

С О Д Е Р Ж А Н И Е

<i>Романов А.А.</i> Авифауна подгольцового пояса гор азиатской Субарктики	3
<i>Козлов С.А., Алтухова С.А.</i> Фауна булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) Костромской области	19
<i>Долгин М.М., Кудрин А.А., Лантева Е.М.</i> Нематоды аллювиальных лесных почв долины р. Печора	27
<i>Шевелева Н.Г., Поповская Г.И., Пастухов М.В., Алиева В.И.</i> Оценка современного состояния зоопланктона заливов Братского водохранилища	37
<i>Нуралиев М.С.</i> Соотношение числа пыльцевых зерен и семязачатков в цветках пяти азиатских представителей <i>Schefflera</i> s.l. (Araliaceae) с разным планом строения цветка и его возможное значение для репродуктивной биологии этих видов	48
<i>Нилова М.В., Оскольский А.А.</i> Анатомическое строение коры представителей семейств Pennantiaceae и Griselinaceae (Ariales)	56
<i>Мавродиев Е.В., Лактионов А.П., Алексеев Ю.Е.</i> О новом для науки виде, иве Фурсаева (<i>Salix fursaveii</i> Mavrodiev sp. nova), в связи со старым вопросом о быстром видообразовании в условиях пойм рек	62
<i>Салпагарова Ф.С., Онипченко В.Г., Агафонов В.А., Аджиев Р.К.</i> Удельная длина корней альпийских растений северо-западного Кавказа	69
<i>Научные сообщения</i>	
<i>Садырин В.М.</i> Суточные изменения видовой, размерной и трофической структуры в сообществе личинок фитофильных хирономид	77
<i>Ежов О.Н., Ершов Р.В., Змитрович И.В.</i> О находках базидиомицетов в условиях арктической пустыни (Земля Франца-Иосифа).	81
<i>Критика и библиография</i>	
<i>Кабиров Р.Р., Боровичев Е.А.</i> Рецензия на книгу Д.А. Давыдова «Цианопрокариоты и их роль в процессе азотфиксации в наземных экосистемах Мурманской области»	84

УДК 598.333.2

АВИФАУНА ПОДГОЛЬЦОВОГО ПОЯСА ГОР АЗИАТСКОЙ СУБАРКТИКИ

А.А. Романов

На основании собственных и обширных литературных данных проведен анализ авифауны подгольцового пояса гор азиатской Субарктики: Корякского и Колымского нагорий, гор Якутии (хребты Верхоянский, Черского, Кулар, Полуосный), Анабарского плато, плато Путорана, Приполярного и Полярного Урала. Подгольцовый пояс в указанных регионах, расположенный между гольцовым и лесным поясами, характеризуется широким распространением кустарников (стлаников) в сочетании с участками горно-тундровой растительности и куртинами угнетенных деревьев. Выявлена высокая общность таксономической структуры и видового состава ($n = 103$) гнездовой авифауны подгольцового пояса гор азиатской Субарктики. Наиболее схожи подгольцовые авифауны Корякского нагорья, гор Якутии и Колымского нагорья, в которых число общих видов составляет 61–65%. Авифауна подгольцового пояса имеет переходный характер между авифаунами лесного и гольцового поясов. Она формируется в основном за счет проникновения многих обитателей лесного пояса выше границы распространения древесной растительности. Абсолютное большинство видов в авифауне подгольцового пояса гор азиатской Субарктики экологически не связано с горами. «Равнинный» элемент существенно повышает видовое разнообразие подгольцовой авифауны и качественно сближает ее с авифаунами сопредельных поясов и ландшафтов равнинных предгорий. С подгольцовыми ландшафтами на большей части своего ареала экологически связаны сибирский пепельный улит (*Heteroscelus brevipes*), кедровка (*Nucifraga caryocatactes kamtschatkensis*), щур (*Pinicola enucleator kamtschatkensis*), кроншнеп-малютка (*Numenius minutus*), а в некоторых частях своего ареала – соловей-красношейка (*Luscinia calliope*), сибирская завирушка (*Prunella montanella*), обыкновенная чечевица (*Carpodacus erythrinus*), бурая пеночка (*Phylloscopus fus-catus*), полярная овсянка (*Emberiza pallasi*). Сибирский пепельный улит – единственный вид, характерный для гор азиатской Субарктики (за исключением Урала), ареал распространения которого почти точно совпадает с границами этой обширной горной области.

Ключевые слова: авифауна, горы азиатской Субарктики, распространение, ареал, подгольцовый пояс, кустарник, лесной пояс, горная тундра.

В отличие от гор юга Палеарктики (Беме, Банин, 2001) авифауна гор азиатской Субарктики до сих пор изучена неравномерно и в целом явно недостаточно. Фундаментальная по своей сути работа Ю.И. Чернова (1978), посвященная структуре животного населения Субарктики, не имела основной целью выявление специфики горно-субарктических экосистем. Орнитологические исследования А.А. Кищинского (1988) охватывают хотя и значительную, но все же часть Северо-Восточной Азии и могут рассматриваться как базисные для анализа авифауны более обширной и разнообразной в природном отношении всей цепи гор азиатского Севера. При этом познание путей и механизмов формирования фаунистических комплексов обширных горных областей суши признается одним из актуальных вопросов современной орнитологии (Баранов, 2007; Гермогенов, Вартапетов, 2010).

Очевидным вкладом в его решение может стать выявление закономерностей формирования подгольцовой авифауны гор азиатской Субарктики.

Горы азиатской Субарктики или их части в плейстоцене были центрами оледенения разной интенсивности, и в силу горного рельефа освободились от ледников позднее сопредельных равнин (Голубчиков, 1996). Поэтому в облике современных ландшафтов гор азиатской Субарктики прослеживается перигляциальный генезис (Вангенгейм, 1976; Матюшкин, 1976; Баранов, 2007; Романов, 2010), а авифауна, в частности подгольцовая, вероятно, моложе авифауны равнинной Субарктики, и становление ее продолжается. Основная цель настоящей работы – комплексный анализ авифауны подгольцового пояса гор азиатской Субарктики и выявление общих закономерностей ее формирования.

Материалы и методы

Объекты проведенного нами обзора – подгольцовые авифауны горных систем азиатской Субарктики: Корякского и Колымского нагорий, гор Якутии (хребты Верхоянский, Черского, Кулар, Полуосный), Анабарского плато, плато Путорана, Приполярного и Полярного Урала. Понятие Субарктики принято в трактовке, широко распространенной у зоологов и ботаников (Чернов, 1978; Кищинский, 1988; Куваев, 2006) и определяемой как тип физико-географической среды, территориально соответствующий подзоне южных тундр, лесотундре и северной полосе северо-таежной подзоны. В работе использованы данные по гнездовой авифауне тех областей указанных горных систем, в пределах которых выражены гольцовый, подгольцовый и лесной высотно-ландшафтные пояса. Подгольцовый (субальпийский) пояс в горах азиатской Субарктики охватывает в основном предвершинное пространство, расположенное между гольцовым, т.е. безлесным и лесным поясами; характеризуется широким распространением кустарников (стлаников) в сочетании с участками горно-тундровой растительности, вкраплениями небольших куртин угнетенных деревьев (редин) (Куваев, 2006). Подробное описание физико-географических условий подгольцового пояса мы не приводим, так как оно содержится в ряде монографий (Голубчиков, 1996; Куваев, 2006). Для анализа привлечены собственные (Романов, 1996, 2003, 2004, 2006а, 2006б, 2008, 2010; Романов и др., 2007) и литературные обобщающие данные по подгольцовым авифаунам гор азиатской Субарктики (Воробьев, 1963; Кречмар, 1966; Естафьев, 1977; Кищинский, 1968, 1980, 1988; Борисов и др., 1996; 2007; Сыроечковский-мл. и др., 1996; Рябицев, 2001; Головатин, Пасхальный, 2005; Андреев и др., 2006; Бабенко, 2007; Поспелов, 2007; Селиванова, 2002, 2008). Горы азиатской Субарктики – обширнейшая территория материковой суши, в целом изученная пока недостаточно. Степень комплексной авифаунистической изученности разных горных систем азиатской Субарктики сильно отличается: от скрупулезно и систематически обследовавшихся (плато Путорана, Приполярный и Полярный Урал) до почти не изученных (хребет Черского, внутренние области Верхоянского хребта и Колымского нагорья). Тем не менее, несмотря на неравноценность изученности авифауны отдельных горных систем, следует признать, что к настоящему времени мы располагаем достаточным объемом знаний для составления целостного представления об авифауне подгольцового пояса

гор азиатской Субарктики и осмысления процессов и закономерностей, формирующих ее.

Фауна гнездящихся птиц охарактеризована нами по типам фаун (Штегман, 1938) и в свете представлений о географо-генетических группах птиц (Чернов, 1975, 1978; Кищинский, 1988). Названия птиц приведены по Л.С. Степаняну (1990).

Для более четкой трактовки значения, вкладываемого автором в отдельные термины, ниже приведены соответствующие разъяснения.

Ядро (основа) авифауны – совокупность видов птиц, более или менее повсеместно распространенных в пределах какого-либо физико-географического региона (или ландшафта). Понятие ядра (основы) подгольцовой авифауны мы применяем в отношении тех видов птиц, которые повсеместно распространены в пределах подгольцового пояса всех гор азиатской Субарктики или какой-либо отдельной горной страны.

Характерные обитатели – виды, встречающиеся преимущественно (или почти исключительно) в данном биоценозе с определенным сочетанием параметров внешней среды.

Результаты

Подгольцовая авифауна Приполярного и Полярного Урала

В подгольцовом поясе Полярного и Приполярного Урала гнездится 61 вид птиц. Основу авифауны подгольцовых кустарниковых тундр Полярного Урала и господствующих в пределах лесного пояса лесотундровых ландшафтов формируют одни и те же виды птиц (Головатин, Пасхальный, 2005). Прежде всего это типичные обитатели ерниковых и ивняковых тундр (белая куропатка (*Lagopus lagopus* L.), азиатский бекас (*Gallinago stenura* Bonap.), болотная сова (*Asio flammeus* L.), луговой конек (*Anthus pratensis* L.)), полярная овсянка (*Emberiza pallasii* (Caban.)), а также массовые обитатели высокорослых кустарников и редколесий, поселяющиеся в лесотундре и в зарослях низкорослых кустарников (весничка (*Phylloscopus trochilus* L.)), варакушка (*Luscinia svecica* L.)), овсянка-крошка (*Emberiza pusilla* Pall.)). Наиболее характерным видом подгольцовых кустарниковых тундр Полярного Урала, встречающимся только в данном биотопе, является полярная овсянка (Головатин, Пасхальный, 2005).

Подгольцовый пояс Приполярного Урала, где мозаично сочетаются парковые редколесья, густые стланики, мохово-разнотравные луговины, зарос-

ли кустарников разной высоты, населяют: белая куропатка, азиатский бекас, камышевка-барсучок (*Acrocephalus schoenobaenus* (L.)), пеночка-весничка, пеночка-таловка (*Phylloscopus borealis* (Blas.)), зарничка (*Phylloscopus inornatus* (Blyth)), сибирская завирушка (*Prunella montanella* (Pall.)), дрозд чернозобый (*Turdus atrogularis* Jar.), дрозд рябинник (*Turdus pilaris* L.), дрозд белобровик (*Turdus iliacus* L.), дрозд луговой (*Saxicola rubetra* (L.)) и дрозд черноголовый (*Saxicola torquata* (L.)) чеканы, варакушка, буроголовая (*Parus montanus* Bald.) и сероголовая (*Parus cinctus* Bodd.) гаички, обыкновенная чечетка (*Acanthis flammea* (L.)), обыкновенная чечевица (*Carpodacus erythrinus* (Pall.)), вьюрок (*Fringilla montifringilla* L.), белокрылый клест (*Loxia leucoptera* Gmel.), овсянка-ремез (*Emberiza rustica* Pall.), овсянка-крошка (Естафьев, 1977; Селиванова, 2002, 2008). Все эти виды тяготеют к нижней полосе подгольцового пояса. Здесь спорадически на гнездовье встречается также черногорлая завирушка (*Prunella atrogularis* (Br.)). Вероятно, в пределах Урала и сопредельных территорий этот вид тяготеет именно к подгольцовым ландшафтам, так как, по данным В.К. Рябицева (2001), поющих самцов встречали в основном в подгольцовом поясе, у верхней границы леса, в горном редколесье с кустарниками, и лишь изредка – в смешанных лесах на равнине. Ядро подгольцовой авифауны Приполярного Урала формируют весничка, таловка, вьюрок, обыкновенная чечетка, овсянка-крошка (Естафьев, 1977; Селиванова, 2002, 2008). В верхнюю полосу подгольцового пояса Приполярного Урала с максимально разреженной растительностью из горных тундр гольцового пояса спускаются немногие виды: зимняк (*Buteo lagopus* Pont.), тундряная куропатка (*Lagopus mutus* Mont.), луговой и краснозобый (*Anthus cervina* Pall.) коньки, обыкновенная каменка (*Oenanthe oenanthe* (L.)) (Селиванова, 2002, 2008). Они малочисленны и распространены локально.

Подгольцовая авифауна плато Путорана

В подгольцовом поясе плато Путорана гнездится 52 вида птиц. В подгольцовый пояс из гольцового спускаются не только американский конек (*Anthus rubescens* Tunst.), тундряная куропатка, обыкновенная каменка, аналогично ведущие себя в горах северо-востока Сибири, но и хрустан (*Eudromias morinellus* L.), а также виды, типичные для зональных тундр (населяющие при этом горные тундры Путорана): золотистая ржанка (*Pluvialis apricaria* L.), краснозобый

конек, лапландский подорожник (*Calcarius lapponicus* (L.)). Горно-тундровых участков в пределах подгольцового пояса строго придерживаются лишь тундряная куропатка, хрустан и лапландский подорожник. Остальные перечисленные виды не проявляют явной биотопической избирательности и встречаются также среди лиственничных редин, куртин кустов ольховника, на опушках горных редколесий. Золотистая ржанка, американский и краснозобый коньки, обыкновенная каменка распространены почти на всей территории пояса горных редколесий Путорана. Краснозобый конек повсеместно значительно более многочислен в обширной «пограничной полосе», которая охватывает подгольцовый пояс северных окраин Путорана и равнинную лесотундру, вплотную примыкающую к предгорьям плато (Кречмар, 1966; Романов, 1996, 2004, 2006а, 2006б, 2010; Романов и др., 2007).

Более многочисленную группу видов в подгольцовой авифауне Путорана составляют обитатели лесного пояса, откуда они с разной степенью интенсивности проникают в подгольцовый пояс (Романов, 1996, 2003, 2004). Среди таких вселенцев, почти повсеместно обычных в полосе горных редколесий Путорана, встречаются белая куропатка, обыкновенная кукушка (*Cuculus canorus* L.), кукушка (*Perisoreus infaustus* (L.)), ворон (*Corvus corax* L.), сибирская завирушка, весничка, таловка, варакушка, бурый дрозд (*Turdus eunotus* Temm.), обыкновенная чечетка, белокрылый клест, овсянка-крошка, полярная овсянка. Не столь широко распространены (а местами даже редки) бекас (*Gallinago gallinago* L.) и азиатский бекас, средний кроншнеп (*Numenius phaeopus* L.), сибирский конек (*Anthus gustavi* Swinh.), желтая (*Motacilla flava* L.) и желтоголовая (*Motacilla citreola* Pall.) трясогузки, зарничка, синехвостка (*Tarsiger cyanurus* (Pall.)), белобровик, вьюрок, сибирская чечевица (*Carpodacus roseus* (Pall.)), пепельная чечетка (*Acanthis hornemanni* Holb.).

Водные и околководные птицы в подгольцовом поясе плато Путорана населяют блюдцеобразные котловины ледниковых озер, разливы рек, небольшие пойменные озера и более крупные мезотрофные озера, окруженные сырыми лиственничными редидами, разреженными зарослями кустарников (ерника, ольховника, ивняка), болотами и открытыми участками с тундровой растительностью. Здесь гнездятся чернозобая гагара (*Gavia arctica* L.), чирок-свистунок (*Anas crecca* L.), свиязь (*Anas penelope* L.), шилохвость (*Anas acuta* L.), морская чернеть (*Aythya marila* L.), синьга (*Melanitta nigra* L.), обыкновенный турпан (*Melanitta fusca* L.), морянка (*Clangula hyemalis* L.), галстуч-

ник (*Charadrius hiaticula* L.), белохвостый песочник (*Calidris temminckii* Leisl.), сибирский пепельный улит (*Heteroscelus brevipes* Vieill.), полярная крачка (*Sterna paradisaea* Pont.), горная (*Motacilla cinerea* Tunst.) и белая (*Motacilla alba* L.) трясогузки (Романов, 2010; Романов и др., 2007).

Сибирские пепельные улиты в подгольцовом поясе плато Путорана, как и в других горах азиатской Субарктики, распространены локально. Горная и белая трясогузки, обычные на гнездовье в подгольцовом поясе Колымского и Корякского нагорий (Кищинский, 1968, 1980), гор Якутии (Воробьев, 1963), более или менее регулярно встречающиеся в полосе горных кустарников на Приполярном Урале (Естафьев, 1977), в подгольцовом поясе Путорана редки, а единичные достоверно гнездящиеся пары наблюдались лишь в нескольких точках (Кречмар, 1966; Зырянов, 1988; Романов, 1996, 2004, 2010).

В подгольцовом поясе плато Путорана гнездятся четыре вида соколообразных: полевой лунь (*Circus cyaneus* L.), зимняк, кречет (*Falco rusticolus* L.) и дербник (*Falco columbarius* L.) (Кречмар, 1966; Дорогов, 1988; Романов, 1996, 2004).

Лиственничные редины и кустарники подгольцового пояса плато Путорана «фаунистически безлики». Характерно лишь то, что здесь обычна или многочисленна на гнездовье варакушка, связанная с зарослями ольховников. Почти во всех обследованных районах плато ее обилие в подгольцовом поясе намного выше, чем в лесном, а в центре плато варакушка почти вовсе не встречается в других ландшафтах. Несомненно, что это единственный вид, находящийся в полосе горных редколесий некоторых обследованных районов плато Путорана свой экологический оптимум. Не столь четко, но все же прослеживается связь с подгольцовыми ландшафтами и у полярной овсянки (Романов, 1966, 2003; Романов и др., 2007).

На плато Путорана нет кедрового стланика, широко распространенного в горных системах Северо-Восточной Азии. Это определило качественное отличие подгольцовой авифауны Путорана от ее аналогов в горах, простирающихся к востоку от плато, которое заключается в полном отсутствии кедровки (*Nucifraga caryocatactes kamtschatkensis* Wag.-Ham.) и щура (*Pinicola enucleator kamtschatkensis* (Dyb.), экологически и географически связанных с кедровым стлаником (Романов, 2010).

Для подавляющего большинства видов, встречающихся в подгольцовом поясе плато Путорана, характерно точечное или локальное распростране-

ние. Более или менее повсеместно и равномерно распределены по территории подгольцового пояса лишь золотистая ржанка, американский конек, обыкновенная каменка, варакушка, обыкновенная чечетка и полярная овсянка, в меньшей степени – бурый дрозд и овсянка-крошка. Последние шире распространены в некоторых районах севера, юга и юго-запада плато. Там они держатся среди лиственничных редин и зарослей ольховников на пологих склонах обширных озерных долин или на широких предвершинных террасах, где ширина полосы горных редколесий максимальна и достигает 1–2 км (Романов, 1996, 2004; Романов и др., 2007).

Подгольцовая авифауна Анабарского плато

В подгольцовом поясе Анабарского плато гнездятся 14 видов птиц. По открытым тундровым участкам в подгольцовый пояс из гольцового проникают характерные обитатели последнего – тундряная куропатка, американский конек, обыкновенная каменка (Бабенко, 2007; Пospelов, 2007). Проникновение в подгольцовый пояс Анабарского плато видов, типичных для зональной тундры и лесотундры (населяющих при этом и горные тундры), может идти как сверху из гольцов, так и снизу, где лиственничники лесного пояса чередуются с заходящими сюда обширными участками зональных лесотундровых и тундровых ландшафтов, непосредственно смыкающимися с подгольцовыми ландшафтами (Бабенко, 2007; Пospelов, 2007). «Двойной вектор» вхождения в авифауну подгольцовых ландшафтов Анабарского плато имеют, по-видимому, белая куропатка, азиатская бурокрылая (*Pluvialis fulva* (Gmel.)) и золотистая ржанки, краснозобый конек, лапландский подорожник. Распространение этих видов локализовано в обширной переходной полосе, охватывающей подгольцовые ландшафты периферийных районов Анабарского плато и участки равнинной тундры и лесотундры, мозаично вплотную примыкающие к его подножию. Своеобразно распространение краснозобого конька, который находит на Анабарском плато верхний предел своего распространения в подгольцовом поясе (Бабенко, 2007; Пospelов, 2007). Он не проникает (или видимо почти не проникает) выше, в гольцовый пояс, где из-за повсеместно высокой дренированности и сухости каменистых грунтов не развиты влажные кочкарные мохово-осоковые или кустарничковые сообщества – основные гнездовые местообитания этих птиц. Частично подгольцовая авифауна Анабарского плато формируется за счет видов, наиболее характер-

ных в пределах данного региона для лесного пояса: варакушки, бурого дрозда, обыкновенной чечетки, овсянки-крошки.

Подгольцовая авифауна гор Якутии

В подгольцовом поясе гор Якутии гнездится 48 видов птиц. Основную часть подгольцовой авифауны гор Якутии формирует достаточно многочисленная группа видов – обитателей лесного пояса (Воробьев, 1963; Борисов и др., 1996, 2007; Сыроечковский-мл. и др., 1996). Среди гнездящихся птиц хребта Черского к наиболее типичным обитателям подгольцовых ландшафтов относятся кукушка, вьюрок, обыкновенная чечетка, полярная овсянка, пятнистый конек (*Anthus hodgsoni* Richm.), свиристель (*Bombycilla garrulus* (L.)), сибирский жулан (*Lanius cristatus* L.), таловка, бурый дрозд, синехвостка, черноголовый чекан, а также связанные на гнездовье с внепоясными скальными местообитаниями – воронок (*Delichon urbica* L.), беркут (*Aquila chrysaetos* L.) и сапсан (*Falco peregrinus* Tunst.). Спорадически на гнездовье встречается овсянка-ремез. Для подгольцовой авифауны Верхоянья наиболее характерны кукушка, вьюрок, обыкновенная чечетка, полярная овсянка, пятнистый конек, сероголовая гаичка, сибирский жулан и серый сорокопут (*Lanius excubitor* L.), таловка, бурый дрозд, синехвостка, черноголовый чекан, а также гнездящиеся на скалах беркут, сапсан, обыкновенная пустельга (*Falco tinnunculus* L.). Спорадически на гнездовье встречаются сибирская чечевица и овсянка-ремез (Воробьев, 1963; Борисов и др., 1996, 2007).

Несмотря на некоторые различия, имеющиеся в видовом составе, подгольцовая авифауна хребтов Верхоянский и Черского обладает и общими чертами. Ее общее ядро составляют обычные виды, более или менее повсеместно распространенные в лесном поясе, откуда они проникают в подгольцовый пояс на гнездовье. Среди них белая и горная трясогузки, кукушка, ворон, таловка, варакушка, пятнистый конек, бурый дрозд, обыкновенная чечетка, овсянка-крошка, вьюрок. К этой же группе можно отнести и не столь широко распространенных (а местами даже редких) – каменушку (*Histrionicus histrionicus* (L.)), обыкновенную кукушку, кроншнепа-малютку (*Numenius minutus* Gould.), кедровку, сибирскую чечевицу, желтую трясогузку, зарничку, дубровника (*Emberiza aureola* Pall.) (Воробьев, 1963; Борисов и др., 1996).

По открытым тундровым участкам в подгольцовый пояс из гольцового проникают характерные обитатели последнего – тундряная куропатка и аме-

риканский конек. В авифауне подгольцового пояса наиболее северных субарктических хребтов Якутии, например хребтов Полуосного и Кулар, присутствуют также виды, типичные для зональной тундры и лесотундры (населяющие при этом и горные тундры): азиатская бурокрылая ржанка, длиннохвостый поморник (*Stercorarius longicaudus* Vieill.), краснозобый конек (Сыроечковский-мл. и др., 1996). Распространение этих видов в подгольцовом поясе в целом локализовано в обширной переходной области, охватывающей подгольцовые ландшафты северных горных хребтов Якутии и участки равнинной тундры и лесотундры, мозаично окаймляющие подножия хребтов. К этой же области приурочены районы гнездования среднего кроншнепа (*Numenius phaeopus* L.) и кроншнепа-малютки (Бутьев, 1983; Кищинский, 1988; Сыроечковский-мл. и др., 1996).

Сибирский пепельный улит гнездится на высотах 700–1500 м, преимущественно до 1200 м над ур. моря. (Воробьев, 1963; Борисов и др., 1996, 2007), что достаточно точно указывает на вертикальные границы его оптимальных местообитаний, расположенных в пределах подгольцового пояса. Он безусловно является самым характерным повсеместно распространенным видом подгольцовой авифауны субарктических гор Якутии, а также более восточных – Колымского и Корякского нагорий (Воробьев, 1963; Кищинский, 1968, 1980, 1988; Андреев, 1980; Борисов и др., 1996; Андреев и др., 2006; Романов, 2008).

Подгольцовая авифауна Колымского нагорья

В подгольцовом поясе Колымского нагорья гнездятся 34 вида птиц. Наиболее характерные виды подгольцовой авифауны Колымского нагорья щур и кедровка, экологически связанные с зарослями кедрового стланика, а также таловка, обыкновенная чечевица, соловей-красношейка (*Luscinia calliope* (Pall.)), пятнистый конек, корольковая (*Phylloscopus proregulus* (Pall.)) и бурая (*Phylloscopus fuscatus* (Blyth)) пеночки, обыкновенная чечетка. В небольшом числе обитают зимняк (только в приохотских горах), обыкновенная и глухая (*Cuculus saturatus* Blyth) кукушки, белая куропатка, черноголовый чекан, зеленая пеночка (*Phylloscopus trochiloides* (Sund.)), овсянка-крошка, дубровник (Кищинский, 1968). По участкам горной тундры в подгольцовый пояс из гольцового спускаются тундряная куропатка и американский конек. Зоогеографически подгольцовая авифауна данного региона представляет собой качественно обедненную авифауну тайги, лишенную настоящих дендрофиль-

ных видов, с участием несвойственных ей видов, например американского конька, зимняка и белой куропатки. Наиболее беспрепятственно из тайги в подгольцовый пояс Колымского нагорья проникают виды, экологически связанные с кустарниковым ярусом леса или лесной подстилкой (соловей-красношейка, таловка, бурая и корольковая пеночки, дубровник, обыкновенная чечевица) (Кищинский, 1968).

Для подгольцовой авифауны Колымского нагорья характерен комплекс обитателей берегов горных потоков: большой крохаль (*Mergus merganser* L.), сибирский пепельный улит, перевозчик (*Actitis hypoleucos* L.), горная и белая трясогузки. Каменушка, будучи в целом типичным обитателем горных рек нагорья, селится преимущественно в пределах лесного пояса, а в подгольцовый пояс проникает очень редко по речным долинам, где имеются пойменные ивняки или стланиковая ольха (Кищинский, 1968).

Некоторые виды, формирующие авифауну подгольцового пояса Колымского нагорья, именно в этом поясе находят оптимальные условия и имеют там наибольшую численность, например кедровка, таловка, обыкновенная чечетка, щур.

Между внутренними и приморскими частями нагорья существуют различия в авифауне подгольцового пояса, выражающиеся главным образом в количественных соотношениях видов. Так, в подгольцовом поясе в горах по Колыме пятнистый конек многочислен, а в подгольцах приохотских гор его почти нет. В подгольцовом поясе приохотских гор не найдены зеленая пеночка и черноголовый чекан, но там значительно выше обилие глухой кукушки, таловки, бурой пеночки, обыкновенной чечетки, шура; только там гнездится зимняк. Указанным отличиям А.А. Кищинский (1968) придавал зоогеографическое значение.

Подгольцовая авифауна Корякского нагорья

Подгольцовый пояс, занимающий более половины площади нагорья, образован зарослями кедрового и ольхового стлаников, кочкарниками и россыпями камней, с участками горной тундры. В подгольцовом поясе Корякского нагорья гнездятся 52 вида птиц. Наиболее характерные виды, формирующие авифауну подгольцовых стлаников, обыкновенная и пепельная чечетки, белая куропатка, щур, варакушка, таловка, бурая пеночка, соловей-красношейка, сибирский жулан, сибирская завирушка, бурый дрозд, овсянка-ремез, овсянка-крошка, обыкновенная чечевица, сорока (*Pica pica* (L.)), обыкновенная и глухая кукуш-

ки. Кочкарные влажные поймы, заросшие густыми ивняками и ерниками в чередовании с луговинами, населяют краснозобый конек, желтая трясогузка, полярная овсянка, дубровник (Кищинский, 1980).

Заросли стлаников подгольцового пояса Корякского нагорья граничат и порой смыкаются со стланиками зональных плакоров, похожими по облику. Авифауна этих, по существу ландшафтных, аналогов сходная, и различия носят лишь количественный характер. Например, овсянка-крошка, бурая пеночка и белая куропатка многочисленнее в стланиках межгорных котловин, а соловей-красношейка, сибирская завирушка и обыкновенная чечевица тяготеют преимущественно к горным стланикам. Почти исключительно в подгольцовых стланиках обитает кедровка, и только в них – китайская зеленушка (*Chloris sinica* (L.)) (Кищинский, 1980).

В верхней части подгольцового пояса Корякского нагорья, где стланики разрежены и широко распространены кочкарники с голубикой и багульником, обычен краснозобый конек. На сухих открытых склонах подгольцового пояса Корякского нагорья, занятых горно-тундровыми ассоциациями, обитают «выходцы» из голевой пояса – тундряная куропатка, американский конек, обыкновенная каменка. В подгольцовых ландшафтах нагорья гнездится вид «горно-приморского» распространения – монгольский зуек (*Charadrius mongolus* Pall.), а также виды, экологически чуждые собственно горным ландшафтам, но относящиеся к типичным обитателям зональных тундр: азиатская бурокрылая ржанка и лапландский подорожник (Кищинский, 1980).

В юго-западной части нагорья среди подгольцовых склонов распространены редкие небольшие рощицы каменной березы, авифауна которых от окружающих стлаников отличается присутствием пятнистого конька (Лобков, 2003).

Для корякских подгольцовых ландшафтов характерны гнездящиеся на деревьях, скалах и обрывах зимняк, кречет, дербник, беркут и ворон. К этой же группе принадлежит и кедровка, хотя она в основном связана с кедровым стлаником (Кищинский, 1980).

Многие виды подгольцовой авифауны Корякского нагорья, экологически связанные с кустарниками и подстилкой, населяют обширные сплошные пространства кедрового и ольхового стлаников, как в горах, так и на равнинах. Далее к западу и югу, в лесной зоне, древесные насаждения как бы «расклинивают» вертикальную составляющую их ареала, и они обитают, с одной стороны, в ивняках речных долин (под пологом

леса или вне его) или безлесных приморских низин, а с другой стороны, в подгольцовом поясе (Кищинский, 1980). Аналогичное разорванное по вертикали («диапоясное») размещение отмечено, например, для соловья-красношейки, бурой пеночки, обыкновенной чечетки и белой куропатки в Колымском нагорье (Кищинский, 1968).

Кроме редкой и спорадичной китайской зеленушки, нет ни одного вида, который обитал бы только в подгольцовом поясе Корякского нагорья. При этом там находят оптимальные условия и имеют максимальное обилие таловка, обыкновенная чечетка, бурый дрозд, обыкновенная чечевица, соловей-красношейка, сибирская завирушка, и особенно кедровка и щур. Последние два вида трофически теснейшим образом связаны здесь с кедровым стлаником и не проникают за пределы его распространения.

С берегами горных потоков в подгольцовой авифауне Корякского нагорья связаны сибирский пепельный улит (спорадически – американский пепельный улит (*Heteroscelus incanus* (Gmel.)), каменушка, горная и белая трясогузки, длинноносый (*Mergus serrator* L.) и большой крохали, чирок-свистунок, галстучник и перевозчик (Кищинский, 1980).

Обсуждение

Из 197 видов, гнездящихся в горах азиатской Субарктики, подгольцовую авифауну формируют 103 вида (52%) (табл. 1) (Романов, 2010).

Видовое разнообразие наиболее богатой ($n = 61$) подгольцовой авифауны Полярного и Приполярного Урала более чем в четыре раза превышает самую бедную ($n = 14$) подгольцовую авифауну Анабарского плато. Относительно высокое видовое богатство, кроме уральской подгольцовой авифауны, демонстрируют аналогичные авифауны плато Путорана ($n = 52$), Корякского нагорья ($n = 52$), гор Якутии ($n = 48$). Беднее видовой состав подгольцовой авифауны Колымского нагорья ($n = 34$). В наиболее богатых видами уральских, путоранских и корякских подгольцовых ландшафтах представлено не менее 50% подгольцовой авифауны всей цепи гор азиатской Субарктики, в самом бедном подгольцовом поясе Анабарского плато – не более 13%.

Таксономическая структура подгольцовой авифауны в самых общих чертах сохраняется во всех горах азиатской Субарктики (Романов, 2010). Наиболее сходно соотношение ведущих таксономических групп в подгольцовой авифауне Урала, плато Путорана, гор Якутии и Корякского нагорья (табл. 2, 3).

Т а б л и ц а 1

Число видов в авифаунах подгольцового пояса гор азиатской Субарктики

Горы азиатской Субарктики	Показатели	
	суммарное число гнездящихся и вероятно гнездящихся видов	представленность гнездящихся в каждом регионе видов от общего числа гнездящихся в горах азиатской Субарктики (%)
Корякское нагорье	52	51
Колымское нагорье	34	33
Горы Якутии	48	47
Анабарское плато	14	13
Плато Путорана	52	51
Приполярный и Полярный Урал	61	59

Воробьинообразные везде составляют большинство (50–71%) видового состава. Далее следует «сборная» группа, объединяющая в разных сочетаниях представителей ржанкообразных (9–21%), гусеобразных (6–12%), соколообразных (5–10%).

Соотношение доли видов разных фаунистических комплексов в подгольцовой авифауне гор азиатской Субарктики представлено в табл. 4, 5. Особую региональную специфику придают виды европейского типа фауны, встречающиеся лишь в подгольцовом поясе Приполярного и Полярного Урала, а также виды китайского типа фауны, встречающиеся только в восточной половине цепи гор азиатской Субарктики – в горах Якутии, в Колымском и Корякском нагорьях. Более того, в Колымском нагорье виды китайского типа фауны (с долей участия около 15%) составляют одну из трех наиболее значимых по доле участия фаунистических групп.

Широко распространенные виды и виды сибирского типа фауны в подгольцовом поясе почти всех гор азиатской Субарктики относятся к фаунистическим группам, наиболее значимым по доле участия. Виды арктического типа фауны составляют третью по значимости группу в подгольцовой авифауне плато Путорана. Восточнее, в горах Якутии, Колымском и Корякском нагорьях третью по значимости группу составляют представленные в разных долях виды арктического и китайского типов фауны. Западнее, на Урале третью по значимости группу составляют представленные в равных долях виды арктического

Таблица 4

Число видов различных типов фаун в авифаунах подгольцового пояса гор азиатской Субарктики (ГАС)

Тип авифауны	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Кольмское нагорье	Корякское нагорье	Всего в ГАС
Арктический	6	13	7	7	4	9	15
Сибирский	25	21	4	23	15	18	42
Европейский	6	–	–	–	–	–	6
Китайский	1	–	–	4	5	5	7
Тибетский	–	–	–	–	–	1	1
Широко распространенные	23	18	3	14	10	18	31
Американский	–	–	–	–	–	1	1
Итого	61	52	14	48	34	52	103

Таблица 5

Соотношение авифаунистических комплексов в авифаунах подгольцового пояса гор азиатской Субарктики (ГАС) (в % от числа видов)

Тип авифауны	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Кольмское нагорье	Корякское нагорье	Всего в ГАС
Арктический	9,8	25,0	50,0	14,6	11,8	17,4	14,7
Сибирский	41,0	40,4	28,6	47,9	44,1	34,6	40,5
Европейский	9,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	5,8
Китайский	1,6	0,0	0,0	8,3	14,7	9,6	6,8
Тибетский	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,9	0,9
Широко распространенные	37,8	34,6	21,4	29,2	29,4	34,6	30,4
Американский	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,9	0,9
Итого	100	100	100	100	100	100	100

и европейского типов фауны. В подгольцовой авифауне Анабарского плато, занимающего в цепи гор азиатской Субарктики наиболее высокоширотное положение, максимальна доля видов арктического происхождения.

Основу авифауны подгольцового пояса всех рассматриваемых регионов, за исключением Анабарского

плато, составляют в различном сочетании виды трех географо-генетических групп: широкораспространенные (21–41%), бореально-гипоарктические (23–43%) и бореальные (13–25%) (табл. 6, 7). На Анабарском плато – самом высокоширотном регионе в цепи гор азиатской Субарктики, соотношение наиболее значимых географо-генетических групп в структу-

Таблица 6

Число видов разных географо-генетических групп в авифаунах подгольцового пояса гор азиатской Субарктики (ГАС)

Географо-генетические группы	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Кольмское нагорье	Корякское нагорье	Всего в ГАС
Гемиярктические	3	5	2	4	1	5	8
Гипоарктические	5	11	2	6	1	7	12
Бореально-гипоарктические	14	15	6	12	11	16	23
Бореальные	12	6	–	12	8	7	23
Широко распространенные	25	11	1	12	10	13	32
Арктоальпийские	2	3	2	1	2	2	3
Альпийские	–	1	1	1	1	2	2
Итого	61	52	14	48	34	52	103

Таблица 7

Соотношение географо-генетических групп в авифаунах подгольцового пояса гор азиатской Субарктики (ГАС) (в % от числа видов)

Географо-генетические группы	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Кольмское нагорье	Корякское нагорье	Всего в ГАС
Гемиярктические	4,9	9,6	14,3	8,3	2,9	9,6	7,8
Гипоарктические	8,2	21,2	14,3	12,5	2,9	13,5	11,6
Бореально-гипоарктические	22,9	28,8	42,9	25,0	32,5	30,8	22,3
Бореальные	19,7	11,5	0,0	25,0	23,5	13,5	22,3
Широко распространенные	41,0	21,2	7,1	25,0	29,5	25,0	31,2
Арктоальпийские	3,3	5,8	14,3	2,1	5,8	3,8	2,9
Альпийские	0,0	1,9	7,1	2,1	2,9	3,8	1,9
Итого	100	100	100	100	100	100	100

ре подгольцовой авифауны особенно специфично. Подгольцовая авифауна Анабарского плато складывается из двух почти равных частей. Одна представлена бореально-гипоарктическими видами, а другая, «сборная» часть, объединяет в равных пропорциях гемиярктические, гипоарктические и арктоальпийские

виды. В подгольцовой авифауне Анабарского плато минимально (7%) участие широко распространенных видов, и отсутствуют бореальные.

Авифауна подгольцового пояса всех гор азиатской Субарктики демонстрирует переходный характер между лесным и гольцовым поясами. Иными сло-

вами, один из основных аспектов ее формирования связан с непосредственным встречным взаимовлиянием северо-таежной или лесотундровой авифауны нижней части горных склонов и гольцовой авифауны горных вершин. Она формируется в основном за счет достаточно активного проникновения в вертикальном направлении многих обитателей лесного пояса выше границы распространения древесной растительности. Число видов, проникающих в подгольцовый пояс «снизу», заметно больше и в региональных подгольцовых авифаунах и в подгольцовом поясе гор азиатской Субарктики в целом. При этом основу этой группы видов составляют не собственно дендрофилы, а виды птиц, экологически связанные с кустарниковой, кустарничковой и луговой растительностью (Воробьев, 1963; Кищинский, 1988; Естафьев, 1977; Романов, 1996, 2004, 2010). Преимущества именно таких видов при освоении подгольцовых ландшафтов в значительной мере предопределены повышенной мозаичностью этих местообитаний, где чередуются лесные опушки, разнотравно-осоковые луговины, кустарниковые куртины, небольшие заболоченные участки. Ландшафтно-биотопическая мозаичность подгольцовых ландшафтов существенно увеличивает видовое разнообразие авифауны подгольцового пояса, повышает разнородность ее генезиса и качественно сближает ее с авифаунами не только лесного, но и гольцового пояса. Дендрофильных видов в подгольцовой авифауне гор азиатской Субарктики немного, и распространение их, и без того крайне ограниченное, зачастую имеет точечный характер. На Приполярный Урал проникают лишь сероголовая гаичка, обыкновенный клест, щур, выюрок, снегирь (*Pyrrhula pyrrhula* L.) (Естафьев, 1977; Селиванова, 2002, 2008), на плато Путорана – кукушка и выюрок (Романов, 2010), в горы Якутии – выюрок, сероголовая гаичка, свиристель, щур, кедровка (Воробьев, 1963), в Колымское и Корякское нагорья – щур и кедровка (Кищинский, 1968, 1980).

Характерна региональная специфика видового состава вселенцев из лесного пояса в подгольцовый. В этом отношении наглядны, например, отличия плато Путорана от Колымского и Корякского нагорий, Верхоянья и хребта Черского, Приполярного Урала. Во-первых, в подгольцовый пояс Путорана не проникают многие виды, населяющие леса у подножий горных склонов, как самого плато, так и других рассматриваемых горных систем. Так, в состав подгольцовой авифауны гор Якутии, в отличие от путоранской, входят обыкновенная чечевица, сибирский жулан, черно-

головый чекан, щур, сероголовая гаичка, серый сокопуп, кроншнеп-малютка, свиристель (Воробьев, 1963), а в состав фауны гор северо-востока Сибири, за исключением последних пяти видов, входит также глухая кукушка (Кищинский, 1980, 1988). Во-вторых, в подгольцовой авифауне плато Путорана полностью отсутствует ряд птиц, широко распространенных по таежной зоне (или по некоторым обширным ее частям), но почти или абсолютно не заселяющих леса плато Путорана в силу удаленности региона от границ ареалов этих видов. В горах Якутии к числу таких видов относятся пятнистый конек, овсянка-ремез, кедровка (Воробьев, 1963), в горах северо-востока Азии (включая предыдущие виды) – сорока, соловей-красношейка, зеленая, корольковая и бурая пеночки, китайская зеленушка, дубровник (Кищинский, 1988), на Приполярном Урале – певчий дрозд (*Turdus philomelos* Brehm), луговой конек, луговой чекан, зяблик (*Fringilla coelebs* L.) (Естафьев, 1977).

Значительно меньше в авифауне подгольцового пояса гор азиатской Субарктики видов, спускающихся сюда из гольцов, расположенных выше. В подгольцовый пояс по открытым тундровым участкам проникают наиболее характерные обитатели гольцового пояса. Во-первых, это почти повсеместно демонстрируют представители собственно горного комплекса: тундряная куропатка и обыкновенная каменка, альпийский вид – американский конек. Во-вторых, аналогично ведут себя тундровые виды, экологически не связанные с горами, но распространенные при этом в гольцовых ландшафтах. Все эти виды проникают в подгольцовый пояс строго «сверху» на большей части горных территорий, где в нижней части высотного профиля хорошо выражен полноценный лесной пояс, например, на Приполярном Урале, в центральной и южной частях Путорана, в Центральном Верхоянье. Однако вектор их проникновения намного более произволен в северных окраинах горных массивов, где лесной пояс выклинивается, и участки равнинной тундры и лесотундры непосредственно смыкаются с ландшафтами подгольцового пояса. Здесь тундровые виды могут проникать в подгольцовый пояс, поднимаясь вверх, от подножий в горы, по более или менее однородному ландшафту. Эта закономерность выявлена для подгольцовой авифауны наиболее высокоширотных горных районов: на Полярном Урале (Головатин, Пасхальный, 2005), в северных окраинах плато Путорана (Романов, 1996) и Анабарского плато (Бабенко, 2007; Пospelов, 2007), на хребтах Полуосном и Кулар (Сыроечковский-мл. и др., 1996).

