие, немного длиннее протоподита усоножек VI пары, состоят из четырех члеников.

Распространение. Центральная Пацифика, Тасманово море. В Индийском океане обнаружен к юго-западу от Шри-Ланки, а также к северу от Мадагаскара, 3310–4820 м (Young, 2007). Указанное в данной работе нахождение расширяет ареал *T. gigas* в Индийском океане к югу.

Обсуждение. Исследованные особи сходны с описанными в литературе (Зевина, 1981; Young, 1998b; 2007).

Trianguloscalpellum regium (Wyville–Thomson, 1873)

Scalpellum regium Wyville–Thomson, 1873: 347

Синонимы: до 1998 г. см. *Trianguloscalpellum regium* Young, 1998b: 28, fig. 20, a–h, 22.

Trianguloscalpellum regium regium Зевина, Шрейдер, 1992: 40.

Trianguloscalpellum regium Шрейдер, 1994: 159; Young, 1999: 617, fig. 5B, C; 2001: 741; 2007: 62–

63, fig. 78; Poltarukha, Zevina, 2006b: 167, fig. 5; Chan et al., 2010: 13–16, figs. 1G, 10.

Описание (рис. 11). Головка овальной формы, вместе со стебельком покрыта довольно толстой кутикулой, несущей многочисленные тонкие щетинки. На табличках отчетливо видны линии роста. Радиальная исчерченность слабо различима. Скутум четырехугольный с острым, часто клювовидно изогнутым верхним углом. Сочленовный край слегка выпуклый, тергальный – вогнутый, остальные края почти прямые. Тергум крупный, сочленовный край практически прямой, скутальный – выпуклый. Карина равномерно изогнута, расширяется книзу. Верхняя латералия в форме кругового сектора. Ростролатералия трапециевидная, базальная сторона более короткая. Средняя латералия довольно крупная, в форме равнобедренного треугольника. Каринолатералия четырехугольная с клювовидно загнутым в направлении к роструму верхним углом. Рострум треугольной формы, удлинненный, хорошо заметен. Стебелек покрыт довольно редко расположенными чешуйками чечевицеобразной формы.

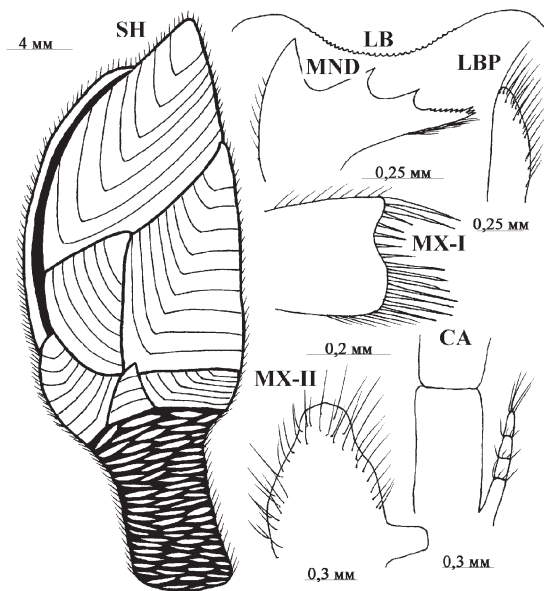


Рис. 11. *Trianguloscapellum regium* (Wyville-Thomson, 1873)

Ротовые органы. Лабрум вогнутый, U-образный, с мелкими зубцами, щетинки отсутствуют. Лабialsные щупики удлинненно-овальные, покрыты щетинками. Мандибула трехзубая с удлинненным пальчатим нижним углом. Максилла I с широкой, но неглубокой вырезкой, отделяющую верхнюю часть, несущую пару крупных и несколько мелких зубов, часть из которых находится в вырезке. Нижняя часть несет тонкие зуб-

цы среднего размера. Максилла II сердцевидной формы, покрыта щетинками. Максиллярный орган небольшой, цилиндрический.

Число члеников усоножек:

I	II	III	IV	V	VI
9/12	25/25	28/30	28/30	31/31	32/33

Каудальные придатки короткие, не превышают длину протоподита усоножек последней пары, у исследованной особи состояли из четырех члеников.

Распространение. Северная Атлантика примерно от 20° до 50° с.ш. (Young, 1998b; Poltarukha, Zevina, 2006b). Кроме того *T. regium* был обнаружен на глубинах 3442–3420 м в Южной Атлантике (19°01' ю.ш., 37°29' з.д.) (Young, 1999). Последующие находки в районе Мадагаскара и островов Кермадек (Young, 2007) подтвердили обитание *T. regium* или, по крайней мере, морфологически очень сходного с ним вида в Тихом и Индийском океанах, вопреки первоначальному мнению этого автора (Young, 1998b). Таким образом, в западной части Индийского океана данный вид известен (Зевина, Шрейдер, 1992; Шрейдер, 1994; Young, 2007).

Обсуждение. Исследованные особи были достаточно сходны с описанными в литературе (Зевина, 1981; Foster, Buckeridge, 1995; Young, 1998b; 1999). При этом наши экземпляры характеризовались относительно низкими ростролатеральными табличками, как это изображено в работах (Foster, Buckeridge, 1995; Young, 1998b), т.е. заметно более низкими, чем у экземпляров, описанных Г.Б. Зевинной (1981). Предположительно, отмеченные различия характеризуют внутривидовую изменчивость *T. regium*.

Arcoscapellinae gen. sp. (juv.)

Описание (рис. 12). Головка овально-ланцетовидной формы, вместе со стебельком покрыта кутикулой, несущей тонкие и довольно длинные щетинки. На табличках заметны линии роста. Радиальная исчерченность не выражена. Скутум четырехугольный с выпуклым сочленовным краем, остальные края почти прямые. Тергум треугольный с прямой затупленной верхушкой и выпуклым сочленовным краем. Карина относительно короткая, равномерно изогнута, несколько расширяется книзу. Верхняя латералия не имеет правильную пятиугольную форму. Ростролатералия трапециевидная, базальная сторона более короткая. Средняя латералия довольно крупная, ее форма близка к прямоугольной. Каринолатералия пятиугольная, верхушка немного выступает за край

карины. Ротрум довольно крупный, по форме близок к равнобедренному треугольнику с закругленным основанием. Стебелек короткий, его длина составляет менее половины длины головки, покрыт довольно крупными чешуйками чечевицеобразной формы.

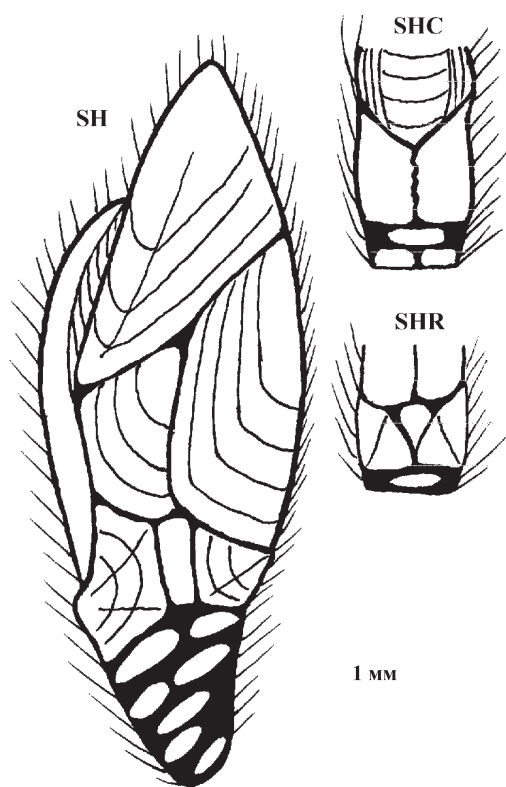


Рис. 12. Argoscalpellinae gen. sp. (juv.)

Ротовые органы не изучались ввиду крайне малого размера единственной имевшейся в распоряжении автора особи. Каудальные придатки у исследованного экземпляра одночленистые, очень короткие.

Обсуждение. Определить видовую принадлежность исследованной ювенильной особи не представлялось возможным. Что касается ее родовой принадлежности, то судя по строению средней латералии можно с определенной вероятностью отнести исследованную особь к роду *Catherinum*. Из известных для западной части Индийского океана глубоководных Argoscalpellinae, наиболее сходен с исследованной особью *C. comatum* (Zevina, 1973). Этот вид отличается от исследованного в настоящей работе экземпляра несколько более вытянутыми ростролатеральными, каринолатеральными и средними латеральными табличками, а также наличием хорошо заметных продольных борозд на ростральной половине тергума. Указанные различия вполне могут отражать возраст-

ную изменчивость *C. comatum*. Вместе с тем следует отметить, что описания ювенильных особей *C. comatum* в литературе отсутствуют, а взрослые экземпляры этого вида не были найдены вместе с исследованной в настоящей работе ювенильной особью. Таким образом, хотя автор и предполагает, что исследованная ювенильная особь может быть отнесена к *C. comatum*, утверждать это со всей определенностью не представляется обоснованным.

Отряд Sessilia Lamarck, 1818

Подотряд Balanomorphia Pilsbry, 1916

Надсемейство Balanoidea Leach, 1817

Семейство Archaeobalanidae Newman et Ross, 1976

Подсемейство Archaeobalaninae Newman et Ross, 1976

Род *Solidobalanus* Hoek, 1913

Solidobalanus echinoplacis (Stubbings, 1936)

Balanus (Solidobalanus) echinoplacis Stubbings, 1936: 45–48, text-fig. 20

Синонимы: см. *Solidobalanus (Solidobalanus) echinoplacis* Newman, Ross, 1976: 51.

Описание (рис. 13). Домик конический, невысокий, овальный в основании, состоит из шести толстых париетальных табличек с хорошо развитыми радиусами. Верхушки париетальных табличек острые, вершина ротрума немного загнута внутрь, линии роста незаметны. Оперкулярное отверстие овальное, основание обызвествленное, пористое. Скутум высокий, треугольный, с острой верхушкой, выпуклым, иногда немного извилистым базальным краем, вогнутым тергальным краем и выпуклым, зубчатым сочленовным краем. Линии роста хорошо заметны. Имеется хорошо различимый сочленовный гребень. С внутренней стороны видна отчетливая ямка аддуктора. Тергум невысокий, его форма близка к треугольной, с закругленной верхушкой, немного наклоненной в сторону скутума, выпуклыми сочленовным и скутальным краями. Шпора широкая, но короткая, шпорная борозда не развита. Сочленовный гребень отчетливый, сочленовная борозда широкая. С внутренней стороны хорошо заметны гребни депрессора.

Ротовые органы. Лабрум без щетинок, с хорошо развитой срединной вырезкой. С каждой стороны от вырезки расположено 4–5 зубов, размер которых уменьшается по мере удаления от вырезки. Лабialsные щупики широкие, цилиндрические, покрыты щетинками. Мандибула четырехзубая, на нижнем крае расположено несколько мелких зубцов. Максилла I с неотчетливой выемкой в верхней части, выше которой располагается пара крупных и

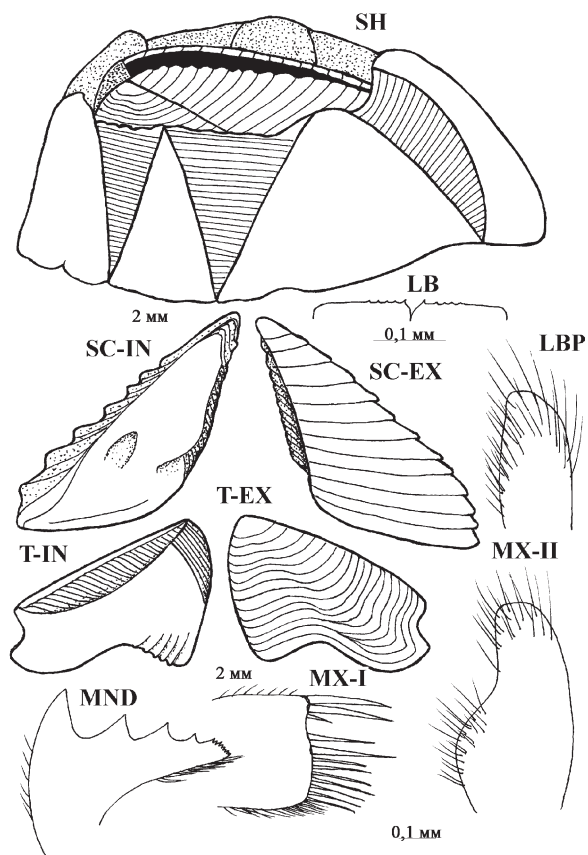


Рис. 13. *Solidobalanus echinoplacis* (Stubbings, 1936)

один мелкий зуб. Ниже выемки располагаются зубцы среднего и мелкого размеров. Максилла II почти бобовидной формы, обе ее доли несут щетинки.

Распространение. Найден у берегов Занзибара на глубине 225 м на крупных декаподах (Stubbings, 1936). Описанное в данной работе нахождение существенно расширяет ареал данного вида к югу.

Обсуждение. Исследованные особи данного вида полностью соответствуют его первоописанию (Stubbings, 1936).

Семейство Balanidae Leach, 1817

Подсемейство Amphibalaninae Pitombo, 2003

Род *Amphibalanus* Pitombo, 2003

Amphibalanus improvisus (Darwin, 1854)

Balanus improvisus Darwin, 1854: 250, pl. 6, fig. 1a-c

Синонимы: см. *Balanus improvisus* Henry, McLaughlin, 1975: 68-78, text-fig. 16, pl. 5, fig. a-f, g, lower row left h-j; Newman, Ross, 1976: 63-64; Jones et al., 2000: 279.

Balanus improvisus Зевина и др., 1992: 86-87, рис. 59.

Amphibalanus improvisus Pitombo, 2003: 274; Полтаруха, Звягинцев, 2008: 192-194, рис. 77.

Обсуждение. Данный вид является одним из наиболее распространенных видов усоногих раков. В настоящее время он известен из всех океанов, кроме Северного Ледовитого, и продолжает быстро расширять свой ареал, распространяясь в составе обрастания судов. Нахождение на глубине 375 м является нехарактерным для *A. improvisus* – как правило, он обитает в сублиторали, обычно даже в верхней сублиторали и не может считаться глубоководным видом. По этой причине, а также в связи с тем, что морфология *A. improvisus* хорошо изучена и многократно описана в литературе, описание данного вида здесь не приводится.

Amphibalanus reticulatus (Utinomi, 1967)

Balanus amphitrite var. *reticulatus* Utinomi, 1967: 216, fig. 9a, b, 10a, b, 11a, e, pl. 6, fig. 7, 8.

Синонимы: см *Balanus reticulatus* Henry, McLaughlin, 1975: 88-100, text-fig. 11, 18, pl. 7, fig. d, pl. 8, pl. 9, fig. a, d, e; Newman, Ross, 1976: 64; Jones et al., 2000: 280.

Balanus reticulatus Зевина и др., 1992: 92, рис. 63.

Amphibalanus reticulatus Pitombo, 2003: 274; Полтаруха, Звягинцев, 2008: 196-197, рис. 78.

Обсуждение. Данный вид обитает повсеместно в сублиторали практически всех морей и океанов тропической и субтропической зоны, часто встречается в составе обрастания судов. Как и предыдущий вид, его нельзя считать глубоководным. По этой причине, а также в связи с тем, что морфология *A. reticulatus* хорошо изучена и многократно описана в литературе, описание данного вида здесь не приводится.

Таким образом, в исследованных пробах были обнаружены следующие 14 видов усоногих раков: *Amigdoscalpellum aurivillii*, *Amphibalanus improvisus*, *A. reticulatus*, *Arcoscalpellum micrum*, *A. michelotianum*, *Euscalpellum triflagellum*, *Glyptelasma carinatum*, *G. tatjanae*, *Megalasma lanceata*, *Poecilasma kaempferi kaempferi*, *Scillaelepas fosteri*, *Solidobalanus echinoplacis*, *Trianguloscalpellum gigas*, *T. regium*, не считая не идентифицированной до вида ювенильной особи, относимой к подсемейству Arcoscalpellinae. Хотя половина этих видов и была известна для данного района из ранее определенных сборов 17-го рейса НИС «Витязь» (Зевина, Шрейдер, 1992; Шрейдер, 1994), изучение ранее не исследованных проб позволило получить новые данные по распространению

(*Arcoscalpellum michelottianum*, *Megalasma lanceata* и *Scillaelepas fosteri*), а также вертикальному распределению (*Glyptelasma tajanae* и *Megalasma lanceata*) некоторых из этих видов.

Семь видов (*Amphibalanus improvisus*, *A. reticulatus*, *Arcoscalpellum micrum*, *Euscalpellum triflagellum*, *Glyptelasma carinatum*, *Solidobalanus echinoplacis*, *Trianguloscalpellum gigas*) ранее не были обнаружены в сборах 17-го рейса НИС «Витязь». Рассмотрим подробнее нахождение этих видов в исследованных сборах. Хотя *Amphibalanus improvisus* и является широко распространенным видом, интенсивно расширяющим свой ареал (Henry, McLaughlin, 1975), его нахождение в данном районе, да еще и на столь нехарактерной для него глубине, является новым и неожиданным фактом. Нахождение в районе исследований *Amphibalanus reticulatus*, наоборот, не вносит ничего принципиально нового в распространение данного вида, широко расселившегося в сублиторали морей тропического и субтропического пояса (Henry, McLaughlin, 1975). *Arcoscalpellum micrum* ранее указывался для Южной Африки (Barnard, 1924), в этом смысле нахождение данного вида в районе исследований не вносит в его распространение ничего нового. Вместе с тем следует отметить, что *A. micrum* в его нынешнем понимании является, по всей видимости, сборным видом и требует

реvisions. Что касается *Euscalpellum triflagellum*, то, наиболее вероятным представляется то, что данный вид уже был описан ранее из сборов 17-го рейса НИС «Витязь» как *E. squamuliferum*. К сожалению, проверить это предположение невозможно по причине отсутствия соответствующего материала из ранее определенных сборов 17-го рейса НИС «Витязь». В любом случае описанное в настоящей работе нахождение *E. triflagellum* существенно расширяет его ареал к северу. *Glyptelasma carinatum* указывалась ранее для Южной Африки (Зевина, 1981), однако впоследствии (Young, 1999) было высказано предположение, что *G. carinatum* обитает исключительно в Атлантике, а за ее пределами встречаются только морфологически сходные с ней виды. Описанные в настоящей работе нахождение *G. carinatum* с этим предположением не согласуются. Для *Solidobalanus echinoplacis* описанное в настоящей работе нахождение существенно расширяет его ареал к югу. Также описанное в данной работе нахождение расширяет к югу ареал *Trianguloscalpellum gigas*, а также уменьшает ранее известную минимальную глубину обитания этого вида. Таким образом, проделанная работа позволила расширить ареал и вертикальные границы обитания ряда видов усоногих раков в западной части Индийского океана.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Зевина Г.Б. Scalpellidae (Cirripedia) Индийского океана. 1. Виды подрода *Scalpellum* и *Arcoscalpellum* рода *Scalpellum* // Зоологический журнал. 1973а. Т. 52. № 6. С. 842–848.
- Зевина Г.Б. Scalpellidae (Cirripedia) Индийского океана. 2. Виды подродов *Annandaleum*, *Mesoscalpellum* и *Neoscalpellum* рода *Scalpellum* // Зоол журн. 1973б. Т. 52. № 7. С. 1000–1007.
- Зевина Г.Б. Усоногие раки подотряда Lepadomorpha Мирового океана. Ч. I. Семейство Scalpellidae. Л., 1981. 407 с.
- Зевина Г.Б. Усоногие раки подотряда Lepadomorpha Мирового океана. Часть II. Л., 1982. 223 с.
- Зевина Г.Б., Звягинцев А.Ю., Негашев С.А. Усоногие раки побережья Вьетнама и их роль в обрастании. Владивосток, 1992. 144 с.
- Зевина Г.Б., Шрейдер М.Ю. Новые виды усоногих раков (Cirripedia) Индийского океана // Зоол. журн. 1992. Т. 71. вып. 10. С. 39–46.
- Полтаруха О.П. Глубоководные усонogie раки (Cirripedia, Thoracica), экваториальных вод восточной Атлантики // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2010. Т. 115. Вып. 2. С. 25–33.
- Полтаруха О.П., Звягинцев А.Ю. Усоногие раки (Cirripedia Thoracica) Вьетнама и их значение в сообществах обрастания. М., 2008. 335 с.
- Шрейдер М.Ю. Донные морские уточки (Lepadomorpha) западной части Индийского океана // Тр. Института океанологии. 1994. Т. 129. С. 156–164.
- Annandale N. An account of the Indian Cirripedia Pedunculata. Pt. I. Family Lepadidae (sensu stricto) // Mem. Ind. Mus., Calcutta. 1909. Vol. 2. N 2. P. 60–138.
- Barnard K.H. Report on a collection of Cirripedia (Barnacles) from South African waters // Fish. Marine Biology Survey, Union South Africa. 1924. Vol. 4. N 6. P. 1–5.
- Chan B.K.K., Prabowo R.E., Lee K.-S. North West Pacific deep-sea barnacles (Cirripedia, Thoracica) collected by the Taiwan expeditions, with descriptions of two new species // Zoo-taxa. 2010. Vol. 2405. P. 1–47.
- Darwin C. A. Monograph on the Subclass Cirripedia, with figures of all species. The Lepadidae, or the pedunculate cirripedes. L., 1852. 400 p.
- Darwin C. A. monograph on the subclass Cirripedia, with figures of all the species. The Balanidae, the Verrucidae, etc. L., 1854. 684 p.
- Foster B.A. The Marine Fauna of New Zealand: Barnacles (Cirripedia: Thoracica) // New Zealand Oceanographic Institute Memoirs. 1978. Vol. 69. 160 p.
- Foster B.A., Buckeridge J.S. Barnacles (Cirripedia: Thoracica) of seas off the Straits of Gibraltar // Bull. Mus. natl. Hist. nat. Paris. 1995. Ser. 4. Vol. 17. N 1–2. P. 163–192.
- Gruvel A. Cirripedes Expéditions scientifiques du «Travailleur» et du «Talisman» // Expéditions Scientifiques du «Travailleur» et du «Talisman» pendant les années 1880–1883. Paris, 1902. P. 1–174.

- Henry D.P., McLaughlin P.A. The barnacles of the *Balanus amphitrite* complex (Cirripedia, Thoracica) // Zoologische Verhandlungen. Leiden, 1975. Vol. 141. 254 p.
- Hoek P.P.C. Report on the Cirripedia collected by H.M.S. Challenger during the years 1873–76 // Report on the Scientific Results of the Voyage of H.M.S. Challenger during the years 1873–76. Zoology. 1883. Part 25. Vol. 8. 169 p.
- Jones D.S., Melissa A.H., Sampley A. A checklist of the Cirripedia of the South China Sea // The Raffles Bulletin of Zoology. 2000. Vol. 8. P. 233–309.
- Newman W.A. A review of extant *Scillaelepas* (Cirripedia: Scalpellidae) including recognition of new species from the North Atlantic, Western Indian Ocean and New Zealand // Tethys. 1980. Vol. 9. N 4. P. 379–398.
- Newman W.A. Sous-Classes des Cirripedes (Cirripedia Burmeister, 1834) Superordres des Thoraciques et des Acrothoraciques (Thoracica Darwin, 1954 – Acrothoracica Gruvel, 1905 // Traite de Zoologie, Anatomie, Systematique, Biologie. 1996. Vol. 7. Crustaces, Fasc. 2 Generalities (suite) et Systematique Paris, P. 453–540.
- Newman W.A., Ross A. Antarctic Cirripedia // Antarctic Research Series, Baltimore. 1971. Vol. 14. 257 p.
- Newman W.A., Ross A. Revision of the balanomorph barnacles including a catalog of the species // Memoir of San Diego Society of Natural Histoire. 1976. Vol. 9. 108 p.
- Pilsbry H.A. The barnacles (Cirripedia) contained in the collections of the U.S. National Museum. Washington. 1907. 122 p. (Smithson Inst. U.S. Mus. Bull. Vol. 60).
- Pitombo F.B. Phylogenetic analysis of the Balanidae (Cirripedia, Balanomorph) // Zoologica Scripta. 2003. Vol. 33. N 3. P. 261–276.
- Poltarukha O.P., Zevina G.B. Barnacles (Cirripedia, Thoracica) of the Reykjanes Ridge // Biogeography of the North Atlantic seamounts. M., 2006a. P. 152–161.
- Poltarukha O.P., Zevina G.B. Barnacles (Cirripedia, Thoracica) of the north-eastern Atlantic // Ibid. M., 2006b. P. 162–176.
- Ren X. On a collection of Cirripedia Thoracica from Madagascar and adjacent waters // Bulletin of the Museum national d'Histoire naturelle, Paris, 4e ser. section A. N 2. P. 431–468.
- Seguenza G. Ricerchi Paleontologiche intorno ai Cirripedi terziari della provincia de Messina. Con appendice intorno ai Cirripedi viventi nel Mediterraneo e sui fossili terziari dell'Italia Meridionale. Parte. II. Lepadidi // Atti Accad. Pontaniana Napoli. 1876. Vol. 10. P. 267–481.
- Stubbings H.G. Cirripedia. The John Murray Expedition 1933–1934 // Science Reports of the British Museum (Natural History). 1936. V. 4. №1. P. 1–70.
- Utinomi H. Comments on some new and already known Cirripeds with emended taxa, with special reference to the parietal structure // Publications of the Seto Marine Biological Laboratory. 1967. Vol. 15. N 3. P. 199–237.
- Wyville-Thomson C.W. Notes from the «Challenger» // Nature. 1873. Vol. 8. P. 347–349.
- Young P.S. Cirripedia (Crustacea) from the «Campagne Biogeo» in the Azores region, including a generic revision of Verrucidae // Zoosystema. 1998a. Vol. 20. N 1. P. 31–90.
- Young P.S. The Cirripedia (Crustacea) collected by the «Fishes Steamer Meteor» in the Eastern Atlantic // Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro. 1998b. Vol. 58. P. 1–54.
- Young P.S. Cirripeds (Crustacea) collected by the RV Marion Dufresne along Vitória-Trinidad seamounts (Brazil) // Zoosystema. 1999. Vol. 21. N 4. P. 607–624.
- Young P.S. Deep-sea Cirripedia Thoracica (Crustacea) from the northeastern Atlantic collected by French expeditions // Zoosystema. 2001. Vol. 23. N 4. P. 705–756.
- Young P.S. The Scalpellomorpha (Crustacea, Cirripedia), with a list of extant species (except the Calanticidae) // Galathea Report. 2007. Vol. 21. P. 7–73.

