

БЮЛЛЕТЕНЬ
МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА
ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

Основан в 1829 году

ОТДЕЛ БИОЛОГИЧЕСКИЙ

Том 118, вып. 2 **2013** Март – Апрель

Выходит 6 раз в год

BULLETIN
OF MOSCOW SOCIETY
OF NATURALISTS

Published since 1829

BIOLOGICAL SERIES

Volume 118, part 2 **2013** March – April

There are six issues a year

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Катаев Г.Д.</i> Ондатра – <i>Ondatra zibethica</i> (L., 1766) как интродуцент Кольского Заполярья	3
<i>Гармаш Т.П.</i> Орнитологические описания и исследования фауны Полтавщины в XVI – первой трети XX столетия	12
<i>Коваленко Я.Н., Никитский Н.Б.</i> Интересные и новые для фауны России находки ксилофильных жесткокрылых (Coleoptera) в Среднерусской лесостепи	20
<i>Свиридов А.В., Сусарев С.В.</i> Совки (Lepidoptera: Noctuidae) Республики Мордовия	27
<i>Алексеев Ю.Е., Дзама Е.Д., Ершова Е.Г., Жмылев П.Ю., Карпущина Е.А., Терехова А.С.</i> Вязовники и ильмовники Европейской равнины: проблемы настоящего и прошлого	36
<i>Шишконокова Е.А., Абрамова Л.И., Аветов Н.А., Толпышева Т.Ю., Шведчикова Н.К.</i> Болота котловины хасырея Ай-Надымтыйлор (природный парк «Нумто», Ханты-Мансийский автономный округ – Югра)	48
<i>Платонова А.Г., Филин В.Р.</i> Морфология зеленых листьев брахибластов сосны Кремпфа – <i>Pinus krempfii</i> Lecomte (<i>Pinaceae</i>)	57
<i>Научные сообщения</i>	
<i>Тоскина И.Н.</i> Заметки о видах рода <i>Pseudoptilinus</i> Leiler, 1969 (Coleoptera: Ptinidae: Xyletininae)	66
<i>Колегова Е.Б., Черёмушкина В.А.</i> Онторморфогенез вегетативно подвижных кустарничков из рода <i>Thyutis</i> L. (<i>Lamiaceae</i>) в Хакасии	70
<i>Каменева Л.А.</i> Репродуктивный потенциал представителей рода <i>Magnolia</i> L. в условиях культуры на юге Приморского края	77
<i>Юбилей</i>	
Патриарх немецкой ботаники (к 85-летию профессора Герхарда Вагеница)	84

УДК 599.323.43+581.524

ОНДАТРА – *ONDATRA ZIBETHICA* (L., 1766) КАК ИНТРОДУЦЕНТ КОЛЬСКОГО ЗАПОЛЯРЬЯ

Г.Д. Катаев

Ондатра – акклиматизированный вид в Мурманской обл. Интродукционные работы на Кольском полуострове продолжались с 1931 по 1936 г. За это время было выпущено не менее 1000 ондатр. Состав переселенцев был неоднородным – частью из Подмосковья, частью с Большого Соловецкого острова и частью из Финляндии. Современный ареал вида охватывает всю Мурманскую обл. Прослежены популяционные особенности существования этого промыслового вида в Заполярье. Сделано заключение, что снижение численности населения ондатры могло быть вызвано либо ухудшением кормообеспеченности в гнездопригодных угодьях, либо прямым воздействием хищников – американской норки.

Ключевые слова: Кольский полуостров, ондатра, интродуцированный вид, расселение, кормовые объекты, численность, местообитания, адаптация.

Характеристика основных типов местообитаний ондатры

Мурманская обл. расположена на северо-западе России за Полярным кругом. Здесь находятся территории с преобладанием как морского, так и континентального климата, что объясняется влиянием Северо-Атлантической ветви Гольфстрима. Для северной части Кольского полуострова характерен мягкий климат, а в его внутренней материковой части климат континентальный. Зимние изотермы проходят параллельно побережью и показывают, что теплее не на юге, а на севере. Средние температуры февраля в северо-западной части полуострова составляют 5–6°C, а в центральных его районах в два раза холоднее.

Кольский полуостров богат большими и малыми озерами, речная сеть густая. Реки горные, со снеговым питанием, почти на всем протяжении быстротечны и неглубоки, с узкой поймой, занятой разнотравьем. В нижнем течении, ближе к устьям, ширина речной долины достигает 400 м, а глубина водного потока на плёсах 2–3 м. Песчаные берега заняты ивняками, на некотором расстоянии от уреза воды произрастают высокотравные березняки. В Лапландском заповеднике водно-болотные угодья занимают 6% территории. В заповеднике кроме крупных рек (Чуна, Нявка, Мавра, Купись) околородные млекопитающие вынуждены обживать также их притоки и крупные ручьи: Куудасйок, Ташким, Майявройк, Сылпуай и другие. Грызуны селятся по берегам озер и используют их в качестве путей перемещения. В наибольшей степени ондатрой освоены озера: Чун-озеро, Пиренга, Охтозеро, Кензис, Румельярв и Вай-

кись. Критические условия для вида складываются в периоды нестабильного гидрологического режима – реки замерзают при первых осенних холодах, а при потеплении вскрываются, что происходит в течение зимы неоднократно. В зимние морозы быстрины промерзают до дна, и вода, выступая на поверхность льда, подтапливает берега. Даже плёсы могут забиваться ледяной шугой, тогда уровень воды временно повышается. Наиболее низок уровень воды в апреле. Вскрытие рек, в частности р. Чуна, происходит во второй половине мая. К концу месяца во время валового таяния снега на склонах гор уровень воды резко повышается и спадает ко второй декаде июня. Летом в межень могут обнажаться подводные ходы в норы, лишая грызунов естественной защиты, но продолжительные летние дожди приводят к значительному повышению уровня воды. В Лапландском заповеднике такие паводки, когда уровень воды превышает норму более чем на метр, наблюдаются ежегодно. На озерах с началом ледостава для ондатры наступает зимний период. Резкая смена обстановки для этого вида происходит в октябре–ноябре. В первую очередь, это касается защитных условий – перекрывается привычный доступ к поверхности водоема, и во время поиска новых убежищ животные находятся в критических ситуациях. Губительны для грызуна наледи по родниковым береговым ключам, половодья и паводки, круглогодично неустойчивый гидрологический режим водотоков. Таким образом, в течение года зверьки страдают как от избытка воды (паводки, половодья, наледи), так и от ее отсутствия (промерзание водотока до дна, межень). В обоих случаях он-

датры либо гибнут, либо вынуждены оставлять свои убежища. При зимнем промерзании воды у берега или проседании льда зверьки прокапывают по дну глубокие борозды – тропы для выхода из норы. Следы такой роющей деятельности грызунов хорошо заметны весной.

Большая часть Лапландского заповедника занята северо-таежными лесами с преобладанием хвойных пород. Древостой долинных биотопов представлен березняками, реже встречаются ольха и осина. Прибрежный травянистый ярус насчитывает до 30 видов растений. В низовьях крупных рек преобладают березы высотой 10–14 м с диаметром стволов до 40 см при сомкнутости крон 0,7–0,8. В воде и возле воды произрастают мох фонтиналис, рдест, вахта, лютик, кубышка и водяная сосенка, а на пологих берегах – таволга, гравилат, герань, купальница, крапива, сабельник, иван-чай, золотарник и осоки. Это оптимальные местообитания ондатр. Однако подобных участков мало, их количество резко сокращается в направлении от устья к верховьям рек.

На р. Чуна ондатра заселяет участки с медленным течением и мелководные старицы. На исследованных участках в своем среднем течении р. Чуна имеет ширину 8–14 м, обладает небольшой глубиной (0,4–2,1 м) и умеренным течением (0,6–0,9 м/с в межень). Преобладают валунно-галечные грунты (часто заиленные) с песчаными или илисто-песчаными участками. Приречные биоценозы представлены березово-еловым древоостоем с разнотравным, чаще кустарничково-осоковым, напочвенным покровом. В подлеске ольха, ива, черемуха и можжевельник. Древостой и кусты ивы вплотную примыкают к урезу воды. На реках Купись и Нявка ондатра также осваивает преимущественно участки с медленным течением, плёсы. В низовьях ширина р. Купись 12–18 м, средняя глубина на плёсах 1,2–1,6 м, скорость течения в межень от 0,2 до 0,4 м/с. Дно валунно-песчанное, заиленное, валуны обрастают зелеными водорослями. Берега обрывистые, высотой 0,4–1,3 м. Приречные биоценозы – березняки чистые или с примесью ели, злаково-разнотравные. Часто встречаются осоковые болота с редким подлеском из ивы, можжевельника и ольхи.

Материалы и методы

Полевыми исследованиями были охвачены долинны биотопы всех крупных рек Лапландского заповедника (67°35'–68°40'с.ш. – 31°30'–33°00'в.д.). Изучение динамики численности и размещения ондатры проводили методом стационарного картирования – опытные участки обследовали ежегодно.