Общее ядро подгольцовой авифауны гор азиатской Субарктики составляют зимняк, белая и тундрная куропатка, сибирский пепельный улит, обыкновенная кукушка, краснозобый и американский коньки, горная и белая трясогузки, ворон, таловка, обыкновенная каменка, варакушка, бурый дрозд, обыкновенная и пепельная чечетки, овсянка-крошка. Все эти виды будучи более или менее обычными, одновременно участвуют в формировании подгольцовой авифауны почти всех горных стран азиатской Субарктики (в 5 из 6 регионов). Глобально повсеместный характер их распространения в этой обширной области Азии в какой-то мере нарушает лишь отсутствие зимняка, обыкновенной кукушки, горной трясогузки, таловки на Анабаре, американского конька и бурого дрозда – на Урале, краснозобого конька – в Колымском нагорье. Не столь повсеместно, но также достаточно широко распространены чирок-свистун, большой крохаль, дербник, сибирский пепельный улит, перевозчик, желтая трясогузка, обыкновенная чечевица, щур, полярная овсянка, лапландский подорожник. Каждый из этих видов одновременно участвует в формировании подгольцовой авифауны четырех из шести рассматриваемых горных стран (Романов, 2010).

Из 103 видов гнездовой авифауны подгольцового пояса гор азиатской Субарктики лишь 26 (25%) более или менее повсеместно формируют подгольцовую авифауну субарктических гор на всем протяжении от Приполярного и Полярного Урала до Корякского нагорья. Остальные (75%) входят в состав подгольцовых авифаун одной, двух, реже трех горных систем. Это связано с существенной региональной спецификой процесса формирования подгольцовой авифауны в каждом регионе, и вероятно, с пионерным этапом освоения подгольцовых ландшафтов многими «проникающими» видами, первые попытки которых освоить эти ландшафты пока увенчались успехом лишь в отдельных районах отдельных горных систем. Большинство ($n = 51$) регионально специфичных видов достаточно четко приурочены либо к западной половине цепи гор азиатской Субарктики (Урал, Путорана), либо – к восточной (от Верхоянья до Корякского нагорья). На западе таких видов больше ($n = 31$), на востоке – меньше ($n = 20$). Среди видов, формирующих подгольцовую авифауну только западных гор, можно назвать следующие: морянка, синьга, обыкновенный турпан, полевой лунь, хрустан, белохвостый песочник, полярная крачка, сибирский и луговой коньки, желтоголовая трясогузка, черногорлая завирушка, весничка, луговой чекан, чернозо-

бый и певчий дрозды, зяблик, тростниковая овсянка (*Emberiza schoeniclus* (L.)) и др. В составе подгольцовой авифауны только восточных гор находятся клектун (*Anas formosa* Georgi), каменушка, горбоносый турпан (*Melanitta deglandi* Bonap.), беркут, чеглок (*Falco subbuteo* L.), монгольский зук, американский пепельный улит, глухая кукушка, полевой жаворонок (*Alauda arvensis* L.), кедровка, зеленая, корольковая и бурая пеночки, соловей-красношейка, китайская зеленушка, дубровник и др. Выявлено лишь пять видов (средний кроншнеп, кроншнеп-малютка, воронок, синехвостка, сибирская чечевица), область проникновения которых в подгольцовый пояс ограничена центральной частью азиатской Субарктики – плато Путорана и горами Якутии.

Приведенные выше сравнительные данные демонстрируют, что подгольцовая авифауна каждой горной страны азиатской Субарктики в целом формируется под непосредственным воздействием авифауны лесного пояса соответствующего региона, в связи с чем ее особенности в значительной степени определяются особенностями местной лесной авифауны.

В зоогеографическом отношении подгольцовая авифауна гор азиатской Субарктики имеет вполне определенные специфичные черты. И не только за счет собственной структуры авифауны, формируемой особым сочетанием видов, распространенных в лесных и горно-тундровых ландшафтах, но также видов в значительной степени экологически связанных именно с подгольцовыми ландшафтами: сибирским пепельным улитом, кедровкой (*N. c. kamtschatkensis*), щуром (*P. e. kamtschatkensis*) и, вероятно, кроншнепом-малюткой. Подгольцовый генезис, по мнению А.А. Кищинского (1980), имеют также соловей-красношейка, сибирская завирушка, обыкновенная чечевица, бурая пеночка, широко представленные в настоящее время в авифауне лесной зоны Северо-Восточной Сибири. Определенное тяготение к подгольцовым ландшафтам в пределах Полярного Урала и плато Путорана проявляет полярная овсянка (Головатин, Пасхальный, 2005; Романов, 2010).

Из специфических горных видов, генезис которых связан с обширной почти повсеместно горной Северо-Восточной Азией, в формировании подгольцовой авифауны особое место занимает сибирский пепельный улит. Этот кулик – единственный характерный вид почти всей цепи гор азиатской Субарктики (эндемик заенисейской ее части), ареал основного распространения которого почти точно совпадает с границами этой обширной горной области (Романов,

2008, 2010). Он не проникает лишь на Приполярный и Полярный Урал, но является самым типичным из повсеместно распространенных видов подгольцовой авифауны субарктических гор Якутии, а также более восточных – Колымского и Корякского нагорий (Воробьев, 1963; Кищинский, 1968, 1980, 1988; Андреев, 1980; Борисов и др., 1996). Высотный интервал вертикальной составляющей его ареала в этих горных системах 700–1500 м над ур. моря. В восточной (Корякское нагорье – Кищинский, 1988) и западной (плато Путорана) частях видового ареала верхний предел распространения вида ограничен высотами, близкими к 800 м над ур. моря. В горных ландшафтах Путорана сибирские пепельные улиты повсеместно населяют лесной пояс, и локально – подгольцовый и гольцовый пояса. Это отличает плато Путорана от Колымского и Корякского нагорий, а также от горных хребтов Якутии, где сибирский пепельный улит, хотя и гнездится в лесном поясе (Поздняков, Гермогенов, 2002), но в целом наиболее характерен для подгольцового пояса (Воробьев, 1963; Андреев, 1980; Кищинский, 1988). Как на северо-западе, так и на северо-востоке своего ареала сибирский пепельный улит экологически неразрывно связан с прирусловыми галечниками на горных ручьях и реках с быстрым течением, множеством порогов и перекаатов. При этом он предпочитает окрестности обширных наледей или снежников (Кречмар, 1966; Поздняков, Гермогенов, 2002; Романов, 2006 б, 2008).

В подгольцовом поясе восточных гор азиатской Субарктики, простирающихся от Верхоянского хребта до Корякского нагорья, где широко распространен кедровый стланик (Куваев, 2006), формируется специфический комплекс видов. Этот комплекс состоит из кедровки (*Nucifraga caryocatactes kamtschatkensis* Vagr.-Ham.) и щура (*Pinicola enucleator kamtschatkensis* (Dyb.)), экологически и географически связанных с кедровым стлаником. Обе эти формы находят экологический оптимум в подгольцовых поясах гор, как Южной Якутии, так и северо-востока Сибири (Воробьев, 1963; Кищинский, 1968, 1980, 1988). Эти качественные отличия в формировании подгольцовых авифаун западных и восточных горных стран отражают пространственные различия в формировании авифауны в цепи гор азиатской Субарктики при движении с востока на запад.

Как показали результаты исследований Е.Е. Сыроечковского-мл. с коллегами (1996), горные листовенничные редколесья подгольцового пояса Полуосного кряжа – характерные местообитания кроншнепа-

малютки. В северной и средней частях Верхоянского хребта, наиболее подходящие для него долины рек, котловины и нижние части склонов, как правило, заняты хорошо развитой сомкнутой тайгой, мало пригодной для гнездования этого вида. На 200–300 км севернее, в подгольцовых редколесьях Полуосного кряжа предпочитаемые видом редколесные ландшафты распространены гораздо более широко, в частности в подавляющем большинстве речных долин на высотах 250–400 м над ур. моря. Поэтому участки с высокой численностью кроншнепа-малютки распространены здесь не отдельными изолированными островами, а равномерно на довольно больших площадях (Сыроечковский-мл. и др., 1996). На основании этого Е.Е. Сыроечковский-мл. с соавт. (1996) справедливо полагают, что естественный оптимум ареала вида находится не в горах Верхоянья, как считалось ранее (Воробьев, 1963; Лабути, 1959, Вепринцев и др., 1980, Labutin et al., 1982), а севернее, в подгольцовых редколесьях Северной Якутии. Возможно, кроншнеп-малютка с достаточно высокой плотностью населяет подгольцовые листовенничные редколесья и других гор азиатской Субарктики, которые пока еще слишком мало изучены. В пользу тесной связи этого вида куликов с горными листовенничными редколесьями, в том числе и подгольцовыми, свидетельствует также характер его распространения и на севере Средней Сибири (Бутев, 1983). Везде, где в этом регионе кроншнеп-малютка был найден обычным на гнездовье на более или менее обширных территориях, местность представляла собой всхолмленные предгорья, гряды высоких холмов и увалов, и в целом ее можно было бы охарактеризовать как субарктическое низкогорье. Такая ситуация была выявлена в верховьях р.Кочечум и на водоразделе рек Мойеро и Виллой (Козлова, 1962), на севере Виллоевского бассейна, по Виллое-Хатангской и Виллое-Оленекской возвышенностям (Андреев, 1974), у восточных предгорий Путорана – на оз. Чиринда и в верховьях р. Котуй (Рогачева и др., 2008).

Таким образом, установлена высокая общность видового состава ($n = 103$), в том числе таксономической структуры гнездовой авифауны подгольцового пояса гор азиатской Субарктики. Наиболее схожие (61–65% одинаковых видов) подгольцовые авифауны формируются в Корякском нагорье и в ближайших к нему горных системах, расположенных северо-западнее (горы Якутии) и юго-западнее (Колымское нагорье). В этой горной области азиатской Субарктики сформировалась наиболее однородная подгольцовая авифауна. Ее формирование, вероятно, тесно связано

со становлением так называемой берингийской лесотундры и ее горных дериватов, очень характерных для указанной территории и особенно восточной ее части (Кищинский, 1988).

Достаточно большое общее видовое разнообразие авифауны подгольцового пояса гор азиатской Субарктики, даже в экстремальных условиях внешней среды, сохраняет высокую потенциальную возможность успешного эволюционного развития горных сообществ и формирования горной авифауны в целом.

Ключевой фактор, определяющий закономерности формирования видового разнообразия подгольцовой авифауны, – региональная специфика современных экологических условий подгольцовых ландшафтов, позволяющая или наоборот исключаящая возможность проникновения туда горных или равнинных видов.

«Равнинный» элемент в процессе формирования подгольцовой авифауны гор азиатской Субарктики существенно повышает ее видовое разнообразие, разнородность ее генезиса, и в определенной мере качественно сближает ее с авифаунами сопредельных поясов и ландшафтов равнинных предгорий (Романов, 2010).

Обладая значительной вертикальной дифференциацией ландшафтов, горы азиатской Субарктики формируют высотную эшелонированную систему разнонаправленных путей пространственного распространения многих видов птиц. В частности, благодаря этому по ландшафтам подгольцового пояса происходит проникновение северных форм на юг, что повышает видовое разнообразие авифауны горных стран.

Формирование подгольцовой авифауны гор азиатской Субарктики на современном этапе – продукт сложного сочетания двух процессов. Во-первых, происходит взаимодействие сообществ птиц гольцового и горно-лесного поясов. Виды птиц, формирующие авифауну подгольцового пояса всех гор азиатской Субарктики, определяют ее самые общие черты и подчеркивают единство ее «двойного» генезиса на всей рассматриваемой части континента. Региональную

специфику создают многие виды, проникающие в подгольцовый пояс лишь некоторых горных систем азиатской Субарктики. Характерна нестабильность видового состава подгольцовой авифауны из-за существенной межгодовой изменчивости климатических и гидрологических условий. В случае направленных изменений условий внешней среды (например, потепления климата), в первую очередь следует ожидать активизацию динамики формирования подгольцовой авифауны. Это согласуется с мнением о молодости подгольцовой авифауны северо-востока Азии (Кищинский, 1988) и, вероятно, продолжающимся ее формированием в современную эпоху. Например, наблюдения на плато Путорана дают основание предполагать активизацию проникновения и дальнейшего освоения подгольцовых ландшафтов такими видами, как бурый дрозд, таловка, сибирская завирушка, синехвостка, полярная овсянка, овсянка-крошка. Участки подгольцового пояса, еще не заселенные этими видами, но потенциально наиболее пригодные для этого, расположены на западных, южных и частично северных окраинах плато. Здесь подгольцовый пояс занимает обширные пространства с большим разнообразием местообитаний и имеет наиболее оформленные черты целостного высотного пояса.

Во-вторых, происходит становление и распространение в горах азиатской Субарктики собственных, специфических для подгольцовых ландшафтов форм. Таких, например, как восточные стланиковые формы кедровки (*Nucifraga caryocatactes kamtschatkensis* Barr.-Ham.) и щура (*Pinicola enucleator kamtschatkensis* (Dyb.)), которые распространились из берингийской лесотундры к западу до Верхоянья. Кроншнеп-малютка освоил горы Якутии и низкогорья к западу до плато Путорана. Наиболее широко, от Корякского нагорья до Путорана, распространился сибирский пепельный улит. Никто из них не проник западнее до Урала. Области их основного обитания перекрываются в настоящее время в горах Якутии, где региональную авифауну формируют все виды птиц, специфические для подгольцовых ландшафтов гор азиатской Субарктики.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев А.В. К биологии сибирского пепельного улита // Новое в изучении, биологии и распространении куликов. М., 1980. С. 128–129.
- Андреев А.В., Докучаев Н.Е., Кречмар А.В., Чернявский Ф.Б. Наземные позвоночные Северо-Востока России. Магадан, 2006. 313 с.
- Андреев Б.Н. Птицы Вилюйского бассейна. Якутск, 1974. 311 с.
- Бабенко В.Г. Материалы по фауне птиц долин рек Фомич и Попигай (север Среднесибирского плоскогорья) // Русский орнитологический журнал. Т. 16. Экспресс-выпуск № 352. 2007. С. 446–457.

- Баранов А.А. Пространственно-временная динамика биоразнообразия птиц Алтай-Саянского экорегиона. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Красноярск, 2007. 49 с.
- Беме Р.Л., Банин Д.А. Горная авифауна Южной Палеарктики: эколого-географический анализ. М., 2001. 256 с.
- Борисов З.З., Исаев А.П., Яковлев Ф.Г., Борисов Б.З. Видовой состав летнего населения птиц в горах Центрального Верхоянья // Популяционная экология животных Якутии. Якутск, 1996. С. 80–91.
- Борисов Б.З., Борисов З.З., Исаев А.П. Климатические особенности и население гнездящихся птиц на макроструктурах гор Центрального Верхоянья // Влияние климатических и экологических изменений на мерзлотные экосистемы. Якутск, 2007. С. 218–224.
- Бутьев В.Т. Кроншнеп-малютка. // Красная книга РСФСР. Животные. М., 1983. С. 267–269.
- Вангенгейм Э.А. Перигляциальная зона и формирование фауны млекопитающих СССР в голоцене // История биогеоценозов СССР в голоцене. М., 1976. С. 92–101.
- Веprinцев В.Б., Лабутин Ю.В., Леонович В.В. К биологии кроншнепа-малютки // Новое в изучении биологии и распространении куликов. М., 1980. С. 133–135.
- Воробьев К.А. Птицы Якутии. М., 1963. 335 с.
- Гермогенов Н.И., Вартапетов Л.Г. Некоторые итоги и основные направления изучения фауны и населения птиц Средней Сибири и Якутии // Актуальные вопросы изучения птиц Сибири. Барнаул, 2010. С. 41–44.
- Головатин М.Г., Пасхальный С.П. Птицы Полярного Урала. Екатеринбург, 2005. 560 с.
- Голубчиков Ю.Н. География горных и полярных стран. М., 1996. 304 с.
- Дорогов В.Ф. Хищные птицы // Животный мир плато Путорана, его рациональное использование и охрана. Новосибирск, 1988. С. 72–88.
- Естафьев А.А. Птицы западного склона Приполярного Урала // Тр. Коми фил. АН СССР. № 34. Сыктывкар, 1977. С. 44–101.
- Зырянов В.А. Орнитофауна окрестностей оз. Нерангда // Животный мир плато Путорана, его рациональное использование и охрана. Новосибирск, 1988. С. 88–96.
- Кищинский А.А. Птицы Колымского нагорья. М., 1968. 184 с.
- Кищинский А.А. Птицы Корякского нагорья. М., 1980. 336 с.
- Кищинский А.А. Орнитофауна северо-востока Азии. М., 1988. 288 с.
- Козлова Е.В. Ржанкообразные. Фауна СССР. Птицы. Т. 2. вып. 1. часть 3. М.:Л., 1962. 433 с.
- Кречмар А.В. Птицы Западного Таймыра // Биология птиц. М.:Л., 1966. С. 185–312.
- Куваев В.Б. Флора субарктических гор Евразии и высотное распределение ее видов. М., 2006. 568 с.
- Лабутин Ю.В. Кроншнеп-малютка в Верхоянье // Орнитология. № 2. 1959. С. 111–114.
- Лобков Е.Г. Птицы Камчатки (география, экология, стратегия охраны). Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2003. 60 с.
- Матюшкин Е.Н. Европейско-восточноазиатский разрыв ареалов наземных позвоночных // Зоол. журн. Т. 55. Вып. 9. 1976. С. 1277–1291.
- Поздняков В.И., Гермогенов Н.И. Новые данные о гнездовании сибирского пепельного улита // Изучение куликов Восточной Европы и Северной Азии на рубеже столетий. М., 2002. С. 153–154.
- Поспелов И.Н. Орнитофауна западной части Анабарского плато // Биоразнообразие экосистем плато Путорана и сопредельных территорий. М., 2007. С. 114–153.
- Рогачева Э.В., Сыроечковский Е.Е., Черников О.А. Птицы Эвенкии. М., 2008. 754 с.
- Романов А.А. Птицы плато Путорана. М., 1996. 297 с.
- Романов А.А. Орнитофауна озёрных котловин запада плато Путорана. М., 2003. 144 с.
- Романов А.А. Аннотированный список видов птиц плато Путорана // Фауна позвоночных животных плато Путорана. М., 2004. С. 113–299.
- Романов А.А. Видовой состав, численность и ландшафтно-биотопическое размещение птиц в бассейне р. Северной // Изучение и охрана животных сообществ плато Путорана. М., 2006а. С. 9–70.
- Романов А.А. Фауна и население птиц центральной части котловины оз. Кета // Изучение и охрана животных сообществ плато Путорана. М., 2006б. С. 71–102.
- Романов А.А. Сибирский пепельный улит (*Heteroscelus brevipes*) на плато Путорана // Бюл. МОИП, отд. биол. Т. 113. Вып. 3. М., 2008. С. 12–17.
- Романов А.А. Закономерности формирования и динамики авифауны гор Азиатской Субарктики: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2010. 50 с.
- Романов А.А., Рупасов С.В., Журавлев Е.А., Голубев С.В. Птицы бассейна р. Курейка // Биоразнообразие экосистем плато Путорана и сопредельных территорий. М., 2007. С. 7–70.
- Рябицев В.К. Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири. Екатеринбург, 2001. 608 с.
- Селиванова Н.П. Современное состояние и распределение птиц в высотных поясах Приполярного Урала // Вестн. Ин-та биол. Коми фил. РАН. № 7. Сыктывкар, 2002. С. 10–13.
- Селиванова Н.П. Особенности фауны и структуры населения в горах Приполярного Урала // Мат-лы межд. конф. Горно-Алтайск, 2008. С. 180–185.
- Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны СССР. М., 1990. 728 с.
- Сыроечковский Е.Е.-мл., Волков С.В., Цоклер К., Стенсмюр М., Турахов С.Н. Птицы дельты Яны и прилежащих территорий // Отчет совместной экспедиции Международного центра по развитию территорий республики Саха (Якутия) и Арктической Экспедиции ИПЭЭ РАН. 1996. 105 с. (Неопубликованная рукопись).
- Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль. 1975. 222 с.
- Чернов Ю.И. Структура животного населения Субарктики. М., 1978. 167 с.
- Штегман Б.К. Основы орнитографического деления Палеарктики // Фауна СССР. Птицы. Т. 1. Вып. 2. М.:Л., 1938. 157 с.
- Labutin Y.V., Leonovich V.V., Veprintsev B.N. The Little Curlew *Numenius minutus* in Siberia. Ibis 124. 1982. P. 302–319.

AVIFAUNA OF THE SUBALPINE ALTITUDINAL BELT IN SUBARCTIC MOUNTAINS OF ASIA

A.A. Romanov

On the basis of own data and extensive literature analysis a comparison has been conducted of the avifaunas that occupy sub-alpine belt of subarctic mountains of Asia: Koryak and Kolyma uplands, mountains in Yakutia (Verkhoyanskiy, Cherskogo, Kular, Poluosny mountain ranges), Anabar and Putorana Plateaus, Polar and near-Polar Urals. In these regions the subalpine belt is situated between the alpine and forest belts and is marked by widespread presence of scrubs or dwarf trees in combination with areas of mountain tundra vegetation and groves of depressed trees. High similarity was revealed in taxonomic structure and species composition in fauna of breeding birds ($n = 103$) of the subalpine mountain belt in the subarctic mountains of Asia. The subalpine avifaunas of eastern regions (mountains in Yakutia, Kolyma and Koryak uplands) are the most similar, where the number of common species comprises 61–65%. The subalpine avifauna is transitional between avifaunas of the forest and alpine belts. It is formed mainly by penetration of many forest belt inhabitants above the tree-line. The great majority of bird species of the subalpine belt of subarctic mountains of Asia are not ecologically associated with mountains. Bird species of the nearby plains considerably increase species diversity of subalpine avifaunas and make the latter qualitatively similar with avifaunas of both adjacent forest belt and landscapes of plains at foot-hills. Such (sub-) species as *Heteroscelus brevipes*, *Numenius minutus*, *Nucifraga caryocatactes kamtschatkensis* and *Pinicola enuleator kamtschatkensis* breed mostly in the subalpine belt, and *Luscinia calliope*, *Prunella montanella*, *Carpodacus erythrinus*, *Phylloscopus fuscatus* and *Emberiza pallasii* have big portions of their breeding ranges in this belt. The breeding range of only *Heteroscelus brevipes* almost completely coincides with boundaries of the vast region of subarctic mountains of Asia (it does not cover only the Urals).

Key words: avifauna, subarctic mountains of Asia, distribution, breeding range, subalpine altitudinal belt, shrub, forest altitudinal belt, mountain tundra.

Сведения об авторе: Романов Алексей Анатольевич – заместитель директора по науке Государственного природного заповедника Путоранский, докт. биол. наук (putorana05@mail.ru; nivicola@norcom.ru).

УДК 595.789

ФАУНА БУЛАВОУСЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ (LEPIDOPTERA, RHORALOCERA) КОСТРОМСКОЙ ОБЛАСТИ

С.А. Козлов, С.А. Алтухова

Приведены сведения о 90 видах дневных чешуекрылых, обнаруженных в Костромской обл. Материал был собран в 16 административных районах в период с 1980 по 2011 г., учтены также данные других исследователей. В аннотированном списке представлены сведения о местах находок видов. Даны рекомендации по включению булавоусых чешуекрылых в новое издание Красной книги Костромской обл.

Ключевые слова: булавоусые чешуекрылые, видовой состав, Костромская область.

Изученность булавоусых чешуекрылых в Костромской обл.

Костромская обл. – один из немногих регионов нашей страны, до сих пор не имеющих базового фаунистического списка чешуекрылых. Однако уже А.Н. Рождественский (Краткое географическое..., 1913) указывал, что насекомые здесь весьма разнообразны; более всего представителей жуков, бабочек, далее следуют представители других отрядов этого класса.

В период с 1912 по 1930 г. в Костромской губ. активную исследовательскую работу проводило Костромское научное общество по изучению местного края. Итоги исследований публиковались в виде сборников статей и отдельных монографий (Флейман, 2009). В одном из сборников была опубликована работа Н.К. Беляева (1920) «Список Macrolepidoptera, найденных в Нерехтском уезде, Костромской губернии», в которой приведены сведения о 62 видах Rhoralocera.

Работа Н.К. Беляева – единственная публикация по фауне чешуекрылых нынешней Костромской обл. В связи с этим авторы считают целесообразным привести ниже краткие сведения об этом исследователе.

В 1949 г. вышла книга «Растительность и животный мир Костромской области», в которой упомянуто несколько видов булавоусых: «махаон, боярышница, капустница, репница, брюквенница, лимонница, желтушка, ленточник тополевым, крапивница, траурница, шашечница, перламутровка и другие» (Торопова, 1949). Однако какие именно виды желтушки, шашечницы и перламутровки встречаются в этих краях не уточнено.

Заметим также, что в музее природы Костромской обл. находится коллекция насекомых И.М. Рубинского, собранная им в 1918–1926 гг. и насчи-

тывающая свыше 4000 экз. из различных регионов мира. Отсутствие расшифровки цифровых этикеток, а также плохая сохранность некоторых этикеток с текстовыми указаниями не позволяют узнать место сбора многих видов. По этой причине мы не использовали при написании статьи материалы коллекции И.М. Рубинского.

Краткие сведения о Н.К. Беляеве (в основном по: Московская энциклопедия ..., 2007)

Николай Константинович Беляев родился в 1899 г. в с. Протасово Нерехтского у. Костромской губ. в семье священника. Генетик, ученик С.С. Четверикова, брат известного генетика академика Д.К. Беляева. В 1917 г. окончил Костромскую гимназию и поступил в Петроградский технологический институт, но вскоре оставил его и работал в Костроме в мастерской биологических учебных пособий. Окончил биологическое отделение Московского университета в 1925 г. В том же году начал работать в лаборатории С.С. Четверикова. В 1928–1929 гг. работал в Институте экспериментальной биологии Наркомздрава РСФСР. В 1930 г. был вынужден уехать из Москвы под угрозой ареста, работал в Среднеазиатском (Ташкент) и Закавказском (Тифлис) институтах шелководства. В конце 1937 г. арестован и расстрелян. Оставил заметный след в истории отечественной генетики и шелководства. Исследовал генетику популяций дрозофилы, физиологические механизмы, лежавшие в основе фенотипической изменчивости признаков у бабочек. Изучал кариосистематику бабочек и генетику тутового шелкопряда. Похоронен на Введенском кладбище в Москве.

Краткие сведения о регионе исследований

Костромская обл. расположена в центре Нечерноземной зоны Европейской России, в бассейне Верх-

ней Волги и ее левых притоков – Костромы, Унжи и Ветлуги. На севере Костромская обл. граничит с Вологодской, на юге – с Ивановской и Нижегородской, на западе – с Ярославской, на востоке – с Кировской областями (Масалаев, 1973).

Климат области влажный умеренно континентальный с продолжительной холодной и снежной зимой и теплым, сравнительно коротким летом (Еремин, 1947).

На территории Костромской обл. расположены две возвышенности (Галичская и Северные Увалы) и две низменности (Костромская и Волго-Унженская). Земли под лесами и древесно-кустарниковой растительностью в области составляют 4644,3 тыс. га (77,1%), сельскохозяйственные угодья – 1023,7 (17,0%) (Земельные ресурсы ..., 2009).

Согласно лесорастительному районированию Нечерноземного центра, Костромская обл. расположена в подзоне южной тайги и северной полосе подзоны смешанных лесов, на ее территории выделено семь лесорастительных районов (Курнаев, 1982). На рисунке эти районы обозначены крупными цифрами.

22–25. Районы подзоны южной тайги Скандинавско-Русской провинции с елью европейской. Распространены преимущественно еловые, сосново-еловые и сосновые леса бореального типа. В настоящее время они в значительной степени заменены вторичным, мелколиственным лесом.

26–27. Районы подзоны южной тайги провинции востока Русской равнины. Преобладают субнеморальные ельники из ели сибирской с участием ели европейской и пихты сибирской. По песчаным речным террасам встречаются сосновые леса с примесью лиственницы Сукачева. В настоящее время довольно широко распространены березняки и осинники.

28. Район северной полосы подзоны смешанных лесов провинции востока Русской равнины. Ветлужско-Унженский район сложных ельников с липой в сочетании с субнеморальными ельниками, бореальными сосняками и ельниками. Среди еловых типов современных насаждений ельники с липой составляют около 30–35%, примерно столько же составляют субнеморальные ельники и столько же приходится на долю бореальных ельников – кисличников, брусничников и черничников.

Объекты и методы исследований

Исследования видового состава дневных чешуекрылых проводились авторами с 1980 по 2011 г. на территории Костромской обл. в 16 районах. Материал собирали стандартными способами (отлов энто-

мологическим сачком, выведение имаго из личинок, куколок). При составлении списка использованы также сборы С.А. Бородий, И.В. Ежова, И.С. Василенко, А.О. Ревизора, Л.А. Басалаевой, коллекционные материалы Костромского государственного университета им. Н.А. Некрасова, Эколога-биологического центра «Следово». Идентификацию видов проводили с помощью определителей и атласов (Львовский, Моргун, 2007; Guide..., 1997, 2000; Яхонтов, 1935; Koch, 1984; Novak, Severa, 1990; Sterry, Mackay, 2004). Краткие сообщения о проведенных исследованиях публиковались ранее (Козлов, Алтухова, 2007, 2010).

Места сбора материала на территории Костромской обл.

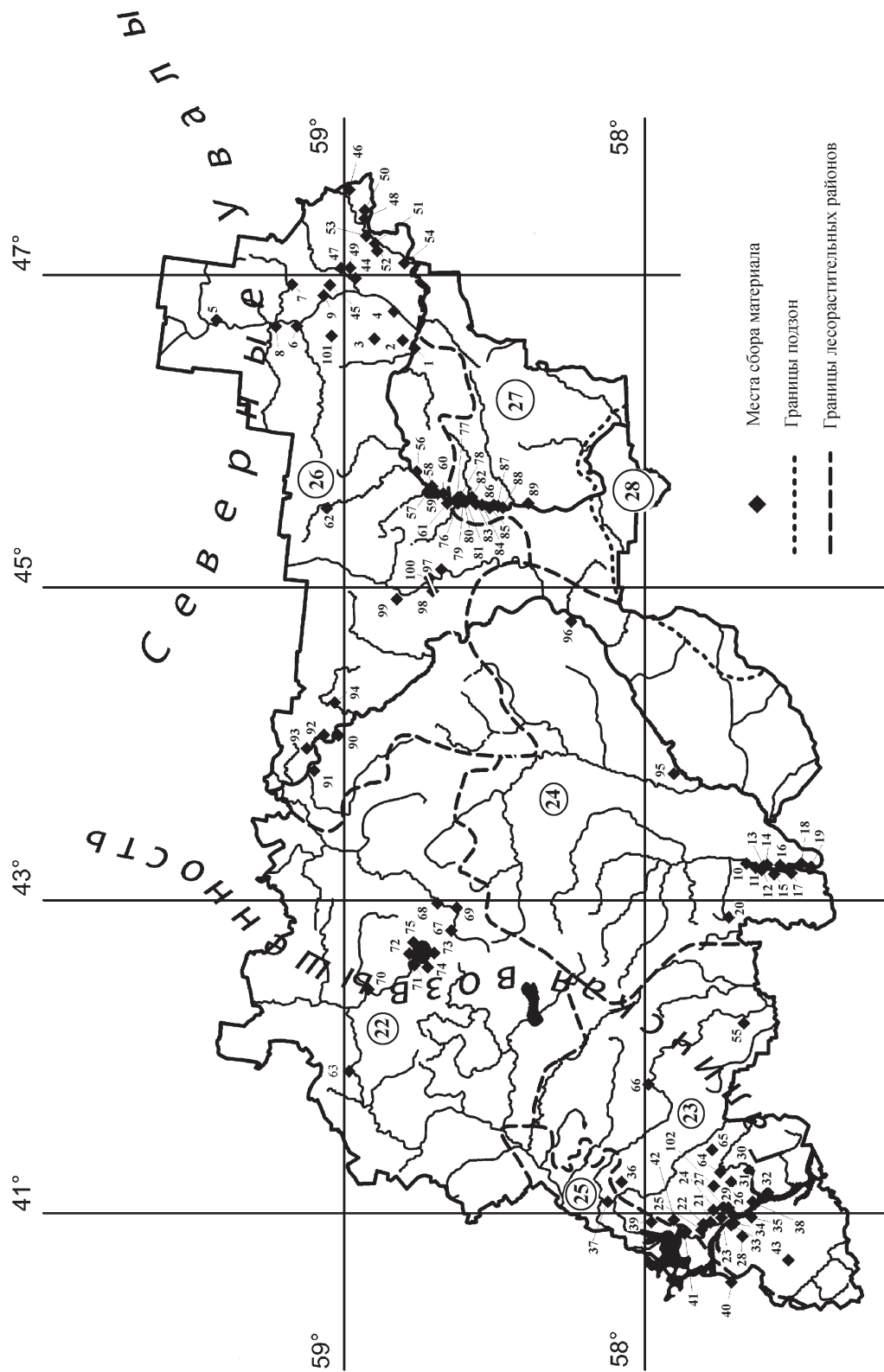
Места сбора материала указаны на топографической карте Костромской обл. (1997). Номер 101 указан после номера 9, номер 102 после номера 42 (рисунок).

Вохомский р-н: 1 – с. Малое Раменье, правый берег р. Ветлуга; **2** – оз. Святозеро; **3** – дер. Конница, р. Конница; **4** – дер. Плоская, рядом со старицей р. Вохма; **5** – пос. Талица, правый берег р. Вохма; **6** – 1,5 км на юг от с. Спас, левый берег р. Вохма; **7** – дер. Лажборовица, правый берег р. Лажборовица, а также дер. Лажборовица, берег р. Нюрюг; **8** – 2,8 км на юго-восток от пос. Воробьевица; **9** – пос. Приречный, левый берег р. Вохма; **101** – с. Покров.

Кадынский р-н: 10 – дер. Чапыги, правый берег р. Немда; **11** – 500–600 м ниже по течению р. Немда от дер. Чапыги, правый берег; **12** – устье р. Митьковка; **13** – дер. Текун, левый берег р. Немда; **14** – устье р. Ворша; **15** – дер. Новый Березовец, правый берег р. Немда, а также остров на р. Немда рядом с дер. Новый Березовец; **16** – устье р. Дубовка; **17** – с. Меленки, правый берег р. Немда; **18** – между дер. Хороброво и дер. Неверовка, левый берег р. Немда; **19**) с. Малое Волково, левый берег р. Немда; **20**) 2 км к югу от дер. Котлово, северная часть Котловского болота.

г. Кострома: 21 – пос. Первомайский, СНТ «Юбилейный»; **22** – совхоз «Волжский»; **23** – центральные районы города; **24** – дендропарк, а также посадский лес; **25** – Аганинская дубрава.

Костромской р-н: 26 – п. Колзовы горы; **27** – пос. Караваево; **28** – дер. Клобушнево; **29** – дер. Семеново, р. Сендега; **30** – с. Большое Андрейково, р. Сендега; **31** – окрестности дер. Теткиш, а также окрестности дер. Гридино; **32** – между дер. Гомониха и дер. Руны; **33** – пос. Малышково; **34** – пос. Средняя; **35** – окрестности дер. Филипповка, а также окрестности пос. Ильинское; **36** – 10 км на восток от дер. Миско-



Картохема Костромской обл. с точками сбора материала (мелкие цифры) и границами природных регионов. Нумерацию регионов см. в тексте. Крупные цифры обозначают номера лесорастительных районов

во, а также окрестности оз. Карасево; **37** – 6 км на северо-запад от дер. Мисково, выработанные торфяники; **38** – дер. Юрьевка, левый берег р. Волга; **39** – 10 км на север от дер. Крутик; **40** – окрестности дер. Василево (граница Костромской и Ярославской областей); **41** – пос. Прибрежный, а также 5 км на восток от пос. Прибрежный (рядом с городской свалкой); **42** – дер. Денисово; **102** – дер. Губачево.

Нерехтский р-н: 43 – дер. Пирогово.

Октябрьский р-н: 44 – дер. Заготскот; **45** – с. Ситцево; **46** – 15 км на юго-восток от с. Соловецкое; **47** – с. Боговарово, правый берег р. Ефремовка; **48** – пересечение р. Белая и дороги между деревнями Одеговы и Кокоры, пойма; **49** – с. Ильинское; **50** – дер. Кошелево; **51** – дер. Лебеди, правый берег р. Луптюг; **52** – дер. Калининки; **53** – левый берег р. Луптюг, 0,5 км выше по течению от дер. Лебеди; **54** – с. Луптюг, правый берег р. Луптюг.

Островский р-н: 55 – дер. Щельково.

Пыщугский р-н: 56 – окрестности дер. Михайловица, левый берег р. Ветлуга; **57** – устье р. Петровский Фердос; **58** – яр Стеклозавод Ветлуга, левый и правый берега; **59** – Гусевский яр, р. Ветлуга, левый и правый берега; **60** – Алексашинский яр, р. Ветлуга, левый и правый берега; **61** – дер. Бережок, правый берег р. Ветлуга; **62** – дер. Носково, левый берег р. Пыщуг;

Солигаличский р-н: 63 – окрестности дер. Калинино, правый берег р. Кострома.

Судиславский р-н: 64 – дер. Следово; **65** – окрестности дер. Лазарево.

Сусанинский р-н: 66 – окрестности дер. Домнино, а также северная часть Исуповского болота.

Чухломский р-н: 67 – с. Серапиха, берег р. Вига; **68** – дер. Гольцово, берег р. Вига; **69** – дер. Коровье, берег р. Вига; **70** – дер. Коровново, берег р. Воча; **71** – дер. Федоровское, берег р. Векса; **72** – дер. Ножкино; **73** – окрестности дер. Дудино, недалеко от оз. Чухломское; **74** – окрестности дер. Сенная; **75** – р. Святица, недалеко от оз. Чухломское.

Шарьинский район: 76 – яр Голодая, р. Ветлуга, левый и правый берега; **77** – 500 м ниже по левому берегу р. Ветлуга от Кривячского пляжа; **78** – Прудовский яр, левый берег р. Ветлуга; **79** – с. Старошангское, правый берег р. Ветлуга; **80** – 1,5 км вниз по правому берегу р. Ветлуга от с. Старошангское; **81** – Подлысовский пережат, правый берег р. Ветлуга; **82** – Коурчихинский яр, левый берег р. Ветлуга; **83** – Косихинский яр, р. Ветлуга, левый и правый берега; **84** – окрестности дер. Пищевка, правый берег р. Ветлуга; **85** – окрестности дер. Кучериха, правый берег р.

Ветлуга.; **86** – Яковлихинский яр, р. Ветлуга, левый и правый берега; **87** – Матвеевский яр, р. Ветлуга, левый и правый берега; **88** – с. Притыкино, Зубовская церковь, правый берег р. Ветлуга; **89**) Грязновская заводь, левый берег р. Ветлуга.

Кологривский р-н: 90 – дер. Бурдово; **91** – 5 км выше по течению р. Унжа от дер. Черменино; **92** – 5 км выше по течению р. Унжа от дер. Ужуга, левый берег; **93** – дер. Колохта; **94** – с. Княжая пустынь;

Макарьевский р-н: 95 – окрестности г. Макарьев.

Мантуровский р-н: 96 – окрестности с. Леонтьево.

Межевской р-н: 97 – 5 км на юг от дер. Губино; **98** – дер. Черемисская; **99** – с. Никола; **100** – с. Георгиевское.

Список булавоусых чешуекрылых Костромской обл.

Система и номенклатура булавоусых чешуекрылых приведена согласно Каталогу ... (2008). После названия вида следуют цифры, обозначающие места находок на территории Костромской обл. (рисунок). Виды, добавленные к списку Н.К. Беляева (1920), обозначены звездочкой (*). Виды, отмеченные в Каталоге ... (2008) для Европейского южно-таежного региона, как вызывающие сомнения и требующие подтверждения и теперь достоверно обнаруженные нами в Костромской обл., обозначены двумя звездочками (**). Виды, указанные в списке Н.К. Беляева (1920), нахождение которых не подтверждено к настоящему времени даются без номера, перед их названиями стоит тире с точкой (-). Встречаемость видов оценена по трехбалльной шкале: редок, нечаст, обычен. Время лёта видов указывалось по данным наблюдений авторов: н. – начало (первая декада месяца), с. – середина (вторая декада месяца), к. – конец (третья декада месяца).

Сем. Hesperiiidae - толстоголовки

1. * *Carcharodus flocciferus* (Zeller, 1847). **21**. Редок; н. июля.
2. * *Pyrgus alveus* Hübner, [1803]. **14**. Редок; с. июля.
3. *P. malvae* (Linnaeus, 1758). **23, 24**. Редок; с. мая, н. июня.
4. * *Heteropterus morpheus* (Pallas, 1771). **24, 43**. Редок; н. июня, н. июля, н. сентября.
5. *Carterocephalus palaemon* (Pallas, 1771). **24, 31, 43, 63**. Нечаст; к. мая, июль.
6. *C. silvicola* (Meigen, 1829). **40, 41, 43**. Нечаст; с. июня.

7. *Thymelicus lineola* (Ochsenheimer, 1808). **2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 11, 18, 24, 35, 44, 46, 47, 48, 52, 54, 56, 57, 58, 60, 61, 63, 66, 67, 68, 70, 75, 76, 77, 78, 79, 80, 81, 83, 84, 85, 87, 89, 90, 91, 94, 97, 98, 99, 100.** Обычен; с., к. июля, н. августа.

8. * *T. sylvestris* (Poda, 1761). **1, 3, 5, 7, 8, 9, 10, 11, 15, 16, 17, 18, 19, 44, 45, 47, 48, 51, 52, 54, 56, 57, 58, 62, 63, 67, 68, 73, 76, 77, 81, 82, 83, 84, 85, 86, 87, 88, 90, 93, 97, 99, 100.** Обычен; с., к. июля.

9. * *Ochlodes sylvanus* (Esper, 1777). **15, 16, 21, 77, 81, 86, 87, 88.** Нечаст; июль.

10. *Hesperia comma* (Linnaeus, 1758). **5.** Редок; к. июля.

Сем. Papilionidae – парусники

11. *Parnassius mnemosyne* (Linnaeus, 1758). **30, 31, 38, 55.** Нечаст; к. мая, с. июня.

12. *Papilio machaon* Linnaeus, 1758. **4, 15, 17, 18, 19, 21, 24, 32, 56, 60, 61, 100.** Обычен; к. мая, июль.

Сем. Pieridae – белянки

13. * *Leptidea reali* Reissinger, 1989. **56, 63, 66, 79, 80.** Обычен; с. июня, с., к. июля, н., с. августа.

14. *L. sinapis* (Linnaeus, 1758). **24.** Нечаст; к. мая.

15. *Anthocharis cardamines* (Linnaeus, 1758). **24, 38, 64.** Нечаст; с. мая.

16. *Aporia crataegi* (Linnaeus, 1758). **16, 22, 36, 59, 60, 64, 77, 89, 100.** Обычен; н. июня, июль.

17. *Pieris brassicae* (Linnaeus, 1758). **6, 21, 23, 24, 54, 72, 73, 74, 87.** Нечаст; с., к. июля, с. августа.

18. *P. napi* (Linnaeus, 1758). **1, 2, 3, 4, 5, 6, 8, 17, 18, 19, 23, 24, 28, 44, 45, 48, 51, 52, 53, 54, 56, 57, 58, 59, 60, 61, 63, 64, 67, 68, 69, 70, 71, 72, 74, 77, 78, 79, 81, 82, 83, 84, 85, 86, 87, 88, 89, 92, 100.** Обычен; н. мая, к. июня, июль, с. августа.

19. *P. rapae* (Linnaeus, 1758). **1, 5, 6, 8, 10, 11, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 21, 23, 24, 51, 56, 60, 67, 68, 69, 70, 71, 72, 74, 75, 76, 77, 78, 82, 86, 87, 88, 89, 95, 100.** Обычен; н. мая, с. июня, июль.

– *Pontia daplidice* (Linnaeus, 1758).

20. * *P. edusa* (Fabricius, 1777). **22, 28, 95, 96.** Нечаст; с. мая, н., к. июля.

– *P. callidice* (Hübner, [1800]).