Поступила в редакцию 30.08.11

ON THE DEEP-SEA BARNACLE (CIRRIPEDIA, THORACICA) FAUNA OF THE WESTERN PART OF INDIAN OCEAN

O.P. Poltarukha

Earlier undefined barnacles (Cirripedia, Thoracica) taken in the western part of Indian Ocean at depth of 95–3120 m during 17 cruises of R/V «Vityaz», are investigated. In 10 studied samples the following species were found: *Amigdoscalpellum aurivillii*, *Amphibalanus improvisus*, *A. reticulatus*, *Arcoscalpellum micrum*, *A. michelottianum*, *Euscalpellum triflagellum*, *Glyptelasma carinatum*, *G. tatjanae*, *Megalasma lanceata*, *Poecilasma kaempferi kaempferi*, *Scillaelepas fosteri*, *Solidobalanus echinoplacis*, *Trianguloscalpellum gigas*, *T. regium*. The individuals of the species studied were described, illustrated and compared to those from the publications. The data obtained extend the previously known areas of distribution and vertical borders of dwelling of some species, supplement data on their morphology.

Key words: Barnacles, bathyal, abyssal, Indian Ocean.

Сведения об авторе: Полтаруха Олег Павлович – ст. науч. сотр. Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, канд. биол. наук (poltarukha@rambler.ru).

УДК 581.55:630*182.22

ОСОБЕННОСТИ ФЛОРИСТИЧЕСКОГО СОСТАВА НЕКОТОРЫХ ТИПОВ ВТОРИЧНЫХ ЛЕСОВ ЮЖНО-УРАЛЬСКОГО РЕГИОНА

П.С. Широких, В.Б. Мартыненко, А.М. Кунафин, Б.М. Миркин

Показаны основные закономерности изменения флористического состава некоторых типов вторичных березовых и осиновых лесов, сформировавшихся на месте вырубленных лесов классов *Brachypodio-Betuletea* и *Quercu-Fagetea*. Процесс восстановления исходного видового состава в неморальных лесах протекает более интенсивно, как и возобновление доминантов древесного яруса. Во вторичных лесах на месте гемибореальных сообществ класса *Brachypodio-Betuletea* сукцессионный процесс восстановления коренного типа напочвенного покрова протекает медленнее, так как осветленный полог березняков позволяет сохраняться луговым, опушечным и даже рудеральным видам в травяном ярусе более длительное время.

Ключевые слова: коренные и вторичные леса, синтаксономия, восстановительные сукцессии, Южно-Уральский регион.

Площади вторичных лесов на планете постоянно увеличиваются. Причиной их формирования являются рубки леса, пожары, ветровалы, рекреационное использование, возобновление лесов на заброшенных территориях, а также посадка лесов (Исаев и др., 2005; Федорчук и др., 2005; Крышень, 2006; Vojta, 2007; и др.). Важнейшим следствием замены коренных лесов на вторичные является снижение биоразнообразия, что стало причиной интенсивного изучения этой проблемы (Brakenhielm et al., 1995; Carey et al., 1999; Graae et al., 2004; Nitschke, Innes, 2006, и др.).

Рубка леса является одним из наиболее распространенных факторов формирования вторичных лесов и инициирования восстановительных сукцессий, которые рассмотрены во всех сводках по фитоценологии (Работнов, 1994; Миркин, Наумова, 1998). Изучение восстановительных сукцессий во вторичных лесах сегодня является одним из наиболее актуальных вопросов науки о растительности. Особую роль при этом играет классификация вторичных серийных сообществ, что позволяет разрабатывать сукцессионные схемы, выделять стадии сукцессии и маркирующие их виды-индикаторы, выявлять их связь с коренными сообществами. Кроме того, классификация способствует выявлению фиторазнообразия вторичных сообществ на всех уровнях – от отдельных сообществ (альфа-разнообразия) до районов различного ранга (бета- и гамма-разнообразия), и позволяет

оценивать их потенциал как источник биологических ресурсов и экологических услуг.

В более ранних исследованиях сукцессионные схемы восстановления лесов разрабатывались на основе генетической классификации (Лесков, 1943; Колесников, 1951, 1956; Сочава, 1961, 1964). В Южно-Уральском регионе (ЮУР) такие работы были выполнены в подзоне темнохвойных и темнохвойно-широколиственных лесов (Колесников, 1974; Колесников, Фильрозе, 1967; Фильрозе, 1971, 1983; Андреев, 2005; Иванова, 1999, 2002, 2004).

В данной работе представлены результаты анализа фиторазнообразия некоторых типов вторичных лесных сообществ ЮУР, установленных с использованием подхода Браун-Бланке.

Методы исследований

В основу работы положено 67 полных геоботанических описаний вторичных лесов, которые выполнены на площадках размером 400 м². Исследования проводили в двух районах.

1. Национальный парк «Башкирия» (НПБ), который находится в среднегорье западного макросклона Южного Урала. В соответствии с геоботаническим районированием Республики Башкортостан (РБ) исследованная территория относится к Михайловско-Воскресенскому району широколиственных, в основном дубовых, липовых и смешанных кленово-

ильмово-липовых лесов и типчаковых степей Михайловско-Воскресенского среднегорного округа широколиственных лесов Южно-Уральской горной провинции (Жудова, 1966). Среднегодовая температура воздуха в районе составляет от +1,5 до +3°C. Среднегодовое количество осадков – от 550 до 600 мм. Продолжительность безморозного периода составляет 110–125 дней (Атлас..., 2005).

2. Предгорья северо-востока РБ (Белокатайский р-н). В соответствии с геоботаническим районированием РБ данная территория находится на стыке широколиственно-лесной и лесостепной зон и входит в Белокатайско-Калмакуловский район березовых и сосновых, а также широколиственных, в основном липовых, лесов широколиственно-лесной зоны. Среднегодовая температура воздуха в районе составляет от +1,0 до +1,5°C. Среднегодовое количество осадков – от 500 до 550 мм. Продолжительность вегетационного периода 95–110 дней (Атлас..., 2005).

Геоботанические описания площадок и дальнейшую их обработку выполняли по методике Браун-Бланке (Миркин и др., 2000; Westhoff, Maarel, 1978).

Постоянство видов в фитоценозах оценивалось по следующей шкале: *r* – до 1 %; «+» – 1–10 %; I – 11–20 %; II – 21–40 %; III – 41–60 %; IV – 61–80 %; V – 81–100 %.

При проведении классификации использовали современные пакеты программ для накопления и обработки геоботанических данных (TURBOWIN, MEGATAB, JUICE), а также метод непрямой ординации DCA (программа CANOCO). Для сравнения использовали ассоциации коренных и условно-коренных лесов, наиболее близкие к вторичным по условиям местообитания и флористическому составу. В случае, когда было невозможно отнести сообщества вторичных лесов к какой-либо ассоциации коренных лесов, применяли «дедуктивный» метод классификации К. Копечки и С. Гейни с выделением базальных и дериватных сообществ (Миркин и др., 2009; Корещку, Нејну, 1974).

Для древесных доминантов в таблицах кроме постоянства видов верхним индексом указаны диапазоны проективного покрытия. В виду лимитированного объема в статье приводятся сокращенные синоптические таблицы.

Для анализа фиторазнообразия исследованных лесов использован показатель альфа-разнообразия и фитосоциологический спектр сообществ, который представляет соотношение доли участия в

составе ценофлор синтаксонов групп видов, связанных с разными высшими единицами эколого-флористической классификации. Эффективность использования фитосоциологических спектров для анализа фиторазнообразия различных синтаксонов была показана в ряде работ (Мартыненко, Миркин, 2003; Миркин и др., 2010, Marinček, Čarni, 2007). Для оценки статистического влияния синтаксона на его видовое богатство проведен однофакторный дисперсионный анализ с последующим попарным сравнением синтаксонов по LSD тесту в программе Statistica 6.0.

Результаты и их обсуждение

Оба изученных района находятся на восточной границе распространения неморальных широколиственных и хвойно-широколиственных лесов европейского типа (класс *Quercus-Fagetum* Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937) и западной границе гемибореальных светлохвойно-мелколиственных лесов сибирского типа (класс *Brachypodium pinnati-Betuletea pendulae* Ertakov, Korolyuk et Lashchinsky 1991). Исследованная часть Белокатайского р-на находится непосредственно на границе, а НПБ – западнее ее на 50–70 км. Поэтому в первом районе распространены леса обоих классов, а в НПБ преобладают широколиственные леса.

Вторичные леса на месте сообществ класса *Quercus-Fagetum*

Вторичные березняки и осинники класса *Quercus-Fagetum*, которые встречаются в НПБ и Белокатайском р-не сформировались на месте сведенных коренных липово-кленовых ксеромезофитных и мезофитных лесов. В эколого-флористической классификации коренные типы относятся к двум ассоциациям союза *Aconito septentrionalis-Tilion cordatae* Solomeshch et al. 1993.

1. *Brachypodium pinnati-Tilietum cordatae* Grigorjev ex Martynenko et Zhigunov in Martynenko et al. 2005 – липовые и смешанные липово-кленово-дубовые ксеромезофитные злаково-разнотравные леса на серых лесных почвах. Сообщества ассоциации встречаются на склонах различных экспозиций, а также на выровненных вершинах увалов, в условиях нормального увлажнения.

2. *Stachyo-Tilietum* – смешанные липово-кленовые широколиственные леса, формирующиеся на богатых серых и темно-серых лесных почвах нормального увлажнения. Это самый распространенный тип неморальных широколиственных лесов западного макро-

склона Южного Урала, который приурочен к пологим склонам увалов (различных экспозиций), подошвам хребтов, а также к большим плоским вершинам.

На месте вырубленных ксеромезофитных сообществ ассоциации *Brachypodio-Tilietum* возникли леса с доминированием *Betula pendula* Roth., которые мы относим к субассоциации *B.p.-T.c. betuletosum pendulae* subass. nova prov. Она объединяет злаково-разнотравные спелые березняки (возраст от 50 до 80 лет) с проективным покрытием древесного яруса от 70 до 80%, причем основное затенение создают второй и третий подъярусы, в которых обычны древесные виды коренных лесов – липа, клен и вяз. Кустарниковый ярус практически не развит. Покрытие травяного яруса варьирует в широких пределах от 25 до 85% (в зависимости от затенения третьим подъярусом древостоя).

На месте вырубленных мезофитных сообществ ассоциации *Stachyo-Tilietum* возникли леса преимущественно с доминированием *Populus tremula* L., которые мы относим к субассоциации *S.s.-T.c. populetosum tremulae* subass. nova prov. Субассоциация объединяет спелые широколиственные осинники (возраст от 50 до 80 лет) с проективным покрытием древесного яруса в среднем от 70 до 80%, причем основное затенение создает первый ярус. Во втором подъярусе также как и в березняках обычны виды коренных лесов. Покрытие травяного яруса варьирует меньше, чем в березняках и составляет в среднем от 50 до 70%. В составе субассоциации в зависимости от условий увлажнения выделяются два варианта – *typica* и *Filipendula ulmaria*.

Дифференциация описанных вторичных сообществ в сравнении с их коренными аналогами в сокращенном виде представлена в табл. 1.

Распределение описаний различных синтаксонов в пространстве комплексных градиентов показано на рис. 1, где по оси 1 ($\lambda_1 = 0,27$) сообщества союза группируются по комплексному градиенту плодородия почв, ее увлажнения и освещенности напочвенного покрова. Слева направо наблюдается замещение сообществ от наиболее сухих и светлых до наиболее влажных и затененных. Сообщества ассоциации *Brachypodio-Tilietum* занимают на рис. 1 левое положение в диапазоне значений 0,0–1,6. Сообщества ассоциации *Stachyo-Tilietum* концентрируются в правой части в диапазоне значений 1,6–2,8.

По оси 2 ($\lambda_2 = 0,22$) сообщества союза расположены по доминированию в древостое коренных и вторичных пород деревьев. Так, в верхней части диаграммы в диапазоне значений 1,4–2,6 сконцентрированы сообщества с преобладанием *Tilia cor-*

data, *Ulmus glabra*, *Acer platanoides* и *Quercus robur*. В нижней части диаграммы в диапазоне значений 0,0–1,4 сгруппировались вторичные леса с доминированием в составе первого яруса древостоя *Populus tremula* и *Betula pendula*.

Вторичные леса на месте сообществ класса *Brachypodio-Betuletea*

В Белокатайском р-не на месте сведенных лесов класса *Brachypodio-Betuletea* сформировались вторичные березняки. Нами описаны три типа сообществ, два из которых представляют молодые стадии зарастания бывших сельхозугодий, а третье – спелые березняки.

1. Молодые березняки злаково-разнотравные, возникшие в результате зарастания полей. Древостой плотный, проективное покрытие 70–80%. Возраст этих сообществ от 10 до 15 лет. Проективное покрытие травяного яруса 40–50%. Эти березняки отнесены нами к варианту *Poa pratensis* базального сообщества *Betula pendula* / [*Arrhenatheretalia*].

2. Молодые березняки разнотравные, возникшие на месте бывших сенокосов. Возраст этих сообществ также составляет от 10 до 15 лет. Проективное покрытие древесного и травяного ярусов аналогично предыдущему варианту. Эти березняки отнесены нами к варианту *Potentilla anserina* базального сообщества *Betula pendula* / [*Arrhenatheretalia*].

3. Спелые березняки разнотравно-земляничные, возникшие на месте сведенных мезофитных светлохвойно-березовых гемибореальных лесов. Возраст сообществ от 50 до 80 лет. Древостой этих лесов более разрежен, его проективное покрытие составляет 55–60%, но проективное покрытие травяного яруса в отличие от молодняков, более высокое 50–70%. В этих лесах 10–20 лет назад практиковался выпас скота. Для сообществ этого фитоценоза характерно наложение на диагностическую комбинацию класса гемибореальных лесов видов луговой ориентации класса *Molinio-Arrhenantheretea*, но при участии рудеральных видов из классов *Artemisietea* и *Chenopodietea* и опушечных видов класса *Trigolio-Geranietea*.

Данные леса мы отнесли к базальному сообществу *Betula pendula* / [*Arrhenatheretalia-Chamaecytisopinetalia*], которое формируется на месте сведенных лесов ассоциации *Myosotido sylvaticae-Pinetum sylvestris* Fedorov ex Ermakov et al. 2000 союза мезофитных сосново-березовых травяных гемибореальных лесов *Trollio europaea-Pinion sylvestris* Fedorov ex Ermakov et al. 2000.

Т а б л и ц а 1

**Сравнительная таблица дифференциации вторичных и коренных (условно коренных) лесов
класса Querc-Fagetea**

Номер синтаксона		1	2	3	4	5
Количество описаний		91	12	135	16	13
Доминанты древесного яруса						
<i>Tilia cordata</i>	t1	V ³⁻⁵	II ⁺¹	V ³⁻⁵	III ^{1-2a}	+
<i>Acer pl-atanoides</i>	t1	III ^{2b-3}	.	IV ^{2b-4}	+	.
<i>Quercus robur</i>	t1	IV ¹⁻³	.	II ¹⁻³	.	+
<i>Betula pendula</i>	t1	IV ^{t+}	V ^{2b-3}	I	III ^{1-2a}	III ^{2b}
<i>Populus tremula</i>	t1	II	III ^{1-2b}	II	V ^{2b-3}	V ³⁻⁴
Д.в. ассоциации <i>Brachypodio-Tilietum</i>						
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	hl	V	V	II	III	II
<i>Rubus saxatilis</i>	hl	V	V	I	II	III
<i>Brachypodium pinnatum</i>	hl	V	III	I	+	II
<i>Poa nemoralis</i>	hl	IV	II	+	I	II
<i>Campanula trachelium</i>	hl	III	II	I	II	II
<i>Carex rhizina</i>	hl	III	I	I	I	+
<i>Vicia sepium</i>	hl	II	IV	r	II	III
<i>Angelica sylvestris</i>	hl	II	III	I	I	II
<i>Vicia sylvatica</i>	hl	II	III	r	II	II
<i>Digitalis grandiflora</i>	hl	II	III	r	.	.
Д.в. субассоциации <i>B.p.-T.c. betuletosum pendulae</i>						
<i>Galium boreale</i>	hl	II	V	.	+	+
<i>Fragaria vesca</i>	hl	I	IV	r	I	I
<i>Stachys officinalis</i>	hl	I	III	.	.	I
<i>Pleurospermum uralense</i>	hl	I	III	+	.	I
<i>Rosa majalis</i>	s1	I	III	r	+	II
<i>Betula pendula</i>	t2	I	III	r	I	I
Д.в. ассоциации <i>Stachyo-Tilietum</i>						
<i>Stachys sylvatica</i>	hl	r	+	V	III	IV
<i>Dryopteris filix-mas</i>	hl	I	+	IV	IV	I
<i>Lamium album</i>	hl	+	II	IV	II	IV
<i>Campanula latifolia</i>	hl	+	+	III	IV	II
<i>Impatiens noli-tangere</i>	hl	+	.	III	III	V
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	hl	I	.	IV	III	+
<i>Polygonatum multiflorum</i>	hl	II	I	III	II	III
<i>Cacalia hastata</i>	hl	+	II	III	II	II
<i>Conioselinum tataricum</i>	hl	I	+	II	I	III
Д.в. вариант <i>Filipendula ulmaria</i> субасс. <i>S.t.-T.c. populetosum tremulae</i>						
<i>Pulmonaria mollis</i>	hl	II	V	I	II	V
<i>Filipendula ulmaria</i>	hl	.	+	+	I	IV
<i>Scrophularia nodosa</i>	hl	II	I	r	+	IV
<i>Geum rivale</i>	hl	r	II	r	I	III
<i>Ranunculus cassubicus</i>	hl	.	.	r	+	II
Номер синтаксона		1	2	3	4	5
Количество описаний		91	12	135	16	13

Окончание табл. 1

Д.в.союза <i>Aconito-Tilion</i>						
<i>Aconitum septentrionale</i>	hl	III	IV	V	V	IV
<i>Crepis sibirica</i>	hl	III	IV	IV	V	V
<i>Bupleurum longifolium</i>	hl	III	IV	II	III	III
<i>Cicerbita uralensis</i>	hl	II	.	III	IV	IV
<i>Festuca altissima</i>	hl	III	.	IV	III	II
Д.в. порядка <i>Fagetalia sylvaticae</i>						
<i>Ulmus glabra</i>	t3	IV ^{+2a}	IV ⁺¹	IV ^{1-2b}	V ^{2a-3}	IV ⁺¹
<i>Tilia cordata</i>	t2	V	III ^{2a-3}	IV ^{+2a}	IV ^{1-2b}	III ⁺
<i>Acer platanoides</i>	t2	IV ¹⁻³	I	III ^{1-2a}	III ^{2a-2b}	I
<i>Ulmus glabra</i>	t2	II	I	IV ^{+2a}	IV ^{2a-2b}	IV ⁺¹
<i>Tilia cordata</i>	t3	V ¹⁻³	V ^{r-1}	III ⁺¹	V ⁺¹	III
<i>Acer platanoides</i>	t3	V	IV	IV	IV ⁺¹	III
<i>Quercus robur</i>	t3	IV	III	II	II	II
<i>Sorbus aucuparia</i>	t3	IV	III	III	II	II
<i>Galium odoratum</i>	hl	V	IV	V	V	IV
<i>Asarum europaeum</i>	hl	IV	III	V	V	V
<i>Geum urbanum</i>	hl	II	IV	V	IV	IV
<i>Milium effusum</i>	hl	V	III	V	V	IV
<i>Pulmonaria obscura</i>	hl	IV	III	V	V	II
<i>Paris quadrifolia</i>	hl	II	II	III	III	II
Д.в. класса <i>Quercio-Fagetea</i>						
<i>Aegopodium podagraria</i>	hl	V	V	V	V	V
<i>Lathyrus vernus</i>	hl	V	V	V	V	IV
<i>Viola mirabilis</i>	hl	V	V	V	V	V
<i>Stellaria holostea</i>	hl	V	IV	V	V	V
<i>Geranium sylvaticum</i>	hl	IV	IV	II	II	V
<i>Lonicera xylosteum</i>	s1	II	II	I	II	.
Д.в. порядка <i>Chamaecytiso-Pinetalia</i> и класса <i>Brachypodio-Betuletea</i>						
<i>Viola collina</i>	hl	III	IV	II	II	III
<i>Primula macrocalyx</i>	hl	II	III	II	II	IV
<i>Veronica chamaedrys</i>	hl	II	III	r	I	III
<i>Dactylis glomerata</i>	hl	II	III	I	I	III
<i>Lathyrus gmelinii</i>	hl	III	II	I	+	+
Прочие высоконстантные виды						
<i>Padus avium</i>	t3	III	V	IV	V	IV
<i>Urtica dioica</i>	hl	II	IV	V	V	V
<i>Melica nutans</i>	hl	V	V	II	II	II
<i>Pteridium aquilinum</i>	hl	IV	IV	III	III	II
<i>Glechoma hederacea</i>	hl	II	II	IV	II	V
<i>Rubus idaeus</i>	s1	II	III	III	II	III

Примечание. Синтаксоны: 1 – асс. *Brachypodio-Tilietum*, 2 – субасс. *B.p.-T.c. betuletosum pendulae*, 3 – асс. *Stachyo-Tilietum*, 4 – 5 субасс. *S.t.-T.c. populetosum tremulae* (4 – вариант *tyrica*, 5 – вариант *Filipendula ulmaria*); t1 – первый древесный ярус, t2, t3 – второй и третий подъярусы древостоя, s1 – кустарниковый ярус; hl – травяной ярус.

Таблица 2

Дифференциация вторичных и коренных лесов класса Brachypodio-Betuletea

Номер синтаксона		1	2	3	4
Количество описаний		6	7	13	15
Доминанты древесного яруса					
<i>Betula pendula</i>	t3	V ³	V ³	+	.
<i>Betula pendula</i>	t1	.	.	V ³⁻⁴	.
<i>Pinus sylvestris</i>	t1	.	.	I	V ³⁻⁴
Д.в. варианта <i>Poa pratensis</i> базального сообщества <i>Betula pendula</i> / [<i>Arrhenatheretalia</i>]					
<i>Poa pratensis</i> (TG)	hl	V	II	I	I
<i>Amoria repens</i> (MA)	hl	V		+	I
<i>Centaurea scabiosa</i> (TG)	hl	V	II	.	.
<i>Artemisia absinthium</i> (Art)	hl	V	I	.	.
<i>Vicia hirsuta</i> (Art)	hl	V	.	.	.
<i>Potentilla argentea</i> (Art)	hl	V	I	.	.
<i>Prunella vulgaris</i> (MA)	hl	V	.	II	III
<i>Erigeron acris</i>	hl	IV	.	.	.
<i>Veronica spicata</i> (FB)	hl	IV	.	+	.
<i>Trifolium pratense</i> (MA)	hl	IV	.	II	.
<i>Tussilago farfara</i> (Ch)	hl	IV	II	II	.
Д.в. варианта <i>Potentilla anserina</i> базального сообщества <i>Betula pendula</i> / [<i>Arrhenatheretalia</i>]					
<i>Potentilla anserina</i> (Pl)	hl	I	IV	+	.
<i>Poa trivialis</i> (MA)	hl	.	IV	+	.
<i>Salix caprea</i>	t3	.	III ^{2b-4}	+	I
<i>Euphorbia virgata</i> (Art)	hl	II	III	.	.
<i>Hypericum perforatum</i> (MA)	hl	.	III	II	.
<i>Fragaria viridis</i>	hl	I	III	.	.
<i>Arctium tomentosum</i> (Art)	hl	I	III	.	.
Виды, общие для всех вторичных лесов					
<i>Galium album</i> (MA)	hl	V	V	IV	.
<i>Leucanthemum vulgare</i> (MA)	hl	V	V	II	I
<i>Stellaria graminea</i> (MA)	hl	V	V	I	+
<i>Agrostis tenuis</i> (MA)	hl	V	V	I	I
<i>Vicia cracca</i> (MA)	hl	V	IV	II	.
<i>Picris hieracioides</i> (Art)	hl	IV	V	II	.
<i>Taraxacum officinale</i> (MA)	hl	V	V	.	I
<i>Achillea millefolium</i> (MA)	hl	V	IV	II	II
<i>Oberna behen</i> (MA)	hl	V	IV	.	.
<i>Poa angustifolia</i> (TG)	hl	V	III	II	.
<i>Phleum pratense</i> (MA)	hl	V	III	II	.