Периодически вели осмотр гнездопригодных мест водно-болотных угодий на произвольных маршрутах. Участки займищного типа (заливные луга) обследовали одновременно два учетчика – пешком близ уреза воды и на вёсельной лодке. Регистрировали визуальные встречи животных, а также следы их жизнедеятельности – кормовые площадки, вылазы, обитаемые жилища, следы на грунте, уборные, случаи преследования хищником или гибели. Характер суточной активности изучали при непосредственных наблюдениях в бесснежный период года, в разное время суток. Кормовое поведение исследовали при визуальных наблюдениях за кормящимися ондатрами, изучали состав пищи при разборе растительных остатков на кормовых столиках, в норах и на воде. Численность ондатрового поголовья определяли в бесснежный период года: при весеннем учете регистрировали жилища, при осеннем – семейные поселения грызунов. По берегам каждой из четырех рек длина учетных маршрутов ежегодно составляла от 3 до 6 км. На заповедных водоемах с известной площадью вели выборочный учет ондатры. Вне заповедника сведения об относительной численности вида собирали как самостоятельно, так и опрашивая охотников. Проанализированы количественные данные ежегодных визуальных наблюдений ондатр, собранные сотрудниками Лапландского заповедника и представленные в книгах «Летопись природы» и научной картотеке. В период с 1941 по 1958 г. сведения по численности ондатры носят фрагментарный характер. В условиях заповедного режима специальный отлов ондатр исключался, демографический состав популяции не изучали.

Выпуск и расселение ондатры

Первую партию из 38 грызунов (6 взрослых и 32 сеголетка) завезли в 1931 г. и выпустили 22 августа на р. Чуна в Лапландском заповеднике. Этих племенных ондатр двумя годами раньше доставили в Подмосковье (зверосовхоз «Пушкинский») из Канады (Лавров, 1947). Выпущенные в Заполярье зверьки быстро освоились, кормились прибрежной растительностью и держались недалеко от мест их выпуска, позднее постепенно разбрелись. 30 сентября этого же года в устьевой части р. Чуна было обнаружено 5 ондатровых нор. В зимний период грызунов не наблюдали и не пытались подкармливать. Сразу по весне, с третьей декады мая, ондатр на р. Чуна встречали в разных местообитаниях, в некоторых из них позднее был зарегистрирован молодец. Уже к глубокой осени 1931 г. отдельные зверьки из этой партии преодолели расстояние от 20 до 70 км от места их выпуска (рис. 1).

В 1932 г. была доставлена вторая партия из 45 грызунов с Соловецких островов, на них ондатру завезли в 1927 г. из Финляндии, где акклиматизация вида началась в 1922 г. завозом племенного материала из Чехословакии (Лавров, 1947). Эту вторую партию грызунов выпустили 17 сентября на оз. Имандра в заливе Вочеламбина. На следующий день доставили из Финляндии 86 ондатр, которых выпустили в оз. Пасмаламбина и в восточной части Охтозера. Первое место оказалось малоприспособленным для устройства убежищ, и на следующий год здесь была обнаружена только одна жилища ондатровая нора. С мая 1933 г. в заповедник от рыбаков поступали сообщения о находках зверьков, погибших за прошедшую зиму, а также о попадании ондатр в их сети. На неохраняемой террито-

рии были случаи браконьерской добычи охотниками завезенного вида. В местах второго выпуска на оз. Пасмаламбина и Охтозеро ондатры прижились и активно расселялись. Склонность этих грызунов к перекочевкам на большие расстояния проявлялась и в последующие годы. Былые места обитания ондатры оставляют как по антропогенным причинам, так и в связи с изменением трофического статуса водоемов. Так, после 1939 г. в результате искусственного подъема уровня воды в Охтозере произошло его слияние с оз. Пасмаламбина, что привело к исчезновению на его мелководьях густых зарослей озерного камыша (*Scirurus lacustris*). По аналогичной причине прекратила существование локальная группировка стрелолиста (*Sagittaria sagittifolia*) в заливе Ельлухт на

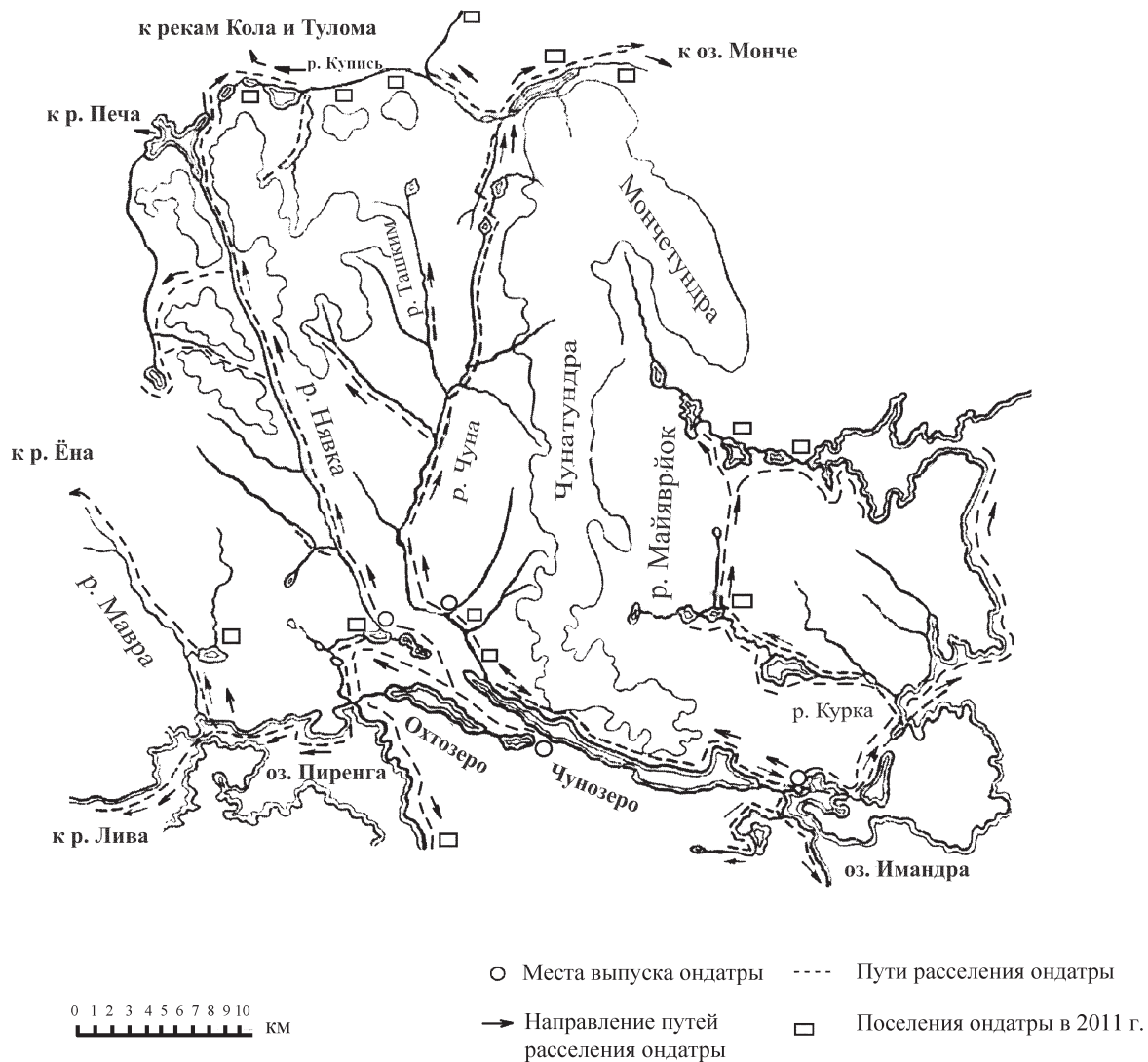


Рис. 1. Места выпуска и расселение ондатры в Лапландском заповеднике

Чунозере. Лишившись своего излюбленного корма, ондатра резко сократила здесь свою численность, постепенно перебираясь на оз. Пиренга и северо-западную часть Чунозера (рис. 1). К 1937–1938 гг. поселения ондатры расширились в западном направлении, выходя за пределы заповедной территории. Здесь на оз. Гирвас, реках Ёна и Тумча привлекательными для грызунов биотопами являются прибрежные скопления рдеста (*Potamogeton alpinus*). К 1938 г. наиболее активные особи достигли оз. Купись, расположенного на севере охраняемой территории, а в 1941 г. долины р. Вите, крайней восточной точки заповедника. Характерно, что в начальный период акклиматизации при активном освоении видом все новых местобитаний, уже через 4–5 лет ондатру начали регистрировать почти по всей территории заповедника на площади 1600 км². Высокая скорость самостоятельного расселения ондатры – до 30 и даже до 70 км в год отмечена и для более южных регионов (Богачёв, 1935; Лавров, 1947; Бабушкин, Чельцов, 2011).