21. * *Colias croceus* (Fourcroy, 1785). **42.** Редок; к. августа.

22. *C. hyale* (Linnaeus, 1758). **1, 5, 7, 21, 24, 26, 29, 45, 60, 95, 96, 99.** Нечаст; с. июня, с., к. июля, н., с. августа.

23. * *C. myrmidone* (Esper, [1777]). **38.** Редок; н. июня.

24. * *C. palaeno* (Linnaeus, 1761). **20.** Редок; н. июня.

25. *Gonepteryx rhamni* (Linnaeus, 1758). **2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 15, 16, 17, 18, 19, 44, 49, 54, 56, 57, 58, 59, 60, 61, 63, 64, 67, 68, 70, 73, 75, 76, 77, 79, 80, 82, 83, 85, 86, 87, 88, 90, 91, 92, 93, 94, 95, 97, 98, 99, 100.** Обычен; июль.

Сем. Lycaenidae – голубянки

26. *Thecla betulae* (Linnaeus, 1758). **23, 97, 98.** Нечаст; с. июля.

27. * *Quercusia quercus* (Linnaeus, 1758). **25.** Редок; с., к. июля, н. августа.

28. * *Nordmannia pruni* (Linnaeus, 1758). **24.** Редок; к. мая.

29. * *N. w-album* (Knoch, 1782). **61.** Редок; к. июля.

30. *Callophrys rubi* (Linnaeus, 1758). **20.** Нечаст; н. мая.

31. * *Lycaena alciphron* (Rottemburg, 1775). **41.** Редок; с. июля.

32. * *L. dispar* (Haworth, 1802). **7, 15, 21, 24, 47, 56, 77, 80, 83, 84, 86, 87, 90, 100.** Обычен; июль, с. августа.

33. *L. hippothoe* (Linnaeus, 1761). **77.** Нечаст; н., с. июля.

34. *L. phlaeas* (Linnaeus, 1761). **21, 24, 29, 36, 56.** Нечаст; н. июня, с., к. июля, н. августа.

35. *L. thersamon* (Esper, [1784]). **64.** Редок; июль.

36. * *L. tityrus* (Poda, 1761). **26, 31, 66.** Нечаст; н. июня, н. августа.

37. *L. virgaureae* (Linnaeus, 1758). **1, 2, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 15, 16, 17, 18, 19, 24, 30, 35, 44, 46, 48, 53, 54, 56, 57, 60, 61, 62, 68, 69, 70, 77, 80, 84, 85, 86, 87, 90, 91, 92, 93, 94, 97, 98, 99, 100.** Обычен; с., к. июля, н. августа.

38. * *Cupido minimus* (Fuessly, 1775). **41.** Редок; с., к. июля.

39. * *C. argiades* (Pallas, 1771). **4, 9, 17, 21, 26, 29, 58, 62, 72, 73, 77, 85, 86, 88, 89, 95, 98.** Обычен; с., к. июля, н. августа.

40. * *Celastrina argiolus* (Linnaeus, 1758). **41.** Нечаст; к. апреля, н. мая.

41. * *Maculinea alcon* ([Denis et Schiffermüller], 1775). **21, 24, 25.** Нечаст; к. июля.

42. * *M. arion* (Linnaeus, 1758). **22.** Редок; с., к. июля.

43. *Plebeius argus* (Linnaeus, 1758). **6, 7, 15, 21, 25, 39, 54, 63, 84.** Обычен; июль.

44. * *P. idas* (Linnaeus, 1761). **20.** Редок; к. июня.

45. * *P. optilete* (Knoch, 1781). **27, 30.** Редок; июль.

46.* *Aricia artaxerxes* (Fabricius, 1793). На территории России представлен подвидом subsp. *allous* Geuer, 1837. **21, 24, 26, 47, 68.** Нечаст; с., к. июля, н. августа.

47.* *A. eumedon* (Esper, [1780]). **23.** Редок; с. июня.

48. *Polyommatus amandus* (Schneider, 1792). **6, 7, 9, 10, 15, 23, 24, 26, 44, 45, 46, 47, 52, 53, 56, 57, 61, 79, 81, 84, 85, 86, 100.** Обычен; июль, н. августа.

49. *P. icarus* (Rottemburg, 1775). **6, 7, 9, 10, 15, 17, 18, 19, 21, 23, 24, 26, 28, 29, 44, 46, 52, 56, 58, 75, 79, 80, 86, 97, 98, 100.** Обычен; июль, н. августа.

50. *P. semiargus* (Rottemburg, 1775). **2, 3, 5, 6, 8, 9, 21, 23, 24, 44, 45, 46, 48, 51, 52, 54, 58, 63, 66, 67, 68, 70, 73, 74, 75, 77, 78, 86, 97, 100.** Обычен; к. мая, с., к. июня.

Сем. Nymphalidae – нимфалиды

51. *Apatura ilia* ([Denis et Schiffermüller], 1775). **5, 7, 14, 15, 17, 23, 32, 44, 54, 56, 58, 76, 89, 100.** Обычен; с., к. июля.

52. *Limenitis camilla* (Linnaeus, 1764). **15, 65.** Редок; с., к. июля.

53. *L. populi* (Linnaeus, 1758). **19, 36, 58, 89, 100.** Обычен; с., к. июля.

54.* *Neptis rivularis* (Scopoli, 1763). **65.** Редок; к. июля.

55. *Nymphalis antiopa* (Linnaeus, 1758). **23, 24, 70, 88, 100.** Обычен; июль.

56. *N. polychloros* (Linnaeus, 1758). **23.** Редок; с., к. июля.

– *N. vaualbum* ([Denis et Schiffermüller], 1775).

57.* *N. xanthomelas* (Esper, [1781]). **15, 16, 17, 18, 19, 24, 56, 58, 59, 60, 74, 76, 77, 78, 80, 83, 86, 89.** Обычен; с., к. июля.

58. *N. urticae* (Linnaeus, 1758). **1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 15, 17, 19, 21, 23, 24, 28, 44, 45, 46, 48, 49, 51, 53, 54, 56, 58, 63, 67, 68, 76, 77, 78, 83, 86, 87, 88, 89, 90, 99, 100.** Обычен; к. апреля, н. мая, к. июня, июль, август.

59.* *N. io* (Linnaeus, 1758). **3, 4, 6, 7, 8, 19, 23, 24, 61, 69, 70, 71, 73, 74, 75, 79, 84, 87, 97, 100.** Обычен; к. апреля, н. мая, к. июня, июль, август.

60. *Polygonia c-album* (Linnaeus, 1758). **5, 7, 15, 19, 23, 24, 44, 56, 57, 60, 61, 72, 74, 76, 78, 83, 85, 86, 87, 91, 94, 97, 99.** Обычен; к. июля.

61. *Vanessa atalanta* (Linnaeus, 1758). **21, 24, 29, 72, 74.** Обычен; к. июля, н., с. августа.

62. *V. cardui* (Linnaeus, 1758). **21, 28, 36, 75, 100.** Нечаст; с. июня, июль.

63. *Araschnia levana* (Linnaeus, 1758). **3, 17, 19, 21, 24, 28, 30, 44, 53, 54, 56, 61, 63, 70, 73, 74, 84, 85, 86,**

88, 90, 92, 96, 97, 98, 100. Обычен; н., к. мая, июль.

64. *Euphydryas aurinia* (Rottemburg, 1775). **22, 34, 40.** Нечаст; н. июня.

65. *E. matura* (Linnaeus, 1758). **22.** Нечаст; с. июля.

66. *Melitaea cinxia* (Linnaeus, 1758). **21, 38.** Нечаст; с. июня.

67.* *M. diamina* (Lang, 1789). **22.** Редок; с. июля.

68. *M. athalia* (Rottemburg, 1775). **16, 21, 77.** Нечаст; н., с. июля.

69.* *M. aurelia* Nickerl, 1850. **22, 41.** Нечаст; с., к. июля.

70. *Clossiana dia* (Linnaeus, 1767). **4, 7, 19, 21, 24, 25, 46, 54, 63, 67, 68, 70, 87, 90.** Обычен; с., к. июля.

71.* *C. eunomia* (Esper, [1799]). **20.** Редок; н. июня.

72. *C. euphrosyne* (Linnaeus, 1758). **41.** Нечаст; к. июня, н. июля.

73. *C. selene* ([Denis et Schiffermüller], 1775). **9, 21, 41, 44, 54, 77, 81, 83.** Нечаст; с. июля.

74. *C. titania* (Esper, [1793]). **11, 16.** Нечаст; н., с. июля.

75.* *Brenthis daphne* (Bergsträsser, 1780). **44.** Редок; с. июля.

76.* *B. ino* (Rottemburg, 1775). **1, 2, 3, 6, 7, 11, 14, 21, 24, 44, 46, 47, 48, 52, 53, 54, 56, 58, 61, 65, 68, 79, 80, 84, 85, 86, 87, 92, 99.** Обычен; июль.

77. *Issoria lathonia* (Linnaeus, 1758). **27, 33.** Нечаст; с., к. июля.

78. *Argynnis adippe* ([Denis et Schiffermüller], 1775). **7, 56, 57, 58, 92.** Нечаст; с., к. июля.

79. *A. aglaja* (Linnaeus, 1758). **1, 3, 4, 5, 6, 35, 54, 60, 67, 77, 78, 80, 86, 89, 91, 92, 94, 98.** Обычен; июль.

80. *A. laodice* (Pallas, 1771). **17, 22, 41, 102.** Нечаст; с. июля.

81. *A. niobe* (Linnaeus, 1758). **6, 7, 8, 27, 35, 60, 63, 68, 77, 78, 86, 88, 90, 97.** Обычен; с., к. июля.

82. *A. raphia* (Linnaeus, 1758). **1, 2, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 15, 16, 17, 27, 35, 44, 46, 48, 53, 56, 57, 58, 63, 65, 68, 70, 74, 85, 91, 92, 94, 96, 97.** Обычен; с., к. июля.

Сем. Satyridae – бархатницы

– *Pararge aegeria* (Linnaeus, 1758).

83. *Lasiommata maera* (Linnaeus, 1758). **11, 39, 89.** Редок; к. июня, с., к. июля.

84. *Coenonympha arcania* (Linnaeus, 1761). **41.** Редок; к. июня, н., с. июля.

85. *C. glycerion* (Borkhausen, 1788). **4, 7, 9, 15, 18, 19, 24, 44, 45, 49, 51, 52, 56, 57, 58, 63, 67, 68, 77, 80, 81, 83, 87.** Обычен; июль.

86. *C. pamphilus* (Linnaeus, 1758). 9, 21, 24. Не-
част; с. июня, июль.

– *C. tullia* (Müller, 1764).

87. *Aphantopus hyperantus* (Linnaeus, 1758). 1, 2, 3,
4, 5, 6, 7, 8, 10, 11, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 21, 44, 45,
46, 48, 50, 52, 53, 54, 56, 57, 58, 59, 60, 61, 63, 67, 68,
69, 71, 72, 74, 75, 76, 77, 78, 79, 80, 81, 83, 84, 85, 86,
87, 88, 89, 90, 94, 95, 98, 99, 100. Обычен; июль, н., с.
августа.

88. *Maniola jurtina* (Linnaeus, 1758). 1, 2, 4, 5, 6, 8,
9, 11, 15, 16, 17, 18, 19, 21, 24, 32, 44, 45, 48, 50, 52, 54,
56, 60, 61, 62, 63, 68, 70, 72, 75, 77, 80, 83, 86, 87, 89,
91, 92, 96, 100. Обычен; к. июня, с., к. июля.

89. * *Hyponephele lycaon* (Rotttemberg, 1775). 4, 5,
6, 19, 21, 83, 87, 90, 95, 97. Обычен; с., к. июля.

90. *Erebia ligea* (Linnaeus, 1758). 6, 11, 15, 16, 39,
44, 63, 70. Обычен; к. июня, с., к. июля.

**Охрана булавоусых чешуекрылых в Костром-
ской обл.**

Согласно постановлению администрации Ко-
стромской обл. от 3 августа 2009 г. № 286-а (Об
утверждении ..., 2009), среди булавоусых чешуе-
крылых (Lepidoptera, Rhopalocera) в Красную книгу
Костромской обл. занесены: *Papilio machaon* Lin-
naeus, 1758, *Parnassius mnemosyne* (Linnaeus, 1758)
и *Melitaea phoebe* ([Denis et Schiffermüller], 1775). В
Красной книге Костромской обл. им присвоены сле-
дующие категории: *Papilio machaon* Linnaeus, 1758 и

Parnassius mnemosyne (Linnaeus, 1758) – 1 (находящи-
еся под угрозой исчезновения виды), *Melitaea phoebe*
([Denis et Schiffermüller], 1775) – 3 (редкие виды) (Об
утверждении ..., 2009). Стоит однако отметить, что
вид *Melitaea phoebe* ([Denis et Schiffermüller], 1775),
согласно имеющимся у авторов данным, не обнару-
жен на территории Костромской обл.

К включению в следующее издание Красной кни-
ги Костромской обл. М.А. Клепиковым были допол-
нительно рекомендованы ряд видов дневных чешуе-
крылых, нахождение которых подтверждено сборами
последних лет: *Carcharodus flocciferus* (Zeller, 1847),
Pyrgus alveus (Hübner, [1803]), *Heteropterus morpheus*
(Pallas, 1771); *Lycaena tityrus* (Poda, 1761), *Maculinea
alcon* ([Denis et Schiffermüller], 1775), *Plebeius idas*
(Linnaeus, 1761); *Euphydryas aurinia* (Rottemburg,
1775), *Neptis rivularis* (Scopoli, 1763). Из последую-
щего издания Красной книги Костромской обл. им же
рекомендовано исключить: *Papilio machaon* Linnaeus,
1758 (Клепиков, 2010). Все материалы наших сборов,
которые легли в основу рекомендаций, приведены в
списке, представленном выше в настоящей статье.

Авторы выражают особую благодарность А.В.
Свиридову за ценнейшие консультации и помощь в
написании данной статьи, а также А.Л. Девяткину,
М.А. Клепикову, М.Г. Буш и А.В. Крупицкому за по-
мощь в определении видов, И.В.Ежову и С.А. Боро-
дий за предоставленную информацию.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беляев Н.К. Список Macrolepidoptera, найденных в Нерех-
тском уезде, Костромской губернии // Тр. Костром-
ского науч. об-ва по изучению местного края. Вып. 16.
Кострома, 1920. С. 90–94.
- Еремин Г. Географический очерк Костромской области.
Кострома, 1947. 74 с.
- Земельные ресурсы и биоресурсы суши Костромской
области [Электронный ресурс]. – URL: <http://bg-znanie.ru/article.php?nid=9539> (дата обращения 03.11.2009).
- Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России / Под. ред.
С.Ю. Синева. СПб.;М., 2008. 424 с.
- Клепиков М.А. Охраняемые и редкие виды чешуекрылых
(Insecta, Lepidoptera) Костромской области // Регионы
в условиях неустойчивого развития: материалы межд.
науч.-практ. конф. «Регионы в условиях неустойчивого
развития», Кострома–Шарья, 28–30 апреля 2010.
Кострома–Шарья, 2010. С. 398–402.
- Козлов С.А., Алтухова С.А. Фауна дневных чешуекрылых
(Lepidoptera, Rhopalocera) Костромской области // Проблемы и перспективы общей энтомологии: Тез.
докл. XIII съезда Русского энтомол. об-ва, Краснодар,
9–15 сентября 2007 г. Краснодар, 2007. С. 154.
- Козлов С.А., Алтухова С.А. Булавоусые чешуекрылые
(Lepidoptera, Rhopalocera) Костромской обл. // Регионы
в условиях неустойчивого развития. Мат-лы межд.
науч.-практ. конф. «Регионы в условиях неустойчивого
развития» (Кострома–Шарья, 28–30 апреля 2010). Т. II.
С. 404–408.
- Костромская область: топографическая карта. М., 1997.
64 с.
- Краткое географическое и историческое описание
Костромской губернии / Сост. А.Н. Рождественский.
Кострома, 1913. 58 с.
- Курнаев С.Ф. Дробное лесорастительное районирование
Нечерноземного центра. М., 1982. 118 с.
- Львовский А.Л., Моргунов Д.В. Булавоусые чешуекрылые
Восточной Европы. М., 2007. 443 с.
- Масалаев М.М. Физико-географическое положение и климат
Костромской области // Природа Костромской области и
ее охрана. Ярославль, 1973. Вып. 1. С. 19–31.
- Московская энциклопедия. Т. 1. Лица Москвы; Кн. 1: А–З /
Гл. ред. С.О. Шмидт. М., 2007. 640 с.
- Об утверждении перечней видов, занесенных в
Красную книгу Костромской области: Постановление
Администрации Костромской области от 3 августа 2009
г. № 286-а // Северная правда. Нормативные документы.
2009. № 33. 7 августа 2009.
- Торопова В. Фауна области. Кострома, 1949. С. 72–124.
- Флейман Е.А. Деятельность Костромского научного
общества по изучению местного края в 1917–1930 гг.

- [Электронный ресурс]. URL: http://costroma.k156.ru/text/html/kos_zem/vyp_1/fleyman.htm (дата обращения 16.11.2009).
- Яхонтов А.А. Наши дневные бабочки. Определитель. М., 1935. 160 с.
- Guide to the butterflies of Russia and adjacent territories / Ed. V.K. Tuzov. Sofia, Moscow, Vol. 1. Hesperiiidae, Papilionidae, Pieridae, Satyridae, 1997. 480 p.; Vol. 2. Libytheidae, Danaidae, Nymphalidae, Riodinidae, Lycaenidae, 2000. 580 p.
- Koch M. Wir bestimmen Schmetterlinge. Leipzig, Radebeul, 1984. 792 S.
- Novak I., Severa F. Motýli. Praha, 1990. 367 s.
- Sterry P., Mackay A. Butterflies and moths. L., 2004. 222 p.

Поступила в редакцию 11.10.11

THE FAUNA OF BUTTERFLIES (LEPIDOPTERA, RHOPALOCERA) OF THE KOSTROMA REGION

S.A. Kozlov, S.A. Altukhova

There is data on 90 species of butterflies found in the Kostroma region. The material has been collected from 16 districts during the period from 1980 to 2011, the data of other researchers is also considered. There is data on locations of species in the annotated list. Recommend to include species of butterflies in the new edition of the Red book of the Kostroma region. Keywords: butterflies, species composition, the Kostroma region

Keywords: butterflies, species composition, the Kostroma region.

Сведения об авторах: Козлов Сергей Александрович – студент факультета почвоведения МГУ (lepid-punk@mail.ru); Алтухова Светлана Александровна – ст. науч. сотр. Филиала ФБУ ВНИИЛМ «Центрально-европейская лесная опытная станция» (klos@klosnet.ru).

УДК 631.467.2:630*114.447(282.247.11)

НЕМАТОДЫ АЛЛЮВИАЛЬНЫХ ЛЕСНЫХ ПОЧВ ДОЛИНЫ р. ПЕЧОРА

М.М. Долгин, А.А. Кудрин, Е.М. Лаптева

Рассмотрен комплекс почвенных нематод пойменных лесов долины р. Печора, который включает 57 родов нематод, 13 из которых новые для Республики Коми. Показано, что сообщества почвообитающих нематод в пойменных лесных экосистемах северной тайги имеют обычный набор родовых таксонов с типичным для почвенных беспозвоночных вертикальным распределением по генетическим горизонтам почв. Нарастание степени увлажнения почв ведет к снижению таксономического разнообразия нематод. В трофической структуре лесных подстилок преобладают хищные и бактериотрофные формы нематод, в минеральных горизонтах повышается доля паразитических форм. Почвенные трофические сети исследованных биотопов высоко структурированы, характеризуются наличием большого количества пищевых связей и стабильностью.

Ключевые слова: нематоды, аллювиальные почвы, пойменные леса, долина р. Печора, северная тайга.

Одной из наиболее многочисленных и широко распространенных групп почвенных беспозвоночных животных по праву считают нематод (Соловьева, 1986). Благодаря широкому спектру питания и адаптивным возможностям нематоды оказывают прямое или косвенное влияние практически на всю почвенную биоту, внося существенный вклад в функционирование как почвы, так и экосистемы в целом (Vinciguerra, 1979; Ferris et al., 1998; Wilson, Kakouli-Duarte, 2009). Учитывая высокую значимость нематод в качестве вредителей культурных (сельскохозяйственных) растений (Кириянова, Кралль, 1969), исследователи в течение многих лет первоочередное внимание обращали на изучение фитопатогенных видов, несмотря на то что они составляют всего 20–40% от общего комплекса нематод, обитающих в почве (Павлюк, 1983; Armenddriz, Arpin, 1996; Neher, 2010).

Рассмотрению вопросов экологии свободноживущих нематод в почвах естественных биотопов посвящено значительно меньше работ (Neher, 2010). В первую очередь это касается комплексов нематод, обитающих в почвах пойменных экосистем, исследование которых носит фрагментарный характер (Ветрова, 1987; Романенко и др., 2008). Биотопы, формирующиеся в поймах рек, и биотопы водоразделов существенно различаются по экологическим условиям. Почвы пойменных террас благодаря затоплению паводковыми водами характеризуются специфическим «земноводным» режимом и особыми

чертами водно-воздушных свойств (Добровольский, 1991). Ежегодное отложение на поверхности поймы наилок (аллювия), развитие травянистой растительности, аккумулирующей большое количество азота и зольных элементов, способствуют обогащению аллювиальных почв элементами питания (Лаптева, Балабко, 1999) и обуславливают их высокую биогенность (Добровольский, 1968).

Цель данной работы заключается в выявлении особенностей качественного и количественного состава сообществ нематод в аллювиальных почвах, формирующихся в пойменных лесных экосистемах северной тайги.

Материал и методы

Исследования проводили в 2009 г. в долине среднего течения р. Печора на территории левобережной пойменной террасы в 45 км выше по течению от г. Печора (Республика Коми, Печорский р-н, северная тайга). На данном отрезке поймы сохранены небольшие по площади массивы осиново-березовых лесов с примесью ели и развитым травянистым напочвенным покровом.

Для изучения почвенных нематод были выделены участки, занимающие разные элементы рельефа центральной поймы и отличающиеся типом формирующихся аллювиальных почв, уровнем залегания почвенно-грунтовых вод и длительностью затопления в период весеннего половодья. Данные участки образуют естественный ряд по степени нарастания увлаж-

нения аллювиальных почв¹: ПП1 – вершина гривы, почва аллювиальная дерновая; ПП2 – выровненный участок поймы в неглубоком межгрядном понижении, почва аллювиальная луговая; ПП3 – глубокое межгрядное понижение, почва аллювиальная лугово-болотная. Все почвы формируются на суглинистом аллювии и отличаются от почв пойменных лугов наличием хорошо выраженного горизонта лесной подстилки А0, представленного полуразложившимися остатками листового и травяного опада, переплетенного корнями растений, под которым залегает хорошо структурированный гумусоаккумулятивный горизонт А1 (участки ПП1 и ПП2). На участке ПП3 гумусоаккумулятивный горизонт оглеен, что проявляется морфологически по наличию сизых и ржаво-охристых пятен на буром фоне, и слабо оструктурен.

Для оценки численности и таксономического состава нематод отбирали пробы почв с июня по сентябрь случайным образом из верхних наиболее заселенных горизонтов – А0 (глубина отбора 0–3 см) и А1 (глубина отбора 3–10 см) буром диаметром 3 см в 7-кратной повторности. Экстрагировали нематод в течение 48 ч в соответствии с модифицированным методом Бермана (Метлицкий, 1978), фиксировали в 4%-м растворе формалина и готовили временные и постоянные глицериновые препараты. Идентификацию нематод проводили до рода, эколого-трофические группы выделяли в соответствии с классификацией Ятса (Yeates et al., 1993), численность выражали в экз./100 см³ почвы. Полевую влажность почвы определяли гравиметрическим методом (Вадюнина, Корчагина, 1986). Таксономическая структура нематод приводится по «Freshwater nematodes: ecology and taxonomy» (Abebe et al., 2006).

При характеристике сообщества нематод использовали индексы, основанные на характере питания и типе жизненной стратегии (шкала *c-p*) – индекс зрелости (*MI*), индекс путей разложения органического вещества в пищевой сети (*CI*), структурный индекс (*SI*) и индекс почвенного богатства (*EI*). Формулы расчета приведены ниже.

$$MI = \sum V_i f_i, \quad (1)$$

где V_i – значение по шкале *c-p* *i*-го таксона; f_i – частота встречаемости *i*-го таксона.

$$CI = \frac{0,8Fu_2}{3,2(Ba_1 + Fu_2)} 100, \quad (2)$$

где Fu_2 , Ba_1 – функциональные гильдии нематод, деленные по Bongers (1990) и Yeates et al. (1993).

$$SI = \left(\frac{\sum k_s n_s}{\sum k_s n_s + \sum k_b n_b} \right), \quad (3)$$

$$EI = \left(\frac{\sum k_e n_e}{\sum k_e n_e + \sum k_b n_b} \right), \quad (4)$$

где n – численность функциональной группы нематод в пробе; k – коэффициент, соответствующий определенной функциональной группе по (Ferris et al., 2001).

Результаты и обсуждение

В совокупности в почвах пойменных лесов зарегистрировано 57 родов нематод, относящихся к 33 семействам. Наиболее представительны семейства Cephalobidae и Tylenchidae, каждое из которых включает 7 родов. Проведенными ранее исследованиями (Даниленко, 2000) в почвах разных биоценозов, занимающих водораздельные (пашня, луг, еловый, смешанный и лиственный лес, болото) и долинные (приречный ивняк) ландшафты в подзоне средней тайги Республики Коми, было выявлено 56 родов нематод. Таким образом, общий таксономический список нематод для Республики Коми на данный момент включает 69 родов, из которых 13, выявленных в аллювиальных почвах долины р. Печора, являются новыми для Республики Коми.

Наиболее сходны по таксономическому составу сообщества почвенных нематод участков ПП1 и ПП2, занимающих вершину гривы и неглубокое межгрядное понижение центральной поймы. Индекс Жаккара для них составляет $I_j = 0,76$. Комплекс нематод участка ПП3 более специфичен, что обусловлено резким переувлажнением почвы глубокого межгрядного понижения и преимущественным распространением здесь водных и влаголюбивых родов нематод.

В исследованном ряду почв наблюдается снижение таксономического разнообразия нематод. В почве вершины гривы (ПП1) отмечено 52 рода, в неглубоком межгрядном понижении (ПП2) – 49, а в глубоком межгрядном понижении (ПП3) – 42 рода почвенных нематод (табл. 1). Уменьшение разнообразия нематод по мере перехода от вершины гривы к глубокому межгрядному понижению обусловлено нарастанием

¹Классификация и диагностика почв проведена в соответствии с «Классификацией и диагностикой почв СССР» (1977).

Таблица 1

Таксономическое разнообразие нематод в аллювиальных лесных почвах долины р. Печора

Таксон	Участок, горизонт					
	ПП1		ПП2		ПП3	
	A0	A1	A0	A1	A0	A1
Отряд Enoplida Filipjev, 1929						
Семейство Alaimidae Micoletzky, 1922 <i>Alaimus</i> De Man, 1880	+	+	+	+	+	+
Отряд Triplonchida Cobb, 1920						
Семейство Diphtherophoridae Micoletzky, 1922 <i>Diphtherophora</i> de Man, 1880*	+	+	+	+	-	-
Семейство Pristomatolaimidae Micoletzky, 1922 <i>Pristomatolaimus</i> de Man, 1880	+	+	+	+	+	+
Семейство Tobrilidae Filipjev, 1918 <i>Tobrilus</i> Andrassy, 1959* <i>Epitobrilus</i> Tsalolikhin, 1981*	+	-	+	+	+	+
	-	-	-	-	+	-
Семейство Tripylidae de Man, 1876 <i>Tripyla</i> Bastian, 1865 <i>Trischistoma</i> Cobb, 1913*	+	+	+	+	+	+
	+	-	+	-	+	+
Отряд Dorylaimida Pearse, 1942						
Семейство Tylencholaimidae Filipjev, 1934 <i>Tylencholaimus</i> de Man, 1876	+	+	+	+	-	-
Семейство Dorylaimidae de Man, 1876 <i>Dorylaimus</i> Dujardin, 1845 <i>Laimydorus</i> Siddiqi, 1969 <i>Mesodorylaimus</i> Andrassy, 1959	+	+	-	+	+	+
	-	-	-	-	+	+
	+	+	+	-	+	+
Семейство Qudsianematidae Jairajpuri, 1963 <i>Eudorylaimus</i> Andrassy, 1959	+	+	+	+	+	+
Семейство Aporcelaimidae Heyns, 1965 <i>Aporcelaimus</i> Thorne & Swanger, 1936 <i>Aporcelaimellus</i> Heyns, 1965	+	+	+	+	-	+
	+	+	+	+	+	+
Отряд Mononchida Jairajpuri, 1969						
Семейство Anatonchidae Jairajpuri, 1969 <i>Iotonchus</i> Cobb, 1916* <i>Miconchus</i> Andrassy, 1958*	+	+	+	+	+	-
	+	+	+	+	+	+
Семейство Mononchidae Chitwood, 1937 <i>Mononchus</i> Bastian, 1865 <i>Clarkus</i> Jairajpuri, 1970 <i>Prionchulus</i> Cobb, 1916	-	-	-	-	+	+
	+	+	+	+	+	+
	+	+	+	+	+	+
Семейство Mylonchulidae Jairajpuri, 1969 <i>Mylonchulus</i> Cobb, 1916	-	-	+	+	-	-

Продолжение табл. 1

Таксон	Участок, горизонт					
	ПП1		ПП2		ПП3	
	A0	A1	A0	A1	A0	A1
Отряд Chromadorida Chitwood, 1933						
Семейство Achromadoridae Gerlach & Riemann, 1973 <i>Achromadora</i> Cobb, 1913	+	+	+	-	-	-
Отряд Desmodorida De Coninck, 1965						
Семейство Desmodoridae Filipjev, 1922 <i>Prodesmodora</i> Micoletzky, 1923	+	+	+	+	+	-
Отряд Monhysterida Filipjev, 1929						
Семейство Monhysteridae De Man, 1876 <i>Eumonhystera</i> Andr�ssy, 1981* <i>Monhystera</i> Bastian, 1865 <i>Monhystrella</i> Cobb, 1918*	+	+	+	+	+	+
	-	+	-	+	-	-
	+	-	+	-	-	-
Отряд Plectida Malakhov, 1982						
Семейство Plectidae �rley, 1880 <i>Plectus</i> Bastian, 1865 <i>Anaplectus</i> De Coninck & Stekhoven, 1933 <i>Wilsonema</i> Cobb, 1913	+	+	+	+	+	+
	+	+	+	+	+	+
	+	+	+	+	+	-
Семейство Metateratocephalidae Eroshenko, 1973 <i>Metateratocephalus</i> Eroshenko, 1973	+	+	+	+	+	+
Семейство Teratocephalidae Andr�ssy, 1958 <i>Teratocephalus</i> de Man, 1876	+	+	+	+	+	+
Семейство Bastianiidae de Coninck, 1935 <i>Bastiania</i> de Man, 1876	+	-	+	-	-	+
Отряд Rhabditida Chitwood, 1933						
Семейство Panagrolaimidae Thorne, 1937 <i>Panagrolaimus</i> Fuchs, 1930	+	+	+	+	+	+
Семейство Cephalobidae Filipjev, 1931 <i>Acrobeles</i> Linstow, 1877* <i>Acrobeloides</i> Cobb, 1924 <i>Cephalobus</i> Bastian, 1865 <i>Eucephalobus</i> Steiner, 1936 <i>Cervidellus</i> Thorne, 1937 <i>Chiloplacus</i> Thorne, 1937 <i>Heterocephalobus</i> Brzeski 1960	+	+	-	-	-	-
	+	+	+	+	+	+
	+	+	-	-	+	-
	+	-	-	-	-	-
	+	+	+	+	+	-
	+	+	+	+	+	+
	+	-	-	+	-	-
Семейство Rhabditidae �rley, 1880 <i>Rhabditis</i> Dujardin, 1845	+	+	+	+	+	+
Семейство Steinernematidae Filipjev, 1934 <i>Steinernema</i> Travassos, 1927*	+	-	-	-	-	-

Окончание табл. 1

Таксон	Участок, горизонт					
	ПП1		ПП2		ПП3	
	A0	A1	A0	A1	A0	A1
Семейство Tylenchidae Örley, 1880						
<i>Tylenchus</i> Bastian, 1865	+	+	+	+	-	-
<i>Filenchus</i> Andrassy, 1954	+	+	+	+	+	+
<i>Malenchus</i> Andrassy, 1968*	+	+	+	+	+	+
<i>Aglenchus</i> Andrassy, 1954	+	+	+	+	+	+
<i>Coslenchus</i> Siddiqi, 1978	+	-	+	+	+	+
<i>Gracilancea</i> Siddiqi, 1976	-	-	-	+	-	-
<i>Lelenchus</i> Andrassy, 1954	+	+	+	-	-	-
Семейство Anguinidae Nicoll, 1935						
<i>Ditylenchus</i> Filipjev, 1936	+	+	+	+	+	+
Семейство Belonolaimidae Whitehead, 1959						
<i>Tylenchorhynchus</i> Cobb, 1913	+	+	+	+	-	+
Семейство Tylenchulidae Skarbilovich, 1947						
<i>Paratylenchus</i> Micoletzky, 1922	+	+	+	+	+	+
Семейство Heteroderidae Filipjev & Schuurmans Stekhoven, 1941						
<i>Heterodera</i> Schmidt, 1871	+	+	+	+	+	+
Семейство Pratylenchidae Thorne, 1949						
<i>Pratylenchoides</i> Winslow, 1958	+	+	+	+	-	+
Семейство Hoplolaimidae Filipjev, 1934						
<i>Helicotylenchus</i> Steiner, 1945	+	+	+	+	-	-
Семейство Criconematidae Taylor, 1936						
<i>Mesocriconema</i> Andrassy, 1965*	+	+	+	+	-	-
Семейство Aphelenchoididae Skarbilovich, 1947						
<i>Aphelenchoides</i> Fischer, 1894	+	+	+	+	+	-
Семейство Aphelenchidae Fuchs, 1937						
<i>Aphelenchus</i> Bastian, 1865	+	+	+	+	+	+
Количество родов по горизонтам	51	44	46	44	38	35
Общее количество родов	52		49		42	

Примечание: «+» – наличие рода в данном биотопе; «-» – отсутствие рода, * – роды, впервые отмеченные в Республике Коми.

влажности и ухудшением аэрированности аллювиальных лесных почв. В каждом рассмотренном биотопе выявлено снижение таксономического разнообразия в минеральных горизонтах почв по сравнению с органогенными (табл. 1). Такая картина является характерной особенностью вертикального распре-

ления многих групп беспозвоночных в почвах наземных экосистем, в том числе и нематод (Павлюк, 1983; Даниленко, 2001; Груздева и др., 2006; Armenddriz, Agrin, 1996).

Из всей совокупности зарегистрированных таксонов представители шести родов (*Aglenchus*, *Eudory-*

laimus, *Plectus*, *Tripyla*, *Teratocephalus*, *Alaimus*) являются наиболее распространенными. Они встречались во всех типах аллювиальных почв во все сроки отбора без исключения. Остальные роды были приурочены к отдельным срокам и/или определенным типам почв.

Органогенные горизонты характеризуются максимальной численностью нематод во всех почвах, в минеральных горизонтах их численность становится в 1,1–9,0 раз меньше (рис. 1). В большей степени концентрирование нематод в горизонте лесной подстилки (A0) отмечено в почве участка ПП3, характеризующегося длительным сроком затопления паводковыми водами (2,0–2,5 мес) и близким стоянием грунтовых вод. Профиль лугово-болотной почвы в течение всего вегетационного сезона практически постоянно переувлажнен, и только в горизонте лесной подстилки наблюдается некоторая оптимизация водно-воздушного режима в летний период. Активное прогревание почвы в июле и подсушивание ее верхних горизонтов обуславливает всплеск численности нематод в этот период практически в 3,8 раза по сравнению с послепаводковым периодом. Второй максимум в сезонной динамике численности нематод в этом типе почвы отмечен в сентябре.

По сравнению с лугово-болотной почвой глубокого межгрядного понижения (ПП3) аллювиальная

дерновая почва вершины гряды (ПП1) наиболее заселена нематодами. Практически во все сроки отбора здесь отмечена максимальная численность, как в лесных подстилках, так и в гумусоаккумулятивных горизонтах (рис. 1), что определяется оптимальными условиями увлажнения (короткий паводковый период, глубокое залегание грунтовых вод), хорошей структурированностью и аэрированностью верхних горизонтов почвы в данном биотопе. К концу летнего периода наблюдается снижение численности нематод в горизонте A0 дерновой почвы, что, по всей видимости, связано с активной миграцией червей в гумусоаккумулятивный горизонт, обусловленной резким иссушением лесной подстилки в летний период 2009 г., характеризовавшийся недобором осадков. Однако в осенний период здесь так же, как и на участке ПП3, происходит всплеск численности нематод. Сходной динамикой характеризуется и участок ПП2, почва которого занимает промежуточное положение по условиям влажности в исследованном ряду. Увеличение численности нематод в сентябре, может быть обусловлено рядом причин: 1) накоплением летних генераций нематод; 2) выходом паразитических нематод из тканей растений в почву в связи с подготовкой растений к зиме; 3) увеличением количества осадков по сравнению с летним периодом (Даниленко, 2000).

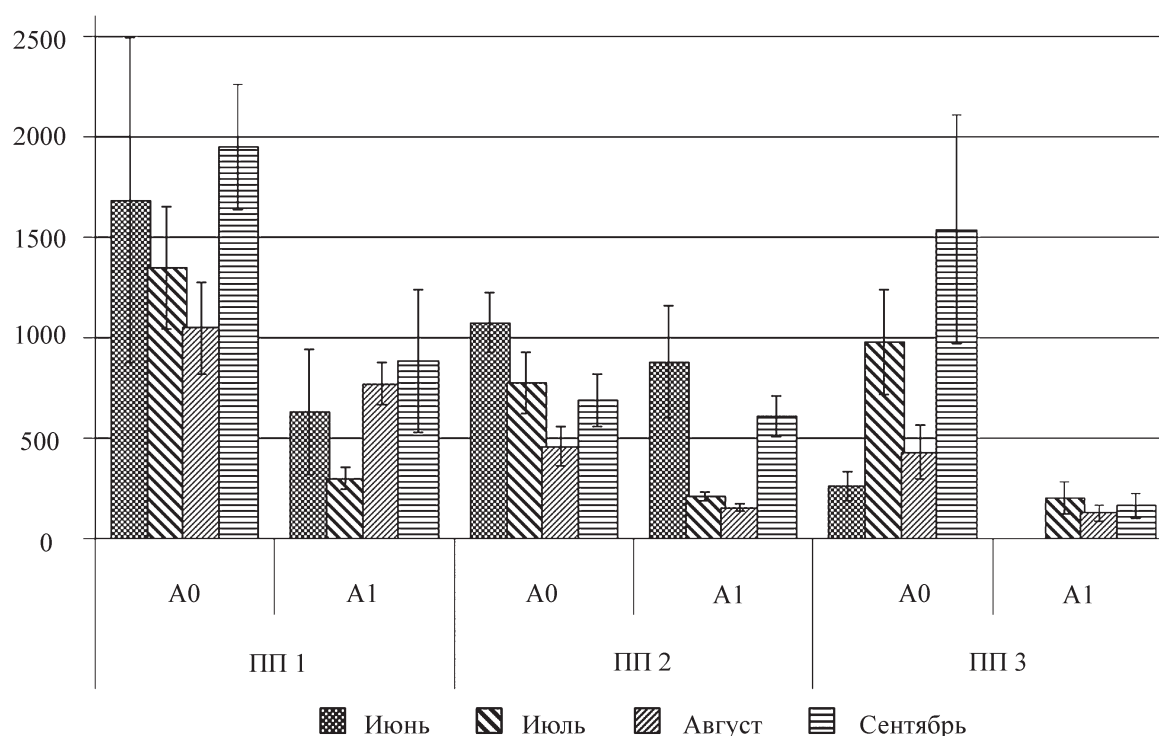


Рис. 1. Динамика численности (экз./100 см³) нематод в лесных подстилках (A0) и гумусоаккумулятивных горизонтах (A1) аллювиальных лесных почв долины р. Печора (ПП 1 – аллювиальная дерновая; ПП 2 – аллювиальная луговая; ПП 3 – аллювиальная лугово-болотная)

В трофической структуре сообществ почвенных нематод отмечены представители шести эколого-трофических групп (рис. 2). Доминирующее положение в лесных подстилках (A0) во всех исследованных биотопах занимают бактериотрофы и хищники. Преобладание нематод-бактериотрофов типично для целинных лесных почв (Даниленко, 2001; Груздева и др., 2006; Armenddriz, Arpin, 1996), высокая доля хищников может быть связана со сложностью трофических связей (Ferris et al., 2001; Ferris, Matute, 2003), обусловленной высокой биологической активностью аллювиальных почв пойменных лесов (Лаптева и др., 2005) и достаточно высокой численностью и разнообразием микроартропод в почвах пойменных лесных сообществ таежной зоны (Таскаева, 2009). При переходе от органогенных к гумусоаккумулятивным горизонтам происходят существенные изменения в трофической структуре сообществ нематод. Для почв участков ПП1 и ПП2 отмечено уменьшение доли хищных и увеличение доли паразитических форм, что тесно связано с различиями почвенных горизонтов по составу пищевых ресурсов. Благодаря хорошо развитому ярусу травянистых растений, основная часть корневой системы которых сосредоточена в верхней части гумусоаккумулятивного горизонта, подподстилочные минеральные горизонты аллювиальных дерновых и луговых почв, формирующихся в пойменных лесах долины р. Печора, способны обеспечить необходимым количеством пищи паразитические формы нематод.

Для хищных форм с глубиной уменьшается доступность пищевых ресурсов – более мелких нематод, коллембол, грибов и пр., основная масса которых сосредоточена в горизонтах лесных подстилок (Лаптева и др., 2005; Таскаева, 2009), где они участвуют в процессах трансформации и минерализации растительного опада. Доступностью пищевых ресурсов обусловлена и высокая доля бактериотрофов в структуре нематоценозов аллювиальных почв, характеризующихся более высокой численностью и разнообразием бактериальных комплексов по сравнению с почвами надпойменных террас и водоразделов (Полянская и др., 1995). В почве участка ПП3 наблюдается иная картина. С глубиной увеличивается доля хищных форм за счет преимущественного развития нематод рода *Mononchus* – влаголюбивых хищников, что может быть обусловлено как уменьшением доступности пищевых ресурсов для других трофических групп нематод, так и ухудшением условий аэрации почвы, к которым менее требовательны пресноводные нематоды.

Использование экологических индексов (табл. 2) для характеристики сообщества нематод показало следующее. Все нематоценозы, функционирующие в аллювиальных лесных почвах долины р. Печора, можно рассматривать в качестве сукцессионно устоявшихся, не подвергавшихся антропогенному воздействию. Об этом свидетельствуют высокие значения индекса зрелости *MI* (Bongers, 1990), варьирующие в зависимости от типа почвы и горизонта в пределах от 2,89 до 3,11. Полученные нами значения хорошо соотносятся с данными Д.Г. Даниленко (2001) и L. Hanel (1992), исследовавшими ненарушенные лесные биотопы.