Продолжение табл. 2

<i>Plantago media</i> (MA)	hl	V	III	II	.
Номер синтаксона		1	2	3	4
Количество описаний		6	7	13	15
<i>Alchemilla</i> sp. (MA)	hl	I	V	IV	IV
<i>Festuca pratensis</i> (TG)	hl	III	IV	II	I
<i>Agrimonia asiatica</i> (TG)	hl	IV	II	IV	.
<i>Pimpinella saxifrage</i> (TG)	hl	V	IV	III	.
<i>Ranunculus polyanthemus</i> (MA)	hl	II	III	IV	.
<i>Cirsium setosum</i> (Ch)	hl	V	III	.	.
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	hl	V	III	I	.
<i>Elytrigia repens</i> (MA)	hl	V	I	III	.
<i>Plantago major</i> (Pl)	hl	IV	II	II	+
<i>Artemisia vulgaris</i> (Art)	hl	IV	III	I	.
Виды, общие для базального сообщества <i>Betula pendula</i> / [<i>Arrhenatheretalia</i> - <i>Chamaecytiso-Pinetalia</i>] и ассоциации <i>Myosotido-Pinetum</i>					
<i>Sorbus aucuparia</i>	t3	I	I	V	V
<i>Galium boreale</i>	hl	.	.	V	V
<i>Rubus saxatilis</i>	hl	.	I	V	IV
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	hl	.	I	IV	V
<i>Aegopodium podagraria</i>	hl	.	.	V	V
<i>Pulmonaria mollis</i>	hl	.	.	IV	V
<i>Lathyrus vernus</i>	hl	.	.	IV	V
<i>Padus avium</i>	t3	.	.	IV	IV
<i>Primula macrocalyx</i>	hl	.	I	V	III
<i>Viola collina</i>	hl	.	I	IV	II
<i>Brachypodium pinnatum</i>	hl	.	.	II	V
<i>Sanguisorba officinalis</i>	hl	I	.	II	V
<i>Maianthemum bifolium</i>	hl	.	.	II	V
<i>Cerastium pauciflorum</i>	hl	.	.	II	V
<i>Viola mirabilis</i>	hl	.	.	II	V
<i>Filipendula ulmaria</i>	hl	.	.	II	IV
<i>Luzula pilosa</i>	hl	.	.	II	IV
<i>Bistorta major</i>	hl	.	.	II	IV
<i>Trollius europaeus</i>	hl	.	.	II	IV
<i>Viola canina</i>	hl	.	.	II	IV
<i>Lonicera xylosteum</i>	s1	.	.	III	III
<i>Pyrola minor</i>	hl	.	.	II	III
<i>Geum rivale</i>	hl	.	I	II	III
Д.в. ассоциации <i>Myosotido-Pinetum</i>					
<i>Myosotis sylvatica</i>	hl	.	.	I	V
<i>Oxalis acetosella</i>	hl	.	.	I	V

Окончание табл. 2

Номер синтаксона		1	2	3	4
Количество описаний		6	7	13	15
<i>Paris quadrifolia</i>	hl	.	.	+	IV
<i>Viola hirta</i> -	hl	.	I	I	IV
<i>Carex pilosa</i>	hl	.	.	.	III
<i>Ranunculus subborealis</i>	hl	.	.	.	III
<i>Rosa acicularis</i>	sl	.	.	.	III
Д.в. союза <i>Trollio-Pinion</i> , порядка <i>Chamaecytiso-Pinetalia</i> и класса <i>Brachypodio-Betuletea</i>					
<i>Vicia sepium</i>	hl	V	V	V	V
<i>Veronica chamaedrys</i>	hl	III	V	V	V
<i>Trifolium medium</i>	hl	V	V	IV	I
<i>Stachys officinalis</i>	hl	.	III	IV	IV
<i>Ranunculus acris</i>	hl	.	III	III	III
<i>Thalictrum minus</i>	hl	II	.	III	+
<i>Pinus sylvestris</i>	t3	II	.	+	III
<i>Digitalis grandiflora</i>	hl	.	I	III	III
<i>Aconitum lycoctonum</i>	hl	.	.	+	V
<i>Cirsium heterophyllum</i>	hl	.	.	+	V
<i>Trientalis europaea</i>	hl	.	.		V
<i>Milium effusum</i>	hl	.	.	+	IV
<i>Crepis sibirica</i>	hl	.	I	.	II
Д.в. класса <i>Quercu-Fagetea</i> и порядка <i>Fagetalia sylvaticae</i>					
<i>Geum urbanum</i>	hl	IV	III	IV	III
<i>Glechoma hederacea</i>	hl	.	III	III	III
<i>Geranium sylvaticum</i>	hl	.	II	V	V
<i>Poa nemoralis</i>	hl	.	II	III	+
<i>Vicia sylvatica</i>	hl	.	III	III	+
<i>Stellaria holostea</i>	hl	.	.	I	V
<i>Melica nutans</i>	hl	.	.	I	V
Прочие высококонстантные виды					
<i>Dactylis glomerata</i>	hl	V	V	IV	V
<i>Fragaria vesca</i>	hl	V	III	V	V
<i>Solidago virgaurea</i>	hl	I	I	III	IV
<i>Campanula glomerata</i>	hl	.	III	IV	II

Примечание: 1, 2 баз. с-во *Betula pendula* / [Arrhenatheretalia] (1 – вар. *Poa pratensis*, 2 – вар. *Potentilla anserina*), 3 – баз. с-во *Betula pendula* / [Arrhenatheretalia-Chamaecytiso-Pinetalia], 4 – асс. *Myosotido-Pinetum*. М-А – виды класса *Molinio-Arrhenatheretea* R. Tx. 1937, Tr-G – виды класса *Trifolio-Geranietea* Th. Muller 1961, F-B – виды класса *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et R. Tx. 1943, Chen – класса *Chenopodietea* J. Tx. in Matuszkiewicz 1962 em. Görs 1966, Art – виды класса *Artemisietea vulgaris* R. Tx., Lohmeyer et Preising in R. Tx. 1950, Pl – виды класса *Plantaginetea majoris* R. Tx. Et Preising in R. Tx. 1950; t1 – первый древесный ярус, t2, t3 – второй и третий подъярусы древостоя, sl – кустарниковый ярус; hl – травяной ярус.

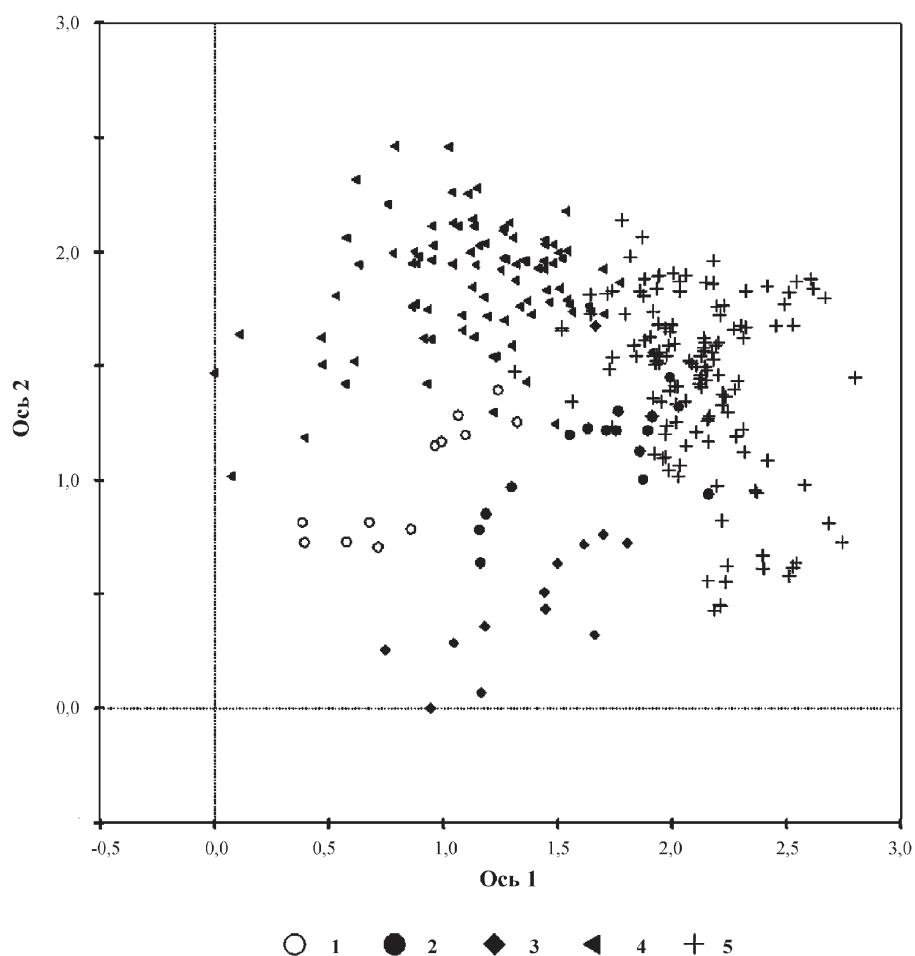


Рис. 1. Ординация коренных и вторичных лесов союза Aconito-Tilion. Синтаксоны: 1 – субасс. В.р.-Т.с. betuletosum pendulae; 2, 3 – субасс. S.t.-Т.с. populetosum tremulae (2 – вариант typica, 3 – вариант Filipendula ulmaria); 4 – асс. Brachypodio-Tilietum; 5 – асс. Stachyo-Tilietum

Дифференциация описанных вторичных сообществ в сравнении с коренными в сокращенном виде представлена в табл. 2.

Распределение описаний различных синтаксонов в пространстве комплексных градиентов показано на рис. 2, где ось 1 ($\lambda_1 = 0,69$) интерпретируется как сукцессионное время.

В левой части сконцентрированы молодые березняки, в правой – коренные сосново-березовые леса ассоциации *Myosotido-Pinetum*. Спелые вторичные березняки заняли промежуточное положение ближе к коренным. Интерпретация второй оси ($\lambda_2 = 0,20$) затруднена.

Анализ видового богатства и фитосоциологических спектров

Видовое богатство сообществ (альфа-разнообразие) – важнейший параметр, отражающий слож-

ное переплетение факторов экотопа и результатов взаимодействия видов друг с другом и со средой (Уиттекер, 1980; Миркин и др., 2010). Характеристики видового богатства изученных сообществ (альфа-разнообразии) представлены в табл. 3. Из дисперсионного анализа следует, что средние показатели альфа-разнообразия большинства изученных вторичных и коренных сообществ значительно различаются, но их варьирование перекрывается практически во всех синтаксонах (табл. 3). В целом интерпретация природы видового богатства затруднена (Уиттекер, 1980; Миркин, Наумова, 1998). Анализ видового богатства сообществ коренных (условно коренных) лесов ЮУР показал, что оно также варьирует в широких пределах (Широких, Мартыненко, 2008; Миркин и др., 2010).

Видовое богатство изученных вторичных лесов также меняется в широких пределах и зависит от многих факторов – исходного режима нарушений,

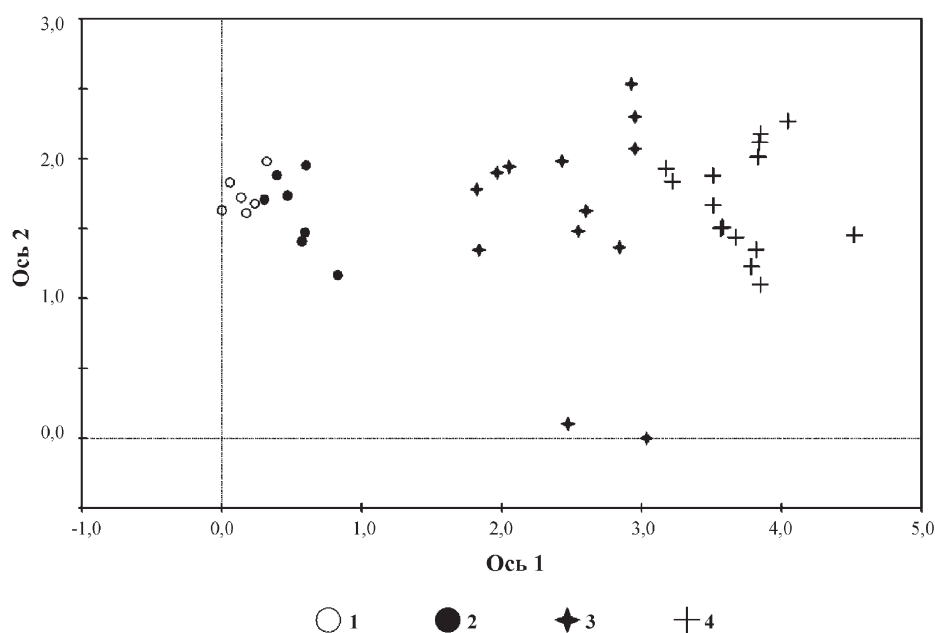


Рис. 2. Ординация коренных и вторичных сообществ на месте сведенных лесов класса *Brachypodio-Betuletea*. Синтаксоны: 1, 2 баз. с-во *Betula pendula* / [*Arrhenatheretalia*] (1 – вар. *Poa pratensis*, 2 – вар. *Potentilla anserina*), 3 – баз. с-во *Betula pendula* / [*Arrhenatheretalia-Chamaecytiso-Pinetalia*], 4 – acc. *Myosotido-Pinetum*.

после которого восстанавливается растительное сообщество, возраста сообщества, сомкнутости крон и т.д. В целом, из табл. 3 следует, что в светлых лесных сообществах класса *Brachypodio-Betuletea* показатель среднего видового богатства в коренном типе выше, чем во вторичных лесах. В теневых лесах класса *Quercus-Fagetea* наоборот вторичные сообщества богаче, чем коренные, так как на набор видов неморального комплекса накладывается комбинация серийных видов из класса *Molinio-Arrhenatheretea* R. Tx. 1937. Однофакторный дисперсионный анализ показал, что все синтаксоны значимо отличаются друг от друга по среднему числу видов за исключением сообществ асс. *Brachypodio-Tilietum* и их вторичных дериватов субасс. *V.p.-T.c. betuletosum pendulae*, что возможно связано с большой разницей в выборках по количеству описаний.

Таким образом, полученные данные не позволяют дать однозначного ответа на вопрос о том, снижается ли видовое богатство во вторичных лесах. Значительно более интересные выводы можно получить при анализе фитосоциологических спектров, которые представлены на рис. 3.

При построении данного спектра ценофлоры синтаксонов были разделены на следующие группы:

V-P – диагностические и аффинные виды класса бореальных лесов *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl., Sissingh et Vlieger 1939;

Q-F – виды широколиственных и хвойно-широколиственных неморальных лесов *Quercus-Fagetea*;

B-B – виды светлохвойно-мелколиственных травяных гемибореальных лесов *Brachypodio-Betuletea*;

M-A – виды вторичных лугов *Molinio-Arrhenatheretea* R. Tx. 1937;

Tr-G+F-B – виды термофитных опушек *Trifolio-Geranietea* Th. Muller 1961 и настоящих степей *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et R. Tx. 1943;

Mul-A+Abiet sib – виды субальпийского и лесного высокоотравья класса *Mulgedio-Aconitetea* Hadač et Klika in Klika et Hadač 1944 и порядка темнохвойных неморальнотравных лесов *Abietetalia sibiricae* Ermakov 2006 класса *Quercus-Fagetea*;

Chen – рудеральные виды однолетники класса *Chenopodietea* J. Tx. in Matuszkiewicz 1962 em. Görs 1966;

Art – двулетние и многолетние рудеральные виды класса *Artemisietea vulgaris* R. Tx., Lohmeyer et Preising in R. Tx. 1950.

Из рис. 3 видно, что во вторичных сообществах класса *Quercus-Fagetea* практически отсутствуют синантропные виды классов *Chenopodietea* и *Artemisietea vulgaris*. Под светлым пологом березняков класса *Brachypodio-Betuletea* эти виды могут сохраняться долгое время, хотя с возрастом их доля заметно снижается. Также в теневых сообществах

Таблица 3

Альфа-разнообразие изученных синтаксонов

Синтаксон	Число описаний	Альфа-разнообразие	
		среднее±статистическая ошибка среднего	варьирование
класс <i>Brachypodio-Betuletea</i>			
Вар. <i>Poa pratensis</i> баз. с-во. <i>Betula pendula</i> / [<i>Arrhenatheretalia</i>]	6	43,6±2,1c	37–51
Вар. <i>Potentilla anserina</i> баз. с-во. <i>Betula pendula</i> / [<i>Arrhenatheretalia</i>]	7	35,1±1,1ab	31–39
Баз. с-во <i>Betula pendula</i> / [<i>Arrhenatheretalia-Chamaecytiso-Pinetalia</i>]	13	49,3±1,8cd	49–62
<i>Myosotido-Pinetum</i>	15	54,6±1,4e	46–66
класс <i>Quercu-Fagetea</i>			
<i>Brachypodio-Tilietum</i>	91	37,3±0,8ab	21–80
<i>B.p.-T.c. betuletosum pendulae</i>	12	40,1±2,0bc	32–53
<i>Stachyo-Tilietum</i>	135	35,7±0,5a	22–51
<i>S.t.-T.c. populetosum tremulae</i> вар. <i>typica</i>	16	31,7 ±2,0a	21–39
<i>S.t.-T.c. populetosum tremulae</i> вар. <i>Filipendula ulmaria</i>	13	49,1±2,9cd	40–60

Примечание. Синтаксоны, значительно различающиеся по среднему альфа-разнообразию, отмечены непересекающимися буквами.

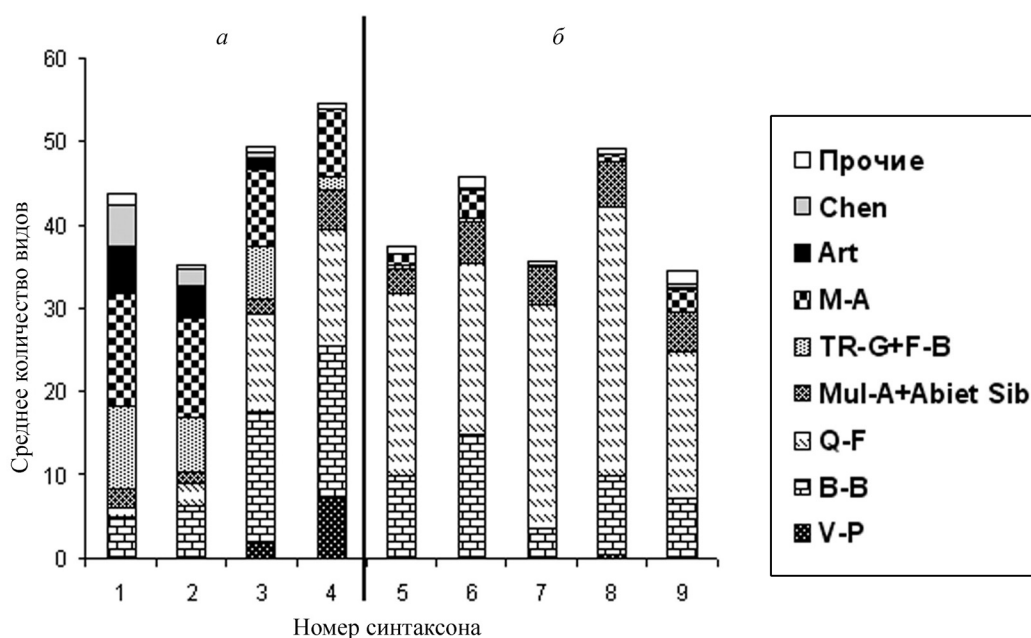


Рис. 3. Фитосоциологический спектр изученных сообществ: *a* – *Brachypodio-Betuletea*, *б* – *Quercu-Fagetea*. Синтаксоны: 1, 2 баз. с-во *Betula pendula* / [*Arrhenatheretalia*] (1 – вар. *Poa pratensis*, 2 – вар. *Potentilla anserina*), 3 – баз. с-во *Betula pendula* / [*Arrhenatheretalia-Chamaecytiso-Pinetalia*], 4 – acc. *Myosotido-Pinetum*, 5 – acc. *Brachypodio-Tilietum*, 6 – субасс. *B.p.-T.c. betuletosum pendulae*, 7 – acc. *Stachyo-Tilietum*, 8, 9 – субасс. *S.t.-T.c. populetosum tremulae* (8 – вариант *typica*, 9 – вариант *Filipendula ulmaria*)

класса *Quercus-Fagetum* практически отсутствуют светолюбивые виды термофильных опушек и степей. Во вторичных сообществах класса *Brachypodio-Betuletea* доля этих видов высока и в молодняках, и в спелых насаждениях.

Луговые виды класса *Molinio-Arrhenatheretea* играют большую роль в сложении сообществ гемибореальных лесов как вторичных, так и коренных, в то время как в неморальных широколиственных лесах они характерны преимущественно для вторичных сообществ. С увеличением возраста во вторичных лесах класса *Brachypodio-Betuletea* начинают появляться бореальные виды класса *Vaccinio-Piceetea*.

Флористический состав спелых вторичных березняков и осинников, возникших на месте сведенных широколиственных лесов класса *Quercus-Fagetum*, очень близок к флористическому составу коренных типов. Спелые вторичные березняки класса *Brachypodio-Betuletea* значительно отличаются по флористическому составу от коренных типов. Это объясняется более сильным затенени-

ем травяного яруса в неморальных лесах пологом древостоя. В результате такого затенения синантропные, опушечные и луговые виды, появившиеся после рубки древостоя, быстро выпадают из состава сообществ. В более светлых гемибореальных лесах этот процесс происходит медленнее. Таким образом, по флористическому составу вторичные березовые и осиновые леса, сформировавшиеся на месте сведенных гемибореальных лесов класса *Brachypodio-Betuletea*, и неморальные широколиственные леса класса *Quercus-Fagetum* существенно различаются. Процесс восстановления исходного видового состава в неморальных лесах протекает более интенсивно, как и возобновление доминантов древесного яруса. Во вторичных лесах на месте гемибореальных сообществ класса *Brachypodio-Betuletea* сукцессионный процесс восстановления коренного типа напочвенного покрова протекает медленнее, так как осветленный полог березняков позволяет сохраняться луговому, опушечному и даже рудеральным видам в травяном ярусе более длительное время.

Работа поддержана грантом РФФИ № 10-04-00534-а и программой Президиума РАН «Биологическое разнообразие» (подпрограмма «Разнообразие и мониторинг лесных экосистем России»).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас Республики Башкортостан / Под ред. И.М. Япарова. 2005. 420 с.
- Вебер Х.Э., Моравец Я., Терийя Ж.-П. Международный кодекс фитосоциологической номенклатуры. 3-е издание // Растительность России. СПб., 2005. № 7. С. 3–38.
- Горчаковский П.Л. Широколиственные леса и их место в растительном покрове Южного Урала. М., 1972. 146 с.
- Исаев А.С., Суховольский В.Г., Хлебопрос Р.Г., Бузыкин А.И., Овчинникова Т.М. Моделирование лесообразовательного процесса: феноменологический подход // Лесоведение. 2005. № 1. С. 3–11.
- Крышень А.М. Растительные сообщества вырубок Карелии. М., 2006. 262 с.
- Мартыненко В.Б. Синтаксономия лесов Южного Урала как теоретическая основа развития системы их охраны. Дис. ... докт. биол. наук. Уфа, 2009. 495 с.
- Мартыненко В.Б., Миркин Б.М. О формальных и неформальных оценках флористического разнообразия (на примере сосняков Южного Урала) // Экология. 2003. № 5. С. 336–340.
- Миркин Б.М., Мартыненко В.Б., Широких П.С., Наумова Л.Г. Анализ факторов, определяющих видовое богатство сообществ лесов Южного Урала // Журнал общей биологии. 2010. Т. 71. № 2. С. 131–143.
- Миркин Б.М., Мартыненко В.Б., Ямалов С.М., Наумова Л.Г. Теория и практика принятия решений при классическом и неклассическом синтаксономическом анализе // Растительность России. СПб., 2009. № 14. С. 142–151.
- Федорчук В.Н., Нешатаев В.Ю., Кузнецова М.Л. Лесные экосистемы северо-западных районов России: типология, динамика, хозяйственные особенности. СПб., 2005. 382 с.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М., 1980. 328 с.
- Широких П.С., Мартыненко В.Б. Закономерности изменения фиторазнообразия лесов в синтаксономическом пространстве // Флора и растительность Южно-Уральского государственного природного заповедника / Кол. авторов. Под ред. Б.М. Миркина. Уфа, 2008. С. 241–255.
- Brakenhielm S., Liu Q., Fanta J. Long-term effects of clear-felling on vegetation dynamics and species diversity in a boreal pine forest // Biodiversity and Conservation. Special issue. Biodiversity in forests. Papers from a workshop held during the IUFRO XX World Congress, Tampere, Finland. 1995.
- Carey A.B., Kershner J., Biswell B.; de Toledo L.D. Ecological scale and forest development: squirrels, dietary fungi, and vascular plants in managed and unmanaged forests // Wildlife Monographs. 1999. Vol. 43, N 1. P. 1–71.
- Graae, B. J., Økland R.H., Peterson P.M., Jensen K., Flitzbøger B. Influence of historical, geographical and environmental variables on undestorey composition and richness in Danish forests // J. Veg. Sci. 2004. N 15. P. 465–474.
- Hennekens S.M. TURBO(VEG). Software package for input, processing, and presentation of phytosociological data. User's guide. IBN-DLO, University of Lancaster. 1996. 59 p.

- Kopečky K., Hejny S.* A new approach to the classification of anthropogenic plant communities // *Vegetatio*. 1974. Vol. 29. P. 17–20.
- Nitschke C.R., Innes J.L.* Interactions between fire, climate change and forest biodiversity: a review // *Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources*. 2006. Vol. 1. N 60. P. 1–9.
- Marinček L., Čarni A.* Illyrian Pre-Alpine Fir and Beech Forests – The Association *Homogyno sylvestris-Fagetum Marinček et al.* 1993 / *Hacquetia*. 2007. 6/2. P. 111–129.
- Westhoff V., Maarel E. van der.* The Braun-Blanquet approach // *Classification of plant communities* / Ed. R.H. Whittaker. The Hague. 1978. P. 287–399.
- Work T.T., Spence J.R., Volney W.J.A., Morgantini L.E., Innes J.L.* Integrating biodiversity and forestry practices in western Canada. // *Forestry Chronicle*. 2003. Vol. 79. N 5. P. 906–916.
- Vojta J.* Relative importance of historical and natural factors influencing vegetation of secondary forests in abandoned villages // *Preslia*. 2007. N 79. P. 223–244.

Поступила в редакцию 20.05.10

FEATURES OF THE FLORISTIC COMPOSITION OF SOME TYPES OF SECONDARY FORESTS IN THE SOUTH URAL REGION

P.S. Shirokikh, V.B. Martynenko, A.M. Kunafin, B.M. Mirkin

The basic regularities of change in floristic composition of some types of secondary birch and aspen forests are formed on the spot cleared forests classes *Brachypodio-Betuletea* and *Quercu-Fagetea* are shown. The restoration of the original species composition of nemoral forests proceeds more intensively, as well as the resumption of the dominant tree layer. The successional process of restoring native herb cover is slower in the secondary forests on the spot of gemiboreal communities of class *Brachypodio-Betuletea*, because the lighter birch canopy allows to save in the herb layer meadow, forest border and even ruderal species for a longer time.

Key words: secondary forests, successional process, syntaxonomy, South Ural region.