Помимо Лапландского заповедника, ондатра расселялась на неохраняемой территории, в частности в 1932 г. на р. Умба. Уже в 1960 г. появление ондатры было зарегистрировано в Кандалакшском заливе Белого моря на о. Великий. К 1936 г. поголовье ондатры возросло настолько, что стало возможным проведение внутриобластного расселения вида и через 10 лет эти зверьки освоили почти все пригодные водоемы региона. Численность ондатр к концу 40-х годов увеличилась до промыслового уровня. Вплоть до 1960–1965 гг. ежегодно заготавливалось до 900 штук шкурок ценного пушного вида, всего было заготовлено 31 000 штук. В наиболее удачный сезон 1950–1951 гг. по Мурманской обл. было заготовлено 3 444 шкурки ондатры. Промысловые популяции грызунов были сосредоточены в основном на озерах Имандра, Ильма, Вулиявр и по рекам Варзуга, Поной, Кинемур, Иоканьга, Ёна (Семенов-Тянь-Шанский, 1982). Возможно, в результате промысловой нагрузки и истощения зимней кормовой базы численность этих пушных животных к 1962 г. несколько сократилась, как это произошло на р. Ёна. К 1965 г. промысел ондатры в Мурманской обл. угас, в основном, по организационным причинам.

На севере и северо-западе области ондатру начали отмечать с 1950 г. – на оз. Шульгявр и в среднем течении р. Титовка. Первые наблюдения ондатры южнее Кольского полуострова в районе о. Великий (Кандалакшский заповедник) относятся к 1960 г. К 1967–1969 гг. ондатра отмечалась к западу от Кольского залива на оз. Няльгявр и в приграничных районах

Северной Норвегии на р. Паз, куда она проникла из Мурманской обл. Эта река зарегулирована сетью гидростанций, что в результате эвтрофикации создает временные благоприятные кормовые условия для околородных млекопитающих. В период с 1994 по 2003 г. ее русло в среднем течении (24 км) обследовали ежегодно (Макарова, Катаев, 2010). Минимальное количество (8) ондатровых хаток, в том числе кормовых, на этом отрезке русла было выявлено в 2002 г., а максимальное (55) – в 1997 г. (в среднем 24,5 хатки). Исходя из того, что в одной хатке могут зимовать 4 особи, получаем представление о межгодовой изменчивости численности ондатр (от 32 до 220) в регионе за исследованный промежуток времени. В пересчете на 1 км речного русла это составляет в среднем 4,1 экз. (lim 9,2–1,3). В 1978 и 1979 гг. были обследованы ондатровые угодья по водотокам озерной системы Б. Урагубовское–Няльгявр. Здесь численность составляет 6,8 экз. на 1 км береговой линии (lim 8,4–6,1). На Терском берегу Мурманской обл. учет ондатры проводили в 1979 г. на р. Стрельна, осенняя численность вида составила 23,3 экз. на 1 км речного русла.

Мониторинг численности

Наиболее полные сведения о динамике численности вида-интродуцента собраны на заповедной территории и отражены в ежегодных книгах «Летопись природы». Межгодовая численность ондатр на территории заповедника изменяется в значительных пределах. Периодом наибольшего распространения и акклиматизационной вспышки численности ондатры в пределах Мурманской обл. следует считать 1950–1960 гг. Второй всплеск обилия вида пришелся на 1978–1984 гг. (рис. 2). Количественные показатели в годы подъема отличались от таковых в годы депрессии более чем в 15 раз. Если проследить за многолетней динамикой численности населения ондатры, то видно, что за последние 40 лет ее показатели снижаются с коэффициентом линейного тренда 0,13. В 2010 г. средняя плотность населения вида в Лапландском заповеднике составляла 3,6 экз. на 1000 га общей площади всех водно-болотных угодий или 0,8–1,1 экз. на 1 км береговой линии рек. На территории северной Норвегии в долине р. Паз высокая численность ондатры отмечалась в 1996–1997 гг., а низкая – в 1999 и 2002 гг. (Катаев, 1977; Макарова, Катаев, 2010).

Межгодовая численность ондатры изменяется без четко выраженной периодичности. Период высокой численности населения грызунов длится не более двух смежных лет, после чего наступает 3–5-летняя депрессия (рис. 2). Уровень численности лесных по-

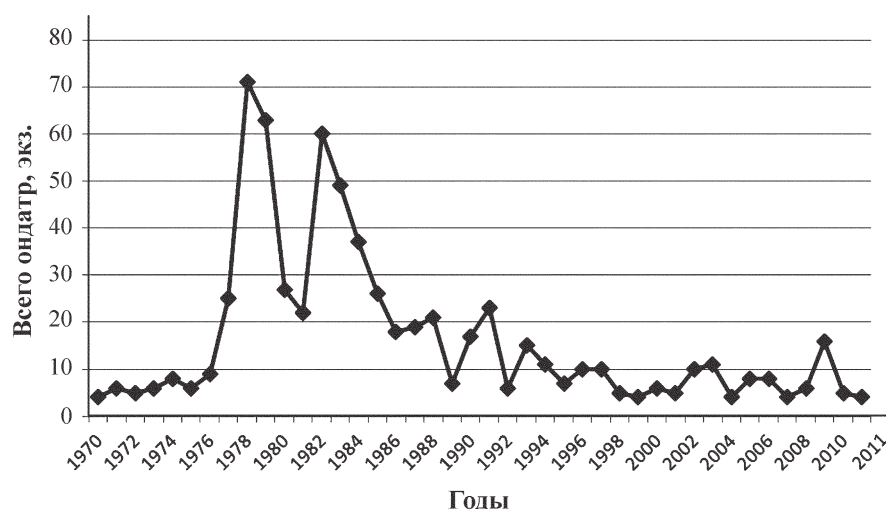


Рис. 2. Динамика численности ондатрового населения на территории Лапландского заповедника в 1970–2011 гг.

левков оказывает косвенное влияние на многолетнюю динамику численности ондатры. Проведенный мониторинг показал, что в отдельных случаях массовое размножение лесных полевок сопровождается ростом численности поголовья ондатры (Окулова, Катаев, 2003). Можно предположить, что в эти годы большинство наземных хищников успешно добывают мелких мышевидных грызунов и не охотятся на ондатр, размножение которых идет успешнее обычного. Так, за период с 1980 по 1985 г. прослежена тесная положительная зависимость межгодовых показателей численности ондатры и красно-серой полевки *Clethrionomys rufocanus* ($r = 0,68, p < 0,01$). Периоды массового размножения норвежских леммингов *Lemmus lemmus* (1977–1978, 1982–1983 гг.) также сопровождаются резкими подъемами численности ондатры. Напротив, в годы спада численности мелких мышевидных грызунов, сразу за годом максимального подъема, например в 1979, 1989, 1995, 2001 гг., размножившиеся хищники переключаются на другую добычу, в том числе и на ондатр, население которых при этом сокращается (Окулова, Катаев, 2007). В некоторые периоды наблюдений (1971–1976 гг.) корреляция между динамикой численности лесных полевок и ондатр находится на грани значимости ($r = 0,26, p = 0,01$).

Биотопические особенности распределения вида

Мониторинговые наблюдения за переселенным видом указывают на его широкое распространение и к настоящему времени население ондатры представлено локальными образованиями в пределах се-

веро-таежных лесов и равнинной тундры Кольского Заполярья. Места повышенной плотности населения ондатры приурочены к участкам рек со слабым течением, плёсам, протокам, мелководьям озер с торфяными берегами. В заболоченной местности ондатры устраивают типичные для вида хатки высотой до 0,9 м. Основанием береговых хаток диаметром до 1,4 м часто служат прикорневые части берез, большие камни, березовая поросль. Из такого сооружения высотой 0,6–0,8 м тянется широкий ход, конец которого уходит в воду. Сверху хатка прикрыта осоками, кусками торфа и мхом (*Fontinalis*), откуда торчат сухие березовые ветки и свежие ивовые прутья до 5 мм в диаметре. К местам сбора строительного материала ведет радиальная сеть дорожек, обычно, на расстояние не далее 20–30 м. Возле уреза воды располагаются кормовые столики, иногда на осоковых кочках, к которым от хатки тянутся тропы. При наличии относительно высоких и задерненных берегов с мягким (чаще песчаным) грунтом животные сооружают норы, обычно под кустами ивы или карликовой березы. На территории Мурманской обл. биотопы в склоновых и горно-тундровых ландшафтах ондатра не использует, либо встречается в таких местах крайне редко. Одно из единичных склоновых местообитаний ондатры выявлено в 1975 г. в верховьях ручья Сылпуай на Нявкатундре. Здесь в конце мая на проточном озерке с зеркалом воды 70×30 м была встречена плывущая взрослая, судя по размерам, ондатра и обнаружены 5 ее кормовых столиков, на которых сохранились остатки стеблей и листьев прошлогодней осоки. Растение образует редкий прибрежный бордюр на мелководье. Жилище зверька найти не уда-

лось, возможно, оно было устроено в береговом валу горного незамерзающего ручья. Летом следующего года следов пребывания ондатры на этом водоеме не обнаружили. Летом 1975 и 2004 гг. мы периодически отмечали заселение ондатрой берегов русел и затонов водотоков верховьев р. Нявка. Ручьи грызун использует редко и только в качестве летних стаций. Такие местообитания слабо защищены от хищников.