Индекс *CI* позволяет судить о путях разложения органического вещества в трофической цепи. Высокие значения ($CI > 50$) указывают на преобладание грибного типа разложения, низкие ($CI < 50$) – на доминирование бактериального (Ferris et al., 2001). Как видно из табл. 2, в дерновой (ПП1) и луговой (ПП2) почвах пойменного леса преобладает бактериальный путь разложения. В лугово-болотной почве, по всей видимости, оба пути (бактериальный и грибной) выражены в равной мере, о чем свидетельствуют значения величины *CI*, близкие к 50 (табл. 2). Для исследованных нами сообществ нематод получены довольно высокие значения структурного индекса *SI* (табл. 2). Это обусловлено высокой численностью хищников и политрофов в трофической структуре рассмотренных нематоценозов, что указывает на наличие большого количества пищевых связей в пойменных экосистемах, сложную структуру сообществ нематод (Ferris, Matute, 2003) и соответственно их стабильность (Ferris et al., 2001). Графическое представление индексов *SI* и *EI* в двухмерной оси координат позволяет получить так называемый фаунистический профиль. Он состоит из четырех квадратов, характеризующих нарушенные (A), зрелые (B), деградированные (D) и структурированные (C) условия почвенной пищевой сети (Ferris et al., 2001). Согласно полученным нами данным, для аллювиальных лесных почв характерны зрелые и/или стабильные, структурированные почвенные трофические сети, соответствующие почвам с достаточно высоким отношением C/N (Ferris et al., 2001). Практически все значения индексов *EI* и *SI* попали в квадрат C, за исключением горизонта A1 аллювиальной луговой почвы (участок ПП2), для которого отмечено расположение индексов *EI* и *SI* в квадрате B (рис. 3).

Таким образом, в результате проведенных исследований установлен таксономический состав нематоценозов аллювиальных почв, формирующихся в пойменных осиново-березовых травянистых

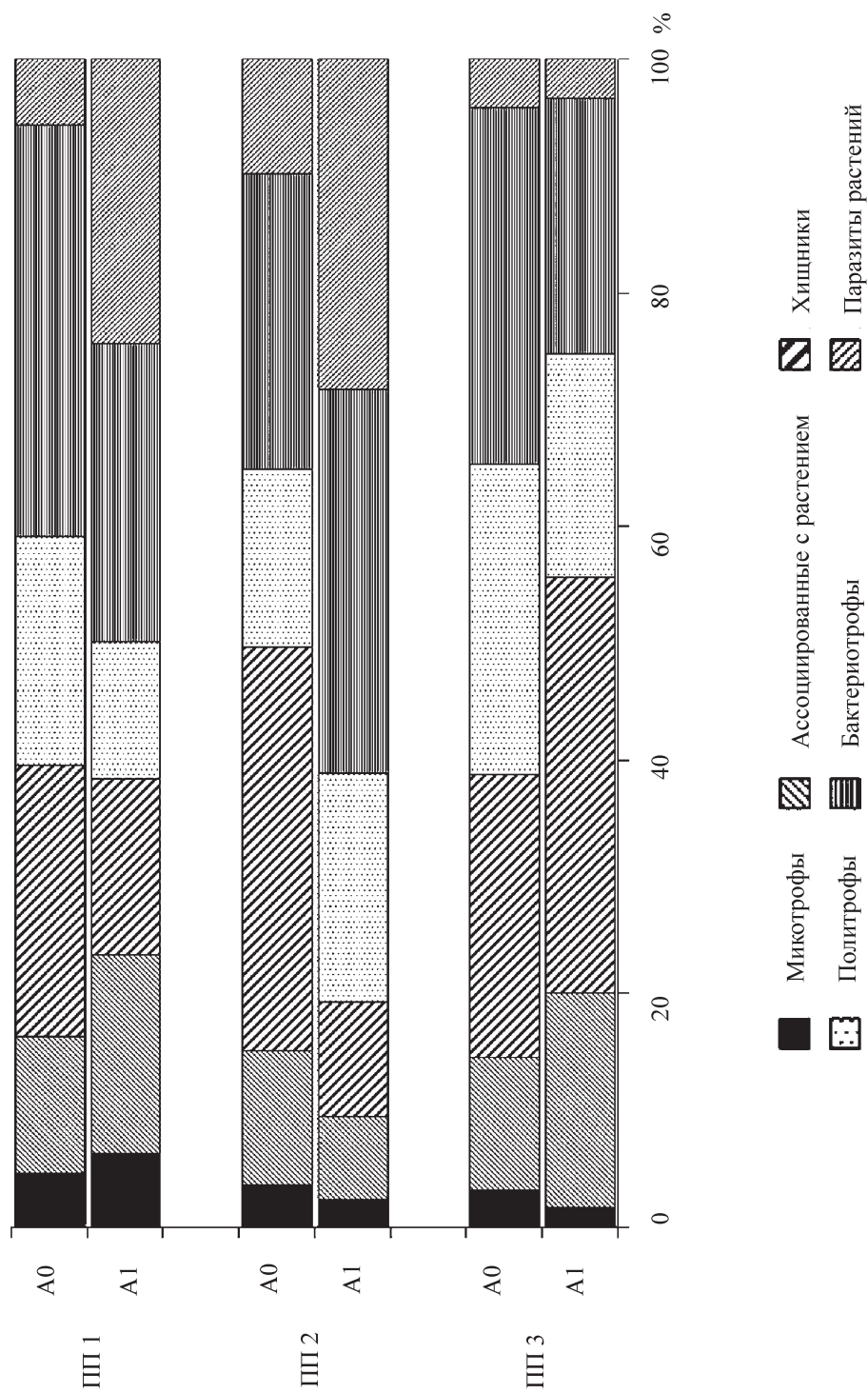


Рис. 2. Трофическая структура сообществ нематод в лесных подстилках (A0) и гумусоаккумулятивных (A1) горизонтах аллювиальных лесных почв долины р. Печора (условные обозначения те же, что на рис. 1)

Таблица 2

Экологические индексы сообществ нематод аллювиальных лесных почв долины р. Печора

Индекс	Участок, горизонт					
	ПП1		ПП2		ПП3	
	A0	A1	A0	A1	A0	A1
MI	2.93±0.28	2.89±0.05	3.06±0.13	3.06±0.13		3.11±0.05
EI	48±15	49±12	49±14	66±10	29±5	41±14
SI	91±2	87±2	92±1	90±3	94±1	95±2
CI	33±15	29±12	33±22	9±4	54±22	42±30

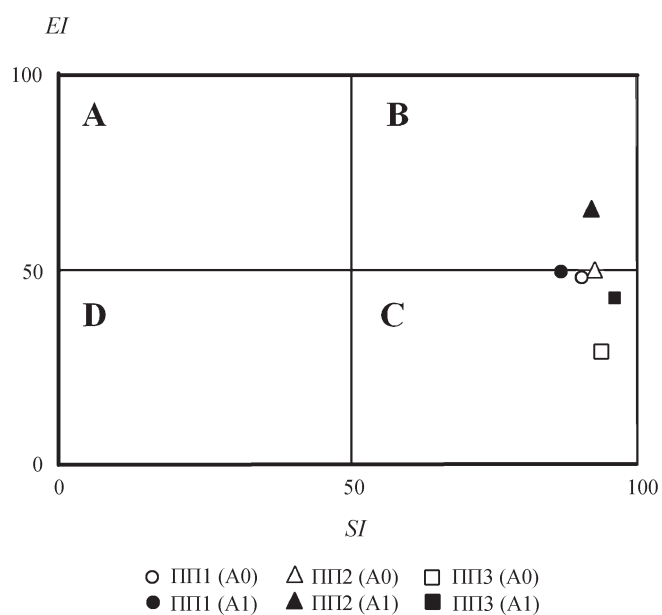


Рис. 3. Фаунистический профиль нематоценозов аллювиальных лесных почв долины р. Печора (условные обозначения те же, что на рис. 1)

лесах, занимающих различные элементы рельефа пойменной террасы долины р. Печора. В совокупности выявлено 57 родов почвенных нематод, 13 из которых являются новыми для Республики Коми. Исследованные нематоценозы имеют обычный набор родовых таксонов с типичным вертикальным распределением нематод по генетическим горизон-

там почв, высокой долей хищных и бактериотрофных форм в лесной подстилке (горизонт A0) и паразитов и бактериотрофов в минеральных горизонтах (горизонт A1). Нарастание степени увлажнения в почвах пойменных лесов ведет к снижению таксономического разнообразия сообщества нематод. Наиболее близки по составу нематодоценозы аллювиальных дерновых и аллювиальных луговых почв, формирующихся в условиях глубокого залегания почвенно-грунтовых вод (соответственно 2,5 и 1,0–1,5 м от поверхности почвы). Таксономический состав переувлажненной аллювиальной лугово-болотной почвы, развитой в глубоком межгрядном понижении центральной поймы (глубина залегания грунтовых вод 0,2–0,5 м), более специфичен, что обусловлено преимущественным распространением здесь представителей родов *Tobrilus*, *Epitobrilus*, *Mononchus*, адаптированных к условиям повышенной влажности почвенной среды. Комплексы нематод аллювиальных лесных почв могут быть охарактеризованы как сукцессионно устойчивые системы, функционирующие в условиях отсутствия антропогенного воздействия. Почвенные трофические сети высоко структурированы и отличаются наличием большого количества пищевых связей и стабильностью.

Авторы выражают искреннюю благодарность сотруднику КарНЦ Людмиле Ивановне Груздевой за помощь в определении и проверке материала.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы Президиума РАН «Выявление закономерностей формирования биоразнообразия, взаимосвязей макро- и микроорганизмов и их роли в трансформации органического вещества в почвах пойменных лесов европейского Северо-Востока» (Рег. № 09-П-4-1035).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вадюнина А.Ф., Корчагина З.А. Методы исследования физических свойств почв. М., 1986. 416 с.
Ветрова С.Н. Трофическая характеристика комплексов нематод в пойменных почвах // Почвенная фауна и почвенное

плодородие. Тр. 9-го Международного коллоквиума по почвенной зоологии. М., 1987. С. 515–517.
Груздева Л.И., Матвеева Е.М., Коваленко Т.Е. Фауна почвенных нематод различных типов леса заповедника

- Кивач // Тр. Карельского науч. центра РАН. Вып.10. Петрозаводск, 2006. С. 14–21.
- Даниленко Д.Г. Биоразнообразие и структура населения почвенных нематод подзоны средней тайги Республики Коми: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2000. 22 с.
- Даниленко Д.Г. Почвенные нематоды подзоны средней тайги Республики Коми // Фауна и экология беспозвоночных животных европейского Северо-Востока России. Сыктывкар, 2001. С. 71–78.
- Добровольский Г.В. Генезис, эволюция и охрана почвенного покрова пойм Нечерноземной зоны РСФСР // Научные основы оптимизации и воспроизводства плодородия аллювиальных почв Нечерноземной зоны РСФСР. М., 1991. С. 3–14.
- Добровольский Г.В. Почвы речных пойм центра Русской равнины. М., 1968. 296 с.
- Классификация и диагностика почв СССР. М., 1977. 224 с.
- Кирьянова Е.С., Кралль Э.Л. Паразитические нематоды растений и методы борьбы с ними. Т. 1. Л., 1969. 443 с.
- Лаптева Е.М., Балабко П.Н. Особенности формирования и использования пойменных почв долины р. Печоры. Сыктывкар, 1999. 204 с.
- Лаптева Е.М., Колесникова А.А., Таскаева А.А., Дегтева С.В., Виноградова Ю.А. Разнообразие микро- и мезофауны в аллювиальных лесных почвах средней тайги (на примере долины р. Сысола). Сыктывкар, 2005. 40 с.
- Метлицкий О.З. Динамические методы выделения нематод из почвы // Фитогельминтологические исследования. М., 1978. С. 77–89
- Павлюк Л.В. Сравнительный анализ нематодофауны березового и елового леса Малинского лесничества // Фауна и экология почвенных беспозвоночных Московской области. М., 1983. С. 20–30.
- Полянская Л.М., Добровольская Т.Г., Павлова О.С., Лысак Л.В., Звягинцев Д.Г. Микробные комплексы в разных типах биогеоценозов Окского заповедника // Микробиология. 1995. Т. 64. № 4. С. 540–547.
- Романенко Н.Д., Банников М.В., Кокорева А.А., Таболин С.Б. Зависимость фауны нематод от степени увлажнения фитоценозов левобережья Приокской поймы // Мат-лы XV всерос. совещ. по почвенной зоологии. М., 2008. С. 66–67.
- Соловьева Г.И. Экология почвенных нематод. Л., 1986. 247 с.
- Таскаева А.А. Коллемболы (Collembola) пойменных сообществ таежной зоны Республики Коми // Зоол. журн. 2009. Т. 88. № 9. С. 1055–1063.
- Abebe E., Andrassy I., Traunspurger W. Freshwater nematodes: Ecology and taxonomy. Cambridge, MA. 2006. 753 p.
- Armenddriz I., Arpin P. Nematodes and their relationship to forest dynamics: I. Species and trophic groups // Biol. Fertil. Soils. 1996. Vol. 23. P. 405–413.
- Bongers T. The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition // Oecologia. 1990. Vol. 83. P. 14–19.
- Ferris H., Matute M.M. Structural and functional succession in the nematode fauna of a soil food web // Applied Soil Ecology. 2003. V. 23. P. 93–110.
- Ferris H., Bongers T., de Goede R.G.M. A framework for soil food web diagnostics: extension of the nematode faunal analysis concept // Applied Soil Ecology. 2001. V. 18. P. 13–29.
- Ferris H., Venette R.C., van der Meulen H.R., Lau S.S. Nitrogen mineralization by bacterial-feeding nematodes: verification and measurement // Plant and Soil. 1998. V.203. P. 159–171.
- Hanel L. Soil nematodes in a meadow-spruce forest ecotone // Acta Societatis Zool. Bohemicae. 1992. Vol. 56. P. 265–278.
- Neher D.A. Ecology of plant and free-living nematodes in natural and agricultural soil // Phytopathology. 2010. Vol. 48. P. 371–394.
- Vinciguerra, M.T. Role of nematodes in the biological processes of the soil // Italian J. Zool. 1979. Vol. 46. № 4. P. 363–374.
- Wilson M.J., Kakouli-Duarte T. Nematodes as environmental indicators. Wallingford, UK, 2009. 326 p.
- Yeates G.W., Bongers T., de Goede R.G.M., Freckman D.W., Georgieva S.S. Feeding habits in soil nematode families and genera — an outline for soil ecologists // J. Nematol. 1993. Vol. 25. P. 315–331.

Поступила в редакцию 18.06.11

NEMATODES OF ALLUVIAL FOREST SOILS PECHORA RIVER

M.M. Dolgin, A.A. Kudrin, E.M. Lapteva

In article soil nematode complex of floodplain floodplain forests is examined. It includes 57 genera, 13 of which are new for Komi Republic. It is shown that soil nematode communities have typical taxonomic diversity and distribution in soil horizons. There is a decrease of taxonomic diversity with increase of soil moisture. In soil nematodes trophic structure of forest litter bacterial feeders and predators nematodes dominated, on mineral horizon there is increase of plant parasites feeders. Soil food web of studied biotopes is high structured and have high number of food links and stability.

Key words: nematodes, alluvial soils, flood plains, Pechora valley, north taiga.

Сведения об авторах: Долгин Модест Михайлович – зав. отделом экологии животных Института биологии Коми НЦ УрО РАН, докт. биол. наук (mdolgin@ib.komsc.ru); Кудрин Алексей Александрович – аспирант, лаборатория экологии наземных и почвенных беспозвоночных Института биологии Коми НЦ УрО РАН (allkudrin@gmail.com); Лаптева Елена Морисовна – зав. отделом почвоведения Института биологии Коми НЦ УрО РАН, канд. биол. наук (lapteva@ib.komisc.ru).

УДК 574.583.53

ОЦЕНКА СОВРЕМЕННОГО СОСТОЯНИЯ ЗООПЛАНКТОНА ЗАЛИВОВ БРАТСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Н.Г. Шевелева, Г.И. Поповская, М.В. Пастухов, В.И. Алиева

Дана качественная и количественная оценка состояния зоопланктона 26 заливов Братского водохранилища в июле–августе 2009 г. Коловратки и ракообразные представлены 35 видами и подвидами, относящимися к 23 родам, 16 семействам и 9 отрядам. Установлены доминирующие комплексы, общая численность и биомасса всего зоопланктона и его основных групп в заливах. Выделены места наибольших концентраций животного планктона и структурообразующие виды. Воды заливов Братского водохранилища относятся преимущественно к III классу умеренно загрязненных вод и только 2 залива ко II классу чистых вод. По биомассе планктона, структурным показателям и видам-индикаторам дана оценка трофического статуса заливов Братского водохранилища.

Ключевые слова: Братское водохранилище, заливы, зоопланктон, сапробность, трофность, численность, биомасса.

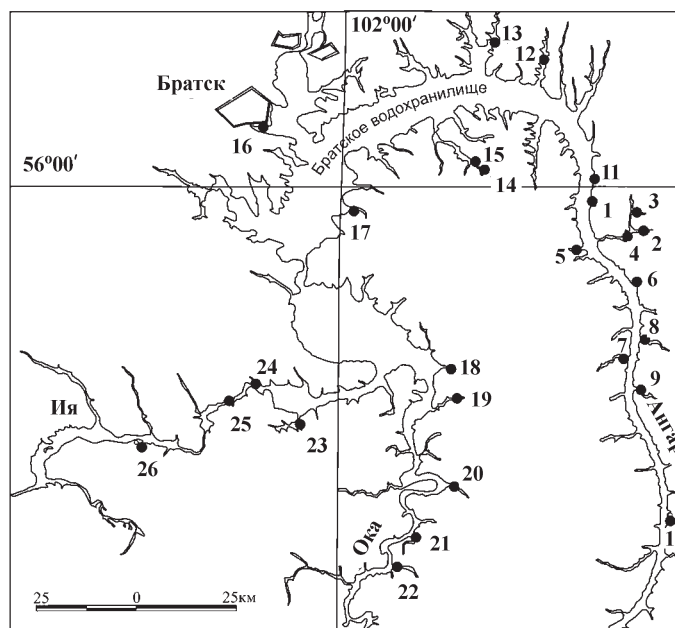
Исследования планктона заливов Братского водохранилища, расположенного на р. Ангара и заполненного преимущественно чистыми, холодными водами Байкала, проводили в летний период 2009 г. По зоопланктону Братского водохранилища имеется большое число работ, выполненных большей частью в 70–80-е годы прошлого столетия (Шульга, 1973; Башарова, 1978; Спиглазова, 1981). Планктон многочисленных заливов, которые образовались при создании Братского водохранилища, практически не изучен. Информация, полученная в 70-е годы (Спиглазова, 1981), имеется только по 3–4 заливам. При этом наиболее полно описан зоопланктон заливов Одисса, Калтук, Сухой Лог и Кежма-Кежемский. Два последних залива и стали объектом наших исследований.

Цель нашей работы – оценка современного состояния зоопланктона заливов Братского водохранилища, определение трофического статуса и качества воды рассматриваемых водоемов по биотическим показателям.

Материалы и методы

В работе использованы материалы по зоопланктону, собранные во второй половине июля – начале августа 2009 г. в 26 заливах Братского водохранилища (рисунок). Орудием сбора зоопланктона служила сеть Джели (диаметр входного отверстия 37,5 см, конус из мельничного газа (70 мкм)). Для подсчета биомассы зоопланктона мы брали значения индивидуального веса ракообразных и коловраток, ко-

торые использовали исследователи (Шульга, 1973; Башарова, 1978; Спиглазова, 1981) в работах по Братскому и другим водохранилищам Ангары. Для вновь появившихся видов (*Eubosmina crassicornis*) или видов, у которых значительно увеличился раз-



Картограмма расположения станций отбора проб в заливах Братского водохранилища. Заливы Ангарской части: 1 – Шумилово; 2 – Тарей; 3 – Травкина Баля; 4 – Баля; 5 – Озерная Баля; 6 – Бобровка; 7 – Карахун; 8 – Средний Баян; 9 – Верхний Баян; 10 – Подволочный; 11 – Пятый ручей; 12 – Большой Мамырь; 13 – Кежма-Кежемский; 14 – Кежма-Наратайский; 15 – Тарей; 16 – Сухой Лог. Заливы Окинской части: 17 – Ермаковка; 18 – Омский; 19 – Индобь; 20 – Аобь; 21 – Верхний Имбей; 22 – Топорок. Заливы Ийской части: 23 – Худобка; 24 – Силоть; 25 – Кантин; 26 – Добчур

мер тела (*Asplanchna priodonta*), были рассчитаны средние значения массы тела, по уравнениям связи длины тела и сырой массы (Балушкина, Винберг, 1979; Rutner-Kollisko, 1977).

На месте отбора проб зоопланктона определяли концентрацию кислорода, рН, температуру и прозрачность воды. Измерение температуры и рН водной среды проводили портативным измерителем «Water test» фирмы «Hanna Instruments», прозрачность воды определяли с помощью диска Секки, концентрацию растворенного кислорода – йодометрическим методом. Химический анализ макроэлементного состава вод выполнен в аккредитованном аналитическом центре ИГХ СО РАН с использованием стандартных методик (Руководство..., 1977).

Оценку качества воды заливов проводили по биологическому методу, т.е. по индикаторным животным организмам (Макрушин, 1974; Sladecsek, 1983). Структурообразующие виды определяли по процентному отношению численности (и биомассы) вида в анализируемой выборке к численности (и биомассе) всего сообщества. Структурообразующими считали представителей с относительной численностью и биомассой не менее 5%.

Результаты и обсуждение

Физико-химическая характеристика воды заливов Братского водохранилища в 2009 г.

Важными факторами функционирования планктонных организмов, влияющими на их видовой состав и биомассу, являются гидрохимические и гидрологические параметры среды, в которой они обитают. В точках отбора проб планктона определяли химический состав воды, а также ее термические и оптические характеристики (табл. 1).

Для вод заливов Братского водохранилища характерна малая минерализация, обусловленная питанием рек (Ангара, Ока, Ия). При некоторой неоднородности ионного состава этих рек наблюдаются общие химические характеристики вод заливов Ангарской, Окинской и Ийской частей Братского водохранилища – воды исследуемых водоемов гидрокарбонатные кальциевые. Значение рН вод заливов изменяется от слабокислого до слабощелочного. Наименьшие значения рН приурочены к заливам Окинской части водохранилища и связаны с влиянием кислых затопленных почв болотных массивов.

В поверхностных слоях воды заливов водохранилища содержание кислорода сохраняется достаточно высоким, благодаря процессам фотосинтеза, аэра-

ции, конвективного и динамического перемешивания. При выявленной температуре водных масс (табл. 1) насыщение воды кислородом составляет (в среднем по заливам) 88,2%. Минимальная температура воды зафиксирована в заливах, наиболее подверженных влиянию глубинных вод основного русла водохранилища. Значительное количество взвешенных веществ обеспечивает невысокую (менее 3 м) прозрачность вод большинства исследуемых заливов. Исключение составляют 5 заливов Ангарской части, прозрачность воды в которых превышала 6 м (табл. 1).

Зоопланктон заливов Братского водохранилища

В период исследований в заливах отмечено 35 видов и подвидов планктонной фауны, из них коловраток – 18, ветвистоусых – 13, веслоногих – 7 (табл. 2). Необходимо отметить, что только в заливах Ангарской части (Карахун, Средний Баян, Подволочный и Пятый ручей) присутствует байкальский эндемик *E. baicalensis*. Наибольшее число видов коловраток и ракообразных отмечено в Ангарской и Окинской частях (по 32), в Ийской части состав зоопланктона насчитывает только 26 видов. Зоопланктонное сообщество заливов Братского водохранилища характеризуется небольшим числом доминирующих видов, как по численности, так и по биомассе. Структурообразующее ядро составляют, в основном, 3–7 видов. Это, как правило, индикаторы эвтрофных вод: *P. dolichoptera*, *K. cochlearis*, *K. longispina*, *C. unicornis*, *P. sulcata*, *D. galeata*, *D. brachyurum*, *M. leuckarti*, *T. crassus*, *C. kolensis* (Андроникова, 1980, 1996; Семенченко, Разлуцкий, 2011; Karabin, 1985).

В Ангарской части водохранилища основу численности составляли коловратки и циклопы (табл. 3). Из коловраток наиболее многочисленными были *P. dolichoptera*, *C. unicornis* и *K. longispina*. Почти во всех заливах в структурообразующий комплекс входила *P. dolichoptera* (от 7 до 28% от общей численности). Относительно большой численности достигал *C. unicornis* (5–30%). *K. longispina* также входил в доминантное ядро зоопланктона, но его содержание не превышало 15% от всего сообщества зоопланктона. Плотность *K. cochlearis* (184 тыс. экз./м³ или 63% всей численности зоопланктона) была высокой только в заливе Сухой Лог. Другая коловратка *P. sulcata* присутствовала в планктоне всех заливов, численность ее была незначительна, за исключением заливов Кежма-Наратайский и Тарей (15 и 7% соответственно). Среди циклопов доминирующее положение занимали виды:

Таблица 1

Физико-химические параметры поверхностного слоя воды заливов Братского водохранилища

Номер залива	Залив	TDS, мг/дм ³	pH	Концентрация O ₂ , мг/дм ³	T, °C	Прозрачность, м
Ангарская часть						
1	Шумилово	122,1	8,2	9,95	14,0	2,1
2	Тарей	124,2	7,4	7,71	21,2	1,5
3	Травкина Баля	124,5	7,1	8,39	24,0	1,4
4	Баля	121,8	7,4	8,49	13,0	2,0
5	Озерная Баля	127,7	7,6	8,10	23,0	2,2
6	Бобровка	127,2	8,0	7,41	20,8	3,6
7	Карахун	127,2	7,9	7,01	23,4	6,2
8	Средний Баян	128,2	8,3	8,00	21,8	4,0
9	Верхний Баян	124,5	7,8	7,90	22,2	4,2
10	Подвoločный	125,3	8,7	8,39	20,4	6,5
11	Пятый ручей	128,5	7,5	7,51	21,4	1,8
12	Большой Мамырь	125,5	7,2	8,20	22,8	6,8
13	Кежма-Кежемский	130,3	7,2	7,02	22,6	2,3
14	Кежма-Наратайский	135,2	7,3	7,61	21,6	1,7
15	Тарей	139,0	6,7	8,49	22,0	2,0
16	Сухой Лог	131,9	6,3	8,78	15,8	6,8
Окинская часть						
17	Ермаковка	133,9	6,0	9,27	9,8	2,0
18	Омский	123,5	6,2	7,12	17,0	22
19	Индобь	108,5	6,3	7,12	21,0	3,7
20	Аобь	89,7	6,2	7,12	19,8	2,4
21	Верхний Имбей	91,5	7,1	8,00	21,0	2,8
22	Топорок	91,3	6,3	7,90	21,2	2,4
Ийская часть						
23	Худобка	89,2	8,8	9,00	21,0	1,3
24	Силоть	101,0	6,8	8,49	20,6	2,5
25	Кантин	72,2	7,6	6,73	21,4	2,0
26	Добчур	67,8	8,3	8,78	19,7	1,8

T. crassus, *C. vicinus* и *M. leuckarti*. Вид *C. kolensis* лидировал только в заливе Шумилово при температуре воды 14°C, составляя 83% от всего зоопланктона. Наиболее массовыми в заливах Травкина Баля, Карахун, Средний Баян, Пятый ручей и Сухой Лог был холодолюбивый *C. vicinus*, составляя от общей

численности и биомассы 11–41% и 10–28% соответственно. Из теплолюбивых циклопов преобладали *M. leuckarti* и *T. crassus* при лидировании последнего по численности в 10 заливах водохранилища. Вид *M. leuckarti* входил в состав доминантов только в двух заливах водохранилища: Б. Мамырь и Тарей

Окончание табл. 2

Таксон	Ангарская часть										Окинская часть					Ийская часть										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
Семейство Cyclopidae Dana, 1853	+	-	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cyclops vicinus</i> Ujjan, 1875	+	-	+	-	+	+	+	-	-	-	+	-	+	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>C. kolensis</i> Liljeborg, 1901	+	+	-	-	+	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus, 1857)	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Thermocyclops crassus</i> (Fischer, 1853)	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Примечание. Номера заливов соответствуют обозначениям на рисунке.

(23 и 19% по численности соответственно). Из 10 видов ветвистоусых количественные показатели видов рода *Daphnia* преобладали над показателями рода *Bosmina*. Как правило, *D. galeata* определяла биомассу зоопланктона во всех заливах Ангарской части. Относительная значимость в количественных показателях *D. cristata* (8–13% численности) была меньше, и только в заливе Тарей она составила половину величины общей биомассы. Виды *B. (E.) crassicornis* и *B. longirostris* входили в структурообразующий комплекс сообщества, при большей встречаемости и значимости по численности в заливах первого вида (табл. 2). *B. longirostris* обитал во многих заливах Ангары, но относительно большой плотности достигал только в заливах Озерная Баля и Баля (6 и 13 % от общей численности соответственно).

Размах колебаний численности зоопланктона в заливах Ангарской части незначителен (125–418 тыс. экз./м³). Исключение составляют только два залива – Тарей и Кежма-Кежемский (табл. 3). В первом заливе плотность коловраток и ракообразных очень низка и не превышает 70 тыс. экз./м³. Напротив, в заливе Кежма-Кежемский отмечена максимальная численность (648 тыс. экз./м³) по сравнению с другими заливами. Столь высокую плотность создавали мелкие коловратки *C. unicornis*, *P. dolichoptera* и *K. cochlearis*, которые в сумме достигали 325 тыс. экз./м³, составляя половину численности всего зоопланктона. Биомасса зоопланктона колебалась в больших пределах (от 0,9 до 11,8 г/м³) (табл. 3). По значениям биомассы зоопланктона заливы Ангарской части условно можно разбить на три группы (по классификации водоемов (Китаев, 2007)).

Первую группу (олиготрофные водоемы) составляют заливы (Тарей и Травкина Баля) с биомассой зоопланктона до 1 г/м³ (табл. 3).

Вторую группу (мезотрофные водоемы) составляют восемь заливов с биомассой зоопланктона до 4 г/м³ при абсолютном лидерстве *D. galeata* (табл. 3).

Третью группу (эвтрофные водоемы) составляют шесть заливов с биомассой зоопланктона до 16 г/м³ (табл. 3).

Сравнивая полученные количественные показатели по зоопланктону с данными за 1974–1978 гг. (Спиглазова, 1981) по заливам Кежма-Кежемский и Сухой Лог, следует отметить, что в настоящее время численность зоопланктона в этих заливах увеличилась на порядок, а биомасса в 3 раза. На высокие значения численности (465 тыс. экз./м³) и биомассы (4,2 г/м³) зоопланктона в Ангарской части в июле 2006 г. указывают Панкратов, Панасенков (2008). Увеличение

Таблица 3

Общая численность (N , тыс. экз./м³) и биомасса (B , г/м³) зоопланктона, количественные показатели групп (Rotifera, Cladocera, Copepoda), сапробность (S) воды по зоопланктону в заливах Братского водохранилища

Номер залива	S	Общая		Rotifera		Cladocera		Copepoda	
		N	B	N	B	N	B	N	B
Ангарская часть									
1	1,55	210,0	2,3	31,0	0,02	5,0	1,33	174	0,95
2	1,60	68,5	0,95	31,0	0,03	17,8	0,5	19,7	0,15
3	1,69	125,0	0,9	66,5	0,06	7,5	0,44	51,0	0,4
4	1,67	338,0	1,46	154,0	0,16	11,0	0,7	173,0	0,7
5	1,50	214,0	2,84	125,0	0,16	17,0	2,0	72,0	0,7
6	1,77	224,0	6,4	93,0	0,1	10,0	5,7	121,0	0,6
7	1,68	266,0	3,2	154,0	0,1	22,0	2,7	90,0	0,4
8	1,54	381,0	2,0	192,0	0,04	25,0	1,16	164,0	0,8
9	1,68	428,0	11,8	125,0	0,1	108,0	10,7	195,0	0,1
10	1,68	143,0	4,2	67,0	0,5	40,0	3,9	36,0	0,25
11	1,53	230,0	8,84	89,0	0,4	55,0	8,1	86,0	0,7
12	1,67	280,0	2,0	144,0	0,2	12,0	1,4	124,0	0,4
13	1,56	648,0	8,7	348,0	0,3	48,0	7,4	252,0	1,0
14	1,72	236,0	7,0	148,0	0,4	46,0	6,3	42,0	0,66
15	1,53	187,0	8,9	78,0	0,1	56,0	8,1	53,0	0,7
16	1,60	294,0	2,4	246,0	0,02	12,0	1,9	36,0	0,48
Окинская часть									
17	1,57	161,4	1,11	118,0	0,03	2,6	0,48	40,8	0,6
18	1,62	83,9	0,96	73,9	0,6	1,9	0,2	8,1	0,07
19	1,66	53,9	2,94	29,1	2,2	4,4	0,54	20,4	0,2
20	1,75	25,87	0,29	15,6	0,01	2,11	0,21	8,7	0,07
21	1,60	58,25	2,35	39,35	0,08	13,35	2,1	5,55	0,17
22	1,43	22,44	2,42	8,28	1,7	6,66	0,63	7,5	0,09
Ийская часть									
23	1,75	173,4	30,80	69,8	25,8	48,0	4,14	55,6	0,9
24	1,67	215,1	5,51	14,9	0,39	188,4	10,8	11,8	0,21
25	1,77	171,2	5,51	18,2	0,01	145,8	5,4	7,2	0,1
26	1,47	47,28	1,6	3,77	0,01	33,41	1,5	10,1	0,09

Примечание. Номера заливов соответствуют обозначениям на рисунке.

биомассы зоопланктона на верхнем участке Братского водохранилища в 2006–2007 гг. по сравнению с данными 1975 г. (Башарова, 1978) упоминалось нами

ранее. Эти изменения были вызваны перестройкой в структуре доминантного ядра (Шевелева, Пастухов, 2009). Высокие значения количественных показателей

зоопланктона в заливах связаны, возможно, и с таким фактором, как присутствие затопленной древесины. Большой массив несведенного леса в заливах способствовал обильному развитию лимнофильных и фитофильных беспозвоночных. Так, в заливах Рыбинского водохранилища, где затопленный лес простоял более 20 лет, биомасса эпифауны достигала более 100 г/м^3 (Авакян, Литвинов, Ривьер, 2002).

В Окинской части структурообразующий комплекс представлен 11 видами. Численность зоопланктона складывалась из коловраток. Относительная плотность в сообществе зоопланктона убывала в порядке *K. cochlearis*, *K. longispina*, *P. dolichoptera*. В трех заливах (Омский, Индобь и Топорок) доминирующим видом по биомассе (60, 73 и 70% соответственно) была *A. priodonta*. Из ветвистоусых во всех заливах лидировал только вид *D. galeata*, составлявший от 17 до 86% от общей биомассы зоопланктона. Четыре вида веслоногих ракообразных (*M. leuckarti*, *C. kolensis*, *E. graciloides* и *T. crassus*) входили в структурообразующее ядро в заливах Окинской части водохранилища. Так, *C. kolensis* доминировал только в заливе Ермаковка, где температура воды не превышала 10°C (табл. 1). Численность *E. graciloides* и *T. crassus*, как и предыдущего вида, составляла не более 17%.

Большее значение по численности имел *M. leuckarti*, входивший в доминантное ядро в заливах Омский, Аобь, Верхний Имбей. Биомассу зоопланктона в заливах создавали *D. galeata* и *A. priodonta*. В заливах Окинской части отмечены самые низкие количественные показатели зоопланктона. Так, численность фауны планктона колебалась от 22,44 до 161,40 тыс. экз./ м^3 , а максимальная биомасса не превышала 3 г/м^3 (табл. 3). По величинам биомассы зоопланктона один залив (Аобь) отнесен к ультраолиготрофным, два залива (Ермаковка и Омский) с биомассой около (или немногим более) 1 г/м^3 – к олиготрофным, оставшиеся заливы (Индобь, Верхний Имбей и Топорок) следует отнести к мезотрофному типу.

Доминирующее ядро в заливах Ийской части составляли, в основном, ветвистоусые (*D. cristata*, *D. galeata*, *B.(E.) crassicornis*, *D. brachiurum*, *C. sphaericus*). Веслоногие и коловратки в ядре фауны планктона представлены одним видом (*M. leuckarti* или *A. priodonta*). Господствующее положение, как по численности, так и по биомассе занимают ветвистоусые (при лидирующем положении по численности *B.(E.) crassicornis* и *D. galeata*). В двух заливах (Силоть и Кантин) они составляли более половины продуктивности зоопланктона. В заливе Худобка обильного

развития достигал *A. priodonta* (65 тыс. экз./м^3), что составило 37% от численности и 84% биомассы зоопланктона. Второе место по численности (5–55%) во всех заливах Ийской части занимал *B.(E.) crassicornis*. Необходимо отметить, что в начале 2000 г. у аспланхны (*Asplanchna*) в заливах Братского водохранилища отмечалось изменение размера, формы и пропорций тела. Если в 1980–1990 гг. по форме тела это был шар диаметром не более 250–330 мкм, то теперь эллипс (при одинаковой ширине длина особи колеблется от 1,25 до 1,35 мм). В планктоне заливов появился также *B.(E.) crassicornis*, размер взрослой самки составлял 0,8–1,0 мм (Шевелева, Пастухов, 2009). Возможно, с увеличением и разнообразием кормовой базы в заливах водохранилища этот вид вытеснил аборигена *B. longirostris*. Так, по данным В.П. Семенченко (1992), у *B.(E.) crassicornis* широкий спектр питания, он потребляет водоросли с большим размерным диапазоном. Интересно отметить, что единичные экземпляры *B.(E.) crassicornis* появились в Рыбинском водохранилище спустя 40 лет после его создания. Сейчас вид образуют плотные скопления на обширных акваториях Шекснинского плеса в условиях бóльшей минерализации и наличия проточности (Ривьер, 2010). По численности (около 200 тыс. экз./ м^3) зоопланктона заливы Ийской части водохранилища сравнимы с таковыми показателями заливов Ангарской части, за исключением залива Добчур, где численность составляла всего 47,28 тыс. экз./ м^3 . По величине биомассы ($30,8 \text{ г/м}^3$), зарегистрированной в заливе Худобка, он отнесен к гипертрофному классу. Заливы Силоть и Кантин с биомассами зоопланктона (11, 3 и $5,4 \text{ г/м}^3$ соответственно) могут быть охарактеризованы как эвтрофные, а залив Добчур – как мезотрофный (табл. 3).

Для оценки трофического статуса заливов Братского водохранилища использованы интегральные биомассы планктона и структурные показатели зоопланктона (Андроникова, 1996). В связи с тем, что в Ангарской части интегральные величины получены из показателей 16 заливов, где эти данные имели большой размах колебаний, нельзя однозначно говорить о трофности. Так, судя по отношению биомасс зоопланктона к фитопланктону, отношению биомасс ракообразных к биомассе коловраток, заливы Ангарской части характеризуются как олиготрофные. Значение биомассы зоопланктона и отношение биомасс хищного звена к мирному характеризует заливы как эвтрофные (табл. 4).

Более информативными эти показатели оказались в заливах Окинской и Ийской частях водохранили-

ща. В заливах Окинской части такие показатели, как биомасса фито- и зоопланктона, отношение биомасс зоопланктона и фитопланктона характерны для мезотрофного класса водоемов. Неинформативными были данные по отношению биомасс хищного звена и мирного, а также ракообразных и коловраток (олиготрофный и эвтрофный класс соответственно). Заливы Ийской части по биомассе зоопланктона и двум структурным показателям можно охарактеризовать как эвтрофные (табл. 4). Величины биомассы фитопланктона соответствуют мезотрофным водоемам, а отношение биомасс зоопланктона и фитопланктона – олиготрофным.

Значения индексов сапробности по заливам Братского водохранилища менялись от 1,43 до 1,77 (табл. 3). Эти результаты свидетельствуют о том, что воды большинства заливов по показателям зоопланктона характеризуются как умеренно загрязненные (III класс) с индексом сапробности 1,53–1,77 (табл. 3). Исключение составляют два залива (Озерная Баля и Топорок), которые относятся ко II классу чистоты вод с индексом сапробности (1,50–1,43).

Таким образом, видовое богатство зоопланктона в заливах Братского водохранилища представлено 35 таксонами рангом ниже рода, относящимися к 23 родам, 15 семействам и 9 отрядам.

В заливах Братского водохранилища доминирующими по численности и биомассе зоопланктона являются 8 видов коловраток, 6 – ветвистоусых, 5 – веслоногих. Виды-индикаторы эвтрофных вод составляют немногим более 50% (*K. cochlearis*, *K. quadrata*, *P. dolichoptera*, *P. sulcata*, *A. ecaudis*, *C. kolensis*, *M. leuckarti*, *T. crassus*, *C. sphaericus*, *D. brachyurum*). Структурообразующий комплекс, как правило, состоит из 3–6 видов. В заливах Ангарской части водохранилища численность и биомассу зоопланктона определяют коловратки (*P. dolichoptera*, *K. longispina*, *C. unicornis*) и ракообразные (*D. galeata*, *T. crassus*). В

Т а б л и ц а 4

Показатели биомассы и структуры планктона

Показатель	Заливы по участкам водохранилища		
	Ангарские	Окинские	Ийские
Биомасса фитопланктона, г/м ³	2,51±0,35	2,44±0,35	3,54±1,24
Биомасса зоопланктона, г/м ³	4,47±1,17	1,67±0,39	12,32±6,11
B_z/B_{ph}	2,02±0,51	0,67±0,12	3,4±0,15
B_3/B_2 , %	9,56±2,53	41,5±11,57	21,25±11,82
B_{crus}/B_{rot}	25±3,02	1,17±0,06	1,8±0,1

Примечание. B_{ph} – биомасса фитопланктона; B_z – биомасса зоопланктона; B_2 – биомасса мирного уровня; B_3 – биомасса хищного уровня; B_{crus} – биомасса ракообразных; B_{rot} – биомасса коловраток.

заливах Окинской части в доминирующее ядро входят *P. dolichoptera*, *K. longispina*, *K. cochlearis*, *D. galeata*, *M. leuckarti*. В заливах Ийской части основу зоопланктона составляют по количественным показателям ветвистоусые (*D. galeata*, *D. cristata*, *B. (E.) crassicornis*, *C. sphaericus*, *D. brachyurum*).

На основе таксономического состава коловраток и ракообразных, количественных показателей и их соотношений, общей численности и биомассы зоопланктона определен трофический статус заливов. Заливы по большей части характеризуются как мезотрофные с чертами эвтрофии. Исключение составляют 2–3 залива, которые предположительно отнесены к олиготрофным. Виды-индикаторы степени сапробности, как правило, хорошо соотносятся с показателями трофического типа водоема, большая часть видов β и $\beta-0$ являются индикаторами эвтрофии (Макрушин, 1974; Sladecsek, 1983). Показатели индекса сапробности по зоопланктону характеризуют воды заливов Братского водохранилища как умеренно загрязненные.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Авакян А.Б., Литвинов А.С., Ривьер И.К. Опыт 60-летней эксплуатации Рыбинского водохранилища // Водные ресурсы. 2002. Т. 29, № 1. С. 5–16.
- Андроникова И.Н. Изменения в сообществе зоопланктона в связи с процессом эвтрофирования // Эвтрофирование мезотрофного озера. Л., 1980. С. 78–99.
- Андроникова И.Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб., 1996. 189 с.
- Балушкина Е.В., Винберг Г.Г. Зависимость между длиной и массой тела у планктонных животных // Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979. С. 169–172.
- Башарова Н.И. Ракообразные пелагиали Братского водохранилища // Экологические исследования водоемов Сибири. Иркутск, 1978. С. 3–32.
- Китаев С.П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск, 2007. 394 с.
- Макрушин А.В. Биологический анализ качества вод с приложением списка организмов-индикаторов загрязнения. Л., 1974. С. 1–160.
- Панкратов С.Ф., Панасенков Ю.В. Акклиматизация и воспроизводство ценных видов рыб в Ангарских водохранилищах. Иркутск, 2008. 139 с.

- Ривьер И.К.* Босмины Рыбинского водохранилища: распределение, уровень развития, структура популяций, изменчивость // Экология и морфология беспозвоночных континентальных вод. Махачкала, 2010. С. 310–334.
- Руководство по химическому анализу поверхностных вод суши. / Под ред. А.Д. Семенова. Л., 1977. 540 с.
- Семенченко В.П.* Закономерности функционирования ветвистоусых ракообразных при различных температурах и трофических условиях: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 1992. 45 с.
- Семенченко В.П., Разлуцкий В.И.* Экологическое качество поверхностных вод. Минск, 2011. 329 с.
- Спиглазова Г.П.* Зоопланктон // Планктон Братского водохранилища. Новосибирск, 1981. С. 92–110.
- Шевелева Н.Г., Пастухов М.В.* Зоопланктон Братского водохранилища в 2006–2007 гг. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2009. Т. 114, Вып. 6. С. 9–14.
- Шульга Е.Л.* Формирование зоопланктона Братского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1973. 40 с.
- Karabin A.* Pelagic zooplankton (Rotatoria+Cladocera) variation in the process of lake eutrophication, I. Structural and quantitative features // Ecol. Process Pol. 1985. Vol. 3, № 4. P. 567–616.
- Rutner-Kollisko A.* Suggestion for biomass calculation of planktonic rotifas // Symposium Arch. Hydrobiol. Ergeb. Limnol, 1977. V.8.p.71-78.
- Sladeczek V.* Rotifers as indicators of water quality // Hydrobiologia. 1983. V.100, № 2. P. 169–201.