Сведения об авторах: *Широких Павел Сергеевич* – ст. науч. сотр. Института биологии Уфимского научного центра РАН, канд. биол. наук (Shigra@mail.ru); *Мартыненко Василий Борисович* – зав. лабораторией Института биологии Уфимского научного центра РАН, докт. биол. наук (vasmar@anrb.ru); *Кунафин Азамат Мажитович* – аспирант Института биологии Уфимского научного центра РАН (azkn@rambler.ru); *Миркин Борис Михайлович* – глав. науч. сотр. Института биологии Уфимского научного центра РАН, докт. биол. наук (vasmar@anrb.ru).

УДК 581.162.3

АНТЭКОЛОГИЯ ЗЛАКОВ АЛЬПИЙСКОГО ПОЯСА СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

А.С. Курашев

В результате двухлетнего исследования получены данные о ритмике цветения 11 видов злаков альпийского пояса Тебердинского заповедника. Средняя длительность цветения популяций изученных видов составляет 14 дней. Особи в популяции зацветают с разной степенью неодновременности. Снижение интенсивности цветения в конкретные дни связано с выпадением осадков. Исследована суточная ритмика цветения. Виды разделены на группы по типу суточной ритмики: утренние (*Festuca brunnescens*, *Festuca varia*, *Deschampsia flexuosa*, *Hyalopoa pontica*, *Agrostis vinealis*), вечерние (*Bromus variegatus*, *Helictotrichon versicolor*), цветущие весь день (*Catabrosella variegata*, *Anthoxanthum odoratum*) и виды с двумя пиками цветения (*Phleum alpinum*, *Festuca ovina*).

Ключевые слова: ветроопыление, ритмика цветения, Poaceae, *Festuca*, *Deschampsia*, *Hyalopoa*, *Agrostis*, *Bromus*, *Catabrosella*, *Anthoxanthum*, *Phleum*.

Семенное размножение высокогорных альпийских растений сильно зависит от эффективности опыления. Сильные ветры, неустойчивость погодных условий и высокая пестрота растительного покрова создают особые сложности для успешного переноса пыльцы ветроопыляемых растений.

Эффективность опыления, в том числе и в высокогорных условиях, повышается при одновременном цветении особей одного вида, поскольку повышается концентрация пыльцы этого вида в воздухе (Банникова, 1964; Пономарев, 1966).

Изучение ритмики цветения и экологии опыления растений актуально не только для понимания ритмов развития сообществ. Эти исследования помогают выявить механизмы перекрестного опыления и дифференциации видов в сообществах. Знание сроков цветения растений в сообществах, пригодных для сенокоса, позволяет выбрать оптимальные сроки укосов с учетом различной питательной ценности растений на разных стадиях фенологического развития.

Выбранные для исследования виды альпийских растений Кавказа (*Bromus variegatus*, *Festuca ovina*, *Helictotrichon versicolor*, *Agrostis vinealis*, *Anthoxanthum odoratum*, *Deschampsia flexuosa*, *Festuca brunnescens*, *Festuca varia*, *Catabrosella variegata*, *Phleum alpinum*, *Hyalopoa pontica*) недостаточно изучены с точки зрения экологии опыления. Для одного из исследованных нами видов (*Bromus variegatus*) показано порционное распускание цветков, приуроченное ко второй половине дня (13–18 ч) (Жененко, 1979). Раскрывание

цветков этого вида происходит при прогревании почвы на глубине 5 см до 15–17°C. В ходе исследования установлена продолжительность цветения – до трех часов. Продолжительность цветения ценопопуляции составляет 19–35 дней.

Для *Anthoxanthum odoratum* в Пермском крае показано двукратное цветение в течение суток: утреннее цветение обильное и постоянное, а вечернее – редкое и слабое (Пономарев, 1966).

Anthoxanthum odoratum, *Deschampsia flexuosa* и *Festuca ovina* обладают низкой автофертильностью и рассматриваются в качестве строгих перекрестников. Высокая автофертильность характерна для *Poa alpina* (Пономарев, 1964).

Цель нашей работы состояла в исследовании ритмики цветения злаков, наиболее характерных для альпийских сообществ Тебердинского заповедника.

Были поставлены следующие задачи: 1) оценить длительность и интенсивность цветения в течение вегетационного периода; 2) проследить за суточной ритмикой цветения; 3) сравнить суточную ритмику цветения в первой и во второй половинах срока цветения; 4) разделить изученные виды на условные группы по типу цветения в течение суток.

Район исследования расположен на территории Тебердинского государственного природного биосферного заповедника, находящегося в Карачаево-Черкесской республике. Участки располагаются на северо-восточных отрогах г. Малая Хатипара на высоте 2750 м над ур. моря. Географические координаты стационара – 43°27' с.ш., 41°41' в.д.

В качестве объектов исследования были выбраны 11 видов ветроопыляемых растений (табл. 1) – представителей семейства Poaceae. Латинские названия приведены по «Флоре Тебердинского заповедника» (Воробьева, Онипченко, 2001). Исследование ант-экологии ветроопыляемых видов проводили в 2004 и 2005 гг.

Полевые наблюдения

Для изучения ритмики цветения применяли общепринятую методику антэкологических исследований, предложенную А.Н. Пономаревым (1960).

Для наблюдений были выбраны сходные по жизненности куртины (дерновины) (далее – учетные единицы) изучаемых видов. В 2004 г. исследовано 75 учетных единиц для 8 видов (по 10 учетных единиц на каждый вид, кроме *Festuca varia*, образовавшей в 2004 г. большое число генеративных побегов; для этого вида по причине методической сложности подсчета было выбрано только пять учетных единиц), а в 2005 г. – 110 учетных единиц для 11 видов (по 10 учетных единиц на каждый вид). Каждую учетную единицу помечали этикеткой с номером для удобства дальнейших наблюдений. Активное слежение (подсчет цветков) за учетными единицами начинали после обнаружения хотя бы на одной из них распустившихся цветков.

Для учета распустившихся цветков использовали метод удаления пыльников, выброшенных цветком. Этот учет проводили каждые два часа. Двухчасовые интервалы были выбраны так, чтобы одно из наблюдений совпало с истинным полднем, который в районе исследований приходится на 13 ч 15 мин московского летнего времени. Интервалы наблюдений были следующими: 7 ч 15 мин – 9 ч 15 мин, 9.15–11.15, 11.15–13.15, 13.15–15.15, 15.15–17.15, 17.15–19.15, 19.15–21.15. В утреннее время (7 ч 15 мин – 9 ч 15 мин) довольно часто уже происходит обильное цветение, поэтому выборочно учет проводили и в более ранние часы (5 ч 00 мин – 6 ч 00 мин).

Наблюдения за каждым видом проводили на относительно небольшой территории (не более 100 м², а для большинства видов не более 15 м²).

Обработка полученных данных

Для более точного определения длительности цветения мы использовали среднюю длительность цветения учетной единицы, а не абсолютную длительность цветения особей ценопопуляции. Данные по длительности цветения популяции и по средней длительности цветения учетных единиц приведены в табл. 1 (колонки 5, 6).

Несмотря на близость расположения изучаемых особей одного вида, они имеют различные даты начала цветения и разную длительность цветения. Исходя из этих соображений, мы использовали показатель неодновременности (несогласованности) зацветания (НЗ) (обратный понятию – «дружность» зацветания). Рассчитывали его по формуле:

$$НЗ = (\text{Max}_{\text{y.e.}} - \text{Min}_{\text{y.e.}}) / \text{Av}_{\text{y.e.}} \cdot 100\%,$$

где $\text{Max}_{\text{y.e.}}$ – самая поздняя дата зацветания учетной единицы, которая зацвела последней, $\text{Min}_{\text{y.e.}}$ – самая ранняя дата зацветания учетной единицы, которая зацвела первой, $\text{Av}_{\text{y.e.}}$ – средняя длительность цветения учетной единицы. Чем выше значение показателя НЗ, тем больше несогласованность начала цветения, тем ниже «дружность» зацветания учетных единиц. Чем ниже значение, тем выше «дружность» зацветания. Если даты цветения учетных единиц не перекрываются, показатель НЗ будет больше 100%. Показатель НЗ позволяет получить сравнимые данные по видам, так как он нивелирует разницу в длительностях цветения.

Проведено разделение срока цветения каждого вида по дате, разделяющей этот период на две равные половины. Это было сделано в целях выявления смещения максимумов интенсивности цветения и сравнения интенсивности цветения в первой и второй половинах срока цветения растений.

Длительность цветения растений

Средняя длительность цветения популяций изученных видов и учетных единиц – 14 и 9 дней соответственно. Из этого следует, что особи в популяции зацветают с разной степенью одновременности. Данные по неодновременности зацветания (НЗ) для разных видов приведены в табл. 1 (колонка 7). Выявлены виды (2005), у которых цветение отдельных учетных единиц может не пересекаться вообще (НЗ > 100%): *Agrostis vinealis*, *Festuca ovina*. Особи *Helictotrichon versicolor* зацветают единовременно (НЗ = 0%). Виды со средним разбросом дат начала цветения мы разделили на две группы: НЗ < 50% (виды с пересечением дат зацветания и тенденцией к более одновременному зацветанию) и НЗ > 50% (виды с пересечением дат зацветания и тенденцией к меньшей степени одновременности зацветания), по 4 на каждую группу. Подавляющее большинство видов зацветают не «дружно» и лишь особи одного вида (*Helictotrichon versicolor*) зацветают в один день. Можно предположить, что общую «волну» цветения определяют в большей степени внешние факторы среды, а индиви-

Таблица 1

Сводные данные по результатам исследования

Вид	Сообщество	Начало цветения		Окончание цветения		Длительность цветения популяции, дни		Средние длительности цветения учетных единиц, дни						Разница между датами (дни) и не-согласованность зацветания (НЗ) в скобках	
		2004 г.		2005 г.		2004 г.		2005 г.		2004 г.			2005 г.		
		n	av	sd	n	av	sd	n	av	sd	n	av	sd	n	av
<i>Bromus variegatus</i>	АПП	10,08	29,07	17,08	05,08	9	11	10	8	0,6	10	10	1,5	0 (0)	1 (10)
<i>Festuca ovina</i>		11,08	05,08	18,08	25,08	11	21	10	6	2,0	10	10	5,5	4 (67)	10 (100)
<i>Helictotrichon versicolor</i>		09,08	30,07	17,08	05,08	9	7	10	7	2,5	10	7	0	1 (14)	0 (0)
<i>Agrostis vinealis</i>	ПЛ	–	17,08	–	25,08	–	9	–	–	–	6	2	3,3	–	8 (400)
<i>Anthoxanthum odoratum</i>		14,07	13,07	07,08	01,08	25	20	10	18	4,7	10	13	1,4	13 (72)	8 (62)
<i>Deschampsia flexuosa</i>		–	16,08	–	27,08	–	12	–	–	–	10	9	2,2	–	8 (89)
<i>Festuca brunnescens</i>	ГКЛ	09,08	05,08	19,08	19,08	11	15	10	7	2,3	10	10	2,1	7 (100)	3 (30)
<i>Festuca varia</i>		08,08	05,08	19,08	24,08	12	20	5	12	0	10	14	3,2	0 (0)	2 (14)
<i>Catabrosa varia</i>		18,07	24,07	06,08	07,08	20	15	10	16	2,3	10	10	2,0	0 (0)	7 (70)
<i>Phleum alpinum</i>	АК	08,08	06,08	19,08	25,08	12	20	10	10	2,4	10	14	2,9	8 (80)	6 (43)
<i>Hyalopoa pontica</i>		–	24,08	–	29,08	–	6	–	–	–	10	5	1,6	–	3 (60)

Примечания. АПП – альпийские лишайниковые пустоши, ПЛ – пестроосянные луга, ГКЛ – гераниево-копеечниковые луга АК – альпийские ковры. Начало цветения – дата открытия первого цветка на одном из растений популяции. Окончание цветения – дата закрытия последнего цветка на одном из растений популяции. Длительность цветения – период с первого открытого цветка до последнего закрытого. n – число учетных единиц, av – средняя длительность цветения учетных единиц, sd – стандартное отклонение. Разница между датами – разница между самой поздней и самой ранней датой зацветания.

дуальную дату зацветания – биологические особенности каждой особи (степень сформированности генеративных органов, жизненность).

Максимальный разброс в длительностях цветения (табл. 1, колонка б) отмечен у *Anthoxanthum odoratum* (2004 г.) и *Festuca ovina* (2005 г.). Минимальный отмечен у *Festuca varia* (2004 г.), *Helictotrichon versicolor* (2005 г.), *Bromus variegatus* (2004 г.).

Ритмика цветения растений в течение периода вегетации

Исследования показали, что каждый вид имеет специфичную для него кривую цветения в течение периода вегетации, к тому же ритмика цветения одного вида не повторяется из года в год, сохраняется лишь тенденция характерной для него ритмики цветения. У большинства видов можно обнаружить либо однодневный пик, либо максимум в течение нескольких дней цветения.

Кривая цветения, максимально приближенная к «колоколообразной», наблюдается у *Anthoxanthum odoratum* (2004–2005 гг.), *Catabrosella variegata* (2004–2005 гг.), *Phleum alpinum* (2005 г.). Интересно отметить, что у этих видов наблюдаются максимальные значения числа цветков в соцветии. Возможно, большое число цветков сглаживает влияние мелких изменений погодных факторов, тем самым приближая (сглаживая) кривую к колоколообразному виду.

Крайней противоположностью такого протекания цветения является ритмика цветения *Helictotrichon versicolor* (2004–2005 гг.) и *Bromus variegatus* (2004–2005 гг.), характеризующаяся коротким периодом цветения с несколькими пиками (порциями) цветения примерно одинаковой интенсивности.

У остальных изученных видов ход цветения также неравномерен по дням и состоит из спадов и подъемов в интенсивности цветения. Также может наблюдаться пик цветения, расположение которого варьирует от начала цветения до конца периода цветения.

Снижение, а иногда и приостановка цветения происходит на следующий после обильных осадков день. На графике ритмики цветения (рис. 1) отмечены дни с обильными осадками. Ясно видно, что в эти дни (23, 27 июля, 1, 8, 11–12 августа в 2004 г. и 13, 14, 16, 17, 23, 26 июля и 9, 10, 19 августа в 2005 г.) не происходит снижения интенсивности цветения, а порой в эти дни наблюдается увеличение интенсивности цветения. Такая реакция не совсем ясна, так как цветение в дождь не оправдано и не эффективно и может привести к бесполезному расходованию пыльцы. Лишь на следующий после дождя день интенсивность цвете-

ния резко снижается, что, видимо, связано с невозможностью растений быстро отреагировать на изменение погодных условий. 23 июля 2004 г. был отмечен случай интенсивного снегопада, довольно редкого явления для этого периода, во время которого интенсивно цвел *Anthoxanthum odoratum*. В других исследованиях по ритмике цветения злаков показана иная картина: у *Dactylis glomerata* при ухудшении погоды цветение может и вовсе не наступить (Бадритдинова, 1969), для *Phleum pretense* показано, что в прохладную и дождливую погоду опыление прекращается или сдвигается на более поздние часы (Банникова, 1980), то же показано и для *Festuca pratense* (Банникова, 1964а, 1964б).

Пики цветения для раннецветущих видов (табл. 2) в 2004 г. (*Catabrosella variegata* (гераниево-копеечниковые луга) и *Anthoxanthum odoratum* (пестроовсянищевые луга)) приходились на 27 июля; для поздноцветущих вечерних видов (*Bromus variegatus*, *Helictotrichon versicolor* (альпийские пустоши) – на 10 августа); для поздноцветущих утренних – на 17–18 августа. То, что даты пиков цветения у некоторых видов совпадают, может говорить о схожести благоприятных факторов цветения у разных видов. Пики цветения в 2005 г. (табл. 2) варьировали более сильно от вида к виду. Если сравнивать данные 2004 и 2005 гг., то выясняется, что пик цветения значительно сместился на более ранний срок у трех ви-

Т а б л и ц а 2

Даты пиков цветения видов, изученных в 2004, 2005 гг.

Вид	Дата пика цветения	
	2004 г.	2005 г.
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	27 июля	23 июля
<i>Bromus variegatus</i>	10 августа	31 июля
<i>Catabrosella variegata</i>	27 июля	31 июля
<i>Festuca brunnescens</i>	15 августа	7 августа
<i>Festuca ovina</i>	17 августа	16 августа
<i>Festuca varia</i>	18 августа	15 августа
<i>Helictotrichon versicolor</i>	10 августа	30 июля
<i>Phleum alpinum</i>	17 августа	16 августа
<i>Agrostis vinealis</i>	–	25 августа
<i>Deschampsia flexuosa</i>	–	25 августа
<i>Hyalopoa pontica</i>	–	27 августа

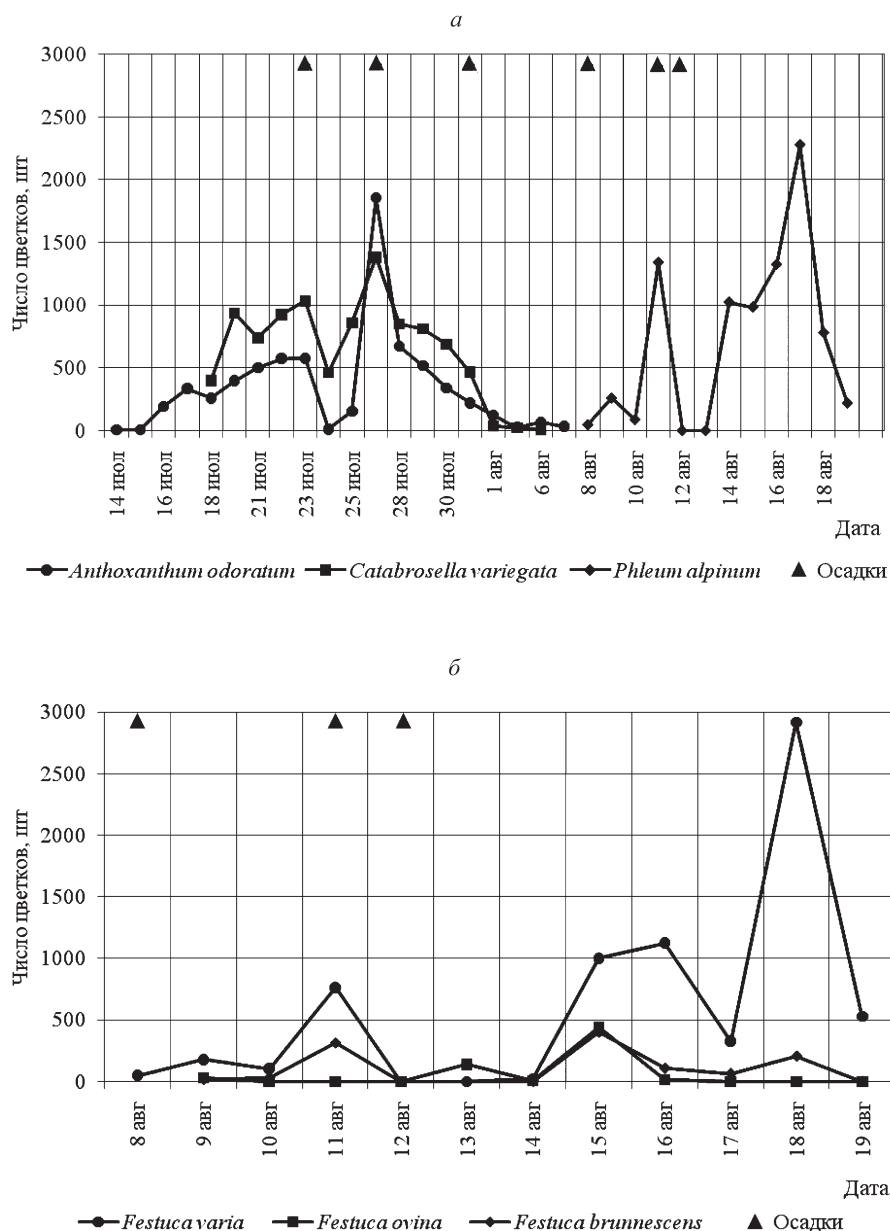


Рис. 1. Ритмика цветения некоторых видов злаков в течение вегетационного периода в 2004 г.

дов: *Festuca brunnescens* (пестроовсянищевые луга), *Bromus variegates*, *Helictotrichon versicolor* (альпийские пустоши).

Цветение в течение сезона для большинства видов (кроме *Bromus variegatus* и *Catabrosella variegata* в 2004 г.) характеризуется ритмикой со смещением медианы относительно моды в сторону более поздних сроков. Для *Catabrosella variegata* характерно цветение, пик которого приходится почти на середину срока цветения. Наиболее сильно мода смещена относительно медианы у *Agrostis vinealis* (2005 г.), характеризующейся парциальным цветением.

Варьирование вида кривой (наличие или отсутствие выраженного пика цветения) от года к году, и даже ее инверсия (изменение какого-либо свойства кривой в противоположную сторону по сравнению с другим годом исследований; например, в один год вид имеет кривую цветения с максимумом интенсивности, приходящимся на первую половину срока цветения, а в следующие года – на вторую половину срока цветения), могут отражать изменения значений факторов, регулирующих цветение. Наши исследования показали, что ухудшение условий (а именно выпадение осадков) снижало пиковые зна-

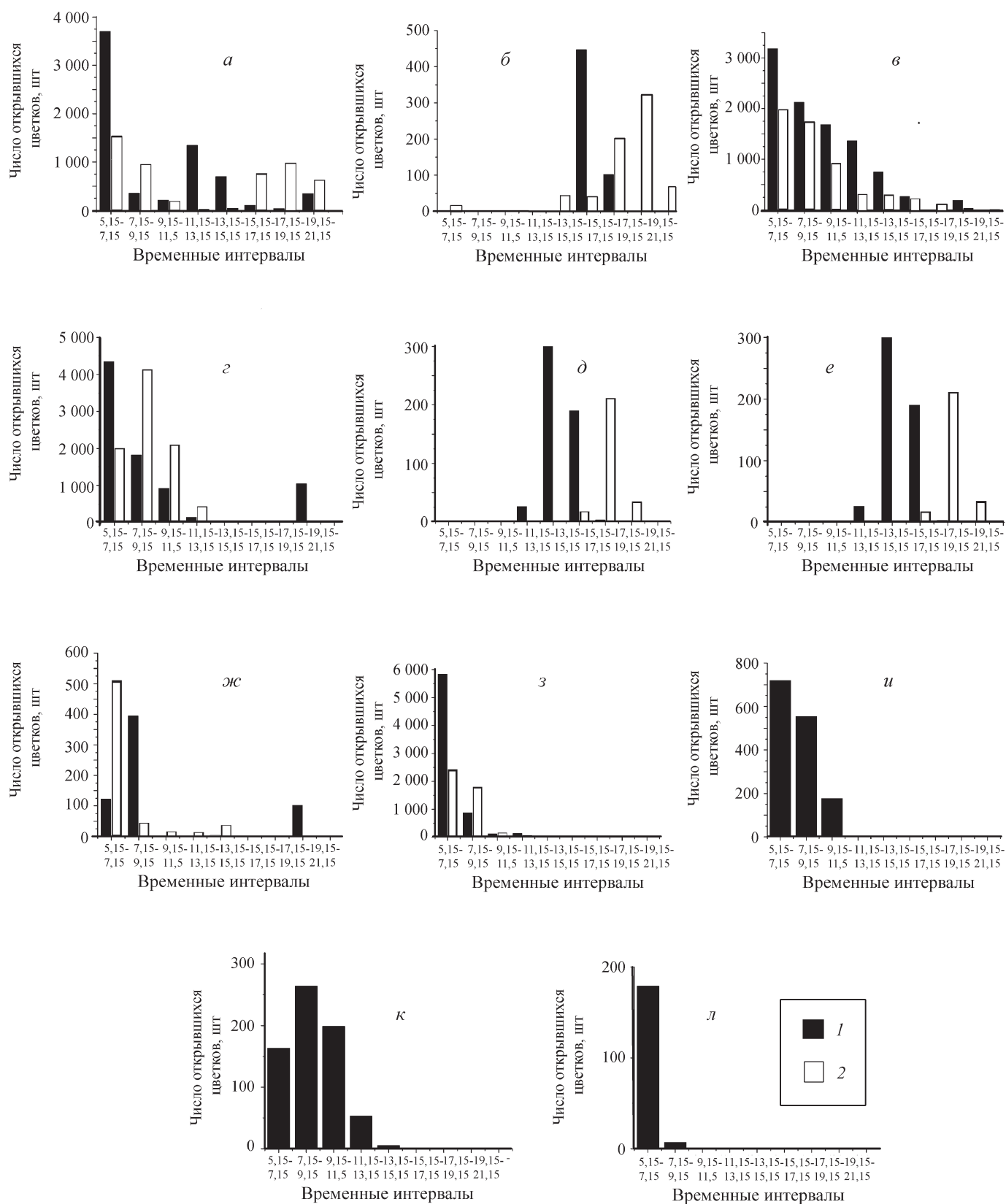


Рис. 3. Суточная ритмика цветения: а – *Anthoxanthum odoratum*, б – *Bromus variegatus*, в – *Catabrosella variegata*, г – *Phleum alpinum*, д – *Helictotrichon versicolor*, е – *Festuca brunnescens*, ж – *Festuca ovina*, з – *Festuca varia*, и – *Deschampsia flexuosa*, к – *Hyalopoa pontica*, л – *Agrostis vinealis* (1 – 2004 г., 2 – 2005 г.)

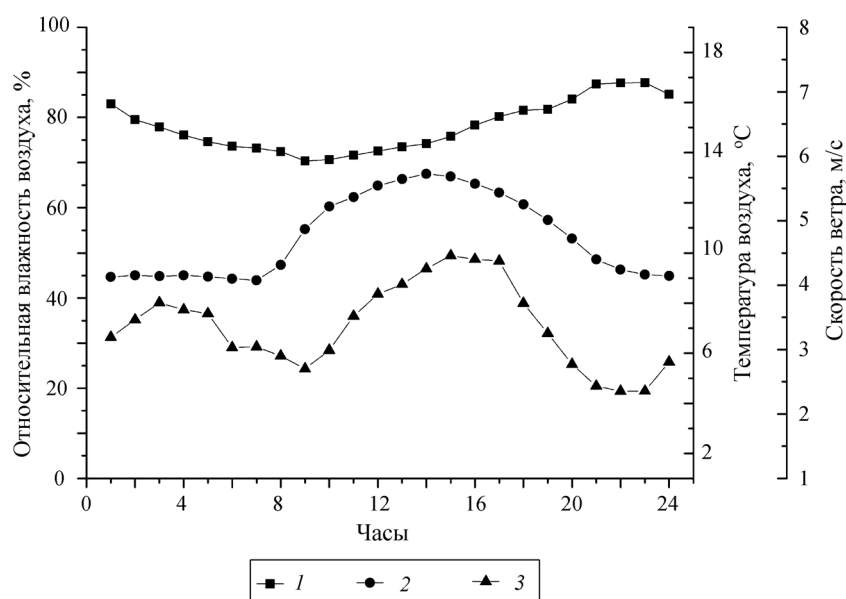


Рис. 2. Изменение погодных факторов в течение суток (1 – влажность, 2 – температура, 3 – скорость ветра). Средние данные за 2006 и 2008 гг., полученные с помощью автоматической метеорологической станции MiniMet (Skye Instruments LTD, UK)

чения интенсивности цветения у исследованных растений.