Враги и болезни

В конце 70-х годов в природном комплексе региона появился еще один чужеродный вид – американская норка (*Mustela vison*), и постепенно численность населения ондатры стала снижаться. По литературным материалам известно, что у себя на родине этот хищник злейший враг ондатр – от одной норки гибнет за год до 100 грызунов (Васильев, 1947; Лавров, 1947). На смежной территории в конкуренции с этим интродуцентом проигрывает и европейская норка (Данилов, Белкин, 2009). Отмечены случаи гибели ондатр от лисиц (Насимович, 1948), не исключено нападение росомахи, куницы и бродячих собак. Мы наблюдали нападение на ондатру серых ворон. Известна зависимость возникновения эпизоотий у ондатры от плотности ее населения. Массовые и остро протекающие эпизоотии туляремии обычно сопровождаются значительным падежом и резким снижением ондатрового поголовья. Это подтверждается в изученном регионе отдельными фактами находок погибших в природной обстановке животных.

Особенности биологии

Региональные особенности размножения ондатры мы специально не изучали, однако в некоторые наиболее благоприятные годы не исключено принесение самкой более одного помета за сезон, поскольку молодых ондатр отмечали в разные годы с июня по сентябрь. Так, в августе масса тела сеголетка примерно полуторамесячного возраста составила 190 г, а самом начале сентября – 200 г при длине тела и хвоста соответственно 310 и 130 мм. Перезимовавшие ондатры в конце мая 1996 г. и в начале апреля 2008 г. не имели признаков беременности. С первой декады мая часто наблюдали возле промоин пары ондатр. К 1 июня самцы ондатры имели длину семенников 21 мм, 12 июня наблюдали брачное поведение пары ондатр в устье р. В. Чуна. По косвенным признакам, первая сезонная генерация у ондатр появляется около 25 июня. Неоднократно с середины июня до конца августа видели плывущих к берегу ондатр с пучком крупной осоки во рту. В самом начале сентября сеголеток

ондатры имел длину тела 180 мм, хвоста – 130 мм, мех с ювенильными признаками. Были исследованы метрические характеристики случайно погибших животных. Средняя длина тела двух взрослых самок, погибших в мае, равнялась 285 мм (lim 290–280), длина хвоста 195 мм (lim 190–200), длина ступни 6,6 мм (lim 7.0–6.3), отношение длины кишечника к длине тела составило 600% (lim 586–614), отношение длины слепой кишки к длине тела – 116% (lim 111–118). Масса тела в мае у одной взрослой ондатры составила 795 г при длине тела 280 мм. В начале июня взрослый самец имел длину тела и хвоста соответственно 310 и 230 мм.

Цветовые морфы местных ондатр – от светло-серого до коричневого и от рыжего до темно-рыжего окраса. Следует отметить, что в качестве племенного поголовья из Канады в нашу страну завозились ондатры бурого меха, хотя у себя на родине существует морфотип с черным окрасом волосяного покрова (Лавров, 1947).

Питание

В рацион ондатры входят большинство видов водных и околководных растений Заполярья (таблица). Из них к наиболее предпочитаемым в первые годы акклиматизации относились: осоки (водяная, волосистоплодная и пузырчатая), хвощ топяной, тростник обыкновенный, рдест (плавающий и разнолистный), кубышка средняя, камыш озерный, ежеголовник (родственный и узколиственный), вейник (лапландский и высокий), вахта трехлистная, полушник озерный и калужница болотная. Круглогодичная активность ондатры обеспечивается наличием доступных зимних кормов, в основном полушника озерного, хвоща топяного (подводные части), корневищ вахты трехлистной, ежеголовника узколистного, кубышки средней и рдеста альпийского. Большинство видов зимних кормовых растений ондатры не испытывали ранее пастбищной нагрузки местными животными. Не исключено, что в результате низкой вегетационной способности запасы некоторых из северных растений в местах наиболее освоенных акклиматизированным грызуном стали сокращаться. В качестве резервного корма ондатра использует иву. Два-три раза незначительные запасы растительных кормов, заготовленных осенью, были обнаружены в ондатровой норе и в воде при входе в нее (р. Н. Чуна, 17.X 1932). Возле хатки на восточном берегу оз. Имандра близ пос. Африканда в мае 2001 г. были обнаружены среди кучек растительных остатков и створки моллюсков.

Основные виды кормовых растений ондатры на Кольском севере

Вид	Встречаемость в ондатровых угодьях	
	обычно	редко
Рдест альпийский <i>Potamogeton alpinus</i>	+	–
Уруть очередноцветковая <i>Myriophyllum alterniflorum</i>	+	–
Кубышка средняя <i>Nuphar spenneriana</i>	+	–
Лютик ползучий <i>Ranunculus repens</i>	+	–
Вахта трехлистная <i>Menyanthes trifoliata</i>	+	–
Тростник обыкновенный <i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud. (<i>Phragmites communis</i> Trin.)	–	+
Камыш озерный <i>Scirpus lacustris</i>	–	+
Осока водная <i>Carex aquatilis</i>	+	–
Осока влагалищная <i>Carex vaginata</i>	+	–
Осока вздутая <i>Carex rostrata</i>	+	–
Хвощ полевой <i>Equisetum arvense</i>	+	–
Хвощ болотный <i>Equisetum palustre</i>	+	–
Хвощ приречный <i>Equisetum fluviatile</i>	+	–
Полушник озерный <i>Isoetes lacustris</i>	+	–
Калужница болотная <i>Caltha palustris</i>	+	–
Сабельник болотный <i>Comarum palustre</i>	+	–
Лабазник вязолистный <i>Filipendula ulmaria</i>	+	–
Кипрей Горнемана <i>Epylobium hornemannii</i>	+	–
Вероника длиннолистная <i>Veronica longifolia</i>	+	–
Золотарник <i>Solidago virgaurea</i>	+	–
Канареечник тростниковидный <i>Phalaroides arundinacea</i> (L.) Rauschert (<i>Digraphis arundinacea</i> (L.) Trin.)	–	+
Подмаренник топяной <i>Galium uliginosum</i>	+	–
Ива филиколистная <i>Salix phylicifolia</i>	+	–
Ива травянистая <i>Salix herbacea</i>	+	–

Обитание в антропогенных условиях

Особенностью пространственного размещения вида является заселение им городских ландшафтов с плотностью, соизмеримой с природными показателями. Первые регистрации ондатры в Мончегорске относятся к 1973–1974 гг. Позднее, в 1999–2011 гг., при систематическом обследовании водно-болотных угодий в пределах городской территории Мончегор-

ска было зарегистрировано 108 визуальных встреч ондатры. Выяснилось, что годовые колебания их численности имеют меньшую амплитуду по сравнению с населением из природных популяций. На незамерзающих участках городских водотоков зверек встречается постоянно, что указывает на достаточные запасы кормовых ресурсов некоторых селитебных

местообитаний. Чаще грызуны обитают в береговых норах. При этом ондатры приспособились использовать подземные теплокоммуникации, устраивая лазы вблизи них. Грызуны иногда строят над норами кормовые хатки, в основном, вблизи замерзающих водоемов. В городской среде нами зарегистрировано всего 8 таких одиночных убежищ, большинство из которых оказались жилыми. С движением талых вод (с середины до конца мая) ондатр можно наблюдать в первых промоинах и полыньях озера. Грызуны периодически достают со дна перезимовавшие части водных растений и поедают их, сидя на кромке льда. В августе 2011 г. нам встретилась ондатровая семейная группа с двумя сеголетками размером в 1/2 от взрослой особи.

Суточная активность ондатр в природе двухфазная – утром с 6 до 9 и вечером с 8 до 22 ч. В городской среде в условиях полярного дня животные активны и в дневные часы. Летом ондатры проявляют большую осторожность, особенно в июле при вскармливании потомства. При нырянии ондатра находится под водой 30–45 с. В некоторых случаях они приспособились брать хлеб, бросаемый уткам. А зимой в декабре грызуны подбирались к бакам с бытовыми пищевыми отходами. Отношение горожан к ондатрам в целом доброжелательное. Иногда, принимая ондатру за крысу, горожане пытаются ее преследовать. Таких травмированных животных приходится доставлять для передержки в городской экологический центр. В неволе грызуны принимают пищу, в частности сырой картофель, поправляются и их выпускают там, где они обитали.

В середине ноября наблюдали грызунов, плавающих в устьях рек, в полыньях. Как пример безвыходной ситуации отмечена попытка грызунов в феврале соорудить временное убежище, используя прорубь для забора воды на озере. Визуально и по следам прослежен зимний путь ондатр через озера: в ноябре зверек пересекал оз. Островское (0,3 км), в декабре – Мончезеро (1,1 км) и в январе – Охтозеро (0,8 км). Добывать животных во время их сухопутных передвижений пытаются даже бездомные собаки, зачастую успешно. Достоверные наблюдения такого рода гибели взрослых ондатр зарегистрированы в декабре 1984 г. и в феврале 2009 г. в окрестностях Мончегорска. В летне-осенний период случается обсыхание ряда ондатровых биотопов, и в пригороде неоднократно наблюдали этих животных в поисках временных местообитаний. В существовании грызунов эти периоды дестабилизации территориального размещения являются наиболее критическими.