Поступила в редакцию 27.06.11

ASSESSMENT OF CURRENT STATE OF ZOOPLANKTON IN THE BRATSK WATER RESERVOIR BAYS

N.G. Sheveleva, G.I. Popovskaya, M.V. Pastukhov, V.I. Alieva

The paper provides both quantitative and qualitative evaluation of the status of zooplankton from 26 bays of the Bratsk water reservoir for the period from July to August, 2009. The rotifers and crustaceans represent 35 species and subspecies referred to 23 genera, 16 families and 9 classes. The study identified dominant complexes, total number and biomass of entire zooplankton and its basic groups in the bays. The sites of the largest concentrations of animal plankton and structure-forming species have been recognized. The waters of bays of the Bratsk water reservoir are primarily referred to class III of moderately polluted waters and only 2 bays refer to class II of pure water. The trophic status of the Bratsk water reservoir bays was evaluated from plankton biomass, structural indices and indicator species.

Key words: Bratsk water reservoir, bays, zooplankton, saprobe, trophic status, abundance, biomass.

Сведения об авторе: *Шевелева Наталья Георгиевна* – ст. науч. сотр. Лимнологического института СО РАН, канд. биол. наук (shevnl@lin.irk.ru); *Поповская Галина Ивановна* – ст. науч. сотр. Лимнологического института СО РАН, докт. биол. наук (mpast@igc.irk.ru); *Пастухов Михаил Владимирович* – науч. сотр. Учреждения РАН Института геохимии им. А.П. Виноградова (mpast@igc.irk.ru); *Алиева Вера Игоревна* – мл. науч. сотр. Института геохимии им. А.П. Виноградова СО РАН, канд. геол. наук (alieva@igc.irk.ru).

УДК 581.162.3-582.892

СООТНОШЕНИЕ ЧИСЛА ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН И СЕМЯЗАЧАТКОВ В ЦВЕТКАХ ПЯТИ АЗИАТСКИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ *SCHEFFLERA* S.L. (ARALIACEAE) С РАЗНЫМ ПЛАНом СТРОЕНИЯ ЦВЕТКА И ЕГО ВОЗМОЖНОЕ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ РЕПРОДУКТИВНОЙ БИОЛОГИИ ЭТИХ ВИДОВ

М.С. Нуралиев

Соотношение числа пыльцевых зерен и семязачатков, являясь индикатором эффективности транспорта пыльцы, отражает тип репродуктивной системы вида. Изученные виды с пентамерными цветками (*Schefflera hypoleucooides* и *S. leucantha*), а также *S. actinophylla* с 12-мерными цветками обладают схожими соотношениями (в пределах от 3770 до 14 090). У *S. subintegra* с полимерными цветками наблюдается наиболее высокое соотношение (от 45 086 до 99 302). У *Tupidanthus calyptratus* с высокополимерными цветками соотношение является промежуточным между первыми тремя видами и *S. subintegra* (от 25 533 до 49 229). У всех изученных видов соотношение свидетельствует в пользу ксеногамии. Сходство соотношений у видов с пента- и 12-мерными цветками свидетельствует об одинаковой надежности опылителей этих видов (соответственно насекомых и птиц). Высокое соотношение у видов с полимерными цветками согласуется с особенностями их репродуктивной биологии: низкая плотность популяций и асинхронное цветение растений. В совокупности с морфологическими свойствами цветков и соцветий, такие особенности косвенно подтверждают предположение о хирофтерофилии этих видов. Более высокое соотношение у вида с умеренно полимерными цветками (*S. subintegra*) по сравнению с видом с высокополимерными цветками (*T. calyptratus*) связано с необходимостью поддержания общей пыльцевой продуктивности, которая зависит как от мерности андроеца, так и от содержания пыльцы в каждом пыльнике.

Ключевые слова: *Schefflera*, *Tupidanthus*, Araliaceae, соотношение числа пыльцевых зерен и семязачатков, морфология цветка, опыление, репродуктивная биология.

Соотношение числа пыльцевых зерен и семязачатков (pollen/ovule ratio) – один из важных показателей, характеризующих особенности репродуктивной биологии растения. Считается, что этот показатель отражает вероятность попадания на каждое рыльце количества пыльцы, необходимого для наиболее полного завязывания семян. Другими словами, это минимальное количество пыльцы, при повышении которого не увеличивается семенная продуктивность. Чем выше эффективность транспорта пыльцы от тычинок к рыльцам, тем ниже этот показатель. Таким образом, соотношение числа пыльцевых зерен и семязачатков скоррелировано с типом репродуктивной системы вида. Ниже всего данный показатель у растений, для которых характерно самоопыление, особенно клейстогамия (Cruden, 1977, 2000; Willson, 1979).

По современным представлениям, основанным на данных морфологии и молекулярной филогенетики, азиатские представители рода *Schefflera* s.l. образуют

монофилетическую группу, которая включает определенные виды, традиционно выделяемые в отдельные роды, такие как *Tupidanthus* (Plunkett et al., 2005; Frodin et al., 2010). В пределах этой группы встречаются виды с типичными для порядка Apiales пентамерными цветками, а также виды, мерность цветка которых увеличена, иногда с частичной потерей изомерности кругов (Sokoloff et al., 2007; Nuraliev et al., 2010). Такие различия в строении цветка и плода должны быть связаны с особенностями репродуктивной биологии этих видов. Изучение соотношения числа пыльцевых зерен и семязачатков у азиатских представителей рода *Schefflera* с разной мерностью цветка позволит выдвинуть рабочую гипотезу о способе опыления и других экологических особенностях видов этой группы.

Материал и методика

Материал для изучения подбирался таким образом, чтобы наиболее полно отразить разнообразие

мерности цветка в пределах азиатских видов рода *Schefflera*. Ни для одного из выбранных видов нами не были зарегистрированы разные половые типы цветков.

В работе были изучены следующие виды: *S. hypoleucooides* Harms и *S. leucantha* R. Vig. (с пентамерными цветками), *S. actinophylla* (Endl.) Harms (с 12-мерными цветками), *S. subintegra* (Craib) C.B. Shang (с полимерными цветками, несущими до 39 элементов в одном круге), *Tupidanthus calyptratus* Hook. f. & Thomson (с высокополимерными цветками, несущими до 200 элементов в одном круге).

Для исследования использовали цветки, зафиксированные в 70%-м этиловом спирте. Цветки *S. hypoleucooides* были собраны М.С. Нуралиевым и А.В. Щиновым во Вьетнаме (провинция Lao Cai) в 2009 г.; *S. leucantha* – М.С. Нуралиевым и И.А. Савиновым в Таиланде (провинция Satun) в 2010 г.; *S. actinophylla* собраны с культивируемых растений А.А. Оскольским в Китае (г. Шеньчжень) в 2005 г.; *S. subintegra* – М.С. Нуралиевым и И.А. Савиновым в Таиланде (провинция Loei) в 2010 г.; *T. calyptratus* – Д.Д. Соколовым и М.В. Ремизовой в Израиле (г. Хайфа, с культивируемых растений) в 2009 г., а также получены от А.А. Оскольского, которому их любезно предоставил А.Л. Тахтаджян, собравший их совместно с Le Kim Bien во Вьетнаме (провинция Lai Chau) в 1975 г.

Подсчет пыльцевых зерен проводили по общепринятой методике (Cruden, 1977; Erbar et al., 2005; Pei et al., 2011). Для каждого из пяти изученных видов была проведена оценка числа пыльцевых зерен для пяти цветков. Цветки выбирали произвольно, по возможности старались выбирать цветки из разных соцветий, с разных растений и из разных мест произрастания. Для каждого цветка оценивали число пыльцевых зерен в одной из тек одного произвольно выбранного нескрывшегося пыльника, а также подсчитывали мерность андроеца и гинецея выбранного цветка. При относительно небольшой численности пыльцы проводили подсчет всей пыльцы теки, для чего из всего ее содержимого готовили препарат для световой микроскопии (метод 1). Для других случаев готовили взвесь раздавленной теки в 1 мл воды и подсчитывали пыльцу в трех пробах по 0,1 мл (метод 2). Для некоторых видов использовали оба способа подсчета пыльцы. Для повышения контрастности препарата его содержимое подкрашивали 1%-м водным раствором сафранина (Барыкина и др., 2004). Для подсчета пыльцевых зерен в препаратах использовали ми-

кроскоп «Микромед 2» при увеличении объектива 5× с окуляр-микрометром с сеточкой.

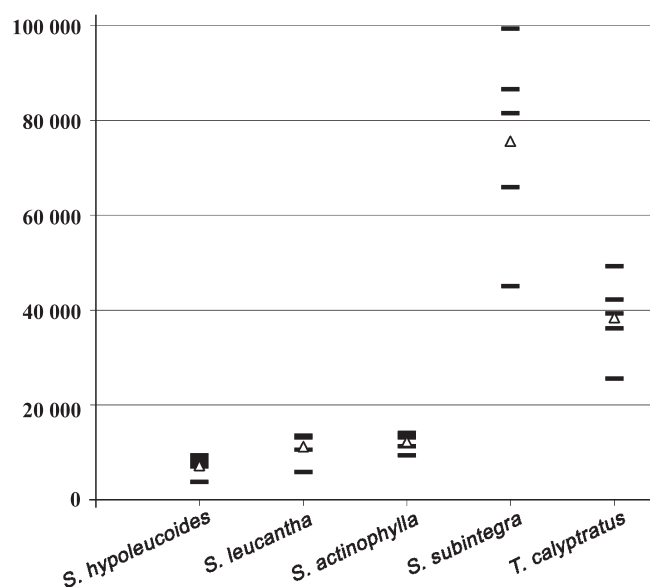
Содержание пыльцы в теке при втором способе подсчета оценивали по суммарному содержанию пыльцы в трех пробах пропорционально их объему. Количество пыльцы в пыльнике получали, удваивая ее численность в теке. Для оценки числа пыльцевых зерен, продуцируемых цветком, полученное содержание пыльцы в пыльнике умножали на число тычинок в данном цветке. Поскольку для всего порядка Apiales характерно наличие единственного фертильного семязачатка в каждом гнезде завязи (Philipson, 1970; Nuraliev et al., 2011), отношение числа пыльцевых зерен к числу семязачатков оценивали для каждого цветка делением числа пыльцевых зерен в цветке на число плодолистиков.

Результаты

Основные результаты отражены в таблице и на диаграмме (рисунок).

Результаты подсчетов пыльцы с использованием разных методик для одного и того же вида между собой существенно не различаются.

Виды с пентамерными цветками (*S. hypoleucooides* и *S. leucantha*), а также *S. actinophylla*, обладающий 12-мерным цветком, имеют сходные отношения числа пыльцевых зерен и семязачатков (соответственно от 3770 до 9376, от 5900 до 13 542 и от 9426 до 14 090). Эти три вида практически не отличаются друг от друга по данному показателю, изменчивость которого у них



Соотношение числа пыльцевых зерен и семязачатков (штрихи) и их средние значения (треугольники)

Результаты подсчетов мерности цветков и числа пыльцевых зерен

Вид	Номер цветка	Метод подсчета пыльцы	Число тычинок	Число пло-долистиков (= семязачатков)	Число пыльцевых зерен в теке	Число пыльцевых зерен в пыльнике	Число пыльцевых зерен в цветке	Соотношение числа пыльцевых зерен и семязачатков	Среднее соотношение
<i>Schefflera hypoleucoides</i>	1	1	5	5	1885	3770	18850	3770	7275
	2	1	5	5	4306	8612	43060	8612	
	3	1	5	5	3801	7602	38010	7602	
	4	1	5	5	3507	7014	35070	7014	
	5	1	5	5	4688	9376	46880	9376	
<i>Schefflera leucantha</i>	1	1	5	5	6771	13542	67710	13542	11312
	2	1	5	5	6582	13164	65820	13164	
	3	1	5	5	5281	10562	52810	10562	
	4	2	5	5	6697	13394	66970	13394	
	5	2	5	5	2950	5900	29500	5900	
<i>Schefflera actinophylla</i>	1	2	12	12	6567	13134	157608	13134	12268
	2	1	12	12	7045	14090	169080	14090	
	3	2	12	11	5183	10366	124392	11308	
	4	2	12	12	4713	9426	113112	9426	
	5	1	12	12	6690	13380	160560	13380	
<i>Schefflera subintegra</i>	1	2	26	19	24080	48160	1252160	65903	75656
	2	2	35	24	27927	55854	1954890	81454	
	3	2	31	25	18180	36360	1127160	45086	
	4	2	34	23	29270	58540	1990360	86537	
	5	2	34	22	32127	64254	2184636	99302	

Продолжение табл.

Вид	Номер цветка	Метод подсчета пыльцы	Число тычинок	Число пло- долистиков (= семя- зачатков)	Число пыль- цевых зерен в теке	Число пыль- цевых зерен в пыльнике	Число пыльцевых зерен в цветке	Соотношение числа пыль- цевых зерен и семязачатков	Среднее соот- ношение
<i>Tipidanthus calyptratus</i>	1	1	101	102	21340	42680	4310680	42262	38474
	2	2	90	84	18317	36634	3297060	39251	
	3	2	103	97	12023	24046	2476738	25533	
	4	2	72	76	19050	38100	2743200	36095	
	5	2	101	99	24127	48254	4873654	49229	

существенно перекрывается (отсутствие перекрытия по данному показателю между *S. hypoleucoides* и *S. actinophylla* можно объяснить низкой выборкой). Из пяти изученных видов соотношение является наиболее высоким (от 45 086 до 99 302) у *S. subintegra*, мерность андроцея и гинецея которого варьирует в данном исследовании от $A_{26}G_{19}$ до $A_{35}G_{24}$. У *T. calyptratus*, цветки которого имеют наибольшую мерность не только для азиатских видов рода *Schefflera* s.l., но и для всего порядка *Apiales* в целом (в данном исследовании от $A_{72}G_{76}$ до $A_{103}G_{97}$), соотношение является промежуточным между видами с пента- и олигомерными цветками и *S. subintegra* (от 25 533 до 49 229).

Большая часть изученных нами видов имеют либо строго изомерные (*S. hypoleucoides* и *S. leucantha*), либо гемиизомерные (*S. actinophylla* и *T. calyptratus*) цветки. Для этих видов соотношение числа пыльцевых зерен и семязачатков фактически равно числу пыльцевых зерен в пыльнике. У *S. subintegra* мерность андроцея до полутора раз превышает мерность гинецея, что приводит к увеличенному числу пыльцевых зерен, приходящихся на один семязачаток. Если анализировать только данные по числу пыльцевых зерен в теке без учета меристических отношений в цветке, то изученные виды четко распадаются на две группы: в одну попадают *S. subintegra* и *T. calyptratus*, в другую – прочие виды.

Обсуждение результатов

На основании обобщений R.W. Cruden (1976, 1977) можно сделать вывод, что все изученные нами виды являются ксеногамными, так как имеют достаточно высокое соотношение числа пыльцевых зерен и семязачатков. В работах этого автора показано, что из всех наблюдаемых им видов ксеногамные имеют самые высокие соотношения ($5859,2 \pm 936,5$), в то время как уже для следующего типа репродуктивной системы (факультативной ксеногамии) характерны существенно более низкие показатели ($796,6 \pm 87,7$). Для ксеногамных видов характерны протерандрия или самонесовместимость, перекрестное опыление и необходимость опылителя (Cruden, 1977). Для многих групп в пределах семейства *Araliaceae* известна строгая протерандрия вплоть до синхронной протерандрии (разнесения во времени мужской и женской фазы цветения во всем растении); при этом среди семейств *Apiaceae* и *Araliaceae* неизвестна самонесовместимость (Schlessman et al., 1990; Schlessman, 2010). Считается, что среди азиатской группы рода *Schefflera* преобладают гермафродитные и андромоноэцичные виды (Shang, Lowry, 2007; Schlessman, 2010). Однако

на данный момент биология цветения хорошо изучена только для одного азиатского вида рода *Schefflera* – *S. heptaphylla* (Pei et al., 2011). Для этого вида характерны обоеполые цветки, опыляемые насекомыми. Несмотря на генетическую самосовместимость, у *S. heptaphylla* благодаря сильной внутри- и межцветковой (завершение функционирования всех андроев до начала функционирования всех гинецеев в пределах одного соцветия) протерандрии автогамное опыление принципиально невозможно, а вероятность гейтоногамии стремится к нулю. Таким образом, в естественных условиях происходит строго перекрестное опыление. Ксеногамия *S. heptaphylla* подтверждается достаточно высоким соотношением числа пыльцевых зерен и семязачатков (от 2500 до 4500) (Pei et al., 2011). Поскольку изученные нами виды с пентамерными цветками (*S. hypoleucoides* и *S. leucantha*) обладают, как и многие другие азиатские представители рода *Schefflera* (Нуралиев, 2009; Нуралиев, неопубликованные данные), сходными с *S. heptaphylla* жизненной формой и структурой соцветий, а также имеют близкое к *S. heptaphylla* соотношение числа пыльцевых зерен и семязачатков, мы предполагаем у этих видов сходную с таковой у *S. heptaphylla* гермафродитную репродуктивную систему со строгой ксеногамией и энтомофильным опылением.

Из всех изученных нами видов гермафродитизм известен для *S. leucantha*, *S. actinophylla* и *T. calyptratus* (Shang, Lowry, 2007; Schlessman, 2010). Несмотря на то что у *S. hypoleucoides* отмечена андромоноэция (Shang, Lowry, 2007), нам не удалось обнаружить тычиночные цветки в соцветиях этого вида, и мы можем предположить гермафродитизм и для него. Такой вывод представляется правдоподобным, поскольку *S. heptaphylla*, для которого ранее указывалась андромоноэция (Shang, Lowry, 2007), при подробном изучении тоже оказался гермафродитным (Pei et al., 2011).

S. actinophylla мерностью, цветом, размером цветка и строением соцветий существенно отличается от *S. hypoleucoides* и *S. leucantha*: ее довольно крупные 12-мерные цветки собраны в многочисленные плотные головки на длинных боковых осях соцветия (Lowry, 1990). Известно, что *S. actinophylla* опыляется нектароядными птицами и, возможно, рукокрылыми (Brown, Hopkins, 1995; Franklin, 2003), что подтверждает предположение о ксеногамии этого вида. В свою очередь, соотношение числа пыльцевых зерен и семязачатков *S. actinophylla*, равное таковому у видов с пентамерными цветками, по-

зволяет сделать предположение о том, что птицы и насекомые в данном случае являются одинаково надежными опылителями. Таким образом, наши данные согласуются с данными R.W. Cruden (2000).

Согласно современным представлениям, основанным на морфологических и молекулярно-филогенетических данных, *S. subintegra* и *T. calyptratus* являются ближайшими родственниками (Frodin et al., 2010; Нуралиев, Дегтярева, неопубликованные данные); эти виды имеют высокую степень сходства в жизненной форме, архитектуре и ритмике развития соцветий, строении, цвете и размере цветков (Нуралиев, Соколов, неопубликованные данные). Соотношение числа пыльцевых зерен и семязачатков у *S. subintegra* и *T. calyptratus* существенно выше, чем у остальных четырех азиатских представителей рода *Schefflera* (Pei et al., 2011; настоящая работа). У этих видов в отличие от всех остальных соотношение в несколько раз выше, чем характерное для зоофильных видов (от 1200 до 8000; R.W. Cruden, 2000). К настоящему моменту ничего не известно о репродуктивной биологии этих видов, однако D. Frodin предполагает, что высокое число тычинок и плодolistиков в цветке *T. calyptratus* связано с хироптерофилией и хироптеро- или орнитохорией (см. Philipson, 1979). Согласно R.W. Cruden (2000), соотношение числа пыльцевых зерен и семязачатков не скоррелировано с типом переносчика пыльцы. Хотя цветки *S. subintegra* и *T. calyptratus* выделяют нектар, не исключено, что летучие мыши, их предполагаемые опылители, также питаются пыльцой (Fleming et al., 2009) или целыми фрагментами крупных сочных цветков. В таком случае продуцируемая цветком пыльца расходуется не только на опыление, но и на вознаграждение опылителю, что, как известно, ведет к повышению соотношения числа пыльцевых зерен и семязачатков (Willson, 1979; Cruden, 2000). На сегодняшний день хироптерофилия зарегистрирована только у одного представителя семейства *Agaliaceae* – *Polyscias samoensis*. Однако рукокрылые, по сравнению со многими другими опылителями, обеспечивают большое количество доставляемой на рыльце цветка пыльцы, содержащее высокое разнообразие генотипов, а также высокую надежность и дальность доставки; чаще всего хироптерофильные виды имеют низкую плотность популяций и крупные обоеполые цветки, вынесенные за пределы листвы (Heithaus et al., 1975; Fleming et al., 2009). Все эти преимущества рукокрылых (как опылителей) соответствуют экологическим и морфологическим особенностям *S. subintegra* и *T. calyptratus*. В

противоположность многим азиатским видам рода *Schefflera*, произрастающим более или менее массово и цветущим в определенное время года, растения *S. subintegra* и *T. calyptratus* встречаются более разнообразно и обладают особой ритмичкой развития соцветий, обеспечивающей если не круглогодичное, то, по крайней мере, сильно растянутое цветение. Эти особенности, очевидно, существенно снижают вероятность переноса пыльцы на рыльце, что в условиях предполагаемой ксеногамии восполняется повышенным числом пыльцевых зерен, приходящихся на каждый семязачаток (Cruden, 1977, 2000).

Хотя R.W. Cruden (2000) не выявил различий в соотношении числа пыльцевых зерен и семязачатков между зоофильными видами с разными типами переносчиков пыльцы, N. Ramirez и A. Seres (1994) на выборке из 29 видов, произрастающих на ограниченной территории, показали, что при опылении летучими мышами (наряду с птицами и пчелами) это соотношение меньше, чем при опылении жуками и двукрылыми. Однако в данной работе хироцерофилия была отмечена только для двух видов, относящихся к одному роду (*Vriesea platynema* и *V. splendens*, Bromeliaceae), и сделанный авторами вывод нельзя считать статистически достоверным. Соотношение числа пыльцевых зерен и семязачатков у этих видов составило соответственно 297 и 185 (Ramirez, Seres, 1994). Также в качестве примеров можно привести соотношения числа пыльцевых зерен и семязачатков для таких хироцерофильных видов, как *Cleome spinosa* (Cleomaceae) и *Parkia pendula* (Fabaceae): соответственно 1282–1776 (Machado et al., 2006) и 397 (в среднем) (Piechowski, 2007). Хотя среди этих данных нет показателей, близких к таковым у *S. subintegra* и *T. calyptratus*, они не укладываются в какую-либо закономерность. Таким образом, приходится признать, что прямой связи между этим показателем и типом опылителя по-прежнему не выявлено. Кажется более правдоподобным, что соотношение числа пыльцевых зерен и семязачатков зависит от целого комплекса факторов, помимо способа переноса пыльцы. Так, у *Parkia* пыльца собрана в полиады, что не может не отразиться на соотношении. У представителей семейства Agaliaceae каждое гнездо завязи несет единственный фертильный семязачаток (признак, характерный для всех видов семейства вне зависимости от особенностей их репродуктивной биологии), что, очевидно, ведет к высокому соотношению числа пыльцевых зерен и семязачатков и затрудняет прямое сравнение этого соотношения с таковым видов, имеющих многочисленные семязачатки.

Эксперименты с *S. heptaphylla* показали, что число завязавшихся семян лимитировано числом попавших на рыльце пыльцевых зерен (Pei et al., 2011). Как известно, количество пыльцы обусловлено многими факторами, такими как продуктивность каждого пыльника, число тычинок в цветке и т.д. (Willson, 1979). Для *S. subintegra* и *T. calyptratus* характерны малоцветковые соцветия, и высокое число пыльцевых зерен в каждом пыльнике можно, как и высокую мерность андроеца, рассматривать как способ поддерживать необходимую общую пыльцевую продуктивность при небольшом числе цветков. При этом у *S. subintegra* (при втрое меньшей, чем у *T. calyptratus* мерности андроеца) содержание пыльцевых зерен в пыльнике в среднем в полтора раза выше. Кроме того, у *S. subintegra* увеличено число тычинок относительно числа плодolistиков, благодаря чему число пыльцевых зерен, приходящихся на один семязачаток, у этого вида почти в два раза выше, чем у *T. calyptratus*. Поскольку в цветках обоих видов содержание семязачатков существенно увеличено (по сравнению с другими азиатскими представителями рода *Schefflera* s.l.), можно предположить, что их репродуктивный успех зависит не столько от числа завязавшихся семян, сколько от числа образовавшихся плодов. В таком случае общая пыльцевая продуктивность оказывается более важным показателем, чем соотношение числа пыльцевых зерен и семязачатков. Действительно, у вида с меньшей мерностью андроеца (*S. subintegra*) число пыльцевых зерен в пыльнике выше, чем у вида с большей мерностью (*T. calyptratus*).

Соотношение числа пыльцевых зерен и семязачатков в цветке того или иного вида – комплексный показатель, являющийся функцией многих факторов:

- тип репродуктивной системы вида,
- способ опыления,
- тип переносчика,
- плотность популяции,
- синхронность цветения,
- строение соцветия,
- размер пыльцевого зерна,
- строение рыльца,

площадь переноса пыльцы на теле опылителя. Это соотношение может меняться в пределах одного вида или даже растения в зависимости от сезона, активности опылителей и положения цветка на соцветии (Cruden, 1976, 2000; Pei et al., 2011). Следует отметить, что многие численные показатели (число цветков на соцветии, размер цветка, число плодolistиков) связаны не только с процессом опыления, но

и с распространением семян, из-за чего они зачастую находятся под влиянием противоречащих друг другу требований (Wyatt, 1982). В данной работе мы показали, какие факторы гипотетически могут влиять на соотношение числа пыльцевых зерен и семязачатков как на индикатор типа репродуктивной системы у азиатских видов рода *Schefflera*. Для подтверждения или опровержения этих гипотез необходимы наблюдения за функционированием соцветий растений в природе.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект 09-04-01155-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М., 2004. 312 с.
- Нуралиев М.С. Сравнительный анализ побеговых систем некоторых представителей рода *Schefflera* s.l. (Araliaceae) Северного Вьетнама // Тр. VIII Межд. конф. по морфологии растений, посвященной памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых. Т. 2. / Под ред. В.П. Викторова. М., 2009. С. 105–109.
- Brown E.D., Hopkins M.J.G. A test of pollinator specificity and morphological convergence between nectarivorous birds and rainforest tree flowers in New Guinea // *Oecologia*. 1995. Vol. 103. P. 89–100.
- Cruden R.W. Intraspecific variation in pollen-ovule ratios and nectar secretion – preliminary evidence of ecotypic adaption // *Ann. of Missouri Bot. Gard.* 1976. Vol. 63, № 2. P. 277–289.
- Cruden R.W. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants // *Evolution*. 1977. Vol. 31, № 1. P. 32–46.
- Cruden R.W. Pollen grains: why so many // *Plant Syst. and Evol.* 2000. Vol. 222. P. 143–165.
- Erbar C., Porembski S., Leins P. Contributions to the systematic position of *Hydrolea* (Hydroleaceae) based on floral development // *Plant Syst. and Evol.* 2005. Vol. 252. P. 71–83.
- Fleming T.H., Geiselman C., Kreis W.J. The evolution of bat pollination: a phylogenetic perspective // *Ann. of Botany* 2009. Vol. 104, № 6. P. 1017–1043.
- Franklin D. Vertebrate pollinators visit flowers of an Umbrella Tree *Schefflera actinophylla* almost exclusively in the afternoon // *Northern Territory Naturalist*. 2003. Vol. 17. P. 1–6.
- Frodin D., Lowry P.P. II, Plunkett G.M. *Schefflera* (Araliaceae): taxonomic history, overview and progress // *Plant Div. and Evol.* 2010. Vol. 128. P. 561–595.
- Heithaus E.R., Fleming T.H., Opler P.A. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest // *Ecology*. 1975. Vol. 56. № 4. P. 841–854.
- Lowry P.P. II. Araliaceae – Ginseng Family // *Manual of the flowering plants of Hawaii* / Eds. W.L. Wagner et al. Honolulu, 1990. P. 224–237.
- Machado I.C., Lopes A.V., Leite A.V., Neves C.B. *Cleome spinosa* (Capparaceae): polygamodicy and pollination by bats in urban and Caatinga areas, northeastern Brazil // *Bot. J. Syst.* 2006. Vol. 127. P. 69–82.
- Автор благодарит А.А. Оскольского за собранный материал по *Schefflera actinophylla* и переданный материал по *Tupidanthus*, М.В. Ремизову за предоставленный материал по *Tupidanthus*, И.А. Савинова и А.В. Щинова за помощь в сборе использованного в работе материала, Е.Э. Северову за ценные советы по подсчету пыльцы, В.В. Чуба за плодотворное обсуждение результатов работы, а также Д.Д. Соколова за всестороннюю помощь и поддержку.
- Nuraliev M.S., Sokoloff D.D., Oskolski A.A. Floral anatomy of Asian *Schefflera* (Araliaceae, Apiales): Comparing variation of flower groundplan and vascular patterns // *Int. J. of Plant Sci.* 2011. Vol. 172, № 6. P. 735–762.
- Nuraliev M.S., Oskolski A.A., Sokoloff D.D., Remizowa M.V. Flowers of Araliaceae: structural diversity, developmental and evolutionary aspects // *Plant Div. and Evol.* 2010. Vol. 128. P. 247–268.
- Pei N., Luo Z., Schlessman M.A., Zhang D. Synchronized protandry and hermaphroditism in a tropical secondary forest tree, *Schefflera heptaphylla* (Araliaceae) // *Plant Syst. and Evol.* 2011. Vol. 296. P. 29–39.
- Piechowski D. Reproductive ecology, seedling performance, and population structure of *Parkia pendula* in an atlantic forest fragment in northeastern Brazil. PhD thesis. Köln, 2007.
- Plunkett G.M., Lowry P.P. II, Frodin D.G., Wen J. Phylogeny and geography of *Schefflera*: pervasive polyphyly in the largest genus of Araliaceae // *Ann. of Missouri Bot. Gard.* 2005. Vol. 92. P. 202–224.
- Philipson W.R. Constant and variable features of the Araliaceae // *Bot. J. of Linn. Soc.* 1970. Vol. 63. P. 87–100.
- Philipson W.R. Araliaceae. In: van Steenis CGGJ (ed.), *Flora Malesiana*, vol. 9. Nijhoff, The Hague, 1979. P. 1–105.
- Ramirez N., Seres A. Plant reproductive biology of herbaceous monocots in a Venezuelan tropical cloud forest // *Plant Syst. Evol.* 1994. Vol. 190(3–4). P. 129–142.
- Schlessman M.A. Major events in the evolution of sexual systems in Apiales: ancestral andromonoecy abandoned // *Plant Div. and Evol.* 2010. Vol. 128. P. 233–245.
- Schlessman M.A., Lloyd D.G., Lowry P.P. Evolution of sexual systems in New Caledonian Araliaceae // *Mem. of the New York Bot. Gard.* 1990. Vol. 55. P. 105–117.
- Shang C.-B., Lowry P.P. II. Araliaceae // *Flora of China*. Vol. 13. 2007. P. 435–491.
- Sokoloff D.D., Oskolski A.A., Remizowa M.V., Nuraliev M.S. Flower structure and development in *Tupidanthus calyptratus* (Araliaceae): an extreme case of polymery among asterids // *Plant Syst. and Evol.* 2007. Vol. 268. P. 210–234.
- Willson M.F. Sexual selection in plants // *Am. Nurseryman* 1979. Vol. 113, № 6. P. 777 – 790.
- Wyatt R. Inflorescence architecture: how flower number, arrangement, and phenology affect pollination and fruit-set. *Am. J. of Botany*. 1982. Vol. 69. P. 585–594.

**POLLEN/OVULE RATIO IN FLOWERS OF FIVE ASIAN SPECIES
OF *SCHEFFLERA* S.L. (ARALIACEAE) WITH VARIOUS FLOWER
GROUNDPLAN AND ITS POSSIBLE SIGNIFICANCE FOR REPRODUCTIVE
BIOLOGY OF THESE SPECIES**

M.S. Nuraliev

Pollen/ovule ratio is believed to indicate the efficiency of pollen transport and therefore reflects the species reproductive system. Within the species examined two species with pentamerous flowers (*Schefflera hypoleucoides* and *S. leucantha*) together with *S. actinophylla* with 12-merous flowers show similar pollen/ovule ratios (correspondingly 3770-9376, 5900-13542 and 9426-14090). *S. subintegra* with polymerous flowers (in this study from $A_{26}G_{19}$ to $A_{35}G_{24}$) possesses the highest ratio observed (between 45086 and 99302). *T. calyptratus* with extremely polymerous flowers (in this study from $A_{72}G_{76}$ to $A_{103}G_{97}$) shows the intermediate ratio between *S. subintegra* and three other species (from 25533 to 49229). The ratios of all five species examined are high enough for assuming them as xenogamous. Xenogamous species are known to be either protandrous or self-incompatible. Indeed, many Araliaceae representatives show strong, often synchronous protandry. Despite *S. actinophylla* possesses inflorescence structure, flower size and color, and floral merism rather different from those of *S. hypoleucoides* and *S. leucantha*, these species do not differ significantly in terms of the pollen/ovule ratio. This indicates that their pollination systems are equally efficient and their pollinators (birds in *S. actinophylla* and insects in *S. hypoleucoides* and *S. leucantha*) are equally reliable. *S. subintegra* and *T. calyptratus* are closely related to each other and share a combination of morphological features unique to Asian *Schefflera* group: life-form, inflorescence development and arrangement, flower size, color and structure. Pollen/ovule ratios of these species are significantly higher than in other species examined. Though nothing is known about their pollination process, polymerous androecium and gynoecium of *T. calyptratus* was supposed to be connected with its chiropterophily and ornitho- or chiropterochory. Since these species occur in low-density populations and possess much extended flowering period, they need a high-reliability pollinator, which bats are known to be. High pollen production, which includes high stamen number and high pollen grain number per stamen, should be an adaptation to such population ecology. Then, bats can use pollen for foraging, which should increase required amount of pollen, and, consequently, the pollen/ovule ratio. High pollen production per flower can also be caused by low flower number per inflorescence. Since seed set of xenogamous species is usually pollen limited, a necessary level of overall pollen production should be maintained for reproductive success. Thus, the species with lower androecium merism (*S. subintegra*) shows higher pollen production per anther than species with higher androecium merism (*T. calyptratus*). Then, while androecium and gynoecium of *T. calyptratus* are nearly isomerous, stamens of *S. subintegra* are significantly more numerous than carpels, which leads to additional increase of pollen/ovule ratio in the last species. Furthermore, since *S. subintegra* and *T. calyptratus* possess considerably increased ovule number per flower (in relation to other species examined), fruit set can be more important than seed set for their reproductive success, and therefore pollen production per flower should be more relevant than pollen/ovule ratio.

Key Words: *Schefflera*, *Tupidanthus*, Araliaceae, pollen/ovule ratio, floral morphology, pollination, reproductive biology.

Сведения об авторе: *Нуралиев Максим Сергеевич* – аспирант кафедры высших растений МГУ, науч. сотр. Совместного российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра (max.nuraliev@gmail.com).

УДК 581.8 - 582.89

АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ КОРЫ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВ PENNANTIACEAE И GRISELINIACEAE (APIALES)

М. В. Нилова, А. А. Оскольский

Исследовано анатомическое строение первичной коры, вторичной флоэмы и перидермы представителей родов *Griselinia* (сем. Griseliniaceae) и *Pennantia* (сем. Pennantiaceae), т.е. двух монофилетических групп, рано отошедших от основания крупной клады, объединяющей семейства Araliaceae, Apiaceae, Myodocarpaceae и Pittosporaceae (подпорядок Apiineae порядка Apiales). Наиболее существенные различия между родами касаются типа кристаллов и локализации кристаллоносных клеток в коре. Клетки с призматическими кристаллами в первичной коре *Pennantia* расположены только между группами волокон первичной флоэмы; подобное их распределение впервые отмечено для Apiales. В коре изученных таксонов отсутствуют секреторные каналы или вместилища; вместе с тем в клетках кортикальной паренхимы *Pennantia* отмечены многочисленные липидные капли, что можно предположительно рассматривать как начальный этап становления секреторной системы, свойственной всем представителям Apiineae.

Ключевые слова: *Griselinia*, Griseliniaceae, *Pennantia*, Pennantiaceae, Apiales, анатомия коры, вторичная флоэма, перидерма.

Согласно современным представлениям (Plunkett et al., 2004; APGIII, 2009), в основе которых лежат данные молекулярной филогенетики, порядок Apiales состоит из семи семейств. Его ядро составляют два крупных семейства Araliaceae и Apiaceae, к которым примыкают Myodocarpaceae и Pittosporaceae. Два рода миодокарповых (*Myodocarpus* и *Delarbraea*) традиционно рассматривались в составе Araliaceae и лишь недавно были обособлены в самостоятельное семейство (Доуэльд, 2001; Plunkett et al., 2004). Сближение Pittosporaceae с Araliaceae и Apiaceae (напр., van Tieghem, 1884; Dahlgren, 1980; Takhtajan, 1997) разделялось далеко не всеми ботаниками: некоторые авторы (напр. Cronquist, 1981) относили это семейство к порядку Rosales. Первая точка зрения, однако, была надежно подтверждена данными молекулярной филогенетики (Plunkett et al., 2004).

В системе порядка Apiales, предложенной G.M. Plunkett с соавт., Araliaceae, Apiaceae, Myodocarpaceae и Pittosporaceae объединены в отдельный подпорядок Apiineae. Практически единственным надежным синапоморфным признаком этой группы, подтверждающим близость четырех семейств друг к другу, служит наличие схизогенных секреторных каналов (Plunkett et al., 2004). Эти своеобразные структуры, весьма необычные для большинства групп двудольных (Metcalfе, Chalk, 1950; Roth, 1981), присутствуют в первичной коре и, как правило, во вторичной флоэме

у всех изученных представителей Apiineae (Котина, Оскольский, 2007; Viguier, 1906; Lemesle, 1926; Kolalite et al., 2003; Kotina, Oskolski, 2010; Nilova, Oskolski, 2010; Oskolski, van Wyk, 2010; Oskolski et al., 2010). Заметим, что Pittosporaceae впервые были сближены с Araliaceae и Apiaceae ван Тигемом (van Tieghem, 1884) именно по наличию секреторных каналов в первичной коре корня. Таким образом, признаки коры (прежде всего сопряженные с секреторными структурами, но не только они) оказываются чрезвычайно значимыми для систематики порядка Apiales.

Помимо четырех семейств, объединяемых в подпорядок Apiineae, в состав Apiales входит семейство Toricelliaceae, включающее роды *Toricellia*, *Melanophylla* и *Aralidium*, а также монотипные семейства Pennantiaceae и Griseliniaceae (Plunkett et al., 2004). Систематическое положение и филогенетические связи этих таксонов были и остаются предметом дискуссий. Так, род *Pennantia* долгое время включался в состав Icacinaceae, и лишь использование методов молекулярной филогенетики позволило установить его родство с Apiales и обосновать выделение в самостоятельное семейство Pennantiaceae (Kårehed, 2001, 2003). Роды *Griselinia*, *Toricellia*, *Melanophylla* и *Aralidium* также рассматривались как представители монотипных (иногда олиготипных) семейств, сближавшихся разными ав-

торами с Escaloniaceae s. lato, Coranceae s. lato или Araliaceae (Philipson, 1967; Philipson, Stone, 1980; Тахтаджян, 1987; и др.). Включение *Melanophylla* и *Aralidium* в состав Toricelliaceae (Plunkett et al., 2004) основывается главным образом на результатах молекулярно-филогенетического анализа. Эти результаты свидетельствуют также о том, что Pennantiaceae, Griselinaceae и Toricelliaceae представляют собой три обособленные монофилетические группы, дивергировавшие от основания крупной клады, соответствующей подпорядку Aripineae (Plunkett et al., 2004; APGIII, 2009; Stevens, 2001–2011).

В отличие от представителей подпорядка Aripineae, секреторные каналы в коре Pennantiaceae, Griselinaceae и Toricelliaceae неизвестны (Metcalfе, Chalk, 1950; Philipson, 1967; Philipson, Stone, 1980). Следует отметить, что относительно подробное описание строения молодого стебля имеется пока только для *Aralidium* (Philipson, Stone, 1980); сведения по строению коры *Pennantia*, *Griselinia*, *Toricellia* и *Melanophylla* скудны и фрагментарны (Sertorius, 1893; Faure, 1924; Metcalfе, Chalk, 1950; Zahur, 1959). Вместе с тем анатомические исследования коры представителей этих таксонов интересны не только для решения вопросов систематики Apiales; они могли бы пролить свет на пути эволюции секреторной системы в вегетативных органах Aripineae. Настоящая работа посвящена изучению структуры коры *Pennantia* (Pennantiaceae) и *Griselinia* (Griselinaceae).

Материалы и методы

Нами изучена анатомия коры однолетних стеблей и многолетних ветвей *Pennantia corymbosa* J.R. Forst., G.Forst. и *Pennantia baylisiana* × *endlicheri* (Pennantiaceae) и *Griselinia littoralis* Raoul (Griselinaceae). Материал по *Pennantia* был собран А. Гончар в ботаническом саду г. Данедин в Новой Зеландии (Dunedin Botanic Gardens, образцы DBG acc20040600, DBG acc19850315 (оба *Pennantia corymbosa*), DBG acc19901613 (*Pennantia baylisiana* × *endlicheri*)), по *Griselinia* – А.А.Оскольским в оранжереях Ботанического института имени В.Л. Комарова РАН. Поперечные, продольные радиальные и тангентальные срезы толщиной 15–30 мкм были сделаны на микро-томе или лезвием от руки и окрашены 1%-м водным раствором сафранина и 1%-м раствором светлого зеленого в пикриновой кислоте. Наличие липидов выявляли спиртовым раствором судана IV (Барыкина и др., 2000). Высушенные с помощью реофильной сушилки образцы были изучены в Лаборатории электронной микроскопии МГУ имени М.В. Ломоносова с приме-

нением сканирующего электронного микроскопа JSM после напыления сплава золота и палладия.

Результаты

Pennantia corymbosa

Однолетние стебли покрыты многочисленными простыми одноклеточными волосками (рис. 1,1). Первичная кора сложена из 6–10 слоев изодиаметрических или вытянутых в тангентальном направлении клеток паренхимы с немногочисленными небольшими межклетниками.

Первичная флоэма представлена волокнами (толщиной в 1–3 клетки), собранными в группы и вытянутыми в тангентальном направлении. Волокна первичной флоэмы мелкие, округло-угловатые, с сильно утолщенными одревесневшими стенками. В однолетних стеблях некоторые паренхимные клетки, расположенные между группами волокон первичной флоэмы, склерифицируются. В многолетних стеблях паренхимные клетки, примыкающие к группам волокон первичной флоэмы и расположенные между ними, заполнены неразмерженными кристаллами оксалата кальция (ромбоэдрическими или неправильной формы) (рис. 1,2).

Феллоген субэпидермального происхождения, закладывается очень рано. В однолетних стеблях заметна 2–4-слойная феллема из тонкостенных пустых или заполненных бурым содержимым крупных клеток и 1-слойная феллодерма.

В многолетних ветвях феллема 5–8-слойная, ее клетки тонкостенные, в большинстве пустые, иногда с бурым содержимым, прямоугольные или уплощенные, феллодерма тонкостенная 1–2-слойная.

В многолетних ветвях сохраняется первичная кора, дилатация происходит, главным образом, за счет растяжения клеток в тангентальном направлении, в меньшей степени за счет деления. Слабо дилатируют лучи.