Суточная ритмика цветения растений

У изученных злаков имеется резко выраженная суточная ритмика цветения, характерной чертой которой для всех изученных нами видов является отсутствие максимума интенсивности цветения в часы, приближенные к истинному полдню (13 ч 15 мин) (рис. 3). Причиной этого может служить недолговечность жизни пыльцы. Она быстро отмирает в природных условиях, особенно при высокой температуре и низкой относительной влажности воздуха (Пономарев, 1964). В местообитаниях изученных видов именно в полуденные часы наблюдается самая высокая температура воздуха, при этом минимум относительной влажности воздуха приходится на утренние часы, но даже в полдень она выше 70%. Таким образом, фактором, ограничивающим цветение злаков в полуденные часы, может являться высокая температура воздуха.

Наши исследования показали наличие в районе исследования нескольких групп видов, различающихся по типу цветения в течение суток. К первой группе – цветущие утром злаки – отнесены – *Festuca brunnescens*, *Festuca varia*, *Deschampsia flexuosa*, *Hyalopoa pontica*, *Agrostis vinealis*.

Некоторые виды, отнесенные к утреннему типу, имели добавочное цветение и после полудня. Следует сказать, что типы суточной ритмики выделены по на-

личию открытых цветков без учета максимальных значений интенсивности цветения. Поэтому виды (*Festuca brunnescens*, *Festuca ovina*, *Phleum alpinum*), имеющие разный тип ритмики (двухразовое или утреннее цветение), мы отнесли к утренним, так как основная масса цветков раскрывается все-таки в дополуденные часы, а число цветков, открывающихся во вторую (дополнительную) фазу цветения, малó. Тем не менее наличие цветения и в послеполуденные часы является важным и его не следует упускать из виду.

Сравнение хода суточного цветения с изменением погодных факторов (температуры воздуха, относительной влажности воздуха и скорости ветра) в течение суток позволяет выявить периоды суток с благоприятным для цветения того или иного вида набором значений факторов (рис. 2). Таковых выделено три: 1 – основной для утренних злаков (с 5 ч 15 мин до 9 ч 15 мин); 2 – основной для вечерних злаков (с 15 ч 15 мин до 19 ч 15 мин); 3 – дополнительный для видов с двухразовым цветением (с 19 ч 15 мин до 21 ч 15 мин).

В интервал 5 ч 15 мин – 9 ч 15 мин наблюдаются минимальные температуры, при которых пыльца злаков сохраняет жизнеспособность дольше всего. Влажность в это время понижена, но опять же относительно средних значений, и составляет >70%. Скорость ветра снижена по сравнению со средними значениями, однако не минимальна и достаточна для эффективного переноса пыльцы между растениями (2–3 м/с).

Интервал времени 15 ч 15 мин – 19 ч 15 мин характеризуется противоположными (по сравнению с предыдущим) значениями факторов – высокие температура, относительная влажность воздуха и скорость ветра. К видам, имеющим пик цветения именно в эти часы, относятся *Bromus variegatus* и *Helictotrichon versicolor*. Условия, упомянутые выше, для цветения не благоприятны, но эти виды имеют свойство, которое позволяет им выживать в таких условиях. У них наблюдается взрывчатое (резкое и сильное) и порционное (несколько взрывов) цветение, и главное, эти взрывы происходят одновременно в локальной популяции. Благодаря этому цветение вечерних видов также интенсивно, как и цветение утренних.

Дополнительный максимум цветения у некоторых видов, приходящийся на интервал времени с 19 ч 15 мин до 21 ч 15 мин, выражен не сильно. Чаще всего он проявляется у видов, цветущих утром, что верно и в нашем случае (*Festuca brunnescens*, *Festuca ovina*, *Phleum alpinum*). Возникает такое цветение при наличии благоприятных условий в это время.

Два вида (*Catabrosella variegata* и *Anthoxanthum odoratum*), имея максимумы, приходящиеся на утренние часы, цветут практически весь день. *Catabrosella variegata* постепенно снижает интенсивность цветения от утренних часов к вечерним. *Anthoxanthum odoratum* имеет дополнительный послеполуденный пик цветения, который значительно меньше утреннего. Для *Anthoxanthum odoratum* получены схожие данные в исследованиях В.А. Банниковой и М.Б. Гузик (1983) на территории Пермского края, Челябинской обл. и бывшей Читинской обл.

Главный вопрос, возникающий при рассмотрении суточной ритмики, – почему виды цветут в разное время суток. Злаки как растения, имеющие в качестве агента опыления ветер, находятся в менее выгодных условиях по сравнению с насекомопыляемыми видами растений. Ветер – фактор не постоянный и не является очень точным, в отличие от насекомых, которые являются более выгодными векторами опыления, перенося пыльцу строго с цветка на цветок (Фегри, ванн дер Пэйл, 1982). Следовательно, фактором успешности ветроопыления может служить высокая плотность особей одного вида и дифференциация групп особей разных видов. При этом если бы растения цвели в одно и то же время, например, утром – временем идеальных температурных условий и условий влажности воздуха, – то в воздухе во время пыления находилось бы огромное число пыльцевых зерен, которые, вероятно, просто своей массовостью снижали бы эф-

фективность опыления. Возможно, поэтому и возникла временная дифференциация в суточной ритмике у разных видов.

Сравнение суточной ритмики цветения в первой и второй половинах срока цветения (ПСЦ)

Виды, цветущие вечером. У *Helictotrichon versicolor* и *Bromus variegatus* пик цветения в разных ПСЦ приходился на разное время. Например, в 2005 г. у *Bromus variegatus* максимумы интенсивности цветения наблюдались в первой ПСЦ в интервал времени 19 ч 15 мин – 21 ч 15 мин, а во второй ПСЦ в 17 ч 15 мин – 19 ч 15 мин.

Виды, цветущие утром и целый день. Выделяется группа видов, у которых пики цветения по годам не смещаются, но интенсивность цветения в первой ПСЦ выше, чем во второй: *Catabrosella variegata*, *Festuca brunnescens*. Группа видов также без смещения пиков цветения по годам, но у которых интенсивность цветения в первой ПСЦ ниже, чем во второй: *Anthoxanthum odoratum*, *Agrostis vinealis*, *Hyalopoa pontica*, *Deschampsia flexuosa*. Группа видов, у которых интенсивность цветения выше во второй ПСЦ, при этом в ней же появляется цветение в вечерние часы (19 ч 15 мин – 21 ч 15 мин) наряду с преобладанием утреннего цветения: *Festuca ovina*, *Phleum alpinum*. У *Anthoxanthum odoratum*, цветущего в течение всего дня, в утренние часы ритмика схожа в обеих ПСЦ, но в послеполуденные часы во второй ПСЦ интенсивность явно выше. У *Phleum alpinum* (2005 г.) в первой ПСЦ цветение более позднее, но более продолжительное и сильное.

Все эти данные говорят о том, что при сравнении суточных ритмик цветения в первой и второй ПСЦ наблюдается большое разнообразие вариантов, причем один и тот же вид в разные годы может иметь разные варианты соотношения интенсивности цветения в первой и второй ПСЦ. Видимо такие смещения интенсивности цветения зависят от особенностей погодных условий каждого года и общих закономерностей, если они существуют, их можно зарегистрировать только при многолетних исследованиях.

Таким образом, средняя длительность цветения популяции у изученных видов составила 14 дней. Зацветание у разных видов происходит с разной степенью одновременности. Особи лишь одного вида (*Helictotrichon versicolor*) зацветают в один день. Два вида (*Agrostis vinealis* и *Festuca ovina*) наоборот имеют не перекрывающиеся даты зацветания в пределах небольших популяций. Факторами, снижающими или приостанавливающими открытие цветков, являются

выпадение осадков и высокая относительная влажность воздуха. Такие погодные условия делают невозможным перенос пыльцы ветроопыляемых видов. Для изученных видов растений ритмика цветения в течение суток четко выражена и видоспецифична. По типу суточной ритмики цветения выделены группы видов: утренние, вечерние, цветущие весь день и виды с двумя пиками цветения. Большая часть видов цветет утром, когда цветению благоприятствуют многие факторы: пониженная температура (9–10°C), высокая влажность воздуха (более 70%) и оптимальная скорость ветра (2,5–3,0 м/с). Обнаружено, что у растений

в первой и второй половинах срока цветения пик цветения может приходиться на разные временные интервалы, но в пределах характерного суточного периода цветения (например, у *Bromus variegatus* максимумы интенсивности цветения наблюдались в первой ПСЦ в интервал времени 19.15–21.15, а во второй ПСЦ в 17.15–19.15).

Выражаю благодарность В.Г. Онопченко за возможность работать на научном стационаре и чуткое руководство исследованием, помощь в сборе материалов и ценные советы по написанию настоящей статьи и в поле.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект 08-04-00344 и 08-04-92890).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- СБанникова В.А. Порционное цветение ржи // Биол. науки. 1964. № 2. С. 107–110.
- Банникова В.А. О раскрытии цветков и удлинении тычиночных нитей у злаков // Бот. журн. 1964а. Т. 49. № 5. С. 735–739.
- Банникова В.А. О цветении луговых злаков // Ученые записки Пермского государственного университета им. А.М. Горького. Пермь, 1964б. Вып. 114. С. 97–104.
- Банникова В.А. Цветение и опыление тимофеевки луговой // Экология опыления растений. Межвуз. сб. научн. тр. Пермский университет. 1980. С. 81–86.
- Банникова В.А., Гузик М.Б. Антэкологические особенности трибы Phalarideae (Poaceae) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 9. С. 1221–1225.
- Бадритдинова Р.С. Ритм и экология цветения некоторых растений крупнозлаковой полусаванны // Вопросы антэкологии. Материалы к симпозиуму по антэкологии. Пермь / Под ред. В.Ф. Шамурина. Л., 1969. С. 10–11.
- Воробьева Ф.М., Онопченко В.Г. Сосудистые растения Тебердинского заповедника (аннотированный список видов) // Флора и фауна заповедников. Вып. 99 / Под ред. И.А. Губанова М., 2001.
- Жененко С. Экология цветения и опыления костреца пестрого (*Bromopsis variegata* (Bieb) Holub.) в условиях высокогорий Северного Кавказа // Систематика, анатомия и экология растений европейской части СССР. Л., 1979. С. 34–52.
- Левковский В.П., Тихменев Е.А. Экология опыления некоторых арктических овсяниц // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 1. С. 35–42.
- Павлов В.Н., Онопченко В.Г., Салпагаров Д.С. и др. Итоги комплексных исследований высокогорных экосистем Тебердинского заповедника // Тр. Теберд. гос. зап. / Под ред. В.Н. Павлова 1999. Вып. 15. С. 9–13.
- Пономарев А.Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника, Т. 2. М., 1960.
- Пономарев А.Н. Цветение и опыление злаков // Ученые записки. Пермский гос. ун-т им. А.М. Горького. 1964. Т. 114. С. 115–179.
- Пономарев А.Н. Некоторые приспособления злаков к опылению ветром // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 1. С. 28–39.
- Фегри К., ван дер Пэйл Л. Основы экологии опыления. М., 1982.

Поступила в редакцию 08.12.11

ANTHECOLOGY OF GRASSES IN THE ALPINE NORTHWEST CAUCASUS

A.S. Kurashev

The data on the rhythm of flowering of 11 species of grasses in alpine Teberda Reserve provided during the two-year study. The average duration of flowering populations of the species is 14 days. Individuals in a population bloom, with varying degrees of non-simultaneity. Reduction in the intensity of flowering in particular days was associated with precipitation. Investigated the daily rhythms of flowering, species were divided into three groups of the daily rhythm - the morning (*Festuca brunne-scens*, *Festuca varia*, *Deschampsia flexuosa*, *Hyalopoa pontica*, *Agrostis vinealis*), evening (*Bromus variegates*, *Helictotrichon versicolor*), blooming throughout the day (*Catabrosella variegata*, *Anthoxanthum odoratum*) and species with two peaks of flowering (*Phleum alpinum*, *Festuca ovina*).

Key words: wind pollination, flowering phenology, Poaceae, *Festuca*, *Deschampsia*, *Hyalopoa*, *Agrostis*, *Bromus*, *Catabrosella*, *Anthoxanthum*, *Phleum*.

Сведения об авторе: Курашев Антон Сергеевич – аспирант кафедры геоботаники биологического факультета МГУ (antohabio@gmail.com).

НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ
SCIENTIFIC COMMUNICATIONS

УДК 547.4:595.14 (470.64)

**ЭКОЛОГИЯ И ХОРОЛОГИЯ ДОЖДЕВЫХ ЧЕРВЕЙ
(OLIGOSNAETA, LUMBRICIDAE) КАБАРДИНО-БАЛКАРСКОГО
ВЫСОКОГОРНОГО ЗАПОВЕДНИКА (ЦЕНТРАЛЬНЫЙ КАВКАЗ)**

И.Б. Рапопорт

Проведено изучение видового состава, биотопического и высотного-поясного распределения дождевых червей Кабардино-Балкарского государственного высокогорного заповедника (КБГВЗ). Впервые для Центрального Кавказа отмечен *Aporrectodea handlirschi* (Rosa, 1897) – редкий вид, занесенный в Красную книгу России (2001). В пределах КБГВЗ терский и эльбрусский варианты поясности отличаются видовым богатством и структурой люмбрикофауны, которые в наибольшей степени зависят от орографии, высотной поясности и связанного с ними типа растительности.

Ключевые слова: дождевые черви, фауна, экология, биотопическое и высотное-поясное распределение, высокогорный заповедник, Центральный Кавказ.

Территория Кабардино-Балкарского государственного высокогорного заповедника (КБГВЗ) лежит в пределах эльбрусского и терского вариантов восточно-северокавказского типа поясности, граница между которыми проходит по линии Дыхтау–Каракая–нижнее течение р. Баксан. Рассматриваемый тип поясности резко отличается от западно-северокавказского общей ксерофитизацией ландшафтов, сужением пояса лесов, выпадением темнохвойных лесов, смещением верхних границ всех поясов (Соколов, Темботов, 1989). Ряд поясности терского варианта в пределах КБГВЗ представляет следующий спектр: широколиственные леса, субальпийский, альпийский, субнивальный и нивальный пояса. Своеобразие эльбрусского варианта состоит в отсутствии выраженного пояса лесов, замещаемого здесь остепненными лугами, верхняя граница которых лишь местами заходит в пределы охраняемой территории. Данные по экологии и хорологии дождевых червей заповедника приведены нами впервые. Краткие сведения о высотном-поясном и биотопическом распределении люмбрицид КБГВЗ были опубликованы ранее (Рапопорт, 2008).

Материалы и методы

Материал собран в период с 2002 по 2008 г. Работы проведены в 84 биотопах с 5–8-кратной повторностью. Исследованы степные, луговые, лесные (мелко-

лиственные, хвойные, смешанные), кустарниковые, петрофитные, гигрофитные сообщества в пределах эльбрусского и терского вариантов поясности. Беспозвоночных отбирали из почвенных монолитов (25×25 см) в соответствии с общепринятой методикой (Гилларов, 1975). Идентификацию люмбрицид проводили по работам Т.С. Перель (1979), Т.С. Всеволодовой-Перель (1997). Характеристика морфо-экологических форм дождевых червей дана по Т.С. Перель (1975). Типизацию вариантов поясности проводили согласно работе В.Е. Соколова и А.К. Темботова (1989).

При проверке выборок в программе *Statistica 7.0* оказалось, что большинство переменных не подчиняются нормальному распределению. Кроме того, выборки имеют разный объем и границы между ними в некоторых случаях условны. Поэтому для выявления факторов, оказывающих наибольшее влияние на структуру фауны, использовали непараметрические методы: тест Краскела–Уоллеса, представляющий из себя дисперсионный анализ, основанный на рангах, и медианный тест. Эти тесты альтернативны однофакторному межгрупповому методу ANOVA¹ (Боровиков, 2001).

Видовой состав, хорология и экология

На территории заповедника зарегистрировано 11 видов дождевых червей: *Aporrectodea caliginosa*

caliginosa (Savigny, 1826), *A. handlirschi* (Rosa, 1897), *A. jassyensis* (Michaelsen, 1891), *Dendrobaena hortensis* (Michaelsen, 1889), *D. octaedra* (Savigny, 1826), *D. schmidti* Michaelsen, 1907, *D. tellermanica* Perel, 1966, *Dendrodrilus rubidus tenuis* (Eisen, 1874), *Eisenia fetida* (Savigny, 1826), *Eiseniella tetraedra tetraedra* (Savigny, 1826), *Lumbricus rubellus* Hoffmeister, 1843.

Число видов Lumbricidae, обитающих в КБГВЗ, сравнимо с установленным для Кавказского и Северо-Осетинского заповедников (Перель, 1979; Квавадзе, 1985; <http://www.world-tours.ru/nationalparks>; Сигида, Проконова, 2004; Чумаченко, 2009). За исключением ущелья р. Черек Балкарский, высокогорный заповедник нигде не охватывает среднегорья с характерными для них природными сообществами. Площади, покрытые растительностью, составляют 17,9% от общей площади заповедника. При этом люмбрикофауна КБГВЗ содержит 46% от общего числа видов дождевых червей, зарегистрированных в пределах центральной части Северного Кавказа.

A. handlirschi впервые отмечен для Центрального Кавказа (Рапопорт, 2008), встречен (в одной пробе) в сероольшанике в приустьевой части притока р. Черек Балкарский (терский вариант поясности, лесной пояс). Этот редкий вид, занесенный в Красную книгу России (2001), ранее зарегистрирован в предгорьях и низкогорьях Северо-Западного Кавказа. *A. handlirschi* распространен в Альпах, Северных Карпатах, на севере Балканского полуострова, в Крыму и на северо-западе Малой Азии. К группе средиземноморских дождевых червей (в широком смысле) относится также *A. jassyensis*, ареал которого включает бассейны Средиземного и Черного морей, Переднюю и Среднюю Азию (Всеволодова-Перель, 1997).

Dendrobaena schmidti – крымско-кавказский эндемик, в КБГВЗ доминирует в большинстве сообществ обоих вариантов поясности на разных высотных уровнях – от степного пояса до альпийского. Автохтонным является также *D. tellermanica* – вид, имеющий дизъюнктивный ареал, за пределами Кавказа встречается редко. В заповеднике он был найден только в долине р. Хазнидон (терский вариант поясности, субальпийский пояс). Однако можно предполагать более широкое его распространение в так называемых горных степях, сформированных по склонам южной экспозиции. Относительно высокая числен-

ность вида (16 ± 3 экз./м²) зарегистрирована в 6 км от КБГВЗ – в Верхне-Балкарской аридной котловине.

A. caliginosa caliginosa, *Dendrobaena hortensis*, *D. octaedra*, *Dendrodrilus rubidus tenuis*, *Eisenia fetida*, *Eiseniella tetraedra tetraedra* и *L. rubellus* – космополиты.

Большинство зарегистрированных в КБГВЗ дождевых червей – космополиты (64%). В равной степени представлены средиземноморские и кавказские люмбрициды. Таким же остается соотношение хронологических групп в терском варианте. В эльбрусском варианте космополиты составляют большую часть (80%), средиземноморский блок не представлен.

Высотно-поясное распределение люмбрицид

В терском варианте поясности в пределах КБГВЗ обнаружены все одиннадцать видов дождевых червей, десять из которых обитают в лесном поясе, восемь – в субальпийском и только один – в альпийском поясе (таблица). В эльбрусском варианте отмечены пять видов дождевых червей. Из них в остепненных лугах и субальпике – по четыре, в альпийских сообществах – два вида. Наибольшую встречаемость имеет *Dendrobaena schmidti*, зарегистрированный в обоих вариантах поясности во всех исследованных сообществах (таблица).

Высотные пределы распространения видов

Наиболее успешен в освоении высокогорной среды крымско-кавказский эндемик *Dendrobaena schmidti*, зарегистрированный на днище ущелья р. Чегем на высоте 2 650 м над ур. моря (рис. 1). Вероятно, его можно обнаружить на южных склонах выше 3 000 м над ур. моря.

Близок диапазон высотного распространения бореальных подстилочных *Dendrobaena octaedra* и *Dendrodrilus rubidus tenuis*. Морозостойкость первого из них хорошо исследована (Берман и др., 2002; Лейрих и др., 2005). Максимальная высота, на которой нами зарегистрированы эти виды, составляет 2300–2400 м, причем с 1700–1800 м и выше лесной *Dendrobaena octaedra* отмечен в почвах заболоченных субальпийских лугов.

В высокогорье в интразональных биотопах зарегистрированы *Eisenia fetida* и *L. rubellus*. Амфибионт *Eiseniella tetraedra tetraedra*, предпочитающий хорошо прогреваемые водоемы, встречает-

¹ Analysis of Variance – анализ отклонений, вариаций.

Встречаемость (число проб, в которых встречен вид, от общего числа проб, %) любрицид в разных высотных поясах терского и эльбрусского вариантов поясности

Вид, подвид	Встречаемость любрицид в разных высотных поясах					
	1	2	3	4	5	6
<i>A. caliginosa caliginosa</i>	6	0	0	0	0	0
<i>A. handlirshi</i>	3	0	0	0	0	0
<i>A. jassyensis</i>	3	1	0	0	0	0
<i>Dendrobaena hortensis</i>	3	1	0	0	0	0
<i>D. octaedra</i>	44	65	0	2	37	0
<i>D. schmidtii</i>	100	99	100	90	97	100
<i>D. tellermanica</i>	0	7	0	0	0	0
<i>Dendrodriulus rubidus tenuis</i>	31	2	0	2	55	1
<i>Eisenia fetida</i>	6	1	0	2	0	0
<i>Eiseniella tetraedra</i>	6	5	0	0	0	0
<i>L. rubellus</i>	6	0	0	0	3	0

Примечание. Варианты: 1–3 – терский, 4–6 – эльбрусский; пояса: 1 – широколиственных лесов, 2, 5 – субальпийский, 3, 6 – альпийский; 4 – остепненных лугов.

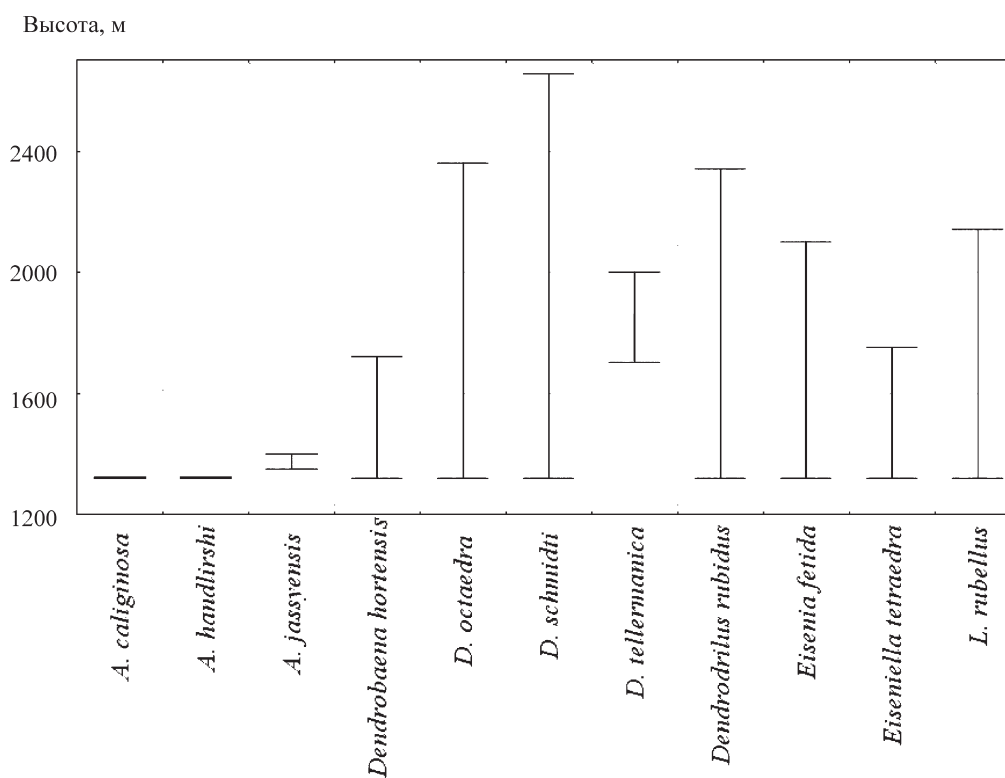


Рис. 1. Высотные пределы распространения дождевых червей в КБГВЗ

ся до нижней границы субальпийского пояса (1700 м над ур. моря).

Жизненные формы дождевых червей КБГВЗ

Люмбрициды, зарегистрированные в КБГВЗ, относятся к трем жизненным формам. *Dendrobaena schmidtii*, у которого сильно варьируют размеры тела, окраска покровов и глубина стратификации в почвенном профиле, представлен почвенной, почвенно-подстилочной и подстилочной морфо-экологическими формами (Rapaport, 2009). К группе собственно почвенных дождевых червей относятся *A. caliginosa caliginosa*, *A. jassyensis*, *Dendrobaena tellermanica*. Почвенно-подстилочными являются *A. handlirschi*, *Eisenia fetida* и *L. rubellus*, тяготеющие к местам скопления органики, предпочитающие насыщенные влагой почвы. *Dendrobaena hortensis*, *D. octaedra*, *Dendrodrilus rubi-*

us tenuis, *Eiseniella tetraedra tetraedra* – подстилочные виды, последний из которых амфибионт. В эльбрусском варианте наибольшим видовым богатством отличается группа мелких подстилочных люмбрицид (таблица). К почвенно-подстилочным люмбрицидам относится меньшее число видов, но по обилию эта группа является фоновой в большинстве рассмотренных сообществ.