Таким образом, места выпуска, время и количество доставленных на Крайний Север ондатр оказались удачными – грызуны быстро адаптировались к местным климатическим условиям. С первых лет обитания животные демонстрировали высокий темп расселения. Уже к 1950–1955 гг. переселенцы достигли максимума численности и на протяжении почти 20 лет экономический эффект от акклиматизации вида в охотничьем хозяйстве Мурманской обл. был значительным. Ныне ондатра широко распространенный вид, визуальные наблюдения грызунов возможны в любой месяц года. В первую очередь зверьки осваивают долинные биотопы крупных рек и гнездопригодные береговые участки озера.

Биоценологическая роль грызуна в северных ландшафтах неоднозначна. Вселение ондатры осложнило существование водяной полевки (*Arvicola terrestris*), которая, почти исчезла с центральной территории Кольского Заполярья, сохранившись лишь в его южной части (Бойко, 1984; Катаев, 1984). В этой связи интересно замечание Н.А. Смирнова, сделанное им в 1915 г. «Для населения нашего севера замена водяной крысы ондатрой... могла бы быть весьма выгодна» (цит. по: Лавров, 1947, с. 58). Не исключено, что с исчезновением водяной полевки на территории Лапландского заповедника с 1939 по 1940 г. сложилась более благоприятная обстановка для размножения ондатры. Сама ондатра испытывает значительный прессинг со стороны как аборигенных видов хищных зверей и птиц, так и американской норки. Присутствие этого хищника вызвало уменьшение популяционной плотности ондатр, фрагментацию их населения и, возможно, снижение жизнеспособности. Факт обитания ондатры в Заполярье оказывает косвенное влияние на биоразнообразие местного териокомплекса, характер питания миофагов и на использование ресурсов приречных биотопов. Обитая на северной периферии ареала, акклиматизированный вид сохранил основные популяционные характеристики. В адаптационном процессе население ондатры приобрело в изученном регионе сходные черты с популяциями фоновых видов мелких млекопитающих, в частности красно-серой полевки и норвежского лемминга (годы их обилия часто совпадают). Несмотря на низкий уровень численности в настоящее время, новый вид за 80 лет, прошедших со времени начала искусственного расселения, прочно вошел в состав местной териофауны и в результате экологической адаптации освоил большинство пригодных ландшафтов, в том числе антропогенных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бабушкин Г.М., Чельцов Н.В.* Позвоночные животные Рязанского района Рязанской области // Поведение, экология и эволюция животных. Рязань, 2011. Т. 2. С. 9–41.
- Богачёв Б.П.* Хозяйственное использование ондатры. М., 1935. 61 с.
- Бойко Н.С.* Мышевидные грызуны островов и побережий Кандалакшского залива и динамика их численности // Мелкие млекопитающие заповедных территорий / ЦНИЛ Главохоты. М., 1984. С. 5–24.
- Васильев В.В.* Ондатра. Результаты акклиматизации в Кондо-Сосьвинском государственном заповеднике. М., 1947. 88 с.
- Данилов П.И., Белкин В.В.* Материалы ревизии статуса видов млекопитающих, внесенных в Красную книгу Республики Карелия // Тр. Карельского научного центра РАН. Петрозаводск, 2009. № 1. С. 62–68.
- Катаев Г.Д.* Млекопитающие // Флора и фауна заповедников / Фауна Лапландского заповедника. М., 1977. С. 39–44.
- Катаев Г.Д.* Мелкие млекопитающие Лапландского заповедника и его охранной зоны // Мелкие млекопитающие заповедных территорий / ЦНИЛ Главохоты. М., 1984. С. 32–45.
- Катаев Г.Д.* 70-летний мониторинг млекопитающих Кольского Севера на примере Лапландского заповедника // Науч.-практ. журн.: Наука и бизнес на Мурмане. Серия Экология и человек, № 5. Мурманск, 2000. С. 38–45.
- Лавров Н.П.* Ондатра. М., 1947. 108 с.
- Макарова О.А., Катаев Г.Д.* Мониторинг ондатры *Ondatra zibethica* L. 1766 на Кольском полуострове // Мат-лы Междунар. симпоз. «Динамика популяций охотничьих животных северной Европы». (1–5 сентября 2010 г. Рабочееостровск, Карелия). Петрозаводск, 2010. С. 144.
- Насимович А.А.* Экология лисицы в Лапландском заповеднике // Тр. Лапландского государственного заповедника. М., 1948. Вып. 3. С. 39–78.
- Окулова Н.М., Катаев Г.Д.* Многолетняя динамика численности красно-серой полевки (*Clethrionomys rufocanus*, *Microtinae*, *Rodentia*) в разных частях ареала // Зоол. журн. 2003. Т. 85. № 9. С. 1095–1111.
- Окулова Н.М., Катаев Г.Д.* Взаимосвязи «хищник – красно-серая полевка» в сообществах позвоночных животных Лапландского заповедника // Зоол. журн. 2007. Т. 86, № 8. С. 989–998.
- Семенов-Тянь-Шанский О.И.* Звери Мурманской области. Мурманск, 1982. 175 с.

Поступила в редакцию 18.02.12

MUSKRAT – *ONDATRA ZIBETHICA* (L., 1766) AS INTRODUCENT KOLA THE ARTIC CIRCLE

G.D. Kataev

Muskrat-introduction in the Murmansk region. The introductions works continued on the Kola Peninsula in 1931 to 1936, during which it was issued no less than 1000 Muskrats. The population was mixed – part of the Moscow region, part of a large island and part of the Canal from Finland. The modern area of covering all of the Murmansk region. Species and population especially traced the existence of commercial animal in the polar regions. They conclude that the decline in population of muskrat could be caused by a deterioration of fodders in optimal land, or by direct exposure to the American mink.

Key words: Kola peninsula, muskrat, introduction, adaptation, number, settling, fodders, habitant, spreading.

Сведения об авторе: Катаев Геннадий Данилович – вед. науч. сотр. Лапландского заповедника, канд. биол. наук. Лапландский государственный природный биосферный заповедник. 184506. г. Мончегорск Мурманской области, переулок Зеленый, д. 8 (kataev@laplandzap.ru).

УДК 598.2

ОРНИТОЛОГИЧЕСКИЕ ОПИСАНИЯ И ИССЛЕДОВАНИЯ ФАУНЫ ПОЛТАВЩИНЫ В XVI–ПЕРВОЙ ТРЕТИ XX СТОЛЕТИЯ

Т.П. Гармаш

В статье приведены данные об орнитологических описаниях и исследованиях фауны Полтавщины в XVI—первой трети XX столетия; об исследователях, так или иначе прикоснувшихся к миру птиц региона. Рассматривается природоохранная деятельность известного орнитолога XX столетия Н.И. Гавриленко. В статье имеет место авторский перевод цитат из литературы, изданной на украинском языке.

Ключевые слова: фауна птиц, научные исследования, охрана природы.

Освоение земель территории современной Полтавщины началось еще в каменном веке – позднем палеолите. Уже в те далекие времена местное население активно занималось земледелием, скотоводством и полеводством, чему благоприятствовали географическое положение, умеренный климат, плодородная почва и близость рек. В результате под воздействием человека изменялся животный и растительный мир.

Войти в мир природы прошлых лет нашему современнику помогают разнообразные письменные источники, которые знакомят с описаниями флоры и фауны и с научными исследованиями, в том числе орнитологическими.

Хронологические рамки исследования охватывают достаточно длительный период, отмеченный рядом административных реформ, результатом которых явилось изменение границ Полтавского региона. После ликвидации полков в 1782 г. отдельные части территории Полтавщины входили сначала в наместничества (Киевское, Черниговское, Екатеринославское) и Новороссийскую губернию, потом во вновь созданную Черниговскую губернию (с 1797 г. – Малороссию).

Согласно указу Сената от 27 февраля 1802 г., была создана Полтавская губерния, в состав которой входило 10 уездов: Гадячский, Золотоношский, Кременчугский, Лубенский, Переяславский, Пирятинский, Полтавский, Прилуцкий, Роменский и Хорольский. В том же 1802 г. были созданы еще два уезда: Константиноградский и Миргородский, впоследствии (27 марта 1803 г.) – еще три: Зеньковский, Кобеляцкий и Лохвицкий. Таким образом, в состав Полтавской губернии вошло 15 уездов. Главная река губернии – Днепр с притоками (Трубеж, Супой, Сула, Псел,

Ворскла и Орель). С юго-запада и запада Полтавская губерния отделялась Днепром от Екатеринославской, Херсонской и Киевской губерний, на севере граничила с Черниговской и Курской губерниями, на востоке – с Харьковской, на юге – с Екатеринославской.