Вторичная флоэма состоит только из тонкостенных элементов – ситовидных трубок, сопровождающих клеток, тяжелой и лучевой паренхимы. Ситовидные пластинки сложные с ситовидными полями (8–15).

Большая часть паренхимных клеток и лучевой, и осевой паренхимы заполнена липидными каплями (рис. 1,3). Лучи гетерогенные, состоят из квадратных и стоячих клеток. Лучи 1–5-рядные, 10–40-слойные. Иногда концы крупных лучей разделены всего 2–3 тяжами клеток, что делает их несколько сходными с агрегатными лучами (рис. 1,4). Призматических кристаллов или друз во вторичной флоэме нет.

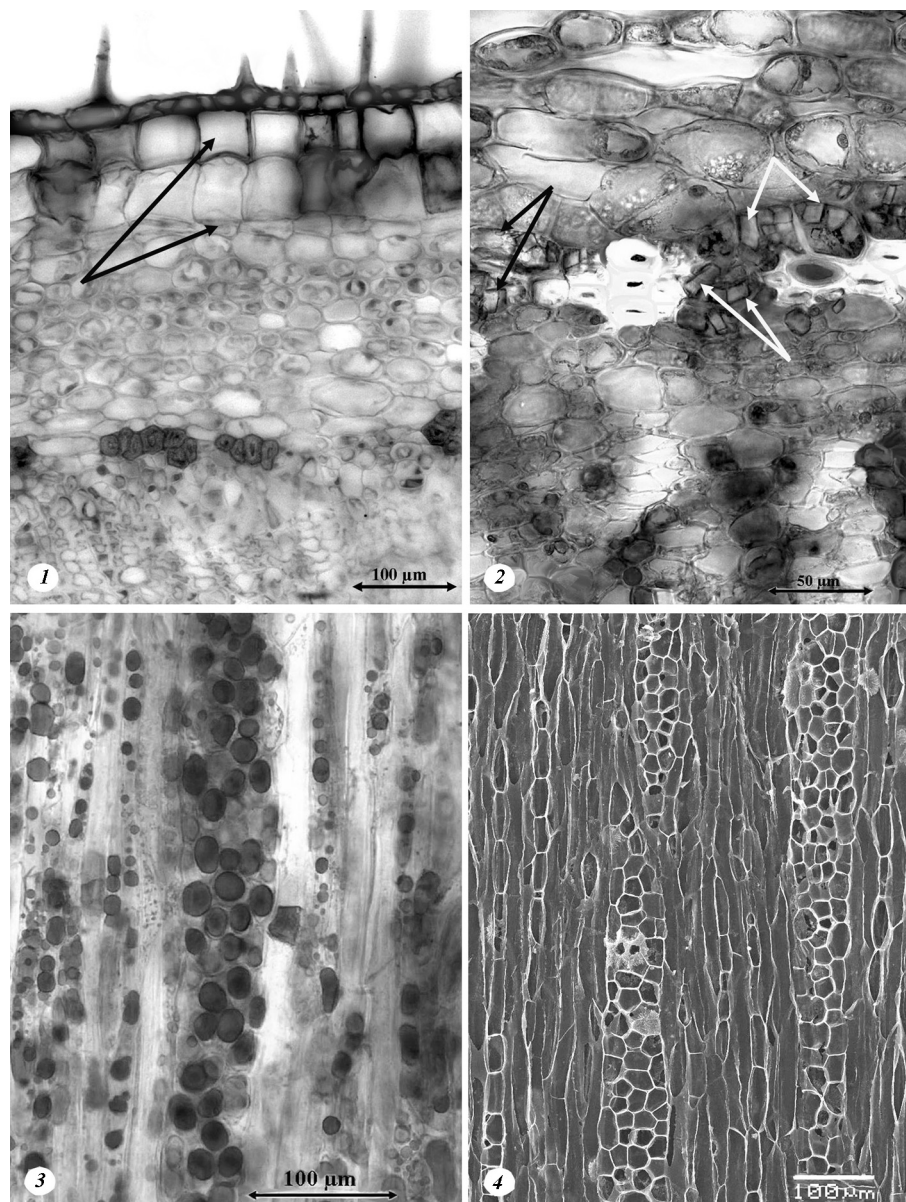


Рис. 1. *Pennantia corymbosa*: 1, 2 – Поперечные срезы; 3, 4 – Тангентальные срезы; 1 – однолетний стебель (стрелкой указано заложение феллогена); 2 – кристаллы (стрелки) вблизи групп волокон первичной флоэмы; 3 – липидные капли в паренхимных клетках; 4 – одно- и многорядные лучи; СЭМ

Pennantia baylisiana × *endlicheri*

Строение, в основном, сходно с предыдущим видом.

Волоски единичные, простые, одноклеточные.

Толщина феллемы в многолетних ветвях доходит до 20 слоев, ее клетки сильно уплощены, в большинстве заполнены бурым содержимым. В паренхимных клетках вторичной флоэмы встречаются капли масла, но их намного меньше, чем у *Pennantia corymbosa*. Отдельные клетки лучевой паренхимы заполнены кристаллическим песком (рис. 2,1). В клетках тяжелой паренхимы изредка встречаются друзы и кристаллы неправильной формы.

Griselinia littoralis

Молодые стебли не опушены. Первичная кора сложена 12–20-слойной паренхимой. В паренхимных клетках часто встречаются крупные друзы оксалата кальция.

Волокна первичной флоэмы собраны в группы по 3–6 клеток в толщину, вытянутые в тангентальном направлении (рис. 2,2). Волокна мелкие, угловатой формы, с сильно утолщенными хорошо одревесневшими стенками. В однолетних стеблях некоторые паренхимные клетки, расположенные между группами волокон первичной флоэмы, склерифицируются так же, как у *Pennantia*.

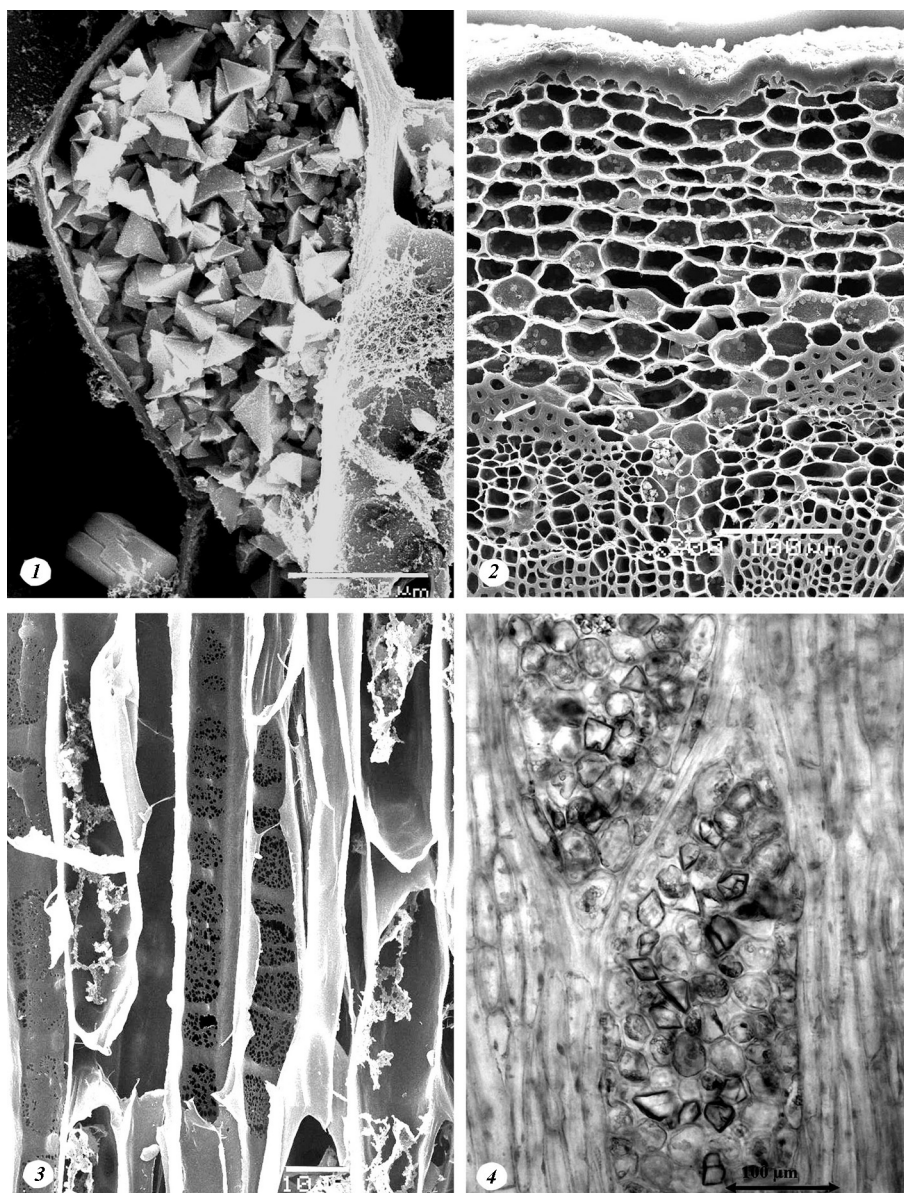


Рис. 2. 1 – *Pennantia baylisiana* × *endlicheri*. Кристаллический песок в клетке луча (СЭМ); 2–4 – *Griselinia littoralis*: 2 – однолетний стебель, стрелками указаны группы волокон первичной флоэмы (поперечный срез, СЭМ); 3 – ситовидные пластинки (радиальный срез, СЭМ); 4 – кристаллы в клетках лучей (тангентальный срез)

Феллоген закладывается субэпидермально. Перидерма в однолетних стеблях состоит из 3–8 слоев пустых тонкостенных (часто неправильной формы) клеток феллемы и 1–2-слойной феллодермы.

В многолетних ветвях сохраняется первичная кора, дилатация происходит, главным образом, за счет растяжения клеток в тангентальном направлении, в меньшей степени за счет деления. Среди тонкостенных клеток паренхимы встречаются немногочисленные одиночные или в группах (по 2–8) изодиаметрические склереиды с сильно утолщенными и сильно одревесневшими стенками. Лучи в наружных частях флоэмы слабо дилатируют.

Вторичная флоэма состоит только из тонкостенных элементов – ситовидные трубки, сопровождающие клетки, тяжевая и лучевая паренхима (рис. 2,3). Ситовидные трубки многочисленные, ситовидные пластинки сложные (8–18 ситовидных полей).

Осевая паренхима представлена тяжами из 2–8 клеток. Лучи 2–8-рядные, высотой от 6 до 40 клеток. Лучи гетерогенные из квадратных (даже скорее округло-квадратных) и стоячих клеток. Как и у *Pennantia*, некоторые крупные лучи сближены. Большинство клеток осевой и (особенно) лучевой паренхимы содержат кристаллы оксалата кальция призматической или неправильной формы, а также друзы (рис. 2,4).

Обсуждение

Griselinia и *Pennantia* весьма сходны между собой по строению коры; наиболее существенные различия между ними касаются типа кристаллов и их локализации в первичной коре и вторичной флоэме. Следует отметить, что тип кристаллов оказывается значимым признаком для систематики и филогенетики также и других семейств, относящихся к порядку Apiales (Kotina, Oskolski, 2010; Nilova, Oskolski, 2010; Oskolski, van Wyk, 2010; Oskolski et al., 2010). У *Griselinia*, подобно большинству Araliaceae, Apiaceae и Myodocarpaceae, в клетках первичной коры и осевой паренхимы луба часто встречаются друзы, в то время как в клетках лучей преобладают призматические кристаллы (Kotina, Oskolski, 2010; Oskolski, van Wyk, 2010; Oskolski et al., 2010). В отличие от них у *Pennantia* в первичной коре представлены лишь клетки с призматическими кристаллами, расположенные только между группами волокон первичной флоэмы. Кристаллы этого типа отмечены также в кортикальной паренхиме большинства Pittosporaceae (Nilova, Oskolski, 2010), однако своеобразная локализация кристаллоносных клеток, наблюдаемая у *Pennantia*, уникальна для Apiales. Кроме того, у *P. baylisiana* × *endlicheri* в клетках лучей встречается кристаллический песок; этот признак очень характерен также для *Aralidium* (Philipson, Stone, 1980) и отмечен также у *Apiopetalum* и *Centella*, представителей подсемейства Mackinlayoideae в составе Apiaceae (Котина, Осковский, 2007; Oskolski, van Wyk, 2010). Таким образом, у изученных видов *Pennantia* мы находим своеобразное сочетание признаков, относящихся к распределению кристаллоносных клеток и типам кристаллов, что может рассматриваться, вероятно, как диагностическая особенность для семейства Pennantiaceae.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 09-04-00618а) и Министерства образования и науки РФ (госконтракт № 16.518.11.7071).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятов А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. Основы микротехнических исследований в ботанике. Справочное руководство. М., 2000. 128 с.
- Васильев А.Е. Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л., 1977. 208 с.
- Доуэльд А.Б. *Prosyllabus tracheophytorum*. Опыт системы сосудистых растений (Tracheophyta). М., 2001. 110 с.
- Котина Е.Л., Осковский А.А. Анатомия коры *Apiopetalum* и *Mackinlaya* (Apiales) // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 10. С. 1490–1499.
- Тухтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.
- Angiosperm Phylogeny Group (APG). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III // Bot. J. Linnean Soc. 2009. Vol. 161. N. 2. P. 105–121.
- Dahlgren R.M.T. A revised system of classification of angiosperms // Bot. J. Linnean Soc. 1980. Vol. 80. P. 91–124.
- Fahn A. Secretory tissues in vascular plants // New Phytol. 1988. Vol. 108. P. 229–257.
- Faure A. Étude organographique, anatomique et pharmacologique de la famille des Cornacées (groupe des Cornéales.). Thesis. Lille, 1924. P. 221 p..
- Kolalite M.R., Oskolski A.A., Richter H.G., Schmitt U. Bark

Наши данные подтверждают свидетельства других авторов (Metcalfé, Chalk, 1950; Philipson, 1967) об отсутствии секреторных каналов и вместилищ в коре *Pennantia* и *Griselinia*, отчетливо отличающихся по этому признаку от представителей подотряда Apiineae. Вместе с тем большой интерес представляет наличие обильных липидных капель в клетках кортикальной паренхимы *Pennantia*, особенно у *P. corymbosa*. Этот признак, весьма необычный для клеток первичной коры, указывает на интенсивный синтез и накопление в них липидов. Поскольку цитологические механизмы этих процессов во многом сходны у клеток разных типов, продуцирующих и секретирующих липофильные субстанции (Васильев, 1977; Fahn, 1988; Platt, Thomson, 1992), можно предположить, что клетки кортикальной паренхимы *Pennantia* демонстрируют начальный этап становления секреторной системы, характерной для представителей Araliaceae, Apiaceae, Myodocarpaceae и Pittosporaceae. Для проверки этой гипотезы необходимо уточнить химическую природу наблюдаемых липидных капель (окраска суданом недостаточно специфична для того, чтобы различить масла, терпены и другие группы липидов), исследовать ультраструктуру клеток кортикальной паренхимы *Pennantia* на разных стадиях их формирования и сопоставить полученные результаты с данными по секреторным клеткам у других представителей Apiales (Васильев, 1977; Kolalite et al., 2003). К сожалению, имеющийся в нашем распоряжении материал по этим труднодоступным растениям пока не позволяет нам провести это исследование.

Авторы искренне признательны Анне Гончар и д-ру Дженис Лорд, куратору Регионального гербария Отаго, Новая Зеландия (Dr. Janice Lord, Curator, Otago Regional Herbarium) за их любезную помощь в получении образцов коры *Pennantia*.

- anatomy and intercellular canals in the stem of *Delarobrea paradoxa* (Araliaceae) // IAWA J. 2003. Vol. 24. P. 139–154.
- Kotina E., Oskolski A.A.* Survey of the bark anatomy of Araliaceae and selected related taxa // Plant Div. Evol. 2010. Vol. 128, N 3–4. P. 455–490.
- Kårehed J.* Multiple origin of the tropical forest tree family Icacinaceae // Amer. J. Bot. 2001. Vol. 88. N 12. P. 2259–2274.
- Kårehed J.* The family Pennantiaceae and its relationships to Apiales // Bot. J. Linnean Soc. 2003. Vol. 141. N 1. P. 1–24.
- Lemesle R.* Contribution à l'étude structurale des ombellifères xérophiles // Ann. Sci. Nat. Botanique. 1926. Sér. 10. P. 1–138.
- Metcalf C.R., Chalk L.* Anatomy of the Dicotyledons. Vol. 2. Oxford, 1950. P. 750–1500.
- Nilova M., Oskolski A.A.* Comparative bark anatomy of *Bursaria*, *Hymenosporum* and *Pittosporum* (Pittosporaceae) // Plant Div. Evol. 2010. Vol. 128. N 3–4. P. 491–500.
- Oskolski A.A., Rossouw A.S., van Wyk B.-E.* Wood and bark anatomy of *Steganotaenia* and *Polemniopsis* (tribe Steganotaenieae, Apiaceae) with notes on phylogenetic implications // Bot. J. Linnean Soc. 2010. Vol. 163. N 1. P. 55–69.
- Oskolski A.A., van Wyk B.-E.* Wood and bark anatomy of *Centella*: scalariform perforation plates support an affinity with the subfamily Mackinlayoideae (Apiaceae) // Plant Syst. Evol. 2010. Vol. 289. N. 3–4. P. 127–135.
- Philipson W.R.* *Griselinia* Forst. fil.: anomaly or link // New Zealand. J. Bot. 1967. Vol. 5. P.134–165.
- Philipson W.R., Stone B.C.* The systematic position of *Aralidium* Miq. - A multidisciplinary study. 1. Introduction and floral and general anatomy // Taxon. 1980. Vol. 29. P. 391–403.
- Platt K.A., Thomson W.W.* Idioblast oil cells of avocado: distribution, isolation, ultrastructure, histochemistry and biochemistry // Int. J. Plant Sci. 1992. Vol. 153, N 3. P. 301–310.
- Plunkett G.M., Chandler G.T., Lowry P.P., Pinney S.M., Sprenkle T.S.* Recent advances in understanding Apiales and a revised classification // South African J. Bot. 2004. Vol. 70. N 3. P. 371–381.
- Roth I.* Structural patterns of tropical barks. Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1981. 609 S.
- Sertorius A.* Beiträge zur Kenntnis der Anatomie der Cornaceae // Bull. herb. Boiss. 1893. Vol. 1. S. 469–639
- Stevens P.F.* Angiosperm Phylogeny Website (2001–2011). Version 9, June 2008 <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/> (электронный ресурс).
- Takhtajan A.L.* Diversity and Classification of Flowering Plants. N.Y., 1997. 643 p.
- Van Tieghem M.P.* 1884: Sur la structure et les affinités des Pittisporées // Bull. Soc. Bot. France. 1884. Vol. 31. P. 383–385.
- Viguié R.* Recherches botaniques sur la classification des Araliacées // Ann. Sci. Nat. Bot. 1906. Sér. 9, Vol. 4. P. 1–210.
- Zahur M.S.* Comparative study of secondary phloem of 423 species of woody dicotyledons belonging to 85 families // Mem. Cornell Univ. Agr. Exp. Sta. 1959. Vol. 358. P. 1–160.

Поступила в редакцию 12.06.11

COMPARATIVE BARK ANATOMY OF THE FAMILIES PENNANTIACEAE AND GRISELINIACEAE (APIALES)

M.V.Nilova, A.A.Oskolski

Anatomical structure of cortex, secondary phloem and periderm in *Griselinia* (Griselinaceae) и *Pennantia* (Pennantiaceae) has been examined. The genera under study belong to two basal lineages which were early diverged from the large clade comprising Araliaceae, Apiaceae, Myodocarpaceae, Pittosporaceae (Apiineae, Apiales). These genera are distinctive from each other by the type and localization of crystaliferous cells in their barks. In the cortex of *Pennantia*, the cells containing prismatic crystals are localized between the groups of primary phloem fibres; this condition was not recorded elsewhere in Apiales. No secretory calans and cavities were found in bark of the taxa under study. The cortical parenchyma cells in *Pennantia* contain, however, numerous lipidic droplets that is suggested as an initial stage of evolution of the secretory system in bark that is shared by all Apiineae members.

Key words: *Griselinia*, Griselinaceae, *Pennantia*, Pennantiaceae, Apiales, bark anatomy, secondary phloem, periderm.

Сведения об авторах: *Нилова Майя Владимировна* – науч. сотр. кафедры высших растений биологического факультета МГУ, канд. биол. наук (nilova_maja@mail.ru); *Оскольский Алексей Асафьевич* – вед. науч. сотр. Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН, докт. биол. наук (aoskolski@gmail.com).

УДК 582.51.9

**О НОВОМ ДЛЯ НАУКИ ВИДЕ, ИВЕ ФУРСАЕВА
(*SALIX FURSAEVII* MAVRODIEV SP. NOVA), В СВЯЗИ
СО СТАРЫМ ВОПРОСОМ О БЫСТРОМ ВИДООБРАЗОВАНИИ
В УСЛОВИЯХ ПОЙМ РЕК**

Е.В. Мавродиев, А.П. Лактионов, Ю.Е. Алексеев

... я сам представляю себе ребенком, который на берегу океана нашел несколько выброшенных на сушу раковин, тогда как сам океан во всей его неизмеримости и неисследимости стоит перед его взором, как великая неразгаданная тайна.

И. Ньютон, 1726–1727.

Предположительный эндемик Нижней Волги ива поздняя (*Salix serotina* Pall.) исключен из числа синонимов *Salix viminalis* L. и принят в ранге вида. Из долины Нижней Волги описан новый для науки вид – ива Фурсаева (*Salix fursaevii* Mavrodiev sp. nova). Представления А.Д. Фурсаева об уникальном характере флоры Волжской долины и об идущих здесь процессах быстрого видообразования требуют самого серьезного внимания исследователей. Необходима точная оценка возрастов эндемичных таксонов долины Нижней Волги.

Ключевые слова: *Salix fursaevii*, *Salix serotina*, ива Фурсаева, ива поздняя, эндемик, долина Нижней Волги.

Своеобразие нижеволжских ив было вполне ясно уже немецким исследователям сарептской флоры (Claus, 1851; Becker, 1858; Wunderlich, in herb.). Неудивительно, что два обсуждаемых ниже вида – *Salix fursaevii* sp. nova и *S. serotina* Pallas – относятся к прекрасно изученным таксонам флоры Юго-Востока России (Скворцов, 1968, с. 55, 195; 1980), верная оценка ранга которых не была дана исключительно в силу априорных теоретических установок прошлого, нередко заставлявших трактовать виды в рамках не-таксономической категории «экотипа» с дискуссионным содержанием и не всегда ясными коннотациями (Сукачев, 1953). При этом, однако, В.Н. Сукачев (1935, 1953), говоривший о позднепойменных «экотипах» *Salix rossica* (*S. viminalis* s. l.) и *S. triandra*, а не о двух самостоятельных видах, согласен с тем, что популяции этих «экотипов» из низовий Волги можно принять «уже почти за особые виды», по крайней мере, в «... объеме, который принят во Флоре СССР» (Сукачев, 1953, с. 678), косвенно подтверждая тем самым наблюдения Палласа, вид которого, насколько мы можем судить, Сукачевым нигде не упоминается.

***Salix serotina* Pallas, 1776: 759.**

Лектотип: Россия, Астраханская обл., «Volga australis» Herb. Pallas, BM (Belyaeva, Sennikov, 2008).

1. Листья на порослевых годовичных побегах шириной до 6 см. Северо-Восточный Казахстан (Семипалатинск) *Salix viminalis* L. var. *latifolia* E. L. Wolf.
- Листья на порослевых годовичных побегах уже 6 см. География растений иная 2
2. Листья на порослевых годовичных побегах шириной до 5,5 см. Оси побегов всегда опушенные, на побегах условно первого порядка, по крайней мере, первые листья с развитой пластинкой, широколанцетные до обратно-яйцевидных, часто шире 1 см, с неясно выраженным остроконечием или без него. Число листьев с развитой пластинкой на хорошо заметных ножках женских сережек ко времени плодоношения от одного до трех и более. Сережки поздние (самый конец мая–август). На образцах, собранных в июне–июле, часто можно наблюдать как цветки, так и незрелые плодики. Волгоградская и Астраханская области. Пойма Волги. *S. serotina* Pallas.
- Листья на порослевых годовичных побегах уже 5,5 см. Оси побегов голые или опушенные, все листья линейные или линейно-ланцетные, обычно шириной до 1 см, с выраженным остоконечием. Число листьев с развитой пластинкой на ножках женских сережек ко времени плодоношения не более трех, часто развитые листья на ножках женских сережек отсутствуют. Раннецветущее растение, отцветающее до середины мая. На образцах, собранных в июне–августе, одновременно с молодыми плодиками цветков никогда не наблюдается. Широко распространенный вид. *S. viminalis* L.

***Salix fursaevii* Mavrodiev sp. nova**

Planta ex affinitate *S. triandra* L., a qua: cormi monocarpicus forma, laminis foliorum latioribus at area geographica valde differt.

Holotypus: Rossia, prov. Volgograd, distr. Svetlojarskij, proper portum «Tumak». Vladimir E. Mavrodiev. 20. 07. 2011. FLAS # 230552; Iso- MO, US.

Paratypus: 1. Sarepta ... 4. 08. 2011. E. V. Mavrodiev. FLAS # 230553; 2. C. Kossinski. Plantae ad ostia Volgae lectae 1915. 25.06.1915. № 315. LE.

In honorem florum Rossuae austro-orientalis investigatoris excellentis cl. A. D. Fursaev haec species nominatur.

1. Число листьев с развитой пластинкой на ножках женских сережек ко времени окончания цветения от двух до восьми и более, в среднем пять–семь. Сережки очень поздние (конец мая – июль – начало августа). На образцах, собранных в июне–августе, часто можно наблюдать как цветки, так и плодики. Волгоградская и Астраханская области. Пойма Волги и прилегающие территории ***S. fursaevii* sp. nova.**

– Число листьев с развитой пластинкой на ножках женских сережек ко времени окончания цветения не более шести (в среднем три–пять). Сережки ранние (апрель–середина мая). На образцах, собранных в июне, одновременно с плодиками цветков никогда не наблюдается. Широко распространенный вид *S. triandra* L.

Анализ аутентичного материала *Salix serotina* (Belyaeva, Sennikov, 2008) показывает, что точка зрения Палласа на таксономию этого вида действительно не отличалась постоянством (Скворцов, 1968): из пометок на аутентиках следует, что *S. serotina* изначально относилась великим натуралистом не к родству *S. viminalis*, а к родству *S. aegyptiaca* L. (Belyaeva, Sennikov, 2008) – виду, имеющему, в частности, опушенные оси побегов, широкие листья и выраженные олиственные ножки женских сережек (Назаров, 1936). Это решение Палласа было поддержано Вильденовым (Willdenow, 1806, по Belyaeva, Sennikov, 2008) и принималось многими исследователями на протяжении всего XIX в. (Belyaeva, Sennikov, 2008).

В.Н. Сукачев (1953, с. 675) показал, что крайне своеобразная ритмика развития сохраняется у особей «позднепойменных экотипов ив», выращенных из семян в стандартных условиях. Тенденция к их позднему развитию, таким образом, «прочно зафиксирована генотипически» (Скворцов, 1980, с. 96, см. также Сукачев, 1935, 1953). Приводимые В.Н. Сукачевым (1935, 1953) данные о сдвиге ритмики развития *Salix serotina* на более ранние сроки путем обрезки или срезания колец коры, относятся к отдельным побегам (Сукачев, 1935, с. 212, рис. 3), а не к особям в целом,

как иногда отмечалось (Скворцов, 1980). Отдельного рассмотрения требует, таким образом, ситуация, при которой с особи срезались все побеги, а также онтогенез индивидуумов, развивающихся из срезанных ранее черенков (Сукачев, 1935, 1953).

Прививки «позднепойменных» растений на «обычные» и обратно – «обычных» на «поздние» – определенно показали, что ни в одной из комбинаций подвой и привой не оказывали друг на друга заметного влияния (Скворцов, 1980).

Позднее время цветения *Salix fursaevii* sp. nova и *S. serotina* очевидным для нас образом связано с особенностями структуры их побеговых систем в целом, морфология которых требует дальнейшего изучения. Заслуживает внимания и подтверждаемая нами «недружность» развития *S. fursaevii* sp. nova и *S. serotina*: в мае–августе на одном и том же побеге у особей этих видов формируются и молодые плодики, и новые сережки, здесь же почти всегда можно найти и некоторое количество спящих почек (Сукачев, 1935, 1953; Скворцов, 1968, 1980). Эта особенность отсутствует у *S. triandra* и *S. viminalis*. Габитуальные различия между *S. serotina* и *S. viminalis*, и особенно между *S. triandra* и *S. fursaevii* sp. nova, также весьма значительны: так, женские особи ивы Фурсаева обладают ярко выраженной акротонией побегов. Следует указать и на целесообразность исследования биоморфологии побеговых систем *Salix fursaevii* sp. nova, *S. serotina*, *S. triandra* и *S. viminalis* для точного выяснения здесь таксономической значимости «правила одновершинной кривой» (Серебряков, 1952).

Из данных В.Н. Сукачева (1953, с. 677, 678, рис. 1, 2) следует, что годовые побеги *S. viminalis* и *S. serotina* различаются составами листовых серий. Наши наблюдения показывают, что лист ивы Фурсаева морфологически не тождествен листу ивы трехтычинковой: у *S. triandra* края листовых пластинок всегда с выраженными зубцами, а у ивы Фурсаева зубчатость часто выражена только у верхнего листа репродуктивного побега, его нижние листья либо почти цельнокрайние, либо со сглаженными зубцами. Различия касаются и ширины пластинки, которая у описываемого вида в среднем больше. Наконец, у ивы Фурсаева нижняя сторона листа строго серебристая, тогда как у ивы трехтычинковой наблюдаются популяции как с зеленой, так и с серебристой нижней стороной листа (Скворцов, 1968; Юрьев, 1995).

А.Д. Фурсаев (1937, 1940) справедливо усматривает в факте присутствия в пределах Волжской долины позднепойменных ивовых «экотипов» значительный

теоретический интерес. Обе ивы, по мнению классика, иллюстрируют феномен быстрого видообразования, идущего в поймах рек (и, в частности, в пойме Волги), содержащих, таким образом, значительное число распознанных или нераспознанных эндемиков (Фурсаев, 1937, 1940; Шенников, 1930, по: Фурсаев, 1937).

А.Д. Фурсаев (1940) отмечает, что работы Турессона, Синской и Розановой, внесшие значительную ясность в ход процесса формирования видов на основе экотипической изменчивости, непосредственно не касаются пойменной волжской флоры. Согласно А.Д. Фурсаеву (1940), существенным фактором формообразования в поймах рек следует считать отбор и фенологическую изоляцию (Mosseler, Papadopol, 1989). Скажем, разрыв во времени цветения – это не просто случайная особенность, он имеет выраженный адаптивный смысл, почему и является возможным результатом селекции (Фурсаев, 1940; Сукачев, 1953; Скворцов, 1980). Впрочем, гены, влияющие на позднее время цветения, имеют сложную структуру регуляции с выраженной эпигенетической компонентой (Adrian et al., 2010).

По мнению А.Д. Фурсаева (1940), полиплоидия также может выступать в качестве одного из условий изоляции пойменных популяций. Саратовский исследователь ссылается, в частности, на работу G. Tischler (1937, по: Фурсаев, 1940), который проанализировал локальные флоры нескольких островов в Северном море и нашел, что по сравнению с окружающим материком острова населяет значительно больший процент полиплоидных таксонов. Разделяя флору на группы, G. Tischler (1937, по: Фурсаев, 1940) показывает, что наибольшее число полиплоидов принадлежит «вполне основавшимся» видам, при этом псаммофиллы, водные и прибрежные таксоны, представлены исключительно ими, тогда как у видов «неосвоившихся» процент полиплоидов ниже среднего (Tischler, 1937, по: Фурсаев, 1940).

В свете многочисленных позднейших экологических и микроэволюционных исследований топей и речных пойм (Blom, 1999; Lytle, Poff, 2004; Jackson, Colmer, 2005; см. также Mosseler, Papadopol, 1989; Karrenberg et al., 2002), можно с уверенностью говорить о том, что идеи А.Д. Фурсаева (1937, 1940) значительно опередили свое время. До сих пор не изданная в виде монографии диссертация великого натуралиста (Фурсаев, 1940) оказывается готовым обоснованием представления о долине Нижней Волги как о модельном объекте для изучения естественной истории десятков уникальных генотипов. Отметим,

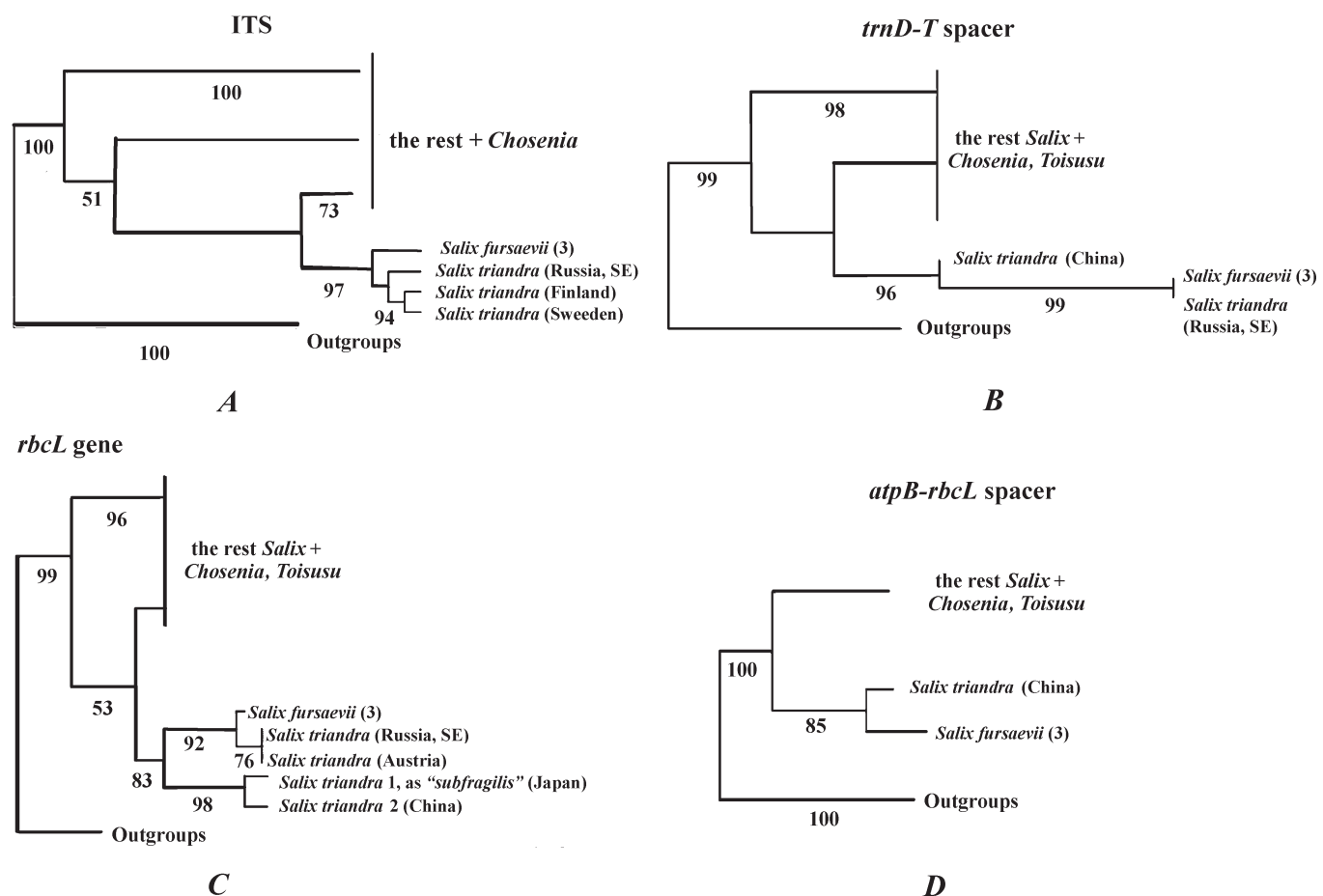
что способность ив к позднему цветению в прошлом не раз служила основой для таксономических выводов (например, *Salix grandifolia* Ser. var. *tardiflora* Ser., *S. hastata* L. var. *tardiflora* Ser.), а разрыв во времени цветения у симпатрических пойменных ив, равно как морфологические адаптации последних к условиям речных паводков, уже были предметом тщательных популяционных и морфологических штудий (Mosseler, Papadopol, 1989; Karrenberg et al., 2002).

В контексте более широкого исследования (Mavrodiev, Soltis, Soltis, in prep.), нами были изучены молекулярные особенности нижеволжских *Salix serotina* (2 образца), *S. fursaevii* (3 образца), а также один образец «обычной» нижеволжской *S. triandra* (Приложение 1А). Листья образца ивы трехтычинковой, взятого для анализа, имели серебристую нижнюю сторону.

В качестве основы для анализа из ГенБанка были взяты последовательности, опубликованные в наиболее полной на сегодняшний день хлоропластной филогении рода *Salix* (ген *rbcL*, хлоропластные интроны *trnD-T* и *atpB-rbcL*) (Chen et al., 2010), в двух ранее опубликованных ITS – филогениях группы (Leskinen, Alström-Rapaport, 1999; Hardig et al., 2010), а также ряд дополнительных последовательностей (Приложение 1В).

Гомологизация последних и построение матриц осуществлены вручную. Выделение ДНК, секвенс и амплификация реализованы в соответствии с протоколами, использованными в перечисленных публикациях (Leskinen, Alström-Rapaport, 1999; Chen et al., 2010; Hardig et al., 2010). Филогенетический анализ итоговых матриц осуществлен в программе RAxML (Stamatakis, 2006). Результаты анализа приведены на рисунке, А–D и в подписях к нему.

Консервативность первичной структуры традиционно используемых для анализа маркеров порой видна у ив даже при простом визуальном сопоставлении последовательностей. Скажем, такие таксоны, как *Salix arbutifolia* Pallas (*Chosenia arbutifolia* (Pallas) A.K. Skvortsov) и *S. urbaniana* Seemen (*C. urbaniana* (Seemen) N. Chao, *Toisusu urbaniana* (Seemen) Kimura) имеют одинаковый секвенс гена *rbcL* (GB: AB012776, AB012777, Azuma et al., 2000, см. также Chen et al., 2010). Иными словами, скорость молекулярной эволюции *Salix* низкая (Leskinen, Alström-Rapaport, 1999). Из сопоставления этого обстоятельства с молодым возрастом современной Волжской долины, которой менее 10 тыс. лет, (Фурсаев, 1940), следует, что если все эндемики долины – это новообразования, и не являются при этом гибридами или полиплоидами, то



Фрагменты четырех историй рода *Salix*, реконструированных по результатам филогенетического анализа (Maximum likelihood) матриц ITS (A, $-\ln$ likelihood = 2270,917169), хлоропластного интрона *trnD-T* (B, $-\ln$ likelihood = 2269,280401), гена *rbcL* (C, $-\ln$ likelihood = 3520,979166) и хлоропластного интрона *atpB-rbcL* (D, $-\ln$ likelihood = 2564,74580). Индексы достоверности приведены снизу от ветвей (2500 ML bootstrap-репликаций). Каждый из фрагментов соответствует секции *Triandrae* Dumort. (*Amygdalinae* Koch). На рисунках B–D терминальные ветви показаны пропорционально их длине. Сведения о географическом распространении образцов взяты из публикаций Leskinen, Alström-Rapaport, 1999, Chen et al., 2010 и Hardig et al., 2010, см. также Приложение 1. Культивируемый образец ивы трехтычинковой из исследования Alström-Rapaport, 1999 имеет шведское происхождение (“... collected nearby the outflow of the Selanger river in Medelpad, Sweden”, Dr. A. Vinnersten, pers. comm.)

филогенетический анализ, проведенный с использованием стандартных маркеров (*rbcL*, ITS, различные хлоропластные интроны и т. п.), не должен показать отличий долинных *Salix serotina* и *S. fursaevis* от *S. viminalis* и *S. triandra* соответственно.

Поэтому не удивительно, что в случае *Salix serotina* первичная структура локусов ITS и *rbcL* была полностью идентична секвенсам тех же локусов *S. viminalis* (ITS: AJ006435, Leskinen, Alström-Rapaport, 1999; *rbcL*: AJ849577, Hamza-Babiker et al., 2009; Mavrodiev, Soltis, Soltis, in prep.). Сказанное не противоречит представлению об эволюционной молодости этого палласовского вида. Иными словами, для реконструкции эволюционной истории ивы поздней следует либо использовать другие маркеры, либо вообще отказаться от попыток филогенетического решения вопроса.

Напротив, наш молекулярный анализ трех популяций ивы Фурсаева показал, что между этой ивой, и между образцами *Salix triandra* s. l., собранными в западных, северо-западных и в восточных фрагментах ее ареала, имеются филогенетические отличия (рисунок). Наш анализ, таким образом, не только подтверждает реальность вновь описываемого вида, но и однозначно указывает на необходимость признания в видовом ранге восточных популяций ивы трехтычинковой (Cheng-fu et al., 1999), т.е. на сборный характер *Salix triandra* s. l., вида-комплекса, требующего таксономической ревизии и дополнительного исследования. Полученный результат оказывается более убедительным с учетом того, что ген *rbcL* эволюционирует в среднем в 15 раз медленнее, чем другой известный хлоропластный маркер – локус *matK* (Hilu et al., 2003 по Hardig et al., 2010).

Из топологии деревьев следует, что *Salix fursaevii* не является неозндемиком Волжской долины, этот вид старше, чем южноевропейские и ниже-волжские популяции ивы трехтычинковой (рисунок, С). Скорее всего, речь идет о палеозндемичном таксоне, сохранившимся в долине. Последняя, таким образом, оказывается возможным местом консервации древних «рас», ее эндемизм может иметь значительно более сложную структуру, чем казалось ранее (Фурсаев, 1937, 1940). В этом случае способность ивы Фурсаева к позднему цветению – это вовсе не новая адаптация к волжским паводкам, но скорее, адаптация к особым гидрорежимам древних ландшафтов современного Юго-Востока Европы, признак, сформировавшийся ранее, но оказавшийся «кстати» в условиях разливов Волги. Если Волжская долина – это частичная рефугия древних флор, то ива Фурсаева может быть распространена значительно шире.

Относительная простота амплификации гена *rbcL* делает последний одним из возможных кандидатов для первичного анализа массового материала, предшествующего микроэволюционным штудиям нижеволжской *Salix triandra* s. l. В качестве «дальней» перспективы исследований можно указать на необходимость анализа у *Salix fursaevii* sp. nova и у других позднецветущих пойменных «рас» метилирования и регуляции промоторов генов, отвечающих за фенотипы «позднего цветения» и, прежде всего, гомологов транскрипционного фактора *FLC* комплекса MADS-box *Arabidopsis* (Adrian et al., 2010; Deng et al., 2011).

Наш текущий анализ не может быть основанием для выводов о гибридогенности *Salix fursaevii* и *S. serotina*. Дополнительный свет на ситуацию может пролить использование малокопийных ядерных локусов.

В заключение отметим, что в точном соответствии с представлениями А.Д. Фурсаева (1937, 1940) и В.Н. Сукачева (1953, см. также Скворцов, 1980), наряду с *Salix fursaevii* в Поволжье встречается и «обычная» ива трехтычинковая (рисунок, А–С), которая

филогенетически близка к популяциям юга Западной Европы (рисунок, В) и, как и ива Фурсаева, минимально отличается от растений европейского Северо-Запада (рисунок, А). Способность ив к широкому и эффективному распространению их диаспор (напр., Юрьев, 1995) указывает на возможность присутствия в Долине и других генотипов *Salix triandra* s. l. Так, мы парадоксальным образом возвращаемся к исходной точке нашего анализа, ведь теоретически ничто не мешает предположить существование в волжской Долине и на прилегающих территориях еще одного позднецветущего таксона родства ивы трехтычинковой, который, подобно *Salix serotina*, сформировался здесь в новейшее время, но уже на основе южноевропейской *S. triandra*.