В терском варианте поясности, где условия более разнообразны, все три морфо-экологические группы представлены близким числом видов. Распространение собственно почвенных дождевых червей с более медленным протеканием обменных процессов, ограничивается лесным поясом и нижней границей субальпики. По показателям обилия на протяжении всего высотного спектра наиболее значима роль почвенно-подстилочных, реже подстилочных люмбрицид.

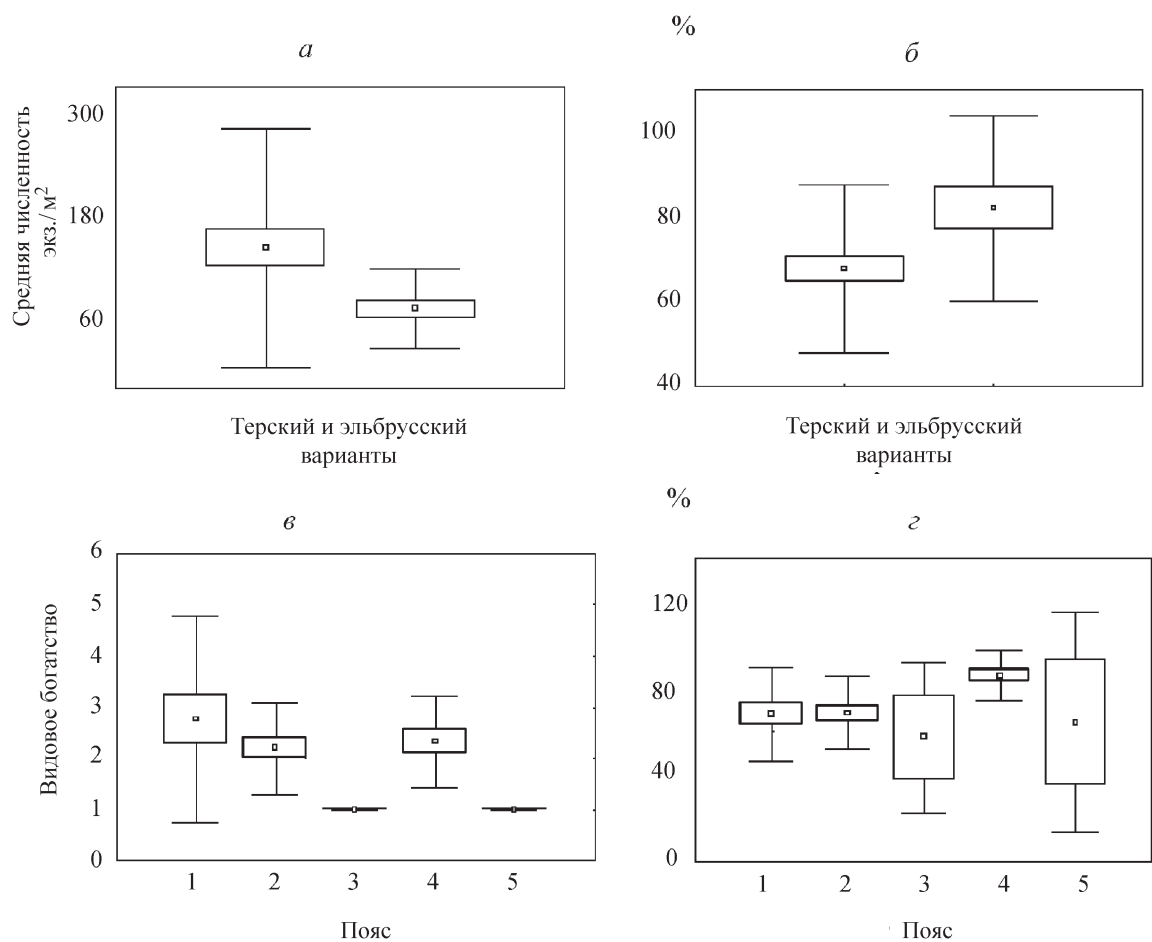


Рис. 2. Изменение синэкологических характеристик люмбрикофауны в зависимости от варианта (а, б); варианта и высотного пояса (в, г): варианты: 1–3 – терский, 4–5 – эльбрусский; пояса: 1 – широколиственных лесов, 2, 4 – субальпийский, 3, 5 – альпийский

Анализ зависимости структуры фауны дождевых червей от некоторых физико-географических особенностей местообитаний

Для выявления наиболее значимого фактора, оказывающего наибольшее влияние на формирование выборок, использовался тест Краскела–Уоллеса и медианный тест (Боровиков, 2001). Достоверные отличия между вариантами поясности выявлены для общей численности и процентного содержания дождевых червей в почвенной мезофауне (рис. 2, а, б). Численность дождевых червей выше в терском варианте и пределы ее варьирования здесь значительно шире. В данном случае, возможно, существенное значение имеет принцип формирования выборок – в терском варианте захватывается пояс широколиственных лесов, в эльбрусском граница заповедника фактически начинается от субальпика. Можно было бы предположить, что та же причина дифференцирует варианты по процентному содержанию дождевых червей в почвенной мезофауне, но на рис. 2, г заметно, что наибольший вклад в

изменение показателя в эльбрусском варианте вносит выборка альпийского пояса, где люмбрициды достигают в среднем более 80%. Высотно-поясное положение биотопа приводит к изменению видового богатства (рис. 2, в). Наибольших значений рассматриваемый показатель достигает в поясе широколиственных лесов, наименьших – в альпике обоих вариантов, где дождевые черви представлены одним видом – *Dendrobaena schmidtii*. Содержание дождевых червей в почвенной мезофауне значительно выше в выборке эльбрусского варианта.

Дождевые черви являются детритофагами, поэтому наиболее значимы различия между выборками, формируемыми в соответствии с принадлежностью к разным типам растительности (рис. 3, а, б, в). При разделении биотопов на 8 классов растительности (степные, луговые, гигрофитные луговые и лесные сообщества, березовые, сосновые, смешанные леса, древесно-кустарниковые формации, петрофитные биотопы) практически для всех рассматриваемых показателей, за исключением доли дождевых червей

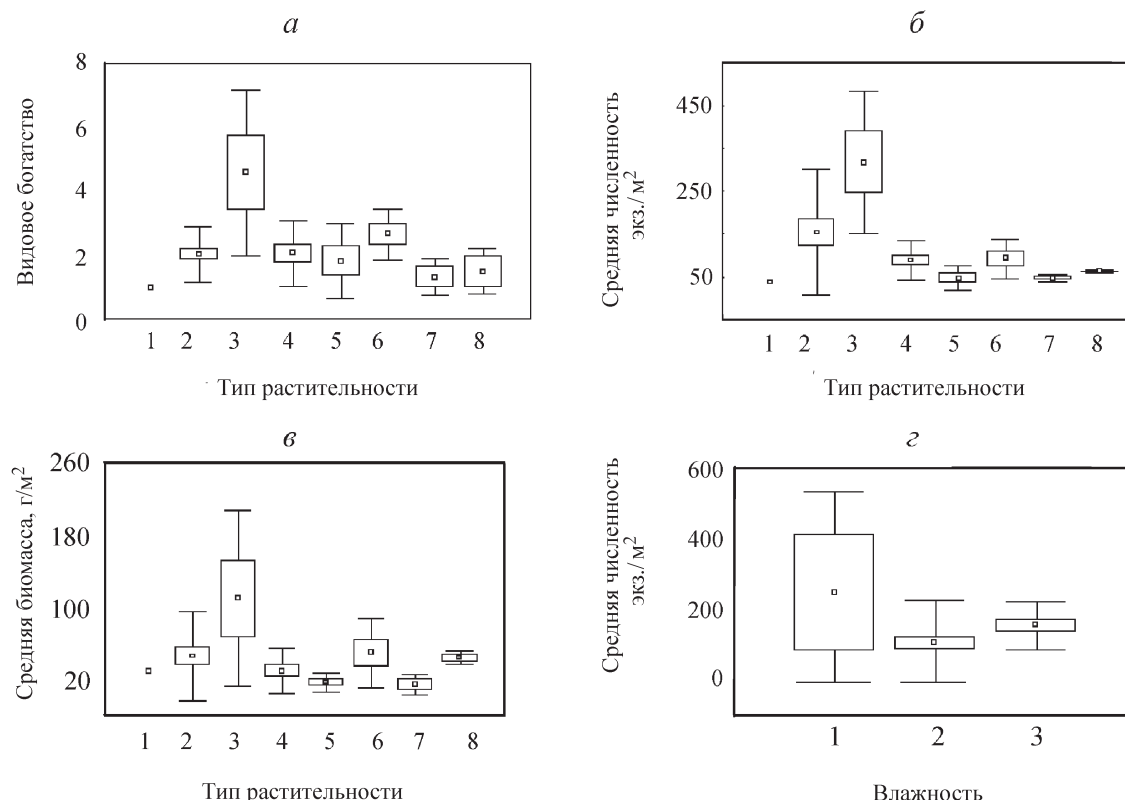


Рис. 3. Изменение синэкологических характеристик люмбрикофауны в зависимости от : а, б, в – типа растительности (1 – степь, 2 – луг, 3 – гигрофитные луговые и лесные сообщества, 4 – мелколиственный лес, 5 – сосновый лес, 6 – смешанный лес, 7 – древесно-кустарниковые заросли, 8 – петрофитные сообщества); г – от влажности (1 – гигрофитные, 2 – серофитные, 3 – мезофитные сообщества)

в почвенной мезофауне, выявлена максимально возможная достоверность различий. Наибольший размах варьирования признака и максимальные средние значения видового богатства, численности и биомассы люмбрицид наблюдались в гигрофитных лесных и луговых сообществах, наименьшими эти показатели были в древесно-кустарниковых зарослях и сосновых лесах. От гидроморфного режима местообитаний наиболее зависима средняя численность дождевых червей (рис. 3, з), а также распределение *Eisenia fetida* и *Eiseniella tetraedra tetraedra*.

Обсуждение полученных результатов

В терском варианте граница охраняемой территории расположена значительно ниже, чем в эльбрусском и захватывает лесной пояс (ущелье р. Черек Балкарский и левобережье р. Рцывашка). В эльбрусском варианте среднегорные сообщества практически не попадают в пределы КБГВЗ, и заповедник фактически начинается с субальпийского пояса.

На видовой состав и распространение жизненных форм дождевых червей высокогорного заповедника значительное влияние оказывает орография района. В терском варианте поясности Главный, Боковой, Скалистый и Меловой хребты сближены, имеют резкий каменистый профиль и большую высоту, что усиливает их роль в качестве барьера на пути сухих ветров Прикаспийской низменности (Соколов, Темботов, 1989). Поэтому в сравнении с граничащим с ним эльбрусским вариантом, здесь мягче климатические условия, менее выражена ксерофитизация ландшафтов и складываются более благоприятные условия для такой влаголюбивой группы, как дождевые черви. Вероятно, спорадические находки средиземноморских видов в терском варианте поясности определяются наличием рефугиумов – местообитаний «средиземноморского типа». В частности, в ущелье р. Черек Балкарский древнесредиземноморский элемент флоры составляет 13,64% (Бондаренко, 2007). В эльбрусском варианте отсутствие пояса широколиственных лесов приводит к обеднению лесного комплекса видов, который в значительной степени складывается из числа подстилочных и почвенно-подстилочных люмбрицид.

Таким образом, в пределах Кабардино-Балкарского государственного высокогорного заповедника зарегистрированы 11 видов дождевых червей. Впервые на Центральном Кавказе найден *A. handlirschi* – редкий вид, занесенный в Красную книгу РФ. Структура люмбрикофауны в условиях центральной части Северного Кавказа в значительной степени определяется орографией и высотно-поясным положением биотопа. Существенное влияние оказывают также тип растительной формации и гидроморфный режим местообитаний. Терский и эльбрусский варианты поясности отличаются числом видов, соотношением хорологических групп и морфо-экологических форм дождевых червей. Различия наблюдаются в структуре люмбрикофауны сравниваемых высотных поясов.

Из вышесказанного со всей очевидностью следует, что нельзя продолжать сокращение территории заповедника за счет отторжения среднегорных сообществ, в результате чего КБГВЗ может превратиться в заповедник «ледников и скал».

К представленному списку видов дождевых червей КБГВЗ, возможно, в будущем добавится *Eisenia iverica* (Kvavadze, 1973). Плохо сохранившийся экземпляр предположительно этого вида был найден в субальпийском поясе (бассейн р. Хазнидон). *E. iverica* является единственным видом дождевых червей, обнаруженным Э.Ш. Квавадзе (1985) в субнивальных ландшафтах Закавказья. В альпийском и субальпийском поясах КБГВЗ можно предполагать обитание *E. lagodechiensis* (Michaelsen, 1910), в подобных условиях распространенного на северо-востоке Кавказа и Закавказья. Поблизости (в 5 км) от охраняемой территории нами найден *Octolasion lacteum* (Örley, 1885). Эти черви найдены в бассейне р. Черек Балкарский на северном склоне в почве пестрокострово-бобового субальпийского луга.

Автор благодарит Ф.А. Темботову и В.И. Ланцова за внимание и руководство работой, Т.С. Всеволодову-Перель – за постоянные, очень важные для меня консультации, Н.Л. Цепкову, определившую гербарный материал и оказавшую помощь в описании биотопов. За участие в разборе почвенных проб благодарю В.И. Ланцова, О.В. Умерову, З.М. Юсупова и А.А. Мокаеву.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов» и РФФИ-Юг (проект № 06-04-96711).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берман Д.И., Мецзякова Е.Н., Алфимов А.В., Лейрих А.Н. Распространение дождевого червя *Dendrobaena octaedra* (Lumbricidae, Oligochaeta) на севере Голарктики ограничено недостаточной морозостойкостью // Зоол. журн. 2002. Т. 81, № 10. С. 1210–1221.
- Бондаренко С.В. Предварительные итоги изучения растительного покрова Верхней Балкарии (Центральный Кавказ) // Горные экосистемы и их компоненты. Ч. 1. М., 2007. С. 111–115.
- Боровиков В. *Statistica: искусство анализа данных на компьютере. Для профессионалов*. СПб., 2001. С. 512–516.
- Всеволодова-Перель Т.С. Дождевые черви фауны России. М., 1997. 102 с.
- Гиляров М.С. Учет крупных беспозвоночных (мезофауны) // Методы почвенно-зоологических исследований. М., 1975. С. 12–29.
- Квавадзе Э.Ш. Дождевые черви (Lumbricidae) Кавказа. Тбилиси, 1985. 283 с.
- Красная книга Российской Федерации. М., 2001. С. 34.
- Лейрих А.Н., Мецзякова Е.Н., Берман Д.И. Механизмы и экологические следствия холодоустойчивости коконов дождевого червя *Dendrobaena octaedra* (Lumbricidae, Oligochaeta) // Зоол. журн. 2005. Т. 84. №8. С. 929–936.
- Перель Т.С. Жизненные формы дождевых червей (Lumbricidae) // Журн. общ. биол. 1975. Т. 36. № 2. С. 189–202.
- Перель Т.С. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР. М., 1979. 275 с.
- Рапопорт И.Б. Высотно-поясное распределение дождевых червей Кабардино-Балкарского высокогорного заповедника (Центральный Кавказ) // Мат-лы. XV Всерос. совещ. по почв. зоол. 17–21 ноября 2008 г. М., 2008. С. 74–76.
- Сигида С.И., Проконова Т.В. Фауна и экология дождевых червей (Lumbricidae, Oligochaeta) Кавказского заповедника // Изв. вузов. Северо-Кавказский регион. Естественные науки. 2004. №3. С. 83–86.
- Соколов В.Е., Темботов А.К. Млекопитающие. Насекомоядные. М., 1989. С. 3–27.
- Чумаченко Ю.А. Почвенные беспозвоночные высокогорных лугов Кавказского заповедника // Животный мир горных территорий. М., 2009. С. 148–154.
- Rapoport I.B. Morpho-ecological forms of *Dendrobaena schmidtii* Michaelsen, 1907 (Oligochaeta, Lumbricidae) of North Caucasus // Fourth International Oligochaete Taxonomy Meetings. Book of Abstracts. Diyarbakir (Turkey), 2009. P. 39. <http://www.world-tours.ru/nationalparks/nationalpark163.html>.

Поступила в редакцию 21.05.10

ECOLOGY AND CHOROLOGY OF EARTHWORM (OLIGOCHAETA, LUMBRICIDAE) FROM THE KABARDINO-BALKAR HIGH-MOUNTAIN RESERVE (THE CENTRAL CAUCASUS)

I.B. Rapoport

The species composition, biotopic as well as vertical and zonal distribution of earthworms from the Kabardino-Balkar state high-mountain reserve are studied. The rare species *Aporrectodea handlirschi* (Rosa, 1897), listed in the Red Data Book of the Russian Federation (Krasnaya Kniga ..., 2001) is first recorded in the Central Caucasus. Within the Kabardino-Balkar state high-mountain reserve the terskiy and elbrusskiy variants of the vertical zonation differ in species abundance, and in structure of the lumbricifauna which depend to the most extent on orography, vertical zonation, and the type of vegetation connected with them.

Key words: earthworms, fauna, ecology, biotopic and altitudinal and belt distribution, high-mountain nature reserve, Central Caucasus.

Сведения об авторе: Рапопорт Ирина Борисовна – ст. научн. сотр. лаборатории разнообразия беспозвоночных Института экологии горных территорий КБНЦ РАН (rap-ira777@rambler.ru).

УДК 582.623

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ ИВЫ РОЗМАРИНОЛИСТНОЙ *SALIX ROSMARINIFOLIA* L. В ПРЕДЕЛАХ НИЖЕГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ

О.И. Недосеко

Вследствие поливариантности развития в ходе онтоморфогенеза у *S. rosmarinifolia* во взрослом состоянии образуются две жизненные формы геоксильного кустарника. Выделенные жизненные формы *S. rosmarinifolia* встречаются в разных условиях произрастания. Описан онтогенез жизненных форм. В ходе онтогенеза выделены четыре возрастных периода и описаны все возрастные состояния. Для каждого возрастного состояния даны биоморфологические показатели.

Ключевые слова: жизненная форма, онтоморфогенез, геоксильный кустарник, эпигеогенно-геоксильный кустарник, гипогеогенно-геоксильный кустарник.

В умеренной флоре Евразии большую роль играет род *Salix*, для которого характерен широкий диапазон жизненных форм, начиная от деревьев и кустарников широколиственных лесов и кончая ксилоризомными кустарничками арктических широт. Если кустарниковые и кустарничковые ивы Арктики, Гипоарктики и северо-востока России привлекали исследователей, и по ним имеется большое число работ (Дервиз-Соколова 1966, 1967, 1974, 1982а, 1982б; Мазуренко, Хохряков, 1976, 1977; Полозова, 1990), то древесные и кустарниковые жизненные формы лесной зоны изучены недостаточно. Специальные работы по жизненным формам бореальных видов ив малочисленны. В литературе есть только отдельные заметки, посвященные корневым системам древесных форм (Флоровский, 1951; Дервиз-Соколова, 1982б; Ortmann, 1958), а также жизненным формам *S. caprea*, *S. cinerea*, *S. pentandra* (Недосеко, 1993; 1994).

Ива розмаринолистная обладает обширным евроазиатским бореальным ареалом (Скворцов, 1968). *S. rosmarinifolia* встречается по сырым и торфянистым лугам и кустарникам, в низинах и лощинах, по эвтрофным и переходным болотам, а также на опушках сосновых и сосново-березовых лесов, на песках и по степным западинам. В пределах Нижегородской обл. *S. rosmarinifolia* встречается неравномерно, преимущественно в западных районах.

Ива розмаринолистная

Тальник розмаринолистный (*Salix rosmarinifolia* L.) низкий (до 2,5 м) кустарник с многочисленными,

тонкими, направленными вверх ветвями. Годичные побеги тонкие, темно-шерстисто-волосистые. Более старые побеги (начиная со второго года) голые, светло-бурые. Листья линейно-ланцетные сверху темно-зеленые голые или шелковисто-опушенные, снизу сероватые или сизоватые, покрыты белыми шелковистыми, направленными вдоль листа прижатыми волосками. Длина листа (15–17 мм) в 5–10 раз больше ширины (2–10 мм). Цветет в конце апреля – первой половине мая. Сережки маленькие (длина 15–17 мм), округло-овальные или почти шаровидные, с 2–3 листочками в основании. Тонкие молодые побеги используют для плетения, листья и ветки идут на корм домашнему скоту; кору можно употреблять для дубления кож. Ива легко размножается черенками и вполне пригодна для укрепления песков и защитных посадок на песках. Вид нуждается в охране.

Цель работы – выяснение особенностей онтоморфогенеза основных вариантов жизненных форм *Salix rosmarinifolia* L.

Материал и методика

Полевой материал был собран в течение 2006–2010 гг. в разных районах Нижегородской обл. по окраинам торфяных, осоковых болот, сырым лугам, по опушкам сосновых и сосново-березовых лесов, на песках.

Сбор материала проводили в следующих местобитаниях: 1) на заболоченном лугу в окрестностях с. Пошатово Арзамасского р-на; 2) на опушке сосново-березового леса в окрестности с. Криуша Дальнеконстантиновского р-на; 3) на опушке со-

снового леса и по окраинам торфяных болот около дер. Пыра Дзержинского р-на; 4) на заливных лугах поймы р. Линда около пос. Пустынь Борского р-на; 5) по окраинам осоковых болот в окрестностях дер. Пиявочное Арзамасского р-на; 6) на просеке сосново-березового леса в окрестностях с. Лопатино Вадского р-на; 7) на окраине соснового леса в окрестностях пос. Дружба Выксунского р-на.

В каждом местообитании проанализировано от 10 до 30 экз. каждого возрастного состояния (Диагнозы и ключи..., 1989). Для каждой особи были определены абсолютный возраст (годы), высота (м), диаметр ствола (см), порядок ветвления побегов, высота прикрепления кроны (м), ее диаметр (м), длина годичных приростов главной оси (см), глубина проникновения (см) и радиус (м) корневой системы, индекс листа. Молодые растения выкапывали целиком. У взрослых кустарников корневую систему изучали на модельных экземплярах траншейным методом сухой раскопки Уивера (по: Рахтеенко, 1963).

Возрастная периодизация и разделение скелетных осей (стволиков) по жизненности проводили в соответствии с разработанными для древесных растений методиками (Чистякова, 1978, 1979, 1987, 1988; Полтинкина, 1985; Буланая, 1986; Диагнозы и ключи..., 1989).

Результаты

По литературным данным жизненная форма ивы розмаринолистной определяется как низкий кустарник с подземным стеблем и многочисленными тонкими направленными вверх ветвями, высотой до 1,5 м (Валягина-Малютина, 2004) или до 2,5 м (Скворцов, 1968; Гетманец, 1994). В ходе наших исследований было установлено, что во взрослом состоянии ива розмаринолистная может иметь жизненную форму геоксильного кустарника в двух модификациях: эпигеогенно-геоксильной и гипогенно-геоксильной (рис. 1, 2). Эти жизненные формы приспособлены к разным экологическим условиям, а также имеют различные качественные (происхождение скелетных осей) и количественные (абсолютная высота особей, количество и продолжительность жизни скелетных осей и др.) характеристики.

Онторморфогенез эпигеогенно-геоксильного кустарника ивы розмаринолистной

Онторморфогенез жизненной формы эпигеогенно-геоксильного кустарника *S. rosmarinifolia* был изучен на модельных экземплярах, произрастающих при от-

сутствии верхнего яруса древесной растительности на заболоченных и заливных лугах (на заболоченном лугу в окрестностях с. Пошатово Арзамасского р-на; на заливных лугах поймы р. Линда около пос. Пустынь Борского р-на), по опушкам сосновых (на опушке соснового леса около дер. Пыра Дзержинского р-на) и сосново-березовых лесов (на опушке сосново-березового леса в окрестности с. Криуша Дальнеконстантиновского р-на), на песках.

Латентный период. Семена ивы розмаринолистной (длина 1,0–1,4 мм) с шелковистым хохолком, происходящим из плаценты, как и у других видов ив без эндосперма, с зародышем, содержащим хлорофилл. В коробочке находятся 6, реже 8 семян (Валягина-Малютина, 2004), созревают они в июне. После раскрытия плода семена легко подхватываются ветром и разносятся на большие расстояния. Они не имеют периода покоя и способны прорасти сразу же после обсеменения. В проводимых нами опытах по проращиванию семян на влажной фильтровальной бумаге семена *S. rosmarinifolia* показали способность прорасти через 10 ч и на второй день проращивания имели 90,5% всхожести. Прорастание надземное.

Проростки (P1) ивы розмаринолистной встречаются на свободных от растительности увлажненных местообитаниях. Они имеют короткий, немного утолщенный, красноватый гипокотиль. Семядоли эллиптические (длина 2,0–2,5 мм, ширина 1,0–1,4 мм), с обеих сторон ярко-зеленые. Первые два листочка супротивные, эллипсоидальной формы (длина до 8,0 мм, ширина 1,5 мм), с обеих сторон бледно-зеленые, опушенные. В состав корневой системы, помимо главного и боковых, входят придаточные корни, формирующиеся на гипокотиле. Длительность состояния проростка – 1–3 месяца. При благоприятных условиях растения в первый год переходят в ювенильное состояние.

Ювенильные растения (j) не ветвятся (рис. 1). Надземные побеги у особей нормальной жизненности нарастают моноподиально, пониженной жизненности – симподиально.