Без особенных изменений такое административно-территориальное разделение губернии существовало до 1917 г. Современные очертания границ Полтавской обл. установились в 30-е годы XX столетия (Полтавщина: Энциклопедичний довідник, 1992).

Целостному восприятию предлагаемого ниже теоретического материала, формированию визуальных впечатлений поможет карта административного деления Полтавской губернии конца XIX столетия (рисунок)¹.



Карта административного деления Полтавской губернии. XIX в.

¹Электронный ресурс. Режим доступа: http://upload.wikimedia.org/wikipedia/ru/thumb/8/83/Poltavskaya_gubernia.png/300px-Poltavskaya_gubernia.png

Результаты исследования

Фрагментарные заметки по орнитофауне Полтавского региона относятся к XVI столетию. В 1615 г. в Базеле были изданы записки «О нравах татар, литовцев и москвитян», которые составил в 1548–1551 гг. мемуарист-этнограф Михалон Литвин (Михалон Литвин, 1994, пер. Матузовой). В описании Киевского воеводства, куда территориально входила Полтавщина, автор отмечает изобилие водоплавающих птиц. Местные жители весной наполняли лодки яйцами диких уток, гусей, журавлей и лебедей для использования в хозяйственных целях.

Ценным источником информации об Украине XVII столетия является труд французского инженера Гильома Левассера де Боплана «Описание Украины», который бывал здесь в сороковых годах (Боплан, 2004, пер. Борисюк). Книга содержит уникальные заметки очевидца о природе Украины, в которых он упоминает о пеликанах, журавлях и перепелах.

В 1774 г. академик Иоганн Гюльденштедт (Гильденштедт) объехал приднепровскую часть территории Полтавщины от устья Орели до Переяслава, побережье рек Орель, Орчик, плато Орчик–Ворскла, нижнее течение Ворсклы от ее устья до Полтавы, от Полтавы плато Ворскла–Голтва, плато Голтва–Псёл, водораздел Псёл–Хорол, частично побережье Сулы от Лубен до Лохвицы и Чернух, часть пространства между Многой и Удаем, частично побережье Оржицы и Перевода, реки Супой с озером Яготин и реки на пути к Киеву – Недр и Трубеж. Из птиц им были отмечены орлан-белохвост, большая выпь, пустельга, чайка, мухоловка серая, щегол, дятел и др. На открытых степных пространствах, на пастбищах и пашнях он наблюдал дрофу, стрепета, перепела, чибиса и дикого голубя; в долине р. Сула (в окрестностях Лубен) обитали большие поселения различных видов уток и куликов. Отмечая, что на Днепре не так много птиц, как на Волге и Дону, Гюльденштедт дополнил обзор сведениями о бакланах, пеликанах, лебедях, различных видах цапель и красной утке (Гюльденштедт, 1879).

О фауне Полтавщины этого же времени оставлены записи В.Г. Рубаном и А.Ф. Шафонским, которые расширяют информацию о ее видовом составе, поскольку касаются той территории губернии, которую не посетил Гюльденштедт.

В 1777 г. В.Г. Рубаном издана «Краткая летопись Малыя России с 1506 по 1776 гг.» (Рубан, 1777), где в описании Полтавского полка автор приводит список птиц и зверей отдельных местностей. Характеризуя фауну окрестностей Полтавы, В.Г. Рубан назвал

типичными обитателями этих мест дроф, тетеревов, журавлей, диких гусей и уток. Более детальные сведения приведены о фауне Китай-Города, окрестностей Будищ, Санжар, Нехворощи, Маячки, Кишеньки и др. За р. Орель в поле В.Г. Рубан наблюдал дроф; на зарастающих озерах – лебедей; в водно-болотных угодьях – гнездовья журавлей. В 1783–1784 гг. врач и этнограф А.Ф. Шафонский совершил поездку по Черниговскому наместничеству в целях комплексного его изучения. Результатом стала работа «Черниговского наместничества топографическое описание», куда входили такие уезды Полтавщины, как Прилуцкий, Роменский, Гадячский, Миргородский и Зеньковский (1786). А.Ф. Шафонский отметил, что практически на всей территории фауна типичная для Малороссии. Среди разнообразия птиц отмечены лебеди, гуси, журавли, аисты, дрофы, стрепеты, тетерева, рябчики, куропатки, голуби, совы, кулики, цапли, орлы, ястребы, грачи, сороки, вороны, галки, воробьи, ласточки, соловьи, скворцы, жаворонки, чижи, удода, сойки, дрозды, чайки, иволги, дятлы, синицы и др.

Разноплановую информацию о Полтавской губернии середины XIX столетия содержит работа председателя Палаты государственных имуществ Н.И. Арандаренко – «Записки о Полтавской губернии» (1848, 1849, 1852). Автор опирается на исследования Гильома Левассера де Боплана, раскрывая особенности климата, богатство флоры, фауны, полезных ископаемых. В первой части «Записок» чиновник приводит описание птиц (193 вида), классифицируя их на хищных, ночных, воронов, поползней, певчих, скоробежных, плавательных и рыболовных.

В середине XIX в. были опубликованы работы профессора Киевского университета Св. Владимира К.Ф. Кесслера, который провел анализ орнитофауны регионов Киевского учебного округа, куда входила и Полтавская губерния. Шеститомная «Естественная история губерний Киевского учебного округа» (1850–1856) – первый полный свод украинской фауны, куда включены данные по орнитофауне Полтавского региона (Кесслер, 1851–1852). В описаниях двадцати трех видов птиц есть указания на ту или иную местность Полтавской губернии. Объектами наблюдения ученого были прудовый улит (Хорольский уезд), большие стаи среднего кроншнепа (окрестности Переяслава), кречетка (окрестности Константинограда); отмечены также частые посещения южных уездов губернии карагаткой. Очень ценными являются сведения о гнездовьях стрепета в степной полосе Полтавской губер-

нии (на всем пространстве Киевского учебного округа отмечены только здесь), а также то, что в самой южной части региона встречался черный тетерев.

Крупным для своего времени зоологом-фаунистом был выпускник Главного педагогического института в Петербурге А.В. Чернай, назначенный в 1845 г. адъюнктом по кафедре зоологии Харьковского университета. В 1846 г. он получил ученую степень магистра зоологии, защитив работу «Об устройстве, отправлениях и значении крыла в систематике птиц»; а в 1848 г. – степень доктора естественных наук. В 50-х годах XIX столетия А.В. Чернай почти ежегодно совершал длительные экскурсии по Харьковской и другим губерниям России, при этом он довольно обстоятельно обследовал и описал фауну Харьковской, Екатеринославской и Курской губерний, а также Области войска Донского. Результаты экспедиции 1848 г. отражены в его речи «О фауне Харьковской губернии и прилежащих к ней мест», произнесенной на торжественном собрании Харьковского университета 30 августа 1850 г. Труд «Фауна Харьковской губернии и прилежащих к ней мест» представлял собой первый довольно полный очерк фауны Харьковской губернии и сопредельных территорий (Атемасова, 2011). В него включен небольшой по объему материал о фауне Полтавщины (Чернай, 1853).

В 1890 и 1891 гг. Полтавскую губернию (Константиноградский уезд по течению р. Орчик) обследовал Н.А. Зарудный. Результаты этих наблюдений опубликованы в 1892 г. в работе «Птицы долины р. Орчика и околележащей степи». Описан 141 вид птиц, проведен ряд биологических и систематических наблюдений (Зарудный, 1892).

Среди исследователей фауны Украины видное место принадлежит выпускнику естественного отделения физико-математического факультета Харьковского университета В.Г. Аверину. Основными объектами исследований ученого были птицы. В.Г. Аверин изучал фауну птиц Полтавской губернии. В «Ежегоднике Естественно-исторического музея Полтавского губернского земства» опубликован «Отчет об экскурсии с орнитологической целью летом 1912 года в Полтавской губернии» (Аверин, 1913). Маршрут включал разнообразные по топографическим условиям местности: три северо-восточных уезда – Полтавский, Зеньковский и Миргородский. В результате оформлены выводы о распределении птиц в зависимости от рельефа и растительности территорий. Работа вводит в видовое разнообразие птиц леса (с учетом его

типа), опушек, оврагов, полей, придорожных лесополос, берегов рек, озер и т.д. Собранный в ходе научной экскурсии материал был передан для обработки известным ученым, в том числе и специалистам музея Полтавы. Итоги экспедиции подведены в работе «О некоторых редких птицах Полтавской губернии» (Гавриленко и др., 1913).

В процессе изучения направлений и форм становления природоохранной деятельности на Полтавщине в конце XIX–начале XX столетия, отмечаем единство взглядов и совместную деятельность административных, хозяйственных органов и местного музея, что отражено в журнале «Хуторянин»².