Авторы признательны И.В. Беляевой (Dr. Belyaeva I. V., Kew Botanical Gardens) и Д.Д. Соколову (МГУ имени М.В. Ломоносова, кафедра высших растений) за конструктивное обсуждение предыдущей версии статьи. Авторы благодарят Н.Н. Цвелева (Ботанический институт РАН), А.П. Сухорукова (МГУ имени М.В. Ломоносова, кафедра высших растений), И.А. Шанцера (Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина, Гербарий), В.Б. Голуба (Институт биологии Волжского бассейна РАН, Тольятти), Dr. Michael Chester (University of Florida, Department of Biology), Dr. Kent Perkins (University of Florida, Department of Biology/FLMNH) за ценные советы и за техническую помощь. Авторы благодарны Dr. Annika Vinnersten (Department of Systematic Botany, Evolutionary Biology Centre, Uppsala University, Uppsala, Sweden) и Dr. Mats Hjertson (Museum of Evolution, Botany Section Uppsala University, Uppsala, Sweden) за уточнение происхождения ряда образцов ивы трехтычинковой, использованных в предыдущих анализах. Авторы признательны С.А. Лаврову (Институт молекулярной генетики РАН, Москва) за обсуждение комплекса вопросов, связанных с анализом генетики позднего цветения у *Arabidopsis*.

ПРИЛОЖЕНИЕ

А. Перечень образцов *Salix fursaevii*, *S. serotina*, *Salix triandra*, использованных в филогенетическом анализе

Salix fursaevii Mavrodiev sp. nova: 1. FLAS # 230552 (голотип), 2. FLAS # 230553 (паратип # 1); 3. Волгоградская обл., Волго-Ахтубинская пойма, 15. 06. 2011. В.Е. Мавродиев (Soltis Lab., E.V. Mavrodiev, coll. # 3391A); *S. serotina* Pallas: 1. Волгоградская обл., район о. Крит на Волге, 28. 06. 1989. В.Д. Бочкин, Г.Ю. Клинова, М.Ю. Полесская. МНА. # 227 (образец определен А.К. Скворцовым как *S. viminalis*); 2. Волгоградская обл., Среднеахтубинский р-н, пески в окр. турбазы «Сакля», 1. 08. 2011. Е.В. Мавродиев, С.А. Лавров (Soltis Lab., E.V. Mavrodiev, coll. # 3419); *Salix triandra* L. Волгоградская обл., Светлоярский р-н. Ручей в нижних от-

рогах Чапурниковской балки, 4. 08. 2011 Е.В. Мавродиев, Е.Е. Мавродиева, М.Е. Мавродиева (Soltis Lab., E.V. Mavrodiev, coll. # 3431).

В. Номера последовательностей, использованных при построении матриц для текущего филогенетического анализа (ITS, ген *rbcL*, интрон *trnD-T*) наряду с последовательностями, перечисленными в публикациях Leskinen, Alström-Rapart, 1999, Chen et al., 2010 и Hardig et al., 2010.

Salix arctica Pallas subsp. *crassijulis* (Trautv.) A.K.Skvortsov (FR693640, FR694578, Barkalov, Kozyrenko, unpubl.); *S. arbutifolia* Pallas (AJ418839; Chase et al., 2002); *S. caprea* L. (FR744741, FR717451, Barkalov, Kozyrenko, unpubl.); *S. chamissonis* Andersson (FR693644, FR694582—83, Barkalov, Kozyrenko, unpubl.); *S. erythrocarpa* Komarov (FR693634, FR694573, Barkalov, Kozyrenko, unpubl.); *S. fuscescens* Andersson (FR693627, FR694560, Barkalov, Kozyrenko, unpubl.); *S. integerrima* (Worosch.) Nedoluzhko (FR744736, FR694569—70, Barkalov, Kozyrenko, unpubl.); *S. matsudana* Koidz. (DQ217771, Jiang J. et al., unpubl.); *S. miyabeana* Seemen (GU556177, Ngantcha, Scoles, unpubl.); *S. paradoxa* Kunth (AJ418840; Chase et al., 2002); *S. pulchra* Cham. subsp. *parallelinervis* A.K.Skvortsov (FR693642, FR694586, Barkalov, Kozyrenko, unpubl.); *S. polaris* Wahlenb. (FR693643, FR694580, Barkalov, Kozyrenko, unpubl.); *S. pseudopentandra* Flod. (FR694584—85); *S. przewalskii* E. L.Wolf (AJ418838, Chase et al., 2002); *S. reinii* Franch. et Sav. ex Seemen (AB096873, Nara et al., 2003); *S. reptans* Rupr. (FR693638, FR694577, Barkalov, Kozyrenko, unpubl.); *S. rorida* Laksch. (FR717454, Barkalov, Kozyrenko, unpubl.); *S. schwerinii* E.L.Wolf (FR717452, Barkalov, Kozyrenko, unpubl.); *S. sachalinensis* F.Schmidt (GU556178, Ngantcha, Scoles, unpubl.); *S. saxatilis* Turcz. (FR693633, FR694572, Barkalov, Kozyrenko, unpubl.); *S. sphenophylla* A.K.Skvortsov (FR693636, FR694575, Barkalov, Kozyrenko, unpubl.); *S. subreniformis* Kimura (AB012797; Azuma et al., 2000); *S. tschuktschorum* A.K.Skvortsov (FR693635, FR694574, Barkalov, Kozyrenko, unpubl.); *S. triandra* L. (AJ849576, Hamza-Babiker et al., 2009); *S. turczaninowii* Laksch. ex Printz (FR693631, FR717453, Barkalov, Kozyrenko, unpubl.); *S. udensis* Trautv. (FR693645, FR694587, Barkalov, Kozyrenko, unpubl.); *S. yezoensis* (C.K.Schneid.) Kimura (FR693629, FR717455, Barkalov, Kozyrenko, unpubl.); *S. viminalis* L. (AJ849577, Hamza-Babiker et al., 2009); *S. vitellina* L., AJ849579, Hamza-Babiker et al., 2009).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Назаров М.И. Ива – *Salix* L. // Флора СССР. М.;Л., 1936. Т. 5. С. 24–113.
- Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 392 с.
- Скворцов А.К. Ивы СССР. М., 1968. 264 с.
- Скворцов А.К. Работы В.Н. Сукачева по изучению позднелетних экотипов ив // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 85. 1980. Вып. 3. С. 89–97.
- Сукачев В.Н. О новом роде экотипов у некоторых растений // Тр. Ленинградского о-ва естествоиспытателей. Т. 64. 1935. Вып. 2. С. 209–217.
- Сукачев В.Н. О позднелетних экотипах ив // ДАН СССР. Нов. сер. Т. 92. № 3. 1953. С. 675–678.
- Фурсаев А.Д. К вопросу о видообразовании в условиях пойм рек // Сов. бот. № 3. 1937. С. 33–40.
- Фурсаев А.Д. К познанию флоры и растительности долины Нижней Волги. Дис. ... докт. биол. наук. Саратов, 1940. 559 с.
- Юрьев А.И. Внутривидовая дифференциация в связи с пространственной изоляцией и экологическими различиями. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1995. 21 с.
- Adrian J., Torti S., Turck F. From decision to commitment: the molecular memory of flowering // Molecular Plant. Vol. 2. 2010. P. 628–642.
- Azuma T., Kajita T., Yokoyama J., Ohashi H. Phylogenetic relationships of *Salix* (Salicaceae) based on *rbcL* sequence data // Am. J. Bot. Vol. 87. 2000. P. 67–75.
- Becker A. Verzeichniss der um Sarepta wildwachsenden Pflanzen // Bulletin de la Societe Imperiale des Naturalistes de Moscou. T. 31. 1858. № 1. S. 1–85.
- Belyaeva I., Sennikov A. Typification of Pallas' names in *Salix* // Kew Bul. Vol. 63. 2008. P. 277–287.
- Blom C. Adaptations to flooding stress: from plant community to molecule // Plant Biology. Vol. 1. 1999. P. 261–273.
- Chase M.W., Zmarzty S., Lledo M.D., Wurdack K.J., Swensen S.M., Fay M.F. When in doubt, put it in Flacourtiaceae: a molecular phylogenetic analysis based on plastid *rbcL* DNA sequences // Kew Bul. Vol. 57. 2002. P. 141–181.
- Chen J.H., Sun H., Wen J., Yank Y.P. Molecular phylogeny of *Salix* L. (Salicaceae) inferred from three chloroplast datasets and its systematic implications // Taxon. Vol. 59. 2010. P. 29–37.
- Cheng-fu F., Shidong Z., Skvortsov A.K. Salicaceae // Eds. Z.Y. Wu, P.H. Raven, July 1999 / Flora of China. Vol. 4 (Cycadaceae through Fagaceae). St. Louis, 1999. P. 139–274.
- Claus C.F. Localflora der Wolgagegenden // Beitrage zur Pflanzenkunde des Russischen Reiches. 1851. Lief. 8. S. 5–324.
- Deng W., Ying H., Helliwell C.A., Taylor J.M., Peacock W.J., Dennis E.S. Flowering Locus C (FLC) regulates development pathways throughout the life cycle of *Arabidopsis* // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2011. Apr 19. 108 (16). P. 6680–6685.
- Hamza-Babiker N., Heinze B., Glossl J., Arnold C. Chloroplast DNA identification of eight closely related European *Salix* species // Austrian J. of Forest Science. Vol. 126. 2009. P. 175–193.
- Hardig T.M., Anttila C.K., Brunsfeld S.J. A Phylogenetic analysis of *Salix* (Salicaceae) based on *matK* and ribosomal DNA Sequence Data // J. Bot. 2010, Article ID 197696. 12 p.

- Jackson M.B., Colmer T.D.* Response and adaptation by plants to flooding stress // *Annals of Botany*. Vol. 96. 2005. P. 501–505.
- Karrenberg S., Edwards P.J., Kollmann J.* The life history of Salicaceae living in the active zone of floodplains // *Freshwater Biology*. Vol. 47. 2002. P. 733–748.
- Leskinen E., Alström-Rapaport C.* Molecular phylogeny of Salicaceae and closely related Flacourtiaceae: evidence from 5.8S, ITS 1 and ITS 2 of the rDNA // *Plant Systematics and Evolution*. Vol. 215. 1999. P. 209–227.
- Lytle D.A., Poff N. L.* Adaptation to natural flow regimes // *Trends Ecol Evol*. Vol. 19. 2004. P. 94–100.
- Mosseler A., Papadopol C.S.* Seasonal isolation as a reproductive barrier among sympatric *Salix* species // *Canadian Journal of Botany*. Vol. 67. 1989. P. 2563–2570.
- Nara K., Nakaya H., Wu B., Zhou Z., Hogetsu T.* Underground primary succession of ectomycorrhizal fungi in a volcanic desert on Mount Fuji // *New Phytologist*. Vol. 159. 2003. P. 743–756.
- Pallas P.S.* Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reichs. Bd 3. Vom Jahr 1772, und 1773. St.-Petersburg, 1776. - XI + 760 S.
- Stamatakis A.* RAxML-VI-HPC: Maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models // *Bioinformatics*. Vol. 22. 2006. P. 2688–2690.

Поступила в редакцию 4.04.2011

ON THE NEW SPECIES *SALIX FURSAEVII* MAVRODIEV IN CONTEXT OF THE OLD QUESTION ABOUT RAPID SPECIATION IN RIVER PLAINS

E.V. Mavrodiev, A.P. Laktionov, Yu.E. Alexeev

Here we propose that the endemic of Russian South East *Salix serotina* Pallas is excluded from the synonyms of widely circumscribed *S. viminalis* L. and accepted at the specific rank. We also describe as a new species another putative endemic of Lower Volga region *Salix fursaevi* Mavrodiev sp. nova. In the past both *S. serotina* and *S. fursaevi* were widely treated as «late-flood-plain-ecotypes» of *S. viminalis* and *S. triandra* respectively. Due to the different flowering times, the Lower Volga plain populations of *S. fursaevi* and *S. serotina* are reproductively isolated from sympatric non-plain populations of *S. viminalis* and *S. triandra*. *Salix serotina* established here as an example of the process of rapid speciation in river plains. This was originally proposed by the Russian botanist A. D. Fursajew more than 70 years ago based on detailed study of the Lower Volga plain flora and vegetation. In contrast, molecular data show that *Salix fursaevi* is a relatively old taxon survived within the Valley of Lower Volga. Widely circumscribed *Salix triandra* is a complex of closely related species. Due to the presumable high level of endemism the Valley of Lower Volga may be a useful natural model system for modern evolutionary studies but the correct approximation of the evolutionary ages of all Valley's endemics is necessary.

Key words: *Salix fursaevii*, *Salix serotina*, endemic, Valley of Lower Volga.

Сведения об авторах: Мавродиев Евгений Владимирович* – ст. науч. сотр. Флоридского музея естественной истории при университете Флориды (UF, FLMNH), канд. биол. наук (evgeny@ufl.edu); Лактионов Алексей Павлович – доцент кафедры биологии и экологии растений Астраханского государственного университета, докт. биол. наук (alaktionov@list.ru); Алексеев Юрий Евгеньевич – доцент кафедры геоботаники биологического факультета МГУ, канд. биол. наук (alina_aksepoa@mail.ru).

*Автор для переписки.

УДК 581.5

УДЕЛЬНАЯ ДЛИНА КОРНЕЙ АЛЬПИЙСКИХ РАСТЕНИЙ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

Ф.С. Салтагарова, В.Г. Онипченко, В.А. Агафонов, Р.К. Аджиев

Удельная длина тонких корней была исследована для 130 видов альпийских растений в естественных условиях в Тебердинском заповеднике. Она изменялась от 6 м/г у орхидных (*Coeloglossum viride*, *Gymnadenia conopsea*) до 936 м/г у *Cruciata laevipes*, среднее значение для всех изученных видов составило 134 м/г. Однодольные в среднем имели более высокие показатели удельной длины корней, чем двудольные. Наиболее высокие значения этого показателя были свойственны осоковым, низкие – лютиковым. Микоризные растения имели более низкие значения удельной длины корней по сравнению с безмикоризными. Растения с более крупными листьями и семенами в среднем имели более низкие значения этого показателя.

Ключевые слова: удельная длина корней, альпийские растительные сообщества, микориза, параметры листьев, вегетативная подвижность, жизненная форма.

Удельная длина корней (specific root length, УДК) – длина единицы сухой массы корня, обычно выражающаяся в м/г, является одним из важнейших параметров корневых систем, используемых в функциональной морфологии растений (Cornelissen et al., 2003). Этот показатель оценивает затраты органических веществ, необходимые растению для образования единицы длины корней, т.е. их «стоимость». Он может рассматриваться как аналог удельной листовой поверхности, оценивающей затраты веществ на построение единицы поверхности листа. Способность растений быстро распространять корни в почве и локализовать их на участках более богатых почвенными ресурсами также во многом связана с УДК (Eissenstat, Caldwell, 1988).

Относительно тонкие корни имеют высокие значения удельной длины корня. Если корни являются основным органом поглощения почвенных ресурсов (хотя для многих микоризных растений это не так), то потребление воды и минеральных веществ больше зависит от длины корня, чем от его массы, поэтому виды с высокими значениями УДК инвестируют в биомассу корней более эффективно, чем виды с низкой УДК. Первые, как правило, имеют большую пластичность роста корней, и более эффективно потребляют воду и элементы минерального питания (ЭМП), но менее долговечны и меньше зависят от микоризы, чем вторые (Eissenstat, 1992).

Быстрорастущие виды богатых местообитаний имеют меньшую удельную длину, чем виды, характерные для бедных почв. Последние вкладывают больше

биомассы на единицу длины корней для увеличения длительности их жизни. Виды разных местообитаний могут иметь сходную УДК, но различаться по двум ее составляющим – тонкости корней и их плотности. Тонкие корни могут иметь высокую плотность, что связывается с реакцией на бедность почв ЭМП, особенно фосфором (Ryser, 2006).

Высокогорные растения образуют более разветвленную корневую систему, составляющую большую часть их общей биомассы, по сравнению с растениями низкогорий (Körner, Renhardt, 1987). Это явление может быть обусловлено комплексом причин. Во-первых, бедностью почвы ЭМП. Так, Ryser и Lambers (1995) обнаружили, что травы имеют более тонкие корни (выше УДК), когда они выращены в условиях дефицита ЭМП. Вторая возможная причина – адаптация к пульсирующему характеру поступления ресурсов во время таяния снега, что требует быстрой реакции на увеличение доступности ЭМП. Третья причина – адаптация к низкой температуре, которая снижает вязкость жидкости и скорость диффузии (Körner, 2003). Кроме того, альпийские растения по сравнению с низкогорными имеют более высокую концентрацию азота в корнях, стеблях и листьях (Monson et al., 2001).

Изучению корневых систем посвящено большое число исследований, однако сведения о морфолого-экологических свойствах корней высокогорных растений Кавказа незначительны. Поэтому в настоящей работе мы поставили цель – определить значение удельной длины корней видов альпийских растений

в высокогорных фитоценозах Северо-Западного Кавказа на примере Тебердинского заповедника. В задачи работы входило:

- 1) измерить значение УДК видов альпийских растений в полевых условиях;
- 2) выявить связь УДК исследованных видов с их таксономическим положением и эколого-морфологическими особенностями.

Методика работы

Работа выполнена на высокогорном стационаре МГУ Тебердинского заповедника (Карачаево-Черкесская республика) на северо-восточном отроге г. Малая Хатипара, высота 2750–2800 м над ур. моря. Объектом исследований служили 130 видов растений, произрастающих в высокогорных сообществах альпийского и субальпийского поясов. Детальная характеристика этих сообществ приведена в ряде публикаций (Onipchenko, 1994, 2002).

Сбор образцов корней для определения удельной длины корня и дальнейших исследований проводили, используя существующие методы и рекомендации по извлечению, отбору, отмывке и измерению корней растений (Cornelissen et al., 2003). В большинстве случаев для сбора корней выкапывали участок дернины с находящимися на нем растениями, стараясь при этом не повредить их корневую систему. Более крупные растения (кустарники *Juniperus communis* L. и *Rhododendron caucasicum* Pall.) не выкапывали полностью, а у их основания делали углубление до 20 см и, найдя корень, связанный с растением, встряхнув и освободив его от почвенных частиц, извлекали для последующих исследований. Дернины с растениями помещали (замачивали) на некоторое время в воду (горный ручей). Затем отделяли от почвы подземные части растений и разбирали корни по видам. Корни каждого вида тщательно отмывали. Для определения УДК собирали образцы потенциально всасывающих корней – это наиболее здоровые, т.е. светлые и упругие участки корня с диаметром менее 2 мм (два последних порядка ветвления). Для одной повторности собирали корни общей длиной около 50 см (повторность 5-кратная). Образцы корней высушивали в термостате при 80°C в течение 2 ч. Взвешивали образцы на аналитических весах с точностью до 0,1 мг. УДК определяли делением длины всасывающих корней в образце на их сухую массу.

Для оценки связи удельной длины корней альпийских растений с их таксономическим положением и эколого-морфологическими особенностями использовали следующие показатели:

таксономическое положение на уровне классов и семейств,

приуроченность к сообществам,

интенсивность и тип микоризной инфекции (Onipchenko, Zobel, 2000),

эколого-морфологические параметры листьев: масса влажного и сухого листа, толщина листа, содержание воды в насыщенном состоянии, площадь листа и удельная листовая поверхность сухих и влажных листьев (Шидаков, Онипченко, 2007),

содержание азота и углерода в листьях (неопубликованные данные Richard van Logtestijn),

масса 100 семян и семенная продуктивность (Логвиненко, Онипченко, 1990),

жизненная форма по К. Раункиеру (Покаржевская, Онипченко, 1995),

отавность растений, выраженная в баллах (Текеев, Семенова, 2010),

структура побега и вегетативная подвижность (Покаржевская, Онипченко, 1995),

надземная биомасса (Онипченко, 1990).

Обработка данных и определение среднего значения, ошибки среднего проведена в программе Microsoft Excel 2003. Для оценки влияния рассматриваемых параметров на удельную длину корня мы использовали корреляционный анализ – расчеты непараметрических коэффициентов корреляции Spearman, непараметрические методы дисперсионного анализа (Kruskal-Wallis ANOVA) и Mann-Whitney U Test выполняли в программе Statistica 5.0.

Результаты и обсуждение

Растения исследуемых травяных сообществ имеют разные значения удельной длины корня (табл. 1). Наиболее высокое значение этого показателя среди исследуемых видов отмечено для *Cruciata laevipes* (936 м/г), которая имеет самые тонкие волосовидные корни с низкой плотностью тканей. Среди изученных нами видов это единственный, УДК которого выше 500 м/г. Согласно L.Kutschera et al (1992), тонкие корни растений этого вида имеют диаметр около 0,3 мм, что согласуется с отмеченной нами высокой УДК. Самые низкие показатели УДК отмечены у представителей семейства орхидных – *Coeloglossum viride* и *Gymnadenia conopsea* (6 м/г), корни которых можно охарактеризовать как утолщенные и относительно плотные. Среднее значение для изученных видов составило 134 м/г. Распределение числа видов по величине УДК левостороннее, существенно отличающееся от нормального (рис. 1). Более половины видов имели относительно толстые корни с УДК менее 100 м/г, поэтому медианное

Т а б л и ц а 1

Удельная длина корней альпийских растений (среднее значение и его ошибка, м/г, n = 5, во всех случаях, кроме *Primula ruprechtii*, где n = 4)

Продолжение табл. 1

Вид	Среднее	Ошибка среднего
<i>Aconitum nasutum</i> Fisch. ex Reichenb.	275	2,1
<i>Aetheopappus caucasicus</i> Sosn.	257	2,8
<i>Agrostis vinealis</i> Schreb.	413	7,7
<i>Ajuga orientalis</i> L.	438	2,0
<i>Alchemilla caucasica</i> Buser	182	8,0
<i>Alchemilla vulgaris</i> L. aggr.	204	11,5
<i>Androsace albana</i> Stev.	144	31,9
<i>Anemone speciosa</i> Adams ex G.Pritz.	25	2,2
<i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertn.	33	3,9
<i>Anthemis cretica</i> L.	27	1,1
<i>Anthemis marschalliana</i> Willd.	145	8,6
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	78	4,6
<i>Anthyllis vulneraria</i> L.	151	5,9
<i>Arenaria lychnidea</i> Bieb.	32	4,4
<i>Arenaria rotundifolia</i> Bieb.	419	28,6
<i>Aster alpinus</i> L.	128	5,9
<i>Astrantia maxima</i> Pall.	61	1,0
<i>Betonica macrantha</i> C.Koch	74	3,1
<i>Botrychium lunaria</i> (L.) Sw.	8	0,8
<i>Briza marcowiczii</i> Woronow	64	1,2
<i>Bromus variegatus</i> M. Bieb.	26	0,7
<i>Bupleurum falcatum</i> L. s.l.	104	2,8
<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth	309	14,4
<i>Campanula collina</i> Bieb.	124	3,4
<i>Campanula tridentata</i> Schreb.	40	5,2
<i>Carex atrata</i> L.	183	18,4
<i>Carex caryophyllea</i> Latourr.	317	16,7
<i>Carex oreophila</i> C.A.Mey.	469	26,4
<i>Carex pyrenaica</i> Wahlenb.	101	3,0
<i>Carex sempervirens</i> Vill.	311	9,2
<i>Carex umbrosa</i> Host	390	65,3
<i>Carum caucasicum</i> (Bieb.)Boiss.	132	6,8
<i>Carum meifolium</i> (Bieb.)Boiss.	88	5,8
<i>Catabrosella variegata</i> (Boiss.)Tzvel.	55	4,7

<i>Centaurea cheiranthifolia</i> Willd.	57	5,1
<i>Cerastium purpurascens</i> Adams	117	13,3
<i>Chaerophyllum roseum</i> Bieb.	167	5,1
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.)	67	2,5
<i>Chamaesciadium acaule</i> (Bieb.)Boiss.	194	9,0
<i>Coeloglossum viride</i> (L.) C.Hartm.	6	0,2
<i>Corydalis conorhiza</i> Ledeb.	98	3,6
<i>Cruciata laevipes</i> Opiz	936	132,4
<i>Deschampsia flexuosa</i> (L.) Trin.	25	0,8
<i>Draba hispida</i> Willd.	262	14,6
<i>Empetrum nigrum</i> L.	145	6,7
<i>Erigeron alpinus</i> L.	145	3,7
<i>Erigeron caucasicus</i> Stev.	146	5,5
<i>Eritrichium caucasicum</i> (Albov) Grossh.	166	4,3
<i>Euphrasia ossica</i> Juz.	374	24,6
<i>Festuca brunnescens</i> (Tzvel.) Galushko	65	3,2
<i>Festuca ovina</i> L.	78	1,9
<i>Festuca varia</i> Haenke	160	8,0
<i>Fritillaria collina</i> Adams	83	4,1
<i>Gagea fistulosa</i> (Ram. ex Lam. et DC.) Ker-Gawl.	442	16,9
<i>Galium verum</i> L.	50	2,3
<i>Gentiana aquatica</i> L.	283	56,5
<i>Gentiana biebersteinii</i> Bunge	97	4,5
<i>Gentiana pyrenaica</i> L.	169	15,1
<i>Gentiana septemfida</i> Pail.	129	9,6
<i>Gentiana verna</i> L.	128	6,6
<i>Geranium gymnocaulon</i> DC.	30	0,9
<i>Gnaphalium supinum</i> L.	307	37,5
<i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R.Br.	6	0,2
<i>Hedysarum caucasicum</i> Bieb.	49	2,2
<i>Helictotrichon versicolor</i> (Vill.) Pilger	78	4,2
<i>Hieracium lactucella</i> Wallr.	202	10,0
<i>Hieracium laevigatum</i> Willd	42	2,8
<i>Hieracium prenanthoides</i> Vill. gr.	56	1,8
<i>Hieracium umbellatum</i> L.	73	2,8

Продолжение табл. 1

Окончание табл. 1

<i>Hyalopoa pontica</i> (Bal.) Tzvel.	79	1,5	<i>Pulsatilla aurea</i> (Somm. et Levier) Juz.	31	0,8
<i>Hypericum linarioides</i> Bosse	160	4,5	<i>Ranunculus brachylobus</i> Boiss. et Hohen.	85	3,1
<i>Juniperus communis</i> L.	22	0,8	<i>Ranunculus oreophilus</i> Bieb.	83	2,3
<i>Kemulariella caucasica</i> (Willd.) Tamamsch.	65	3,3	<i>Rhododendron caucasicum</i> Pall.	192	5,6
<i>Leontodon hispidus</i> L.	14	0,4	<i>Rumex alpestris</i> Jacq.	84	5,4
<i>Lloydia serotina</i> (L.) Reichenb.	69	1,8	<i>Scabiosa caucasica</i> Bieb.	74	1,9
<i>Luzula multiflora</i> (Retz.) Lej.	132	3,6	<i>Scabiosa ochroleuca</i> L. s.l.	69	2,0
<i>Luzula spicata</i> (L.) DC.	153	11,2	<i>Scorzonera cana</i> (C.A.Mey.) O.Hoffm.	35	2,3
<i>Matricaria caucasica</i> (Willd.) Poir.	130	5,6	<i>Sedum tenellum</i> Bieb.	93	4,7
<i>Minuartia aizoides</i> (Boiss.) Bornm.	42	2,6	<i>Sempervivum caucasicum</i> Rupr. ex Boiss.	88	1,0
<i>Minuartia circassica</i> (Albov) Woronow	33	2,8	<i>Senecio aurantiacus</i> (Hoppe ex Willd.) Less.	122	12,8
<i>Minuartia recurva</i> (All.)Schinz et Thellung	226	35,3	<i>Senecio caucasicus</i> (Bieb.) DC	78	2,4
<i>Myosotis alpestris</i> F.W.Schmidt	109	12,7	<i>Senecio kolenatianus</i> C.A.Mey.	178	8,4
<i>Nardus stricta</i> L.	36	0,8	<i>Senecio taraxacifolius</i> (Bieb.) DC.	85	2,4
<i>Oxytropis kubanensis</i> Leskov	35	1,2	<i>Seseli alpinum</i> Bieb.	304	14,6
<i>Pedicularis caucasica</i> Bieb.	59	37,8	<i>Sibbaldia procumbens</i> L.	128	7,8
<i>Pedicularis comosa</i> L.	13	0,9	<i>Silene saxatilis</i> Sims	84	2,2
<i>Pedicularis condensata</i> Bieb.	50	2,4	<i>Silene vulgaris</i> (Moench) Garcke	60	5,0
<i>Pedicularis nordmanniana</i> Bunge	77	2,5	<i>Solidago virgaurea</i> L.	82	6,9
<i>Phleum alpinum</i> L.	73	1,8	<i>Taraxacum confusum</i> Schischk.	34	1,3
<i>Plantago atrata</i> Hoppe	87	3,3	<i>Taraxacum stevenii</i> DC.	74	2,7
<i>Poa alpina</i> L.	218	8,9	<i>Thymus nummularius</i> Bieb.	157	8,8
<i>Poa longifolia</i> Trin.	26	1,2	<i>Traunsteinera globosa</i> (L.) Reichend.	15	1,1
<i>Polygonum bistorta</i> L.	22	2,4	<i>Trifolium polyphyllum</i> C.A. Mey.	95	2,9
<i>Potentilla verna</i> L.	237	14,7	<i>Trifolium badium</i> Schreber	232	6,6
<i>Potentilla gelida</i> C.A. Mey	253	22,4	<i>Trisetum flavescens</i> (L.) Beauv.	39	0,5
<i>Potentilla nivea</i> L.	98	3,8	<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	116	11,8
<i>Primula algida</i> Adam	162	4,3	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	202	15,0
<i>Primula ruprechtii</i> Kusn.	244	11,6	<i>Valeriana alpestris</i> Stev.	49	3,1
<i>Pulsatilla albana</i> (Stev.) Bercht. et C. Presl	54	2,6	<i>Veronica gentianoides</i> Vahl.	40	4,3
			<i>Viola altaica</i> Ker-Gawl.	212	11,1

значение УДК (90 м/г) существенно ниже среднего арифметического.

Таксономическое положение. Среди изученных видов альпийских растений 102 вида относятся к двудольным, 32 – к однодольным, один папоротник и

один представитель голосеменных. Поэтому мы сравнили УДК двух классов цветковых растений.

Результаты дисперсионного анализа показывают, что принадлежность к классам статистически значимо влияет на УДК ($p = 0,01$), хотя средние значения

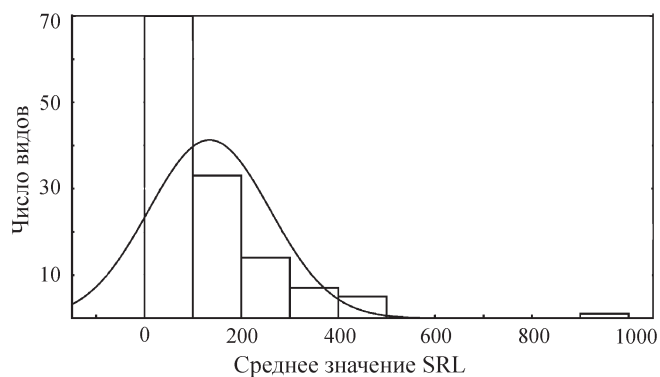


Рис. 1. Гистограмма распределения числа видов альпийских растений по удельной длине корня, м/г

у однодольных (130 м/г) незначительно выше, чем у двудольных (123 м/г), разброс внутри классов очень велик. Несмотря на то что представители однодольных имели более низкую, а представители двудольных высокую УДК, процент видов с наиболее высокими значениями (более 300 м/г) выше в классе однодольных (18,75%), чем у двудольных (4,9%).

Важно отметить, что средние величины удельной длины корня изученных нами двудольных растений существенно выше, чем у видов разнотравья в Центральных Альпах, среднее значение для которых 62 м/г тонких корней (Körner, 2003).

Представители классов Polypodiopsida и Pinopsida имели низкие значения УДК – *Botrychium lunaria* (8 м/г) и *Juniperus communis* (22 м/г) соответственно.

Для определения связи между УДК и принадлежностью к семействам цветковых растений в анализ были включены семейства, которые содержали четыре представителя и более. К ним относятся: *Asteraceae* (26), *Poaceae* (17), *Caryophyllaceae* (8), *Cyperaceae* (8), *Apiaceae* (7), *Scrophulariaceae* (в традиционном понимании 7), *Ranunculaceae* (6), *Rosaceae* (6), *Fabaceae* (5), *Gentianaceae* (5), *Primulaceae* (4), *Ericaceae* (4). Таксономическое положение исследованных растений на уровне семейств значимо влияло на УДК ($p = 0,0035$). Наиболее высокие средние значения УДК имели виды семейства *Cyperaceae* (235 м/г) с относительно тонкими корнями с большим числом коротких ответвлений (табл. 2). Самые низкие значения УДК характерны для видов из семейства *Ranunculaceae* (57 м/г).

Приуроченность к сообществам. Анализ УДК видов растений, приуроченных к различным сообществам альпийского пояса (альпийские лишайниковые пустоши, гераниево-копеечниковые луга, пестроовсянищевые луга, альпийские ковры, рододендроновые стланики и болота), не показал статистически значи-

мых различий между сообществами ($p = 0,44$). Внутри каждого сообщества произрастают виды растений с различными величинами УДК, что показывает высокое функциональное разнообразие состава этих сообществ.

Микориза. Дисперсионный анализ показал, что имеются погранично значимые различия между микоризными и немикоризными видами ($p = 0,08$). Как и следовало ожидать, корни микоризных видов несколько толще корней немикоризных видов (рис. 2, а). Интенсивность микоризной инфекции не была статистически значимо связана с УДК ($p = 0,38$), хотя по данным P.Ryser (2006) микоризация корней может непосредственно изменить их УДК.

Растения с разными типами микориз значимо различаются по УДК ($p = 0,002$). Корни растений с везикулярно-арбускулярной микоризой имеют меньшее значение УДК, чем корни с эрикоидным типом микоризы (рис. 2, б).

Жизненная форма по Раункиеру. Изученные растения относятся к четырем жизненным формам – геофитам, гемикриптофитам, хамефитам и терофитам. Результаты дисперсионного анализа показали, что жизненная форма оказывает статистически значимое влияние на УДК (рис. 2, в). УДК растений различных жизненных форм увеличивалась в ряду: геофиты < гемикриптофиты < хамефиты < терофиты.

Таблица 2

Удельная длина корней растений семейств альпийских растений (среднее значение и его ошибка, м/г). Семейства, значимо различающиеся по удельной длине корней, отмечены перекрывающимися буквами

Семейства	Среднее	Ошибка среднего	Значимость различий
<i>Ranunculaceae</i>	57	10	a
<i>Poaceae</i>	88	18	ab
<i>Asteraceae</i>	95	13	abc
<i>Scrophulariaceae</i>	96	51	abcd
<i>Fabaceae</i>	113	36	abcde
<i>Caryophyllaceae</i>	126	48	adcde
<i>Apiaceae</i>	149	31	bcde
<i>Primulaceae</i>	154	36	bcde
<i>Gentianaceae</i>	161	32	cde
<i>Ericaceae</i>	164	20	de
<i>Rosaceae</i>	184	30	e
<i>Cyperaceae</i>	235	56	de

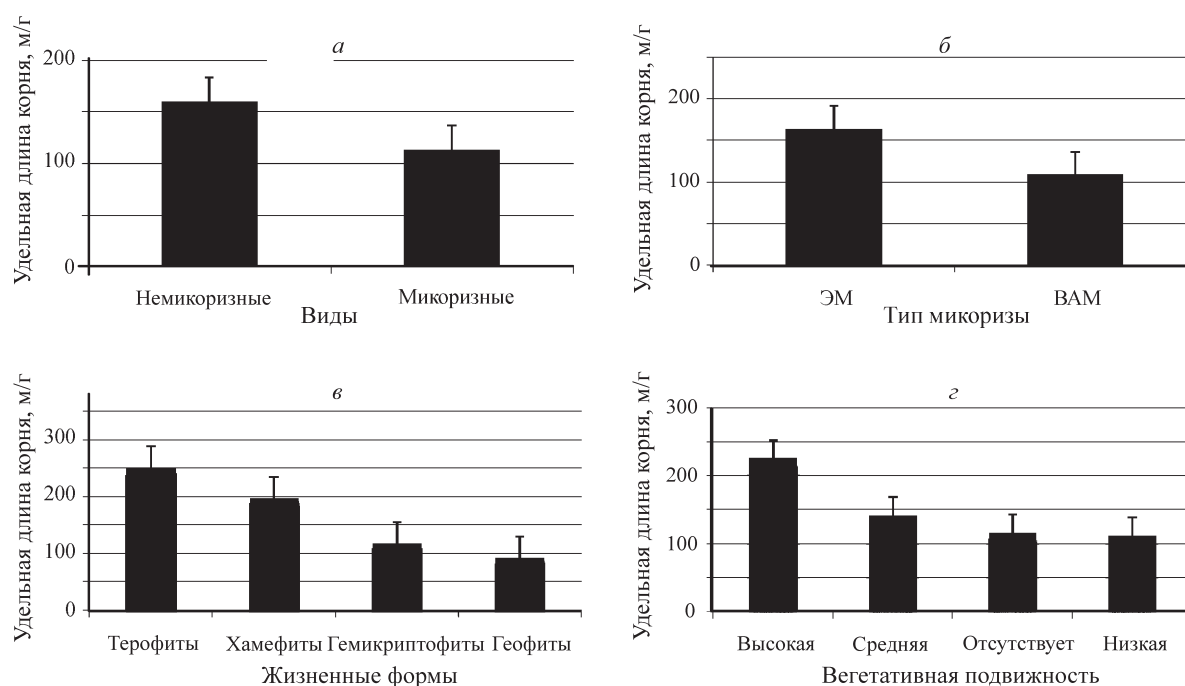


Рис. 2. Средние значения удельной длины корня альпийских видов растений: а – микорризных и немикорризных; б – с эрикоидной и везикулярно-арбускулярной типами микорризы; в – различных жизненных форм; г – с различной вегетативной подвижностью

Возможно, с ежегодным возобновлением из семян терофиты имеют ряд приспособлений, в том числе тонкие относительно длинные и недолговечные корни с высокими значениями удельной длины. Результат «удешевления» корней связан с невысоким вложением продуктов фотосинтеза в их построение.

Структура побега и вегетативная подвижность. Среди изученных растений выделены безрозеточные, полурозеточные и розеточные растения. Дисперсионный анализ не выявил статистически значимого влияния структуры побега на УДК ($p = 0,95$).

По величине годичного горизонтального прироста изученные растения относятся к неподвижным видам, а также к видам с высокой, средней и низкой подвижностью. Более высокая удельная длина корня отмечена у растений с высокой вегетативной подвижностью ($p = 0,09$, рис. 2, г).

Таким образом, виды растений, имеющие высокую вегетативную подвижность и образующие подземные столоны и корневища, имеют большое число тонких придаточных корней с высокими значениями удельной длины, что позволяет им быстро и активно захватывать новые территории.

Масса семян значимо связана с удельной длиной корня. Растения с крупными семенами имеют более толстые корни (табл. 3). В то же время связи УДК с семенной продуктивностью не выявлено.

Т а б л и ц а 3

Коэффициенты корреляции Спирмена между удельной длиной корней и эколого-морфологическими параметрами

Параметры	<i>n</i>	<i>R</i>	<i>p</i>
Масса листа (сырая)	122	-0,25	0,003
Масса листа (сухая)	122	-0,23	0,008
Площадь листа	122	-0,25	0,004
Содержание воды	122	-0,13	0,136
SLA, см ² /г (влажная)	122	0,18	0,044
SLA см ² /г (сухая)	122	0,03	0,674
Толщина листа	122	-0,11	0,191
Содержание азота в листьях (%)	113	-0,15	0,108
Содержание углерода в листьях (%)	114	-0,02	0,772
Масса 100 семян	80	-0,33	0,002
Семенная продуктивность	49	-0,02	0,871
Отавность	42	-0,13	0,386
Значение биомассы	46	-0,08	0,558

Примечание. SLA – удельная листовая поверхность, *n* – число измерений, *R* – коэффициент корреляции, *p* – уровень значимости. Полужирным шрифтом выделены значимые ($p < 0,05$) величины.

Особенности строения листового аппарата оказались значимо связаны с УДК альпийских растений. Масса свежего и сухого листа, площадь поверхности были отрицательно скоррелированы со значениями УДК, а удельная листовая поверхность свежих листьев – положительно (табл. 3).

В целом чем крупнее листья растений, тем ниже у них значение удельной длины корня. Растения с более «дешевыми» листьями имеют тенденцию образовывать и более «дешевые» корни.

Что касается *содержания азота и углерода*, то наблюдается следующая тенденция: чем ниже значение удельной длины корней, тем больше в них содержится азота, а содержание углерода не зависит от УДК.

Полученные нами данные по связи между параметрами листьев и удельной длиной корня согласуются с результатами других исследований. Так, по данным Craine, Lee (2003) для злаков Новой Зеландии, растения с больших высот имели более низкую концентрацию азота в листьях и корнях и более толстые листья и корни. Для четырех регионов Земного шара (Новая Зеландия, Австралия, Южная Африка и Северная Америка) показано параллельное изменение параметров листьев и корней злаков (изучено 90 видов) внутри региона (Craine et al., 2005). Такие свойства

исследуемых растений как *отавность* (Текеев, Семенова, 2010) растений, выраженная в баллах, и *надземная биомасса* не показали значимой связи с УДК.

Удельная длина корня у исследованных видов варьировала от максимальных значений у *Cruciata laevipes* (936 м/г) до минимальных у *Coeloglossum viride* и *Gymnadenia conopsea* (6 м/г), составляя в среднем 134 м/г.

Корни однодольных имели бóльшую удельную длину, чем двудольных. Наиболее высокие средние значения УДК имели виды *Cyperaceae*, низкие значения УДК характерны для видов *Ranunculaceae*.

Удельная длина корня зависит от жизненной формы, причем низкая удельная длина среди исследованных альпийских растений свойственна геофитам, а высокая – терофитам.

Корни микоризных видов «толще» корней немикоризных видов. Значения удельной длины корней у видов с везикулярно-арбузкуляриной микоризой ниже, чем у видов с эрикоидной микоризой.

Виды альпийских растений, имеющие более крупные листья и более крупные семена с высоким содержанием азота, имеют низкие значения УДК.