Листья короткочерешковые с мелкими прилистниками. Пластинка листа овально-ланцетовидной формы (длина 7,5–8,2 см, ширина 1,1–1,5 см) с 9–11-ю парами боковых жилок. У ювенильных растений хорошо развита система главного корня, который растет вертикально или косо вниз. Благодаря контрактильной деятельности гипокотилея базальная часть таких растений втягивается в почву, образуя таким образом подземное корневище – ксилоризом

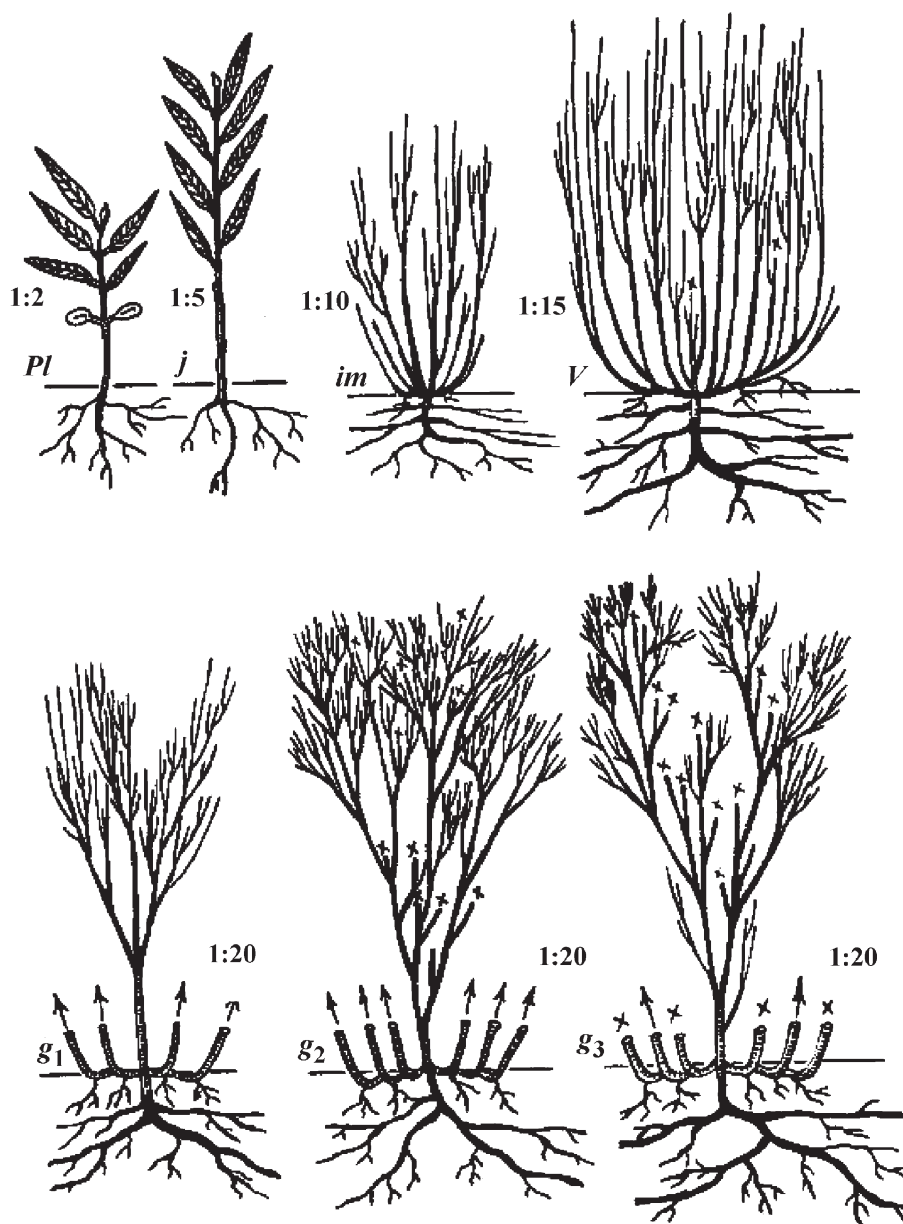


Рис. 1. Онтоморфогенез жизненной формы эпигеогенно-геокаульного кустарника ивы розмаринолистной (крестиками показаны отмершие побеги и скелетные оси; стрелками показано направление роста основных скелетных осей). Обозначения: *j* – ювенильные растения, *im* – имматурные растения, *V* – виргинильные растения, *g*₁ – молодые генеративные особи, *g*₂ – средневозрастные генеративные особи, *g*₃ – старые генеративные особи

(термин Т.Г. Дервиз-Соколовой, 1966). В дальнейшем ксилоризом утолщается. На подземных участках побеговой системы формируются придаточные корни. Корневая система становится комбинированной: включает главный, боковые и придаточные корни. Глубина ее проникновения в почву небольшая до 10 см. (табл. 1).

Имматурное возрастное состояние (*im*). Имматурные растения характеризуются началом кущения. Новые оси возобновления образуются из спящих по-

чек базальной части растения, расположенной надземно (рис. 2). Такие особи имеют 2–4-скелетные оси с порядком ветвления 2–3–4, диаметр куста 0,5–1,0 м. В корневой системе появляются боковые скелетные и придаточные корни, растущие горизонтально. Корневая система становится поверхностной. К концу этого возрастного состояния основные скелетные оси (стволики) куста *S. rosmarinifolia* саблевидно изгибаются в основании и втягиваются в подстилку благодаря сильному придаточному укоренению, образуя компакт-

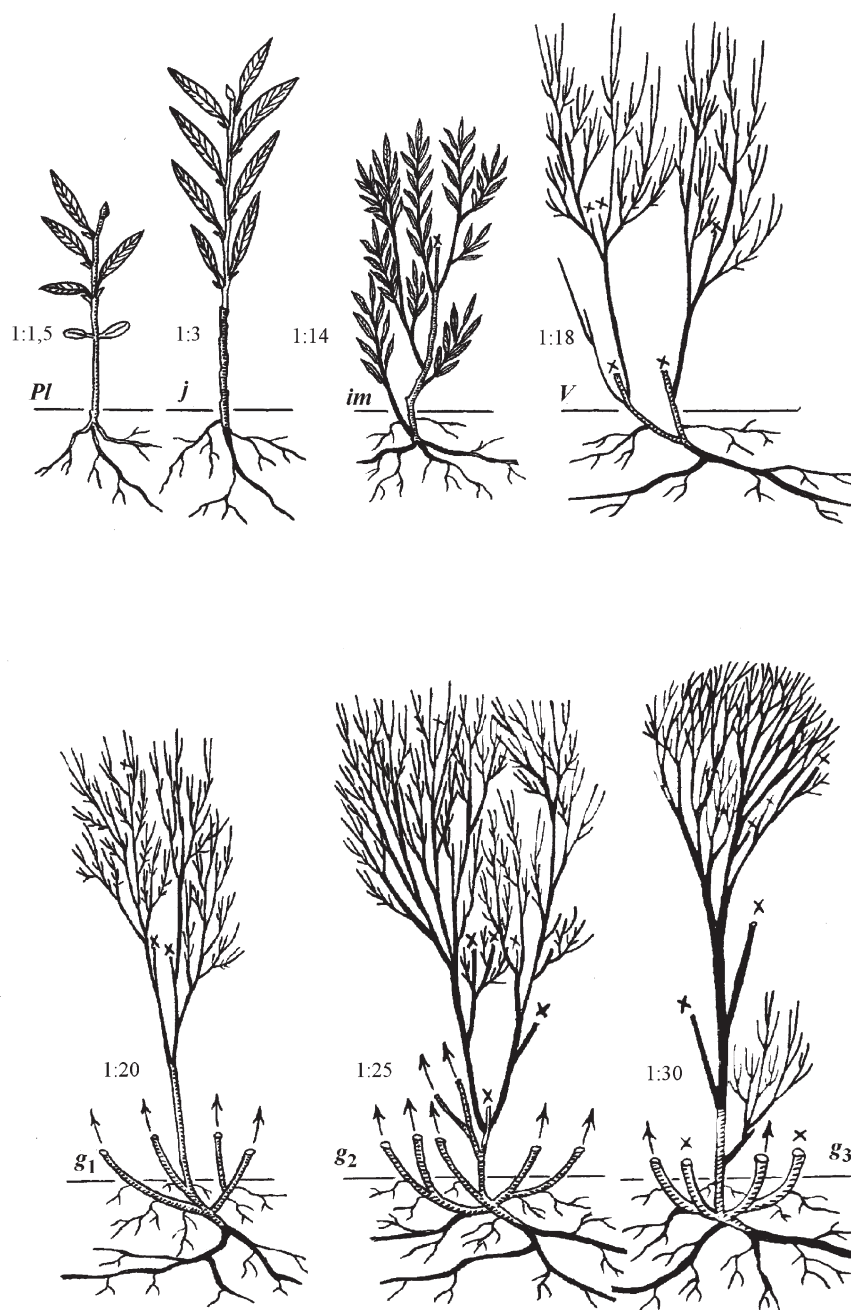


Рис. 2. Онторморфогенез жизненной формы гипогейно-геоксильного кустарника ивы розмаринолистной (крестиками показаны отмершие побеги и скелетные оси; стрелками показано направление роста основных скелетных осей (обозначения см. на рис. 1))

ный куст (геоксильно-короткокорневищный, Гатцук, 1974). Имматурные растения по степени разветвления подразделяются на две подгруппы (табл. 1).

Виргинильные растения (V) имеют листья взрослого типа линейно-ланцетной формы. Среднее значение индекса листа увеличивается до 6,42–5,3 (табл. 1). Продолжается усиленное ветвление в базальных частях осей 2–3-го порядка, так как укоренение основных скелетных осей в имматурном воз-

растном состоянии приводит к раскрытию спящих почек, расположенных по длине укорененных побегов. Побеги формирования, образующиеся из спящих почек, обладают усиленным ростом, ветвятся, и в дальнейшем могут, саблевидно изгибаясь, полегать и укореняться. Из спящих почек этих побегов тоже возникают скелетные оси нового поколения. Подобный процесс развития скелетных осей и последующего их незначительного пролегания и укоренения повто-

руется неоднократно в онтоморфогенезе ивы розмаринолистной. По мере пролегания скелетных осей на них образуются придаточные корни, ветвящиеся и растущие горизонтально. Так формируется типичный эпигеогенно-геоксильный кустарник ивы розмаринолистной (рис. 1).

Виргинильные кусты имеют до 50 основных скелетных осей, ветвление которых достигает 4–5–6 порядков, при этом общий диаметр куста 0,9–2,25 м. В корневой системе выражен главный корень, и хорошо выделяются вертикально и горизонтально растущие скелетные корни. Виргинильные растения по степени разветвленности и средним значениям длин годовичных приростов главной оси подразделяются на две подгруппы – V_1 , V_2 (табл. 1).

Молодые генеративные особи (g_1) имеют обычно до 150 основных скелетных осей с диаметром в основании 1,0–1,5 см и порядком ветвления 6–7, при этом общий диаметр куста 2,0–3,7 м. Большинство побегов остаются вегетативными. Цветение и плодоношение необильное и нерегулярное. По характеру размещения корневая система остается поверхностной.

Средневозрастные генеративные особи (g_2) – обильно плодоносящие кустарники, со сравнительно небольшими приростами в высоту, содержат до 280 основных скелетных осей диаметром 1,2–1,7 см, с порядком ветвления 6–7–8, общий диаметр куста 3,5–5,5 м. Растения этого возрастного состояния характеризуются максимальным плодоношением, но процессы новообразования осей замедляются. По характеру размещения корневая система остается поверхностной (табл. 1).

Старые генеративные особи (g_3) характеризуются плодоношением от обильного до незначительного к концу состояния. Они имеют до 318 основных скелетных осей с диаметром стволиков 1,5–2,0 см и порядком ветвления 8–9, общий диаметр куста 5,3–8,0 м. По отношению к материнским осям дочерние обычно располагаются радиально. К концу этого возрастного состояния отмирание материнской оси и последующих скелетных осей приводит к тому, что средняя часть куста становится пустой, а живые оси концентрируются по периферии, образуя подобие «лысого куста» (термин И.Г. Серебрякова, 1954) Диаметр таких кустов до 8 м. Процессы отмирания затрагивают и корневую систему, в которой живыми к концу этого возрастного состояния остаются только придаточные корни на эпигеогенных корневищах.

Сенильный период (S). Сенильные эпигеогенно-геоксильные кусты *S. rosmarinifolia* распадаются на

систему сенильных партикул, представляющих собой несколько ослабленных осей с остатками эпигеогенных корневищ. Листья полувзрослого типа, по размерам похожи на листья иматурных растений, но при этом меньше по ширине.

Онторморфогенез гипогенно-геоксильного кустарника ивы розмаринолистной

Онторморфогенез жизненной формы гипогенно-геоксильного кустарника был изучен нами на особях, произрастающих по окраинам торфяных (около дер. Пыра Дзержинского р-на) и осоковых (на опушке сосново-березового леса в окрестностях с. Криуша Дальнеконстантиновского р-на) болот, по опушкам сосновых (на окраине соснового леса в окрестностях пос. Дружба Выксунского р-на) и сосново-березовых (на просеке сосново-березового леса в окрестностях с. Лопатино Вадского р-на) лесов при наличии верхнего яруса древесной растительности.

Первые этапы онтоморфогенеза (проросток, ювенильное возрастное состояние) проходят так же, как и у эпигеогенно-геоксильных кустов (рис. 1, 2). Основные изменения наступают в иматурном и виргинильном возрастном состоянии. В иматурном возрастном состоянии из спящих почек ксилоризома развиваются побеги формирования, дающие начало основным скелетным осям гипогенно-геоксильного кустарника, которые в свою очередь также могут ветвиться в своей базальной части. Ксилоризом имеет эпигеогенное происхождение. Часто на ксилоризоме можно видеть остатки скелетных осей следующих порядков с почками возобновления при их основании. Активность почек вызывает камбиальную деятельность, с чем связано утолщение ксилоризома в месте отхождения скелетных осей.

Обычно количество основных скелетных осей, возникших в этом возрастном состоянии не превышает 2–3, их диаметр в основании 0,3–0,5 см, общий диаметр куста 0,15–0,4 м. По степени разветвленности иматурные растения подразделяются на 2 подгруппы (табл. 1).

Виргинильные растения (V) имеют от 4 до 6 основных скелетных осей, диаметром стволов 0,5–0,9 см, порядком ветвления 4–5–6, общий диаметр куста 0,4–1,2 м. В корневой системе выражен главный корень и хорошо выделяются вертикально и горизонтально растущие придаточные корни, расположенные на подземных частях скелетных осей и ксилоризоме. Виргинильные растения по степени разветвленности и средним значениям длин годович-

Таблица 1

Биоморфологические показатели особенностей ивы розмаринолистной жизненной формы эпигеотенно-геоаксильного кустарника в разных возрастных состояниях

Возрастное состояние	Жизненность*	Пределы абсолютного возраста (годы)	Высота особи (м)	Высота прикрпления кроны (м)	Диаметр ствола** (см)	Порядок ветвления	Длина годовых приростов главной оси (см)	Диаметр кроны ОСО (м)	Корневая система		Индекс листа
									Глубина проронирования (см)	Радиус (м)	
<i>Pl</i>		1-2 мес.	0,02-0,05	-	0,1-0,15	1	2-5	-	3-5	0,03	-
<i>j</i>	1	1-2	0,05-0,2	-	0,15-0,3	1	10,0-15,0	-	5-10	0,05-0,15	4,23-4,09
	2	1-4	0,03-0,15	-	0,2-0,35		5,0-10,0	-	3-7	0,03-0,1	
<i>im₁</i>	1	2-4	0,2-0,47	0,15-0,2	0,3-4,5	2-3	10,5-12,7	0,05-0,1	15-30	0,5-0,75	4,27-4,18
	2	3-6	0,15-0,38	0,12-0,18	0,3-0,5		7,8-10,1	0,05-0,1	15-23	0,4-0,7	
<i>im₂</i>	1	3-5	0,45-0,73	0,15-0,2	0,4-0,55	3-4	12,7-17,0	0,1-0,2	25-40	0,6-0,85	4,72-4,69
	2	5-8	0,35-0,65	0,14-0,2	0,5-0,65		8,0-14,5	0,1-0,15	20-35	0,5-0,8	
<i>V₁</i>	1	5-7	0,65-1,06	0,18-0,25	0,5-0,8	4-5	15,0-22,3	0,15-0,37	30-50	1,2-1,65	5,33-5,0
	2	6-9	0,5-0,75	0,15-0,2	0,65-0,9		10,5-18,3	0,15-0,3	27-45	1,1-1,45	
<i>V₂</i>	1	6-8	1,0-1,5	0,16-0,38	0,7-1,5	5-6	25,3-47,2	0,37-0,5	40-57	1,5-2,0	7,42-7,22
	2	7-10	0,7-1,25	0,17-0,25	0,9-1,7		15,5-25,5	0,3-0,4	35-50	1,2-1,7	
<i>g₁</i>	1	7-12	1,25-1,85	0,2-0,42	1,5-2,0	6-7	20,0-40,5	0,6-0,8	45-65	1,75-2,2	7,85-7,62
	2	9-14	1,0-1,5	0,17-0,32	1,5-2,2		12,7-20,2	0,5-0,7	37-55	1,5-2,0	
<i>g₂</i>	1	10-16	1,7-2,5	0,45-0,55	2,0-2,8	6-7-8	19,0-35,0	0,9-1,1	50-70	2,0-2,5	6,42-6,1
	2	12-16	1,5-2,2	0,3-0,42	2,0-2,5		10,7-17,9	0,7-1,0	45-60	1,7-2,0	
<i>g₃</i>	1	15-20	2,5-3,2	0,5-0,75	2,8-3,2	8-9	18,5-26,0	1,0-1,25	60-80	2,5-3,2	7,0-6,0
	2	13-18	2,0-2,3	0,4-0,50	2,5-3,0		9,2-18,5	0,6-0,9	50-70	2,0-2,7	
<i>S</i>	1	20-25	3,2	1,25	3,2	8-9	7,3	0,6-0,8	-	-	
	2	17-20	2,5	0,85			5,8		-	-	

*Уровни жизненности: 1 – нормальный, 2 – пониженный.

**У всех растений диаметр ствола измерялся на уровне почвы.

Таблица 2

Биоморфологические показатели особой ивы розмаринолистной жизненной формы гипогейно-геофильного кустарника в разных возрастных состояниях

Возраст-ное состояние	Жизнен-ность*	Пределы абсо-лютного воз-раста (годы)	Высота особи (м)	Высота прикре-пления кроны (м)	Диаметр ствола** (см)	Порядок ветвле-ния	Длина годичных приростов главной оси (см)	Диаметр кроныОСО (м)	Корневая система		Индекс листа
									глубина проник-новения (см)	радиус (м)	
<i>Pl</i>		1-2 мес.	0,02-0,05	-	0,1-0,15	1	2-5	-	3-5	0,03	-
<i>j</i>	1	1-2	0,05-0,2	-	0,15-0,3	1	10,0-15,0	-	5-10	0,05-0,15	4,23-4,09
	2	1-4	0,03-0,15	-	0,2-0,35		5,0-10,0	-	3-7	0,03-0,1	
<i>im₁</i>	1	2-4	0,2-0,47	0,15-0,2	0,3-4,5	2-3	10,5-12,7	0,05-0,1	15-30	0,5-0,75	4,27-4,18
	2	3-6	0,15-0,38	0,12-0,18	0,3-0,5		7,8-10,1	0,05-0,1	15-23	0,4-0,7	
<i>im₂</i>	1	3-5	0,45-0,73	0,15-0,2	0,4-0,55	3-4	12,7-17,0	0,1-0,2	25-40	0,6-0,85	4,72-4,69
	2	5-8	0,35-0,65	0,14-0,2	0,5-0,65		8,0-14,5	0,1-0,15	20-35	0,5-0,8	
<i>V₁</i>	1	5-7	0,65-1,06	0,18-0,25	0,5-0,8	4-5	15,0-22,3	0,15-0,37	30-50	1,2-1,65	5,33-5,0
	2	6-9	0,5-0,75	0,15-0,2	0,65-0,9		10,5-18,3	0,15-0,3	27-45	1,1-1,45	
<i>V₂</i>	1	6-8	1,0-1,5	0,16-0,38	0,7-1,5	5-6	25,3-47,2	0,37-0,5	40-57	1,5-2,0	7,42-7,22
	2	7-10	0,7-1,25	0,17-0,25	0,9-1,7		15,5-25,5	0,3-0,4	35-50	1,2-1,7	
<i>g₁</i>	1	7-12	1,25-1,85	0,2-0,42	1,5-2,0	6-7	20,0-40,5	0,6-0,8	45-65	1,75-2,2	7,85-7,62
	2	9-14	1,0-1,5	0,17-0,32	1,5-2,2		12,7-20,2	0,5-0,7	37-55	1,5-2,0	
<i>g₂</i>	1	10-16	1,7-2,5	0,45-0,55	2,0-2,8	6-7-8	19,0-35,0	0,9-1,1	50-70	2,0-2,5	6,42-6,1
	2	12-16	1,5-2,2	0,3-0,42	2,0-2,5		10,7-17,9	0,7-1,0	45-60	1,7-2,0	
<i>g₃</i>	1	15-20	2,5-3,2	0,5-0,75	2,8-3,2	8-9	18,5-26,0	1,0-1,25	60-80	2,5-3,2	7,0-6,0
	2	13-18	2,0-2,3	0,4-0,50	2,5-3,0		9,2-18,5	0,6-0,9	50-70	2,0-2,7	
<i>S</i>	1	20-25	3,2	1,25	3,2	8-9	7,3	0,6-0,8	-	-	
	2	17-20	2,5	0,85			5,8		-		

*Уровни жизненности: 1 – нормальный, 2 – пониженный.

**У всех растений диаметр ствола измерялся на уровне почвы.

ных приростов главной оси подразделяются на 2 подгруппы (табл. 2).

Молодые генеративные особи (G1) имеют 6–20 основных скелетных осей (стволиков), диаметром в основании 1,5–2,2 см и порядком ветвления 6–7, общий диаметр куста 1,0–1,5 м. Цветение и плодоношение небильное и нерегулярное. В целом, корневая система такого же типа, что и у виргинильных растений, но отличается большим количеством придаточных корней, большей толщиной ксилоризома.

Средневозрастные генеративные особи (G2) – обильно плодоносящие кустарники, имеют от 18 до 35 основных скелетных осей, диаметром ствола у основания 2,0–2,8 см, порядком ветвления 6–7–8, общий диаметр куста 1,5–2,5 м. К концу этого возрастного состояния часть крупных побеговых систем и скелетных корней отмирает.

Старые генеративные особи (g₃) имеют от 30 до 42 основных скелетных осей с диаметром стволов в основании 2,8–3,2 см и порядком ветвления 8–9. К концу этого возрастного состояния усыхают побеги последних порядков, в связи с чем порядок ветвления уменьшается до 5–6–7, общий диаметр куста 2,5–3,5 м. Начинается усыхание крупных скелетных ветвей и верхушек, из спящих почек базальных участков ветвей и стволов формируется вторичная крона (рис. 2). Процессы отмирания затрагивают и корневую систему, к концу этого возрастного состояния живыми остаются только придаточные корни, расположенные на подземных стеблях.

Сенильные особи (S) ивы розмаринолистной данной жизненной формы представлены остатками отмерших почти до основания стволиков и системой возникших из спящих почек базальной части растения ювенилоподобных, слаборазвитых побегов. Высота их не превышает 1,0–1,3 м. Листья полувзрослого типа.

Сравнение качественных и количественных показателей онтоморфогенетического развития жизненных форм *S. rosmarinifolia*

Жизненные формы эпигеогенно-геоксильного и гипогеогенно-геоксильного кустарника у ивы розмаринолистной образуются в результате того, что из спящих почек базальной части иматурных или виргинильных растений (рис. 2) образуются так называемые побеги формирования (Мазуренко, Хохряков, 1976, 1977 и др.). Для этих побегов характерен усиленный рост, и к 3–5-му году жизни они становятся стволиками. Переход части почек в спящие начина-

ется в состоянии проростка, у которого спящими остаются почки, находящиеся в пазухах семядольных листьев. У более взрослых растений спящими на каждом годичном побеге становятся мелкие почки, формирующиеся в пазухах почечных чешуй, а также одна или две почки в пазухах нижних ассимилирующих листьев. С возрастом происходит ветвление спящих почек, что ведет к увеличению их числа.

Жизненная форма эпигеогенно-геоксильного кустарника образуется в результате развития побегов формирования из спящих почек надземно расположенных, саблевидно-изогнутых побегов базальной части растений (рис. 1).

Из описанного ранее онтоморфогенеза следует, что эпигеогенно-геоксильный кустарник ивы розмаринолистной представляет собой систему сменяющих друг друга основных скелетных осей с длительностью жизни до 20 лет, образующих каждый раз свою систему придаточных стеблевых корней.

Взрослые особи *S. rosmarinifolia* жизненной формы эпигеогенно-геоксильного кустарника достигают высоты 1,70–2,26 м, состоят из компактно расположенных многочисленных скелетных осей (до 318), диаметр ствола 1,5–2,0 см, при этом общий диаметр куста достигает 5–8 м.

Жизненная форма гипогеогенно-геоксильного кустарника у ивы розмаринолистной образуется в результате развития побегов формирования из подземно расположенных спящих почек ксилоризома (рис. 2).

Гипогеогенно-геоксильный куст *S. rosmarinifolia* состоит из небольшого числа основных скелетных осей (9–42) с длительностью жизни до 25 лет, образующих систему придаточных стеблевых корней.

Взрослые особи *S. rosmarinifolia* жизненной формы гипогеогенно-геоксильного кустарника достигают высоты до 3,2 м, состоят из немногочисленных скелетных осей (9–42), диаметр ствола до 3 см, при этом общий диаметр куста достигает 1,5–3,5 м.

Жизненные формы эпигеогенно-геоксильного и гипогеогенно-геоксильного кустарников у ивы розмаринолистной различаются не только способом формирования основных скелетных осей, но и количественными признаками (число основных скелетных осей и их основные характеристики: прирост главной оси, индекс листа и т.д.).

При сравнении табл. 1 и 2 видно, что все количественные параметры, указанные в них, делятся на две группы: близкие и отличающиеся по значениям. К первой группе относятся такие параметры, как порядок ветвления и индекс листовой пластинки. Ко

второй группе относятся все остальные параметры: пределы абсолютного возраста, высота общая, высота прикрепления кроны, диаметр кроны, диаметр ствола, длина годичных приростов главной оси, глубина проникновения и радиус корневой системы.

Таким образом, вследствие поливариантности развития в ходе онтоморфогенеза у *S. rosmarinifolia* во взрослом состоянии образуются две модификации жизненной формы геоксильного кустарника: эпигеогенно-геоксильная и гипогенно-геоксильная.