В 1913–1915 гг. в ряде статей был поднят вопрос охраны птиц (Весною в садах..., 1915; Саенко, 1915). В статье «Наши друзья и союзники по охране садов и плантаций от вредителей» (Наши друзья..., 1915) речь идет об отсутствии в государстве закона о защите птиц от жестокого с ними обращения и истребления. В качестве примера для подражания приведена Швейцария, где параграф 17 Союзного закона от 26 июня 1906 г. брал под защиту целую группу насекомоядных птиц. «Фельдмаршалом птичьей армии» признана ласточка. В пользу обычного воробья выдвигалась плодовитость этих птиц: в течение лета по три выводка и более, каждый по 4–6 птенцов, вскармливание главным образом гусеницами, червями, мошкаркой. Статья призывала население помогать птицам: «Право же, это вовсе не так уж трудно и скучно. ... Птица то вся в наперсток величиной. Если же им помочь немного во времени, сколько каждая из них за лето сбережет фруктов! Хотя бы не из жалости, а простого расчета помогли бы им!» (Наши друзья..., 1915, с. 290).

«Майские союзы» защиты птиц призывали воспитывать у детей любовь к природе и непосредственно к птицам. Цель такого союза, созданного в Омске, раскрыта в статье А. Емельянова (1913): забота о птицах, полезных животных и растениях, охрана птичьих гнезд от разорения, подкармливание птиц зимой и вообще – предотвращение жестокого обращения с птицами и другими животными.

В 1918 г. с инициативой создания детской организации «Майский союз» выступило Общество любителей природы, созданное В.И. Вернадским при Полтавском естественно-историческом музее. Воспитание у молодежи любви к природе, развитие интереса к ее изучению члены общества рассматривали как первоочередные задачи и разработали «Правила для члена Майского союза». Научный архив Пол-

²Печатный орган Полтавского сельскохозяйственного общества.

тавского краеведческого музея хранит наполненные волнующими эмоциями записи, которые поражают простотой, искренностью, глубиной содержания и правдивостью: «Я хочу быть добрым и милосердным. Я никогда не буду видеть забаву в страданиях живой твари. ... Я буду защищать невинных и беззащитных птиц. ... сознаю, что эти Божьи творения все созданы для пользы человека ... Я люблю свободу и хочу, чтобы и другие были свободны» (Научовий архів Полтавського краєзнавчого музею, а. 40).

Первоочередная задача орнитологических исследований – инвентаризация орнитофауны (установление видового состава птиц). В 1917 г. вышел перечень птиц Полтавской губернии, подготовленный Н.И. Гавриленко (Гавриленко, 1917). Ученый отметил, что недостаток времени (вступление в ряды войск и, следовательно, возможный длительный перерыв в орнитологических занятиях) не позволяет ему собрать такой объем фактического материала, который желателен для всестороннего изучения птиц в пределах губернии. Н.И. Гавриленко принял решение упродолжить и издать материалы, поскольку считал, что они даже в незаконченном виде представляют интерес для орнитологов и зоогеографов. Это прокомментированный список птиц губернии, где даны общие сведения (рисунки, обитание, поведение и образ жизни, телосложение, цвет оперения и т.д.) о 288 птицах региона. В предисловии к выпуску Н.И. Гавриленко счел нужным указать, что исследования местной авифауны не закончены, однако «... опубликование даже этих далеко не законченных исследований губернии, которая по выражению М.А. Мензбира "продолжает оставаться наименее исследованной в орнитологическом отношении", своевременно и внесет свою долю в общую скарбницу» (Гавриленко, 1917, с. 21).

После окончания гражданской войны перед Государственным комитетом по охране памятников природы встали задачи осуществления мероприятий по охране типичных объектов природы, плановому научному исследованию природы и пропаганде природоохранной деятельности среди широких слоев населения.

В 1928 г. впервые в Полтаве в помещении музея с 1 по 20 апреля проходила выставка «Охрана природы», в которой были представлены разделы об охране природы за рубежом и в нашей стране. К этому событию вышла брошюра Н.И. Гавриленко «Охороняймо природу» (1928а). Здесь нет задач, изложенных в виде пунктов, но это своеобразная программа дальнейших природоохранных действий на основе глубокого анализа изменений в окружающей естественной среде.

Отмечая, что в целом с 1924 г. «... дело охраны природы стало на более реальный путь» (1928а, с. 10), автор констатирует неутешительную статистику. В целях усиления восприятия читателями уровня изменений в природе под воздействием человека ученый предложил сравнительный анализ флоры и фауны двух последних столетий: раньше в степях жили тарпаны, в лесах водились олени, лоси и кабаны. Буквально на глазах современников из разнообразного мира животных многие исчезли: байбак (1911 г.), перевязка (1913 г.), бобр (1920 г.), дикая коза или косуля (1923 г.). Из мира птиц исчезли: степной орел (1900 г.), красная утка (1901 г.), кречетка (1905 г.), стрепет (1907 г.), тетерев (1912 г.), журавль-красавка (1916 г.). Изменился и растительный мир, погибали отдельные растительные сообщества. Н.И. Гавриленко раскрывает цели охраны природы, подчеркивая: «Благосостояние человечества зависит в первую очередь от широкого, но правильного использования тех богатств, что есть в природе той или иной страны. ... надо использовать природу разумно, помня, что она нужна не только нам, но и потомкам нашим» (1928а, с. 3). Н.И. Гавриленко отстаивает идею создания заповедников для научного изучения законов жизни и развития природы. Даже на обложке брошюры Н.И. Гавриленко обращается с пламенными призывами: «Охраняйте лес ... Охраняйте целинную степь ... Берегите природу – в ней наше благосостояние. Пионеры! Для охраны природы будьте всегда готовы».

В 1928 г. вышла работа Н.И. Гавриленко (1928б) «Опыт систематического каталога зверей Полтавщины». Это была первая попытка составления перечня зверей, населяющих Полтавский регион. Материалом для списка послужил восемнадцатилетний период наблюдений, дающий возможность объективно оценить и наметить пути, «по которым должно пойти исследование наших зверей» (Гавриленко, 1928б, с. 1). При описании животных ученый информирует о состоянии популяций, уделяя особое внимание исчезающим видам. Так, еще в 1918 г. только в лесах Диканьского массива (урочище Парасоцкое) насчитывалось более тысячи косуль. В 1927 г. число этих животных на всей территории Полтавщины снизилось до двух-трех десятков особей. Полтавский союз охотников, пытаясь восстановить былую фауну Полтавщины, закупал диких коз и выпускал их в заповедный грабово-дубовый лес.

Итогом многолетних орнитологических исследований Н.И. Гавриленко стала научная работа «Птицы Полтавщины», вышедшая в 1929 г. (Гавриленко, 1929). Чтобы дать научные сведения о птице, необхо-

димы длительные и внимательные наблюдения. Только тогда будут найдены интересные и часто имеющие очень важное значение детали биологии той или иной птицы. Книга содержит довольно полный на то время обзор орнитофауны. Как указал автор: «Здесь приводится в возможно сжатом виде все главное, известное мне о каждой птице Полтавщины, и сведения о них даются в большинстве случаев по данным последнего пятилетия» (Гавриленко, 1929, с. 5). Число описанных видов птиц (по сравнению с первой работой) возросло до 322.

Как видим, первые десятилетия XX столетия отмечены активной деятельностью Николая Ивановича Гавриленко. Н.И. Гавриленко – яркий представитель старшего поколения орнитологов Полтавщины. Он родился в Полтаве в 1889 г., среднее образование получил в Полтавском реальном училище. С юности имел большой интерес к природе. Его ученическое сочинение на тему «Что нас окружает» было признано оригинальным и достойным публикации (Иваненко, Решетник, 1971). Способности молодого натуралиста отмечали М.А. Мензбир и В.В. Докучаев. Частые посещения музея, экскурсии в окрестные леса и поля, чтение научно-естественной литературы стали основой сознательного выбора специальности краеведа-естествоиспытателя. Будучи учащимся Полтавского реального училища, Н.И. Гавриленко познакомился в музее с В.И. Вернадским. Студент Харьковского университета Н.И. Гавриленко одним из первых вступил в организованное В.И. Вернадским Полтавское общество любителей природы. В дальнейшем почти двадцать лет ученые поддерживали связь перепиской. В Харьковском университете Н.И. Гавриленко специализировался по орнитологии под руководством П.П. Сушкина – одного из наиболее талантливых учеников выдающегося русского орнитолога профессора М.А. Мензбира (Иваненко, Решетник, 1971).

Основные результаты научной деятельности Н.И. Гавриленко отражены в отечественных и зарубежных изданиях – опубликовано около 70 работ ученого. Одни содержат сведения о птицах и млекопитающих Полтавщины, другие посвящены специальным вопросам систематики птиц, зоогеографии, краеведению. Большую научную ценность имеет коллекция птиц, собранная Н.И. Гавриленко за 60 лет (1900–1959) полевых работ, она содержит около шести тысяч экземпляров. В коллекции представлена орнитофауна Левобережной лесостепной Украины, в частности Полтавщины, причем некоторые виды, в том числе и редкие, – крупными сериями. Ученые отмечают, что коллекция не имеет себе равных, по край-

ней мере на Украине, без нее трудно обойтись исследователю орнитофауны лесостепной зоны Украины (Иваненко, Решетник, 1971).

Научные интересы Н.И. Гавриленко были широкими, и хотя почти все его опубликованные работы касаются зоологии, он был знатоком истории, археологии и геологии края, имел энциклопедические знания по разным направлениям местного краеведения (Иваненко, Решетник, 1971). Ученый много внимания уделял вопросам охраны природы и неоднократно писал об этом. Он придавал большое значение популяризации природоохранной деятельности среди населения, особенно среди молодежи и детей. Заботился о том, чтобы каждый любил, понимал и берег природу, неоднократно высказывался за создание широкой сети заповедников на Полтавщине.

Круг научных интересов Н.И. Гавриленко пересекался с преподавательской работой. По окончании университета Н.И. Гавриленко был принят преподавателем географии и естествознания в гимназию Полтавского земства, где учительствовал с ноября 1916 по апрель 1918 г., когда стал лектором Полтавского учительского института, переименованного затем в Институт народного образования, где работал до 1935 г. В 1935 г. квалификационной комиссией ему присуждена научная степень кандидата биологических наук (Пашенко, Гриньова, 2004). Он читал лекции по зоологии позвоночных, зоогеографии и геологии, руководил учебной, полевой и производственной практикой студентов, воспитывал настоящих исследователей-краеведов и биологов (Иваненко, Решетник, 1971).

Н.И. Гавриленко принимал активное участие в общественной жизни: избирался членом научных обществ, выполнял задачи научных экспедиций. В 1926 г. он был избран членом Московского общества естествоиспытателей, в 1927 г. – Харьковского общества естествоиспытателей (Ротач, 2004; Иваненко, Решетник, 1971), в 1941 г. – действительным членом Всесоюзного общества орнитологов, в 1946 г. – уполномоченным по охране археологических памятников на Полтавщине (Пашенко, Гриньова, 2004).

Ученый пережил репрессии. Преследование Н.И. Гавриленко началось в 1924 г. В списке сотрудников музея, представленных к рассмотрению на увольнение, заведующий отделом природы Н.И. Гавриленко охарактеризован как «отчаянный шовинист» (Державний архів Полтавської області. Ф.Р. 495, а. 113). В 1936 г. Н.И. Гавриленко арестовали по сфабрикованному делу о членстве в контрреволюционной организации, которая якобы имела це-

люю свержение советской власти. Первого февраля 1937 г. Особое совещание при НКВД СССР приговорило ученого к пяти годам заключения в сибирских лагерях (Ротач, 2004).

В 1940 г. Н. И. Гавриленко возвращается на прежнее место работы в музей. Во время Великой Отечественной войны ученый сделал все возможное, чтобы спасти коллекцию музея от разграбления и уничтожения. Благодаря ему сохранены отдельные фонды библиотек Полтавы: социально-экономическая литература была перевезена в музей и сохранилась, несмотря на то, что музей был подожжен фашистскими войсками при отступлении (Ротач, 2004; Иваненко, Решетник, 1971). После освобождения Полтавы из спасенных экспонатов была оформлена экспозиция во флигеле, расположенном во дворе музея, что положило начало деятельности музея в послевоенное время; там экспозиция работала до восстановления главного корпуса (Ротач, 2004). Уже в ноябре 1943 г. музей принимал посетителей (Державний архів Полтавської області. Ф.Р. 4440.). Получив назначение на должность заместителя директора Полтавского краеведческого музея по научной работе Н.И. Гавриленко организует в области отделение общества охраны природы, выступает в Киеве на съезде музейных работников, пламенно отстаивая дело организации заповедников. В конце 1946 г. Н. И. Гавриленко освободили от работы в музее как ранее судимого и находившегося во время Великой Отечественной войны на оккупированной территории (Борейко, 1994).

Благодаря стараниям своих учеников, Н.И. Гавриленко продолжил трудовую деятельность в педагогическом институте. В период работы в институте им был создан биологический кабинет, где читали лекции по курсам зоологии позвоночных, зоогеографии и геологии. Н.И. Гавриленко – основатель (1957–1958) орнитологической экспозиции учебного музея эволюционной зоологии кафедры зоологии (Пашенко, Гриньова, 2004). Птицы связаны между собой и с окружающей средой многочисленными биологическими связями. Знание настоящего положения птицы в природе возможно только при изучении всей совокупности условий, в которых она живет. Птицы и ландшафты неразделимы, поэтому большинство птиц представлены в музее на фоне пейзажа – естественной среды их обитания. Все это Н.И. Гавриленко сделал своими руками. На выставке представлены экспонаты птиц разных видов, обитающих не только на территории Украины, но и за ее пределами (Пашенко, Гриньова, 2004).

В 1970 г. вышла книга Н.И. Гавриленко «Позвоночные животные и урбанизация их в условиях го-

рода Полтавы» (Гавриленко, 1970). В книге изложены результаты многолетних наблюдений автора над позвоночными животными и особенно над птицами. Подробно и увлекательно описаны их состав и численность, образ жизни, приспособляемость к городским условиям. Хотя наблюдения проводились в Полтаве, результаты представляют не только местный, но и общий интерес, поскольку приспособляемость животных и птиц в разных городах сходна. Автор завершил книгу интересными приложениями – картинками зимней, весенней, летней, осенней природы Полтавы. Эффект описания природы усиливается обращением ученого к богатым возможностям художественного стиля речи.

Как отмечает В.Е. Борейко (1994), в книге нет смелых призывов к охране природы, за которые ученому пришлось всю жизнь незаслуженно страдать. Это взгляд пожилого человека на природу. Работу считают своеобразным завещанием Н.И. Гавриленко «любить весь мир природы, которой испокон веков была богата Полтава» (Ротач, 2004, с. 10).

Н.И. Гавриленко принадлежал к украинской культурной элите, деятелям «расстрелянной экологии» (Борейко, 1994, с. 6). Он избежал расправы физической, но был унижен морально и всю жизнь носил клеймо врага народа: «Многообещающий ученый, который своим именем мог украсить Украинскую Академию наук, был подкошен с самого начала» (Борейко, 1994, с. 9). Реабилитировали ученого 18 апреля 1989 г.

Н.И. Гавриленко посвятил всю свою жизнь изучению Полтавского края, его фауны (особенно птиц), геологического прошлого, археологических памятников, культуры и быта населения, что нашло яркое выражение в его деятельности музейного работника. Связь с музеем Н.И. Гавриленко не прерывал никогда.

Естественно-исторический музей губернского земства, созданный в Полтаве по инициативе В.В. Докучаева, стал с момента организации основным центром орнитологической жизни и деятельности. Орнитологическая коллекция начала комплектоваться с 1891 г., когда музею были подарены 20 чучел птиц. В 1897 г. музей приобрел 350 чучел (134 вида птиц) у генерала Шульговского (Кигим, 2008).

В первой четверти XX в. музейная коллекция чучел и тушек птиц значительно пополнилась собраниями В.Г. Аверина, Н.И. Гавриленко, И.А. Зарецкого, Е.Н. Скаржинской, Н.Ф. Николаева и других орнитологов, краеведов и любителей.

Накануне войны орнитологический сборник музея включал 1100 экз., в который, как отмечал Н.И. Гав-

риленко, входили все раритеты орнитофауны Полтавщины. После войны от него остались только два экспоната. В послевоенные годы орнитологическая коллекция формировалась непосредственно из объектов, добытых на территории Полтавской обл. На сегодня коллекция насчитывает 446 единиц хранения. В ее состав входят 434 чучела и 30 тушек 200 видов птиц, принадлежащих к 49 семействам. 178 чучел и 9 тушек птиц представлены в экспозиции, остальные хранятся в фондах. Коллекция включает чучела и тушки редких и исчезающих видов, занесенных в Красную книгу Международного Союза охраны природы, Красную книгу Украины и Европейский красный список (32 экз.), и 35 видов, которые являются редкими или временно находящимися под угрозой исчезновения в естественных условиях на территории Полтавской обл. (Кигим, 2008).

В Полтавском краеведческом музее в наши дни создан фонд Н.И. Гавриленко, он насчитывает более 100 единиц. Среди них уникальные экспонаты: коллекция тушек (29 экз.) и чучел (3 экз.) птиц из орнитологической коллекции ученого, которая включает экземпляры редких и исчезающих видов (беркут, филин и др.), занесенных в наше время в Красную книгу Украины и Европейский красный список, а также письма-автографы выдающихся естествоиспытателей (В.И. Вернадского, М.А. Мензбира, Л.С. Берга, В.М. Зубаровского к Н.И. Гавриленко) и письма

Н.И. Гавриленко В.М. Зубаровскому; печатное научное наследие ученого и работы о нем; научные работы зоологов, с которыми поддерживал связь Н.И. Гавриленко, с дарственными надписями авторов; воспоминания Н.И. Гавриленко о встречах с В.В. Докучаевым и В.И. Вернадским; воспоминания о Н.И. Гавриленко его учеников; фототека с комплектом фотоотпечатков из семейного альбома; документы архива канцелярии музея: заявления, личные дела, характеристики, жизнеописание (автограф