У видов с высокой степенью вегетативной подвижности значения УДК выше, чем у средне-, низко- и неподвижных видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Логвиненко О.А., Онипченко В.Г. Семенная продуктивность альпийских растений Высокогорные экосистемы Тебердинского заповедника: состав, структура и экспериментальный анализ механизмов организации // Тр. Тебердинского гос. биосферного заповедника. Вып. 15. М., 1990. С. 51–58.
- Онипченко В.Г. Фитомаса альпийских сообществ Северо-западного Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95. № 6. С. 52–62.
- Покаржевская Г.А., Онипченко В.Г. Биоморфологический анализ видовой состава альпийских сообществ Северо-Западного Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1995. Т. 100. № 2. С. 50–58.
- Текеев Д.К., Семенова Р.Б. Устойчивость альпийских растений Северо-Западного Кавказа к отчуждению надземной биомассы. Кисловодск, 2010. 176 с.
- Шудаков И.И., Онипченко В.Г. Сравнение параметров листового аппарата растений альпийского пояса Тебердинского заповедника // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2007. Т. 112, № 4. С. 42–50.
- Cornelissen J. H.C., Lavorel S., Gamier E., Diaz S., Buchmann N., Gurvich D.E., Reich P.B., ter Steege H., Morgan H.D., van der Heijden M.G.A., Pausas J.G., Poorter H.A. Handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide // Australian J. Bot. 2003. Vol. 51. P. 335–380.
- Craine J.M., Lee W.G. Covariation in leaf and root traits for native and non-native grasses along an altitudinal gradient in New Zealand // Oecologia. 2003. Vol. 134. Vol. 4. P. 471–478.
- Craine J.M., Lee W.G., Bond W.J., Williams R.J., Johnson L.C. Environmental constraints on a global relationship among leaf and root traits // Ecology. 2005. N 86. P. 12–19.
- Eissenstat D.M. Costs and benefits of constructing roots of small diameter // Journal of Plant Nutrition. 1992. N 15. P. 763–782.
- Eissenstat D.M., Caldwell M.M. Seasonal timing of root growth in favorable microsites // Ecology. 1988. N 69. P. 870–873.
- Körner C. Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems. 2nd ed. Springer, Berlin, Germany, 2003. 344 p.
- Körner C., Renhardt U. Dry matter partitioning and root/leaf area ratios in herbaceous perennial plants // Oecologia. 1987. Vol. 74, P. 411–418.
- Kutschera L., Lichtenegger E., Sobotik M. Wurzelatlas mitteleuropäischer Grundlandpflanzen. Bd. 2, Teil 1. Stuttgart ea: Gustav Fischer, 1992. 851 S.
- Monson R.K., Mullen R., Bowman W.D. Plant Nutrient Relations // Eds W.D. Bowman, T.R. Seastedt. Structure and function of an alpine ecosystem: Niwot Ridge. Colorado, Oxford, 2001, P. 198–221.
- Onipchenko V.G. Study area and general description of the investigated communities // Experimental investigation of alpine plant communities in the Northwestern Caucasus / Eds. V.G. Onipchenko, M.S. Blinnikov. Zurich. 1994. N. 115. P. 6–22.
- Onipchenko V.G. Alpine Vegetation of the Teberda Reserve, the

- Northwestern Caucasus // Veroffent. des Geobot. Inst, der ETH, Stiftung Rubel, Zurich. 2002. N. 130. P 168.
- Onipchenko V.G., Zobel M.* Mycorrhiza, vegetative mobility and responses to disturbance of alpine plants in the Northwestern Caucasus // *Folia Geobotanica*, 2000, Vol. 35, N 1. P. 1–11.
- Ryser P., Lambers H.* Root and leaf attributes accounting for the performance of fast- and slow-growing grasses at different nutrient supply // *Plant and Soil*. 1995. Vol. 170. N 1–2. P. 251–265
- Ryser P.* The mysterious root length // *Plant and Soil*. 2006. Vol. 286. N 1–2. P. 1–6.

Поступила в редакцию 03.06.11

SPECIFIC ROOT LENGTH OF ALPINE PLANTS IN THE NORTHWEST CAUCASUS, RUSSIA

F.S. Salpagarova, V.G. Onipchenko, V.A. Agafonov, R.K. Adzhiev

Specific root length (SRL) was studied for 130 alpine species from natural plant communities in Teberda Reserve. It changed from 6 m/g (*Coeloglossum viride*, *Gymnadenia conopsea*) to 936 m/g (*Cruciata laevipes*), mean value – 134 m/g. Monocots had higher mean SRL than dicots. Among families Cyperaceae had highest mean SRL and Ranunculaceae – the lowest. Mycorrhizal species had lower SRL than non mycorrhizal. Plants with larger leaves and seed had lower SRL.

Key words: specific root length, alpine plant communities, mycorrhiza, leaf traits, clonality, life form.

Сведения об авторах: *Салпагарова Фатима Салпагаровна* – ст. лаборант кафедры биологии и химии естественно-географического факультета Карачаево-Черкесского университета им. У.Д. Алиева (s-f2009@mail.ru); *Онипченко Владимир Гертурдович* – зав. кафедрой геоботаники биологического факультета МГУ, докт. биол. наук, профессор (vonipchenko@mail.ru); *Агафонов Владимир Алексеевич* – аспирант Пермского государственного педагогического университета (vladim_24@mail.ru); *Аджиев Руслан Казбекович* – науч. сотр. Тебердинского государственного природного биосферного заповедника (rus_09_86@mail.ru).

НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ
SCIENTIFIC COMMUNICATIONS

УДК: 574.58:595.771-134:591.13:591.49

СУТОЧНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ВИДОВОЙ, РАЗМЕРНОЙ
И ТРОФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ В СООБЩЕСТВЕ ЛИЧИНОК
ФИТОФИЛЬНЫХ ХИРОНОМИД

В.М. Садырин

Изучали динамику видовой, размерной и трофической структуры сообщества личинок фитофильных хирономид в течении суток в верхнем 50-сантиметровом горизонте ассоциации рдеста блестящего (*Potamogeton lucens* L.) одного из заливов Иваньковского водохранилища. Пробы отобраны в безветренную, солнечную погоду в июле. Суточные миграции фитофильных личинок хирономид как одной из доминирующих групп фитофильной фауны – вопрос малоизученный. Установлено, что видовая, размерная и трофическая структура сообщества личинок фитофильных хирономид в верхнем горизонте макрофитов меняется в течение суток. Около 18 ч число видов, диапазон их линейных размеров, а также общая численность и биомасса личинок становятся максимальными. Вслед за перемещением в верхний горизонт большинства видов хирономид, а также личинок ранних стадий, туда устремляются хищные виды личинок, вследствие чего резко изменяется трофическая структура сообщества. В этот период суток общая биомасса личинок фитофильных хирономид верхнего горизонта макрофитов увеличивается в 3,5 раза, а биомасса хищных хирономид превосходит биомассу “мирных” в 2,1 раза. В связи с полученными результатами даны рекомендации по изменению в методике отбора проб.

Ключевые слова: личинки фитофильных хирономид, структура сообщества, виды, численность, биомасса, отбор проб.

Принято считать, что литоральная зона стоячеводных и медленнотекущих водоемов, заросшая макрофитами, отличается высокой гетерогенностью местообитаний, что приводит к высокому видовому разнообразию беспозвоночных в литорали, а также увеличению количества таксонов беспозвоночных в водоеме (Липин, 1950; Lemly, Dimmick, 1982; Paterson, 1993). Представления о суточных и сезонных перемещениях фитофильной фауны в зарастающей литорали носят до сего времени отчасти метафизический оттенок.

Перемещение фитофильной фауны среди растений в течение суток изучали ранее (Szlauer, 1963). Л.А. Зимбалевской (1972) проведено исследование перемещений фитофильного зоопланктона в течение суток в различных ассоциациях макрофитов. Суточная динамика численности фитофильных беспозвоночных в верхнем горизонте макрофитов, относящихся к Coelenterata, Oligochaeta, Mollusca, Ephemeroptera, Odonata, Lepidoptera, Chironomidae изучалась В.М. Садыриным (1976). Роль макрофи-

тов в структуре литорального зоопланктона а также анализ факторов динамики численности планктонных ракообразных в литорали озер изучались В.П. Семенченко и Л.М. Суценой (2003, 2007).

Материал и методы

Материалы по личинкам фитофильных хирономид были собраны в ассоциации рдеста блестящего (*Potamogeton lucens* L.) на Иваньковском водохранилище (Бабинский залив), вне зоны действия подогретых вод Конаковской ГРЭС в июле. Пробы отбирали в верхнем 50-сантиметровом горизонте воды с макрофитами 4 раза в сутки (в 6, 12, 18, 24 ч) зарослечерпателем Бута (Бут, 1938; Мордухай-Болтовской, 1975). Зарослечерпатель отбирает пробу, равную 1/90 м³. Всего собрано и обработано 16 проб фауны. Биомассу личинок рассчитывали в г/кг массы сырых растений.

Трофическую структуру сообщества личинок хирономид оценивали по соотношению биомасс хирономид двух трофических уровней – хищников и мирных

($B_{\text{хищн}}/B_{\text{мирн}}$). Суточная динамика данного коэффициента дает представление о соотношении хищных и нехищных видов в сообществе верхнего горизонта макрофитов. Определение проводили по: Панкратова, 1970; 1983; Макаренко, Макаренко, 1999.

В задачу входило проследить динамику численности личинок фитофильных хирономид в верхнем горизонте макрофитов в течение суток и выяснить такой малоисследованный аспект: существуют ли суточные перемещения одной из доминирующих групп фауны зарослей – личинок хирономид, использующих растения, как субстрат для обитания.

Многие приборы для сбора фитофильной фауны не облавливают нижний горизонт макрофитов, а данные, полученные из выборок верхнего горизонта, пересчитываются на всю фауну изучаемой растительной ассоциации, хотя в случае миграций фауны из нижних горизонтов в верхние мы будем получать разноречивые данные при неизменном общем количестве беспозвоночных в сообществе. Таким образом, выясняя вопрос о миграциях фитофильных хирономид, связанных с ассоциациями макрофитов, мы пытались уточнить некоторые вопросы методики.

Результаты исследования и обсуждение

Сообщество личинок хирономид, обитающее в фитоценозе рдеста блестящего, представляют 15 видов, относящиеся к двум подсемействам: Chironominae – *Endochironomus albipennis* Mg., *Endochironomus dispar* Mg., *Parachironomus vitiosus* Lip., *Parachironomus pararostratus* Lenz., *Glyptotendipes glaucus* Mg., *Glyptotendipes gripekoveni* Kieff., *Polypedilum nubeculosum* Mg., *Polypedilum convictum* (Walk.), *Dicrotendipes tritonus* (Kieff.) и Orthocladiinae – *Psectrocladius psilopterus* Kieff., *Psectrocladius octomaculatus* Wulk., *Corynoneura scutellata* Winn., *Cricotopus silvestris* F., *Cricotopus latidentatus* Tschern., *Diamesa insignipes* Kieff.

Некоторые из перечисленных видов встречены в небольшом числе, они появляются в верхнем горизонте макрофитов на короткое время, не достигая большой численности. К ним следует отнести *C. latidentatus*, *P. octomaculatus*, *P. vitiosus*, *P. convictum*, *D. tritonus*. Ряд других видов тесно связан с погруженными макрофитами как со средой обитания и постоянно встречаются среди растений. К таким видам следует отнести *C. silvestris*, *E. albipennis*, *C. scutellata*. Опираясь на данные А.И. Шиловой (1955) и В.Я. Панкратовой (1970, 1983), можно разделить личинок фитофильных хирономид по способу добывания пищи на три группы: хвататели (хищники), собиратели и

Т а б л и ц а 1

Трофические группы личинок фитофильных хирономид в фитоценозе рдеста блестящего

Хвататели	Собиратели	Фильтраторы
<i>Cricotopus silvestris</i>	<i>Corynoneura scutellata</i>	<i>Endochironomus albipennis</i>
<i>Cricotopus latidentatus</i>	<i>Polypedilum nubeculosum</i>	<i>Endochironomus dispar</i>
<i>Psectrocladius octomaculatus</i>	<i>Polypedilum convictum</i>	<i>Glyptotendipes glaucus</i>
<i>Psectrocladius psilopterus</i>	<i>Diamesa insignipes</i>	<i>Glyptotendipes gripekoveni</i>
<i>Parachironomus vitiosus</i>	–	<i>Dicrotendipes tritonus</i>
<i>Parachironomus pararostratus</i>	–	–

Т а б л и ц а 2

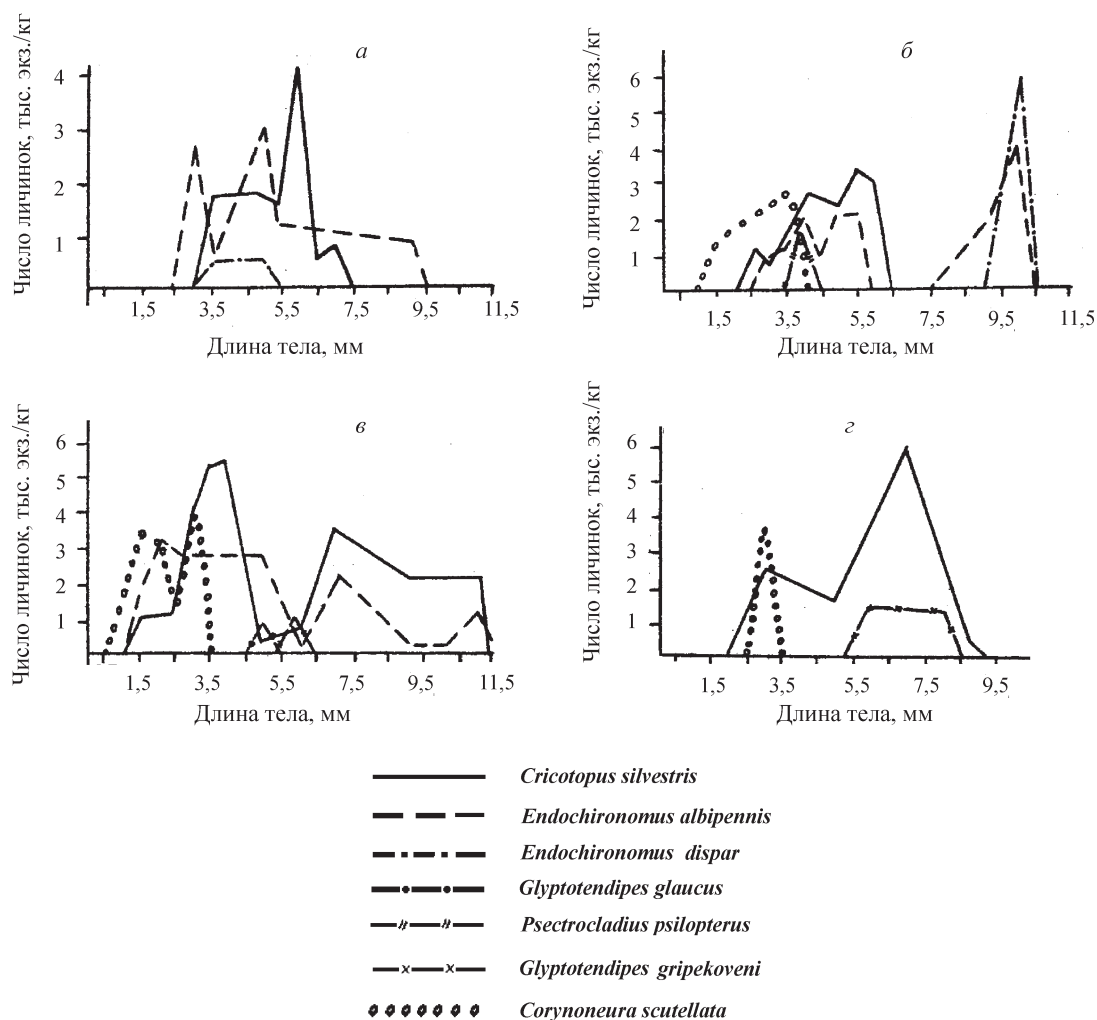
Суточная динамика биомассы личинок хирономид и отношение биомассы хищников к биомассе «мирных»

Время суток, ч	Биомасса личинок хирономид, г/кг	$B_{\text{хищн}}/B_{\text{мирн}}$
6	12,5±0,95	0,73±0,04
12	12,1±0,87	0,79±0,07
18	45,9±1,10	2,1±0,06
24	13,7±0,51	0,5±0,03

фильтраторы. Как следует из табл. 1, «мирные» хирономиды лишь незначительно превышают хищников по числу видов.

Данные табл. 2 свидетельствуют о том, что биомасса личинок фитофильных хирономид в верхнем горизонте фитоценоза рдеста блестящего меняется, т.е. личинки совершают миграции в течение суток, а также меняется трофическая структура сообщества (отношение хищных к «мирным»).

Представление об изменениях видовой и размерной структуры сообщества личинок хирономид в верхнем горизонте макрофитов в течение суток дает рисунок. В 6 ч утра сообщество состоит из личинок небольшого размера от 2,5 до 9,0 мм. В верхнем горизонте обитают популяции трех видов хирономид с большой численностью (от 500 до 4000 экз./кг массы растений). Размерная структура отличается простотой. Отсутствуют мелкие виды а также молодые личинки более крупных видов. Отношение биомасс хищных видов к нехищным составляет 0,73. К полудню (12 ч) наблюдается перемещение в верхний гори-



Суточная динамика видовой, размерной и трофической структуры в сообществе личинок хирономид в фитоценозе рдеста блестящего

зонт макрофитов более крупных личинок *E. dispar* и *E. albipennis*, а также *C. scutellata* (рисунок). Биомасса мелких размерных групп не уменьшается по сравнению с наблюдаемой в 6 ч, но ее удельное значение в общей биомассе падает (табл. 2). Размерная структура сообщества усложняется.

Отношение биомассы хищников к биомассе фильтраторов и собирателей остается на том же уровне. В 18 ч наблюдается пик численности в верхнем горизонте макрофитов. Появляется молодь личинок *C. scutellata* размером 0,5–1,5 мм, наряду с ними личинки *E. albipennis* размером 11,5–12,0 мм, а также наиболее крупные экземпляры *C. silvestris*. Размерная структура сообщества становится наиболее сложной. Наблюдается миграция хищных личинок в верхний горизонт макрофитов, их доля в общей биомассе резко увеличивается, и они начинают доминировать по биомассе в сообществе. Отношение биомассы хищников к биомассе «мирных» составля-

ет 2,1 (табл. 2). Это хорошо согласуется с данными В.Я. Панкратовой (1970), по которым хищные виды наиболее склонны к миграциям и не строят домиков. В нашем случае большое количество этих личинок устремляется к поверхности воды вслед за молодью хирономид и «мирными» личинками. В 24 ч в верхнем горизонте макрофитов исчезают крупноразмерные личинки и уменьшается число видов. Хищные виды мигрируют в более глубокие слои воды, и их численность становится минимальной (табл. 2, рисунок). Размерная структура сообщества верхнего горизонта макрофитов упрощается, длина тела личинок колеблется от 2,0 до 8 мм.

Таким образом, видовая, размерная, трофическая структура сообщества личинок фитотфильных хирономид верхнего горизонта макрофитов не является постоянной в течение суток. Размерная структура меняется от перемещения в верхний горизонт макрофитов личинок различного размера и достигает наибольшей

сложности к 18 ч. Трофическая структура резко меняется вечером в результате перемещения хищных личинок хирономид в верхний горизонт макрофитов. В связи со значительными суточными колебаниями количественных характеристик и трофической структуры фитофильного сообщества отбор проб (для получения достоверных данных) необходимо проводить

либо с двух горизонтов (поверхностного и придонного), либо стремиться взять пробу в промежутке от поверхности до придонного горизонта. В случае, если орудие лова таково, что пробу можно отбирать только из одного горизонта, то для получения сравнимых данных пробы следует отбирать примерно в одно и то же время суток.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бут В.И. Количественная драга для изучения бентоса зарослей. М., 1938. ДАН СССР. Т. 21, № 3, С. 82–86.
- Зимбалева Л.Н. Некоторые черты поведения зоопланктона в течение суток в зарослях высшей водной растительности // Поведение водных беспозвоночных. Мат-лы I Всесоюз. симпозиум. Борок, 1972. С. 50–59.
- Липин А.Н. Литоральная область // Пресные воды и их жизнь. М., 1950. С. 78–91.
- Макарченко Е.А., Макарченко М.А. Chironomidae. Комары-звонцы // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 4. Высшие насекомые. Двукрылые. СПб., 1999. 998 с.
- Мордохай-Болтовской Ф.Д. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов М., 1975. С. 171–174.
- Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Orthocladiinae фауны СССР. Л., 1970. С. 29–32.
- Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Chironomidae фауны СССР. Л., 1983. 296 с.
- Садырин В.М. Суточная динамика численности фитофильной фауны в верхнем горизонте макрофитов // Тр. Всесоюз. науч.-исслед. ин-та прудового рыбного хозяйства. М., 1976. Т. 26, С. 42–50.
- Семенченко В.П., Сущеня Л.М. Роль макрофитов в структурной организации литорального зоопланктона // Мат-лы II Междунар. науч. конф. Озерные экосистемы Минск, 2003. С. 519–522.
- Семенченко В.П., Сущеня Л.М. Зоопланктон литоральной зоны озер: что мы знаем о биотических факторах, определяющих его видовое разнообразие и численность // Мат-лы III Междунар. науч. конф. Минск, 2007. С. 36–37.
- Шилова А.И. К вопросу о питании личинок *Cricotopus silvestris* F. в связи с характером строения ротового аппарата // ДАН СССР. 1955. Т. 100, № 6, С. 1191–1193.
- Lemly A.D., Dimmick J.F. Structure and dynamics of zooplankton community in the littoral zone North Carolina Lakes // Hydrobiologia, 1982. Vol. 88. P. 299–307.
- Paterson M. The Distribution of microcrustacea in the littoral of a freshwater lake // Hydrobiologia, 1993. Vol. 263. P. 173–183.
- Szlauer L. Diurnal Migrations of Minute Invertebrates Inhabiting the Zone Submerget Hydrophytes in a Lake // Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie, 1963. № 25, P. 56–64.

Поступила в редакцию 20.12.10

DAILY CHANGES OF SPECIES, AND TROPHIC STRUCTURE OF SIZE IN THE COMMUNITY OF CHIRONOMID WITH PHYTOPHILIC LARVAE

V.M. Sadyrin

We studied the dynamics of the species, and trophic dimension of the community structure of Chironomidae with phytophilic larvae during the day in the upper 50 cm horizon Association brilliant pondweed (*Potamogeton lucens* L.) one of the bays Ivankovskoye reservoir. Samples were selected in the windless, sunny day in July. Diurnal migrations phytophilic chironomid larvae as one of the dominant groups phytophil fauna – the question poorly studied. It is established that the species, size and trophic structure of communities of Chironomidae with phytophilic macrophytes larvae in the upper layer varies throughout the day. About 18 hours, the number of species, the range of their linear dimensions, as well as the total number and biomass of the larvae are maximized. Following the movement in the upper horizon of most species of chironomid larvae and early stages, there rush predatory species of larvae, thus dramatically changing the trophic structure of the community. During this period, the total biomass of larvae day phytophilic chironomids of the upper horizon of macrophytes increased 3.5-fold, and prey biomass exceeds the biomass of chironomids “peace” by 2.1 times. In connection with the results obtained are given recommendations for change in the method of sampling.

Сведения об авторе: Садырин Владимир Михайлович – доцент ФГОУ ВПО Вятская государственная сельскохозяйственная академия, Коми филиал 167003, г. Сыктывкар ул. Ручейная, д. 31 (v.sadyrin@mail.ru).

УДК 581.524.441 : 582.287.237(238)

О НАХОДКАХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ В УСЛОВИЯХ АРКТИЧЕСКОЙ ПУСТЫНИ (ЗЕМЛЯ ФРАНЦА-ИОСИФА)

О.Н. Ежов, Р.В. Ершов, И.В. Змитрович

В условиях полярной пустыни (архипелаг Земля Франца-Иосифа) было обнаружено три вида базидиомицетов – *Galerina moelleri* Bas, *Trametes ochracea* (Pers.) Gilb. et Ryvarden, *T. trogii* Berk. Первый из них прочно включен в аборигенные гипновые сообщества, два другие – к древесине осины, завезенной на остров 35 лет назад. Обсуждаются экологические и морфологические особенности выявленных видов.

Ключевые слова: грибы, арктические сообщества, ксерофилы, психрофилы, морфология.

Архипелаг Земля Франца-Иосифа представляет компактную группу островов (191 остров), расположенную в высоких широтах Российской Арктики между 79–81° с.ш. и 45–65° в.д. Суммарная площадь островов составляет 1635 тыс. га, из которых 85% покрыто ледниками. Архипелаг расположен в полярно-арктической климатической зоне (среднегодовая температура колеблется от –10 до –12 °С; в июне–августе – от –1,8 до +2,4 °С). Крайне суровые климатические условия и повсеместное распространение многолетней мерзлоты препятствуют формированию сплошного почвенно-растительного покрова на участках суши, свободной ото льда. Полигональные почвы, на которых изредка встречаются мхи и лишайники, можно наблюдать лишь на морских террасах и в долинах ручьев, где грунты оттаивают летом на глубину 30–40 см. Растительность островов очень бедна, что объясняется изолированностью архипелага, значительным развитием ледников и суровым климатом. Здесь растут полярная ива, полярный мак, камнеломки, крупки и лишайники. Известно всего около 57 видов цветковых растений, 129 видов лишайников, 146 видов мхов (Проект создания национального парка Русская Арктика, 2008) и 50 видов грибов (Каратыгин и др., 1999).

Гидротермические условия развития грибов в арктической пустыне являются пессимальными, в то время как роль этих организмов в естественных экосистемах и рудеральных сообществах достаточно велика (Каратыгин и др., 1999; Мухин, Котиранта, 2001). В связи с этим новые находки грибов с этой территории представляют значительный интерес.

В ходе исследований, проводившихся нами в 2007–2010 гг. на островах Земля Александры, Гукера

(бухта Тихая), Чамп, Беэлл, Нордбрук (мыс Флоры) отмечались популяции *Galerina moelleri* Bas, приуроченные к моховым сообществам, а в вегетационный сезон 2010 г. в западной части о. Земля Александры на неокоренных осиновых бревнах, завезенных в 1975 г., были обнаружены плодовые тела *Trametes trogii* Berk. и *T. ochracea* (Pers.) Gilb. et Ryvarden.

Описание собранного материала

Galerina moelleri Bas, Persoonia 1(3): 310, 1960. (рис. 1). – Плодовые тела небольшие; шляпка 0,8–1,9 см в диаметре, вначале неясно колокольчатая или выпуклая, под конец почти распростертая, в гигрофанном состоянии медово-коричневая, при высыхании глинисто-желтая (красновато-охристая в центре) со слегка просвечивающим краем. Пластинки приросшие, вначале кремовые, при созревании коричневые. Ножка 1–4 см, цилиндрическая со слегка вздутым

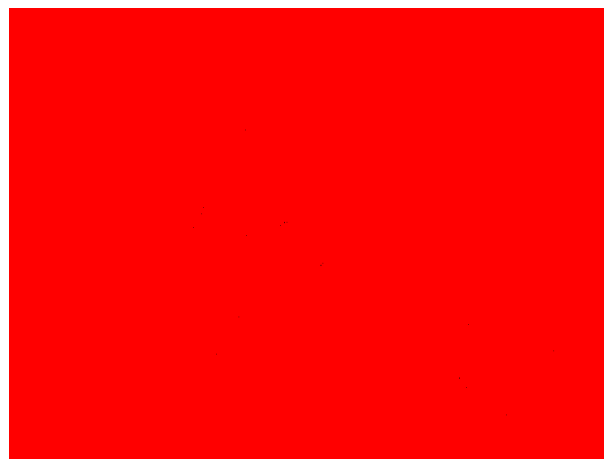


Рис. 1. Группа плодовых тел *Galerina moelleri* (масштабная линейка 1 см)

основанием, продольно-волокнистая, в верхней части кремовая до бледно-коричневой, гигрофанная, в нижней части белесая, шелковистая. Остатки покрывала либо выражены в виде неясного волокнистого пояса, либо отсутствуют. Микроструктуры типичны для вида: гифы с пряжками, обычно со вздутыми сегментами 3–10 мкм в диаметре; хейлоцистиды 40–75×6–9 мкм, вздуто-веретеновидные; базидии 35–45×9–13 мкм, головчатые, четырехспоровые; базидиоспоры 9–14×7–8 мкм, широкоминдалевидные, с шероховатым (иногда отстающим) периспорием и апикальными порами. По-видимому, этот вид – облигатный элемент экосистем полярной пустыни, формирующихся на переувлажненных местах, с хорошо выраженными бриофильными свойствами (Нездоймино, 1982). Изученный материал: AR 1440, о. Гукера, бухта Тихая, переувлажненные участки с гипновыми мхами, собран 05. VIII 2010 г. (Р.В. Ершов, О.Н. Ежов), определен 29. III 2011 г. (И.В. Змитрович).

Trametes ochracea (Pers.) Gilb. et Ryvarde, N. Amer. Polyp. 2: 725, 1987. (рис. 2). – В условиях архипелага плодовые тела небольшие, твердопробковые, почти полностью распростертые по субстрату, сливающиеся в лепешковидные образования от 3 до 6 см в наибольшем измерении. Шляпковидный отгиб 0,5–0,9 см; верхняя поверхность шелковисто-войлочная, кремовая, ближе к субстрату грязно-охристая; край притупленный, снизу стерильный; ткань 0,5 см толщиной, плотная, белая; гименофор трубчатый, однослойный, подсохший до пергаментобразного; поверхность пор белесовато-сероватая; поры неравновеликие, тонкостенные, 3–5 на 1 мм. Гифальная система димитическая с арбориформными склерогифами.

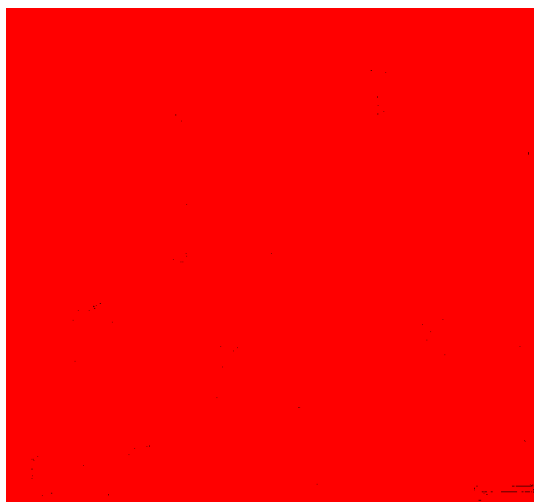


Рис. 2. Прошлогодние плодовые тела *Trametes ochracea* (масштабная линейка 1 см)

Генеративные гифы 2–4 мкм в диаметре, с пряжками, в исследованных плодовых телах коллапсировали. Скелетные гифы 2–7 мкм в диаметре, древовидно-ветвящиеся, толстостенные. Базидии 12–15×5 мкм, булабовидные, четырехспоровые; базидиоспоры 5,0–6,5×2,0–2,5 мкм. Ксилосапротроф, вызывающий белую гниль многих лиственных пород. В условиях полярной пустыни приурочен к осиновым сортиментам, оставленным на морском побережье. Отсутствие гнезд генеративных гиф и окраска гименофора свидетельствуют о том, что плодовые тела этого вида сохранились с прошлых вегетационных сезонов. Однако положительный геотропизм гименофора свидетельствует о том, что развитие плодовых тел произошло уже в условиях архипелага. Изученный материал: AR 1439, о. Земля Александры, бухта Северная, бревна *Populus tremula* 1975 г. завоза, собран 05. VIII 2010 г. (Р.В. Ершов, О.Н. Ежов), определен 29. III 2011 (И.В. Змитрович).

Trametes trogii Berk. in Trog, Hist. nat. Ples Canar. 2: 52, 1850. (рис. 3). – В условиях архипелага плодовые тела полураспростертые (шириной 3–5 см) с отгибом 1–2 см, кожисто-пробковые. Шляпки радиально-бороздчатые, с грубой буровато-сероватой (выцветшей) щетиной; край острый, снизу стерильный; ткань толщиной 0,5–1,0 см, кремовая; гименофор трубчатый, однослойный, подсохший до пергаментобразного; поверхность пор сероватая; поры равновеликие, толстостенные, крупные, 1–2 на 1 мм. Гифальная система димитическая с арбориформными склерогифами. Генеративные гифы 3–5 мкм в диаметре, с пряжками, в исследованных плодовых телах коллапсировали. Скелетные гифы 3–7 мкм в диаметре, древовидно-ветвящиеся, толстостенные. Базидии 15–20×7,5 мкм, булабовидные, четырехспоровые; базидиоспоры 8–11×3,0–3,5 мкм. Ксилосапротроф, вызывающий белую гниль преимущественно ивовых (Бондарцева, 1998). В условиях полярной пустыни приурочен к осиновым сортиментам, оставленным на морском побережье. Отсутствие гнезд генеративных гиф, а также обилие ходов жуков-мицетофагов свидетель-



Рис. 3. Прошлогоднее плодовое тело *Trametes trogii* (масштабная линейка 1 см)

ствуют о том, что плодовые тела этого вида сохранились с прошлых вегетационных сезонов. Однако положительный геотропизм гименофора свидетельствует о том, что развитие плодовых тел произошло уже в условиях архипелага. На поверхности грунта вблизи места находки *T. trogii* были обнаружены неидентифицируемые остатки траметоидного трутовика, что может свидетельствовать о многолетней периодичности споруляции в этом местообитании. Изученный мате-

риал: AR 1438, о. Земля Александры, бухта Северная, сортименты *Populus tremula* 1975 г. завоза, собран 05. VIII 2010 г. (Р.В. Ершов, О.Н. Ежов), определен 29. III 2011 г. (И.В. Змитрович).

Оба вида рода *Trametes*, приспособившиеся к споруляции в условиях полярной пустыни, – ксерофилы. *Galerima moelleri* (постоянный обитатель моховых сообществ) – бриотроф, психрофил и эфемероид.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ_Север № 11-05-98803-р_север_а «Адаптационные процессы биоты на загрязненных участках в экстремальных условиях высокоширотной Арктики (на примере островов архипелага Земля Франца-Иосифа)».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бондарцева М.А. Определитель грибов России. Порядок афиллофоровые. Вып. 2: Семейства альбатрелловые, апорпиевые, болетопсиевые, бондарцевиевые, ганодермовые, кортициевые (виды с порообразным гименофором), лахнокладиевые (виды с трубчатым гименофором), полипоровые (роды с трубчатым гименофором), пориевые, ригидопоровые, феоловые, фистулиновые. СПб., 1998. 391 с.

Каратыгин И.В., Нездойминого Э.Л., Новожилов Ю.К., Журбенко М.П. Грибы Российской Арктики. СПб., 1999. 212 с.

Мухин В.А., Котиранта Х. Биологическое разнообразие и структура арктических рудеральных

сообществ ксиллобионтных базидиальных грибов // Микология и фитопатология. 2001. Т. 35. Вып. 2. С. 19–25.

Нездойминого Э.Л. Грибы рода *Galerina* Earle из полярных пустынь и арктических тундр Советского Союза // Микология и фитопатология. 1982. Т. 16. Вып. 3. С. 208–211.

Проект создания национального парка Русская Арктика, ФГУП Российский государственный проектно-изыскательский институт по проектированию лесохозяйственных предприятий и природоохранных объектов «Росгипролес», М., 2008. Т. 2. С. 115–120.

Поступила в редакцию 13.04.2011

ON BASIDIOMYCETES RECORDS IN ARCTIC DESERT ENVIRONMENTS (THE FRANZ JOSEF LAND)

O.N. Ezhov, R.V. Ershov, I.V. Zmitrovich.

Three species of basidiomycetes, *Galerina moelleri* Bas, *Trametes ochracea* (Pers.) Gilb. et Ryvarden, and *T. trogii* Berk., were recorded in the environments of Arctic desert (the Francis Joseph's Land). The first one is an obligate element of *Hypnum*-communities, whereas rest fungi are associated with a ruderal communities of timber-wood (*Populus tremula*). The ecology and morphology of fungi in question are discussed.

Key words: fungi, Arctic communities, xerophylous, psychrophylous, morphology.

Сведения об авторах: Ежов Олег Николаевич – вед. науч. сотр. Института экологических проблем Севера УрО РАН, ФГБУ «Национальный парк Русская Арктика», канд. биол. наук, доцент (olegezhik@gmail.com); Ершов Роман Викторович – ст. науч. сотр. Института экологических проблем Севера УрО РАН, ФГБУ «Национальный парк Русская Арктика», канд. биол. наук (zfi.ecolog@mail.ru); Змитрович Иван Викторович – ст. науч. сотр. лаборатории географии и систематики грибов Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН, канд. биол. наук.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ CRITIQUE AND BIBLIOGRAPHY

Д.А. Давыдов. ЦИАНОПРОКАРИОТЫ И ИХ РОЛЬ В ПРОЦЕССЕ АЗОТФИКСАЦИИ В НАЗЕМНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ. М., 2010. 184 с.

D.A. Davidov. CYANOPROKARYOTA AND THEIR ROLE IN NITROGEN FIXATION IN TERRESTRIAL ECOSYSTEMS OF MURMANSK REGION. Moscow, 2010. 184

При довольно высоком уровне изученности мохообразных и лишайников Мурманской обл. до последнего времени наименее исследованными оставались цианопрокариоты. Несмотря на то что исследованием этого компонента биоты начали заниматься в конце XIX в., состав этой группы оставался изученным очень фрагментарно. В начале–середине XX в. основное внимание уделялось пресноводным водорослям фитопланктона и почвенным автотрофам.

В монографии Д.А. Давыдова обобщены результаты многолетнего исследования видового состава и распространения цианопрокариот Мурманской обл., а также роли цианопрокариот в фиксации молекулярного азота в наземных экосистемах Субарктики.

Монография состоит из введения, восьми глав и заключения. Следует отметить, что каждая глава предваряется важными обзорами, которые могут быть интересны не только альгологам. В частности, это касается обзора существующих систем цианопрокариот и их положения в современной системе органического мира. При проведении экологического анализа автор определяет такие острые в современной биологии понятия, как микроместообитание и экологическая ниша.

В первой главе кратко охарактеризованы физико-географические условия, почвы и растительность исследованного региона, территория которого климатически и геоморфологически очень неоднородна.

Хотелось бы сделать небольшие замечания. При характеристике условий Мурманской обл., возможно, следовало бы сделать упор на те факторы, которые наиболее существенно влияют на разнообразие цианопрокариот. Кроме того, автором очень подробно охарактеризованы условия горных районов области, тогда как тундровая зона и ее растительность, охарактеризована крайне схематично. К сожалению, за рамками исследования осталась ценотическая роль цианопрокариот, возможно, стоило бы перечислить наиболее широко распространенные виды, обра-

зующие аспекты, например, на скалах, покрывая их черно-бурой слизью.

Отдельная глава посвящена истории изучения видового состава цианопрокариот и процессов азотфиксации. В познание биоты цианопрокариот Мурманской обл. внесли вклад ученые с мировыми именами: Ф. Элфинг, А.А. Еленкин, А.Д. Зинова, П.П. Ширшов, Е.К. Коссинская, Ю.Д. Цинзерлинг, М.Б. Ройзин, Э.А. Штина, и другие. Изучение цианопрокариот в области началось давно, сведения о них рассредоточены по многим литературным источникам, многие из которых в настоящее время являются библиографической редкостью. Автором книги проделана большая работа по сбору и критической обработке этих данных, о чем свидетельствует приведенный библиографический список.

Наибольший интерес и научную ценность имеет аннотированный список цианопрокариот Мурманской обл., представленный в четвертой главе. Он построен в соответствии с современными воззрениями на систематику цианопрокариот. Подробные аннотации к видам составлены как по литературным данным, так и на основе оригинальных материалов и включают наиболее употребительные синонимы. Для видов, выявленных автором, приведено краткое описание морфологии, дана экологическая характеристика (подробное описание местонахождения, параметры местообитания и микроместообитания), отмечены особенности азотфиксации, а также основные виды мохообразных, на которых поселяются цианопрокариоты.

За каждым образцом, собранным автором, стоит документальная основа – гербарный образец в крупном ботаническом хранилище страны – гербарии Полярно-альпийского ботанического сада-института (КРАВГ). Данные об образцах внесены в оригинальную систему управления интегрированными наблюдениями, гербарными, графическими, географическими и литературными данными, доступную

в сети Интернет (<http://phpmybotan.ru/cyanokpabg/index.html>), разработанную совместно с А.В. Мелехиным. Данные этой системы могут быть использованы для составления любых как внутри- так и надрегиональных аннотированных списков цианопрокариот и предоставления сведений о распространении видов. Малоизвестные и критические виды снабжены примечаниями о таксономии, географии, внутривидовом варьировании. Заключает главу список таксонов, исключенных из состава биоты цианопрокариот Мурманской обл.

Последующие три главы посвящены анализу флоры цианопрокариот Мурманской обл. Автором на основе стандартных подходов выявлены черты сходства и отличия таксономической структуры, состава географических элементов, типов ареалов и экологических групп флор цианопрокариот трех крупных регионов Арктики и Субарктики.

На основе подходов, применяемых в анализе географического распространения сосудистых растений и мохообразных, Д.А. Давыдов предложил распределение видов по семи широтным элементам. Фактической базой для этого послужили как собственные исследования, так и анализ большого числа доступных автору литературных источников. Небольшое замечание касается выделения монтанного элемента. Автором за основу принята система А.С. Лазаренко (1956), в которой он рассматривает монтанный элемент в одном ряду с зональными. Впоследствии против этого возражал Л.В. Бардунов (1974) и предлагал относить горные виды к тем или иным зональным элементам (бореальному, неморальному и т. д.) в зависимости от пояса, в котором эти виды встречаются.

В заключительной главе представлены результаты изучения азотфиксации цианопрокариот в наземных экосистемах Мурманской обл., в частности, анализ динамики азотфиксирующей активности в сообществах мохообразных. Показано, что гетеротрофные микроорганизмы в этих сообществах не играют заметной роли в процессе азотфиксации, а фиксированный азот имеет цианопрокариотическую природу. Одно из замечаний, о котором нельзя не сказать, заключается в неоправданном, на наш взгляд, вынесении названия этой главы в название всей книги, хотя она составляет не более 1/5 рецензируемого издания.

В приложениях приведены таблицы по таксономической структуре биоты цианопрокариот, распределению видов флор Мурманской обл., архипелага Шпицберген и Большеземельской тундры по географическим элементам и типам ареала, а также данные по видовому составу цианопрокариот в синузиях мохообразных.

Результаты, представленные в работе Д.А. Давыдова, существенно расширяют и систематизируют наши знания о биоте цианопрокариот Мурманской обл. Книга найдет читателей среди микробиологов, альгологов, флористов, экологов и ботаников широко профиля, будет полезна для преподавателей вузов, так как сведения из монографии могут быть использованы в лекционных курсах.

Общая оценка рецензируемой книги очень высокая. Она продолжает традиции флористических работ в сочетании с элементами микробиологических исследований. Хочется пожелать Д.А. Давыдову не сбавлять взятого темпа, и будем надеяться на появление иллюстрированного издания по флоре цианопрокариот Мурманской обл.

Р.Р. Кабиров, Е.А. Боровичев

Biological series
Volume 117. Part 4
2012

C O N T E N T S

<i>Romanov A.A.</i> Avifauna of the Subalpine Altitudinal Belt in Subarctic Mountains of Asia	3
<i>Kozlov S.A., Altukhova S.A.</i> The Fauna of Butterflies (Lepidoptera, Rhopalocera) of the Kostroma Region	19
<i>Dolgin M.M., Kudrin A.A., Lapteva E.M.</i> Nematodes of Alluvial Forest Soils Pechora River	27
<i>Sheveleva N.G., Popovskaya G.I., Pastukhov M.V., Alieva V.I.</i> Assessment of Current State of Zooplankton in the Bratsk Water Reservoir Bays	37
<i>Nuraliev M.S.</i> Pollen/ovule Ratio in Flowers of Five Asian Species of <i>Schefflera</i> s.l. (Araliaceae) with Various Flower Groundplan and its Possible Significance for Reproductive Biology of these Species	48
<i>Nilova M.V., Oskolski A.A.</i> Comparative Bark Anatomy of Representatives of the Families Pennantiaceae and Griselinaceae (Apiales)	56
<i>Mavrodiev E.V., Laktionov A.P., Alexeev Yu.E.</i> On the New Species <i>Salix fursaevii</i> Mavrodiev in Context of the Old Question about Rapid Speciation in River Plains	62
<i>Salpagarova F.S., Onipchenko V.G., Agafonov V.A., Adzhiev R.K.</i> Specific Root Length of Alpine Plants in the Northwest Caucasus, Russia	69
<i>Scientific communications</i>	
<i>Sadyrin V.M.</i> Daily Changes of Species, and Trophic Structure of Size in the Community of Chironomid with Phytophilic Larvae	77
<i>Ezhov O.N., Ershov R.V., Zmitrovich I.V.</i> On Basidiomycetes Records in Arctic Desert Environments (the Franz Josef Land)	81
<i>Critique and bibliography</i>	
<i>Kabirov R.R., Borovichev E.A.</i> Review of D.A. Davidov book: Cyanoprokaryota and their Role in Nitrogen Fixation in Terrestrial Ecosystems of Murmansk Region	84

Бюл. МОИП. Отд. биол. 2012. Т. 117, вып. 3 вышел в свет 08.06.2012.

Contents and summaries are available in INTERNET (<http://herba.msu.ru>).

Содержание и английское резюме статей воспроизводятся в ИНТЕРНЕТЕ (<http://herba.msu.ru>).