Жизненные формы ивы розмаринолистной отличаются друг от друга количественными и качественными признаками. Формирование эпигеогенно-геоксильного и гипогенно-геоксильного кустарников происходит различно. Жизненная форма эпигеогенно-геоксильного кустарника образуется в результате развития побегов формирования из спящих почек надземно расположенных саблевидно-изогнутых побегов базальной части растений (рис. 1).

Жизненная форма гипогенно-геоксильного кустарника образуется в результате развития побегов формирования из подземно расположенных спящих почек ксилоризома (рис. 2).

Выделенные жизненные формы *S. rosmarinifolia* встречаются в разных условиях произрастания. Особи ивы розмаринолистной жизненной формы эпигеогенно-геоксильного кустарника наиболее часто произрастают при отсутствии верхнего яруса древесной растительности на заливных лугах, по опушкам сосновых и сосново-березовых лесов, на песках.

Особи *S. rosmarinifolia* жизненной формы гипогенно-геоксильного кустарника наиболее часто произрастают по окраинам торфяных и осоковых

болот, по опушкам сосновых и сосново-березовых лесов при наличии верхнего яруса древесной растительности, т.е. особи жизненной формы эпигеогенно-геоксильного кустарника встречаются на более разреженных или открытых участках ценозов. Таким образом, мы приходим к выводу, что жизненная форма эпигеогенно-геоксильного кустарника более светолюбива, чем гипогенно-геоксильные особи, т.е. улучшение освещенности инициирует процесс «кущения».

В качестве анцестральной жизненной формы ив можно рассматривать высокие кустарники с ортотропными побегами, т.е. тип биоморф, свойственный ивам прибрежных зарослей (Скворцов, 1968). Главными экологическими особенностями прибрежных видов ив являются светолюбие и влаголюбие. На примере ивы розмаринолистной можно сказать, что и за пределами пойм ивы сохраняют эти черты. Продвижение в новые экологические условия приводит к полиморфизму популяций по признаку жизненной формы. У ивы розмаринолистной на более сухих почвах и при наличии затенения верхним пологом формируется жизненная форма гипогенно-геоксильного кустарника. В более влажных местообитаниях при отсутствии затенения формируется жизненная форма эпигеогенно-геоксильного кустарника, при этом, погружаясь в субстрат, куст расширяется, увеличивается количество скелетных осей, усиливается вегетативное разрастание за счет ксилоризомов.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Буланая М.В. Варианты жизненных форм черемухи обыкновенной *Prunus padus* L. в разных частях ареала // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М., 1986, С. 81–85.
- Валягина-Малюткина Е.Т. Ивы европейской части России. М., 2004. 217 с.
- Гатцук Л.Е. К методам описания и определения жизненных форм в сезонном климате // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 79. 1974. Вып. 3. С.
- Гетманец И.А. Морфологические особенности побегов и жизненные формы *Salix rosmarinifolia* L., *Salix repens* L. // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. Межвуз. сборник науч. трудов. Под общ. Ред. проф. А.Г. Еленевского. М., 1994. С. 20-21.
- Дервиз-Соколова Т.Г. Анатомо-морфологическое строение *Salix polaris* Wahlb. и *Salix phlebophylla* Anderss. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1966. Т. 71. Вып. 2. С. 28–38.
- Дервиз-Соколова Т.Г. О стланиковом характере роста деревянистых растений на примере *S. viminalis* L. // Биол. науки. 1967. № 11. С. 64–70.
- Дервиз-Соколова Т.Г. Строение побегов ив разных жизненных форм (на примере ив Чукотки) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79. Вып. 2. С. 71–81.
- Дервиз-Соколова Т.Г. Морфология ив Северо-Востока СССР в связи с проблемами жизненных форм покрытосеменных растений. Дис. ... докт. биол. наук. М., 1982а. 53 с.
- Дервиз-Соколова Т.Г. Жизненные формы ив Северо-Востока СССР // Бот. журн. 1982б. Т. 67. № 7. С. 975–982.
- Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники: методические разработки для студентов биологических специальностей. Ч. 1 / Под ред. О.В. Смирновой. М., 1989. 102 с.
- Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. К биолого-морфологической характеристике кустарничков таежной зоны Восточной

- Сибири // Биология и продуктивность растительного покрова Северо-Востока СССР. Владивосток, 1976. С. 3–48.
- Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Структура и морфогенез кустарников. М., 1977. 160 с.
- Недосеко О.И. Разнообразие жизненных форм у бореальных ив подрода *Salix* и подрода *Vetrix*. М., 1993. (Деп. ВИНТИ №1900–В 93). 30 с.
- Недосеко О.И. Поливариантность жизненных форм у ивы пятильчатковой *Salix pentandra* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 5. С. 105–118.
- Полозова Т.Г. Жизненные формы кустарниковых видов *Salix* (Salicaceae) на острове Врангеля // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 12. С. 1700–1712.
- Полтинкина И.В. Онтогенез, численность и возрастной состав ценопопуляций клена полевого в широколиственных лесах европейской части СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90. Вып. 2. С. 79–88.
- Рахтеенко И.Н. Рост и взаимодействие корневых систем древесных растений. Минск, 1963. 254 с.
- Серебряков И.Г., Доманская Н.П., Родман Л.С. Оморфогенез жизненной формы кустарника на примере орешника // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1954. Т. 69. № 2. С. 57–70.
- Скворцов А.К. Ивы СССР (систематический и географический обзор). М., 1968. 255 с.
- Флоровский А.М. Корневая система вербы в плавнях // Лесное хозяйство. 1951. № 5. С. 46–49.
- Чистякова А.А. О жизненной форме и вегетативном размножении липы сердцевидной // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83. Вып. 2. С. 129–137.
- Чистякова А.А. Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 1. С. 85–98.
- Чистякова А.А. Поливариантность онтогенеза и типы поведения деревьев в широколиственных лесах // Популяционная экология растений. М., 1987. С. 39–43.
- Чистякова А.А. Жизненные формы и их спектры как показатель состояния вида в ценозе (на примере широколиственных деревьев) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93. Вып. 6. С. 93–105.
- Ortmann Ch. Kurzer Beitrag zur Frage artemogener Wurzeltypen bei *Salix-Arch* // Fortwessen. 1958. Bd 7. H.10/11. S.888–910.

Поступила в редакцию 15.10.2009

VITAL FORMS OF A *SALIX ROSMARINIFOLIA* WITHIN THE NIZHNIY NOVGOROD REGION

O.I. Nedoseko

Owing to polyalternativeness of development in a course ontogenesis at *S. rosmarinifolia* in an adult condition two vital forms are formed. Distinguished life forms of are met *S. rosmarinifolia* in different conditions of growth. Ontogenesis of life forms described. In the course of ontogenesis four age periods are distinguished and all age conditions are described. Biomorphological indices for each age conditions are given.

Key words: life forms, ontomorfogenesis.

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

УДК 582.948.2

***ERITRICHIMUM SACHALINENSE* M. POP.
(BORAGINACEAE) – НОВЫЙ ВИД ДЛЯ МАТЕРИКОВОЙ
ЧАСТИ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ**

С.В. Дудов, С.В. Овчинникова

В сообщении приводится информация о первой находке незабудочника сахалинского (*Eritrichium sachalinense* M. Pop.) на материковой части Дальнего Востока России. Растение было найдено на хребте Геран в Аяно-Майском р-не Хабаровского края. Ранее этот редкий вид считался эндемиком о. Сахалин.

Ключевые слова: незабудочник, *Eritrichium sachalinense*, хребет Геран.

В августе 2010 г. один из авторов настоящего сообщения (С.В. Дудов) участвовал в комплексной биологической экспедиции Московского университета на хребет Джугджур (Аяно-Майский и Тугуро-Чумиканский районы Хабаровского края). Участники экспедиции посетили труднодоступный субширотный участок водораздела Охотского моря и Тихого океана. Флористические исследования проводили на средневысотной горной местности – западном и восточном макросклонах Джугджура и близлежащего хребта Геран в верхнем течении рек Маймакан, Учур и Джана.

Хребет Геран – вытянутый с запада на восток компактный горный массив, сложенный почти исключительно анортозитами – породами, имеющими основную реакцию. Для территории исследования характерен суровый резко континентальный климат с муссонным режимом выпадения осадков.

Выражены три высотных пояса растительности: горнотаежный (до 800–1400 м), подгольцовый (до 1500 м) и гольцовый. В пределах горнотаежного пояса преобладают леса из *Larix cajanderi* Maug. В подгольцовом поясе обширные площади занимают заросли *Pinus pumila* (Pall.) Regel. Изредка встречаются заросли *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar и редколесья из *Betula lanata* (Regel) V. Vassil. На верхних частях склонов и водоразделах преобладают горные тундры. Широко распространены дриадовые с *Dryas ajanensis* Juz. и лишайниковые (кладониевые и алекториевые) тундры. Обширные площади заняты каменистыми россыпями, покрытыми скудной растительностью или вовсе ее лишенными.

На щебнистом склоне в пределах пояса горной тундры на высоте 1450 м над ур. моря была обна-

ружена популяция *Eritrichium sachalinense* M. Pop. (рис. 1), состоящая из нескольких дерновинок, общей площадью около 2 м² (Хабаровский край, Аяно-Майский р-н, хребет Геран, левый борт долины реки Улая, склон восточной экспозиции, горная тундра с единичными куртинами кедрового стланика на анортозитовом щебне, 07. VIII 2010, С.В. Дудов, опр. С.В. Овчинникова) (MW, NSK).

E. sachalinense относится к ряду *Coerulea* M. Pop. ex Ovczinnikova подсекции *Orientalia* Ovczinnikova секции *Coloboma* DC. (Овчинникова, 2003а). Растение образует рыхлые дерновины с более менее удлиненными ветвями каудекса, с небольшим числом бесплодных розеток и приподнимающихся цветущих стеблей.

Листья линейно-ланцетные, слегка лопатчатые, негусто опушенные полуприжатыми, слегка дуговидно изогнутыми щетинистыми волосками, иногда сидящими на плоском основании.

Генеративные побеги немногочисленные, высотой 10–15 см. Соцветие укороченное, при плодах 2–5 см длиной, цветоножки длиной 0,5–1,5 см.

Эремы не вполне кубарчатые (с невысокими боками), с длинными, 1,5–2,5 мм зазубренными шипиками, направленными к центру спинки эрема, на верхушке с зачаточной якорной головкой. Данные признаки отчасти характерны для всех видов подсекции *Orientalia*. *E. sachalinense* отличается от других видов рода, главным образом, рассеянным грубым щетинистым опушением листовой пластинки. У близкого вида *E. nipponicum* Makino с островов Хоккайдо и Хонсю, имеющего сходные признаки плодов, листья опушены прижатыми длинными щетинистыми и короткими шелковистыми волосками.

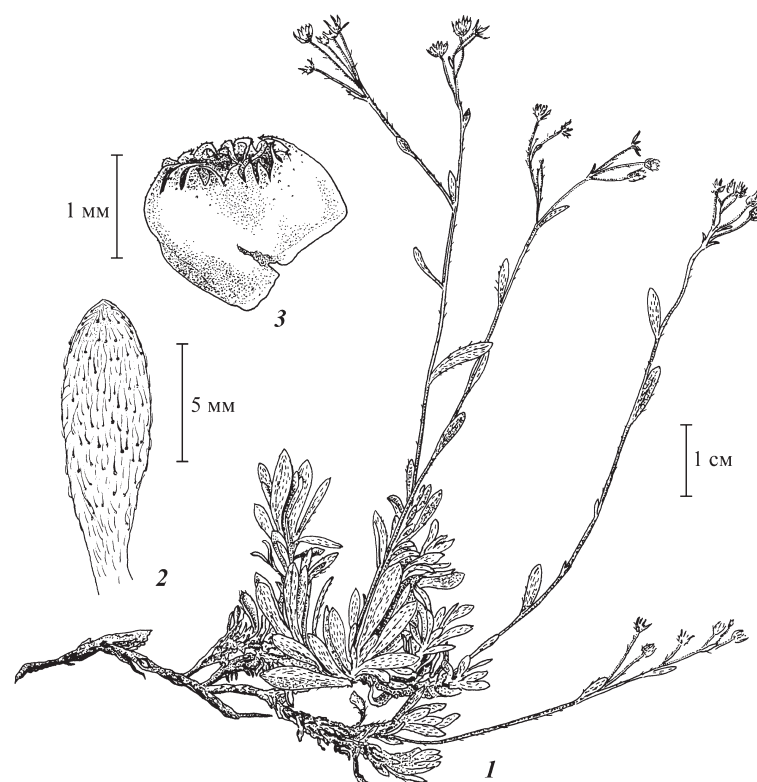


Рис. 1. *Eritrichium sachalinense* M. Pop. (рисунок по образцу из MW): 1 – общий вид растения; 2 – лист и характер опушения; 3 – эрема

E. sachalinense был описан М.Г. Поповым (1953) из восточной части о. Сахалин по сборам японских коллекторов. Единственный гербарный лист с личной подписью Попова был выделен как неотип: о. Сахалин, гора Тоссо, 11. VII 1925, Хасибоцукан (LE – Овчинникова, 2008). Достоверные образцы: Макаровский р-н, с. Заозерное, хребет Каракульчан, 8 VIII 1977, В. Старченко (NSK); Макаровский р-н, щебнистые россыпи на вершине г. Жданко, 23 VIII 1966, № 3857, Егорова, Шаромова (LE). Вид указывался для Восточно-Сахалинского горного района (Баркалов, Таран, 2006) по образцам из гербария SAPA (Япония): Hononai podake, Kashipodake at Kashiro, mt. Nurugiro Chikarogonai (гора в районе р. Мелкая, Поронайский р-н) по личному сообщению А.А. Тарана (рис. 2). Под названием *E. nipponicum* приводится для п-ова Шмидта (Сабирова, Сабиров, 2007). На наш взгляд, данное указание относится к сибирско-охотско-камчатскому виду *E. kamtschaticum* Kom. (Сев. Сахалин, п-ов Шмидта, восточное побережье южнее мыса Елизаветы, ключ Пологий, 7 VIII 1962, № 462, М. Пименов, LE! (Пименов, 1965) – *E. pectinatum* (Pall.) DC. – sub nom.).

Представляет интерес наблюдаемая дизъюнкция в ареале *E. sachalinense*. Во время регрессий моря в периоды климатических минимумов миоцена и позднего плейстоцена Сахалин соединялся как с материковым побережьем, так с Курильскими островами и о. Хоккайдо (Никольская, 1969; Растительный и животный мир..., 2004). Поэтому эндемизм сосудистых растений на Сахалине выражен слабо, известно около тридцати строго эндемичных видов острова, в основном, неэндемиков (Баркалов, Таран, 2006). Ряд видов, ранее известных только с Сахалина, в последнее время отмечается и на материке (Баркалов В.Ю. – Личн. сообщ.).

Ареалогический анализ гольцовой флоры Дальнего Востока и, в частности, видов рода *Eritrichium* Schrad. (Овчинникова, 2002) показывает, что большая часть видов произрастает в арктической зоне Сибири и Северной Америки, на Охотском побережье, Камчатке и Зейско-Буреинском нагорье. Меньшая ее связь проявляется с флорой Арктической Европы, горных систем Алтая, Саян, Урала. Это подтверждает мнение А.Н. Криштофовича (1958), что центром происхождения и развития гольцово-тундровой флоры является

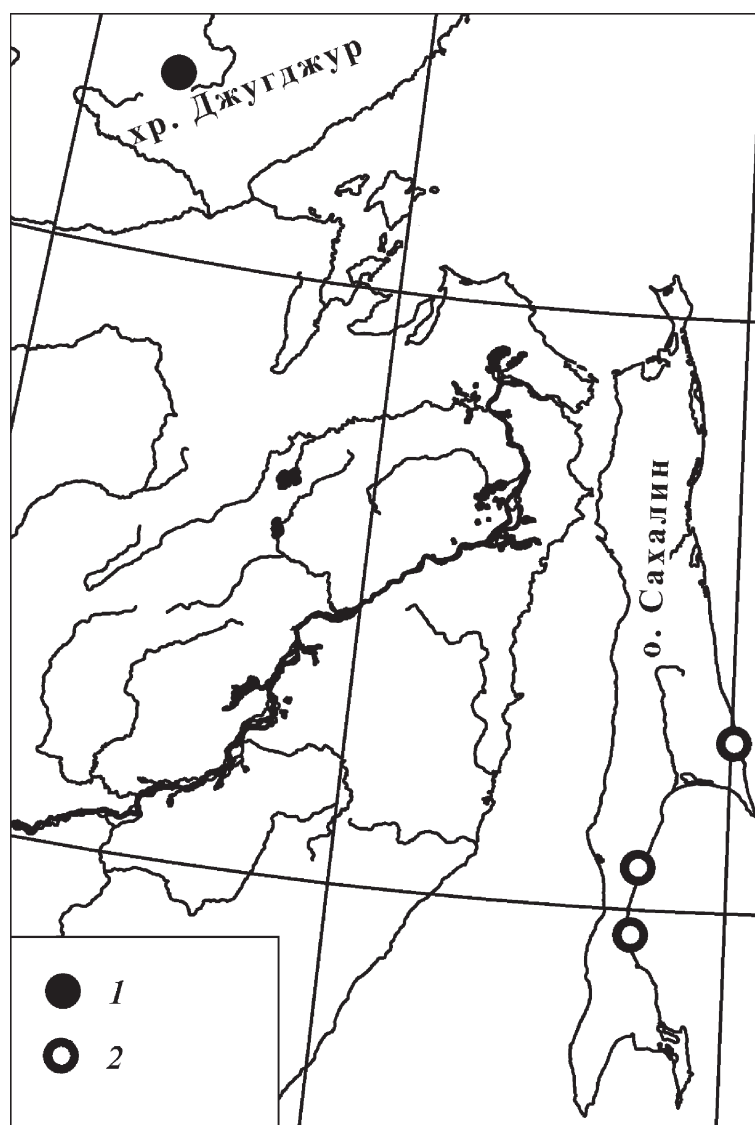


Рис. 2. Распространение *Eritrichium sachalinense* M. Pop.: 1 – новое местонахождение; 2 – известные местонахождения

Северо-Восточная Азия. В середине и конце плейстоцена граница области арктической тундры простиралась значительно южнее в связи с похолоданием. На этом рубеже в суровых условиях высокогорий сформировались более холодостойкие формы в секции *Colobota*, обитающие в щебнистых дриадовых тундрах и криофитных степях с высоким содержанием карбонатов, такие как *E. kamtschaticum*, *E. ochotense* Jurtz. et Khokhr. и *E. aldanense* Ovczinnikova из ряда *Altimontana* Ovczinnikova, а также *E. sachalinense* и *E. nipponicum* из ряда *Coerulea*. Сокращение ареалов горно-тундровых видов в горах Охотии и Сахалина произошло в теплые периоды голоцена. Поэтому горно-тундровые виды здесь могут рассматриваться, как реликтовые (Куренцова, 1968). Хребет Геран, где

было найдено наше растение, и где был собран ранее *E. kamtschaticum* (Овчинникова, 2003б), представляет собой один из эксклавов редких, в том числе реликтовых видов: *Campanula uniflora* L., *Salix arctica* Pall., *Minuartia arctica* (Stev. ex Ser.) Graebn. и узколокальных эндемиков, таких как *Saxifraga svetlanae* Worosch. (Шлотгауэр, 1980; Шлотгауэр, Мельникова, 1990).

Выражаем искреннюю благодарность А.А. Лисовскому (Зоологический музей Московского университета) за организацию экспедиции, всестороннюю поддержку и дружеское участие во время полевых работ, В.Ю. Баркалову (Биолого-почвенный институт ДВО РАН) и А.А. Тарану (Южно-Сахалинский ботанический сад) за информацию по распространению *E. sachalinense* на Сахалине.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ (проект № 10-04-10074) и Национального географического общества США (проект № 8804-10).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баркалов В.Ю., Таран А.А. Список видов сосудистых растений острова Сахалин // Растительный и животный мир острова Сахалин (Материалы Международного сахалинского проекта). Ч. 1. Владивосток, 2004. С. 39–66.
- Криштофович А.Н. Происхождение флоры Ангарской суши // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.;Л., 1958. Т. 3. С. 7–41.
- Куренцова Г.Э. Реликтовые растения Приморья. Л., 1968. 72 с.
- Никольская В.В. Палеогеография геоморфологического этапа и современные рельефообразующие процессы // Южная часть Дальнего Востока. М., 1969. С. 49–64.
- Овчинникова С.В. Анализ ареалов и пути эволюции видов рода *Eritrichium* Schrad. (Boraginaceae) // Материалы 1 международной научно-практической конференции «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии». Барнаул, 2002. С. 119–125.
- Овчинникова С.В. Система рода *Eritrichium* (Boraginaceae) // Бот. журн. 2003а. Т. 88. № 7. С. 76–87.
- Овчинникова С.В. Род *Eritrichium* (Boraginaceae Juss.) в Якутии // Флора и растительность криолитозоны. Якутск, 2003б. Ч. 1. С. 111–124.
- Овчинникова С.В. Конспект видов рода *Eritrichium* (Boraginaceae) Северной Азии // Растительный мир Азиатской России. 2008. Т. 1. № 1. С. 17–36.
- Пименов М.Г. Новые и критические виды растений с полуострова Шмидта // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 12. С. 1733–1734.
- Попов М.Г. Бурачниковые – Boraginaceae G. Don // Флора СССР. М.;Л., 1953. Т. 19. С. 97–718.
- Растительный и животный мир острова Сахалин: Матлы Междунар. сахалинского проекта. Ч. 1 / под ред. С.Ю. Стороженко и др. Владивосток, 2004. 256 с.
- Сабирова Н.Д., Сабиров Р.Н. Сосудистые растения полуострова Шмидта (Северный Сахалин) // Комаровские чтения. Владивосток, 2007. Вып. 54. С. 82–114.
- Шлотгауэр С.Д. Сосудистые растения верхнего течения р. Учур // Бот. журн. 1980. Т. 65. С. 1446–1452.
- Шлотгауэр С.Д., Мельникова А.Б. Они нуждаются в защите: Редкие растения Хабаровского края. Хабаровск, 1990. 288 с.

Поступила в редакцию 11.04.11

***ERITRICHIMUM SACHALINENSE* M. POP. (BORAGINACEAE), A NEW SPECIES
FOR THE FLORA OF CONTINENTAL RUSSIAN FAR EAST**

S.V. Dudov, S.V. Ovchinnikova

A new species for the flora of continental Russian Far East *Eritrichium sachalinense* M. Pop. was collected in the Uchur River basin, on the Eastern slope of Geran Range (Khabarovsk region). This species was known before only from the Eastern part of Sakhalin Island. An illustration is given.

Key words: *Eritrichium sachalinense*, Geran Range.

Сведения об авторах: Дудов Сергей Валерьевич – аспирант кафедры биогеографии географического факультета МГУ (serg.dudov@gmail.com); Овчинникова Светлана Васильевна – ст. науч. сотр. лаб. систематики и флорогенетики Центрального сибирского ботанического сада СО РАН, докт. биол. наук (sv-ovchin@yandex.ru).

Biological series
Volume 117. Part 2
2012

C O N T E N T S

<i>Mel'nikov Yu.I.</i> Adaptation Shorebirds and the Waterfowl to Nesting in Conditions of the Dynamical Hydrological Regime: Building on Nests on the Measure of Rise of the Water Level	3
<i>Toskina I.N.</i> Some new palaeartic species of the genus <i>Stagetus</i> Wollaston, 1861 (Coleoptera: Ptinidae: Dorcatominae)	16
<i>Poltarukha O.P.</i> On the deep-sea Barnacle (Cirripedia, Thoracica) fauna of the western part of Indian Ocean.	29
<i>Shirokikh P.S., Martynenko V.B., Kunafin A.M., Mirkin B.M.</i> Features of the Floristic Composition of some Types of Secondary Forests in the South Ural Region	43
<i>Kurashev A.S.</i> Anthecology of Grasses in the Alpine Northwest Caucasus	56
<i>Scientific communications</i>	
<i>Rapoport I.B.</i> Ecology and Chorology of Earthworm (Oligochaeta, Lumbricidae) from Kabardino-Balkar the High-Mountain Reserve (the Central Caucasus)	65
<i>Nedoseko O.I.</i> Vital forms of a <i>Salix rosmarinifolia</i> within the Nizhniy Novgorod region	72
<i>Dudov S.V., Ovchinnikova S.V.</i> <i>Eritrichium sachalinense</i> M. Pop. (Boraginaceae), A new species for the flora of continental russian far east	82

Бюл. МОИП. Отд. биол. 2012. Т. 117, вып. 1 вышел в свет 22.03.2012.

Contents and summaries are available in INTERNET (<http://herba.msu.ru>).
Содержание и английское резюме статей воспроизводятся в ИНТЕРНЕТЕ (<http://herba.msu.ru>).

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

1. Журнал «Бюллетень МОИП. Отдел биологический» публикует статьи по зоологии, ботанике, общим вопросам охраны природы и истории биологии, а также рецензии на новые биологические публикации, заметки о научных событиях в разделе «Хроника», биографические материалы в разделах «Юбилеи» и «Потери науки». К публикации принимаются преимущественно материалы членов Московского общества испытателей природы. Никаких специальных направлений, актов экспертизы, отзывов и рекомендаций к рукописям статей не требуется. Правильно оформленные и подобранные рукописи следует направлять ПРОСТЫМ (НЕ заказным и НЕ ценным) почтовым отправлением по адресу: 125009, Москва, ул. Б. Никитская, 6, комн. 9, редакция «Бюллетеня МОИП. Отдел биологический» или по электронной почте на адрес: **moip_secretary@mail.ru**. секретарю редколлегии Ниловой Майе Владимировне (ботаника); рукописи по зоологии – куратору зоологии Свиридову Андрею Валентиновичу на адрес редакции. Контактные телефоны: (495)-939-27-21 (Нилова, ботаника), (495)-629-48-73 (Свиридов, зоология), (495)-697-31-28 (ведущий редактор Издательства). Звонить в середине дня.

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

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

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

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

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

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

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

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

Толмачев А.И. Мат-лы для флоры европейских арктических островов // 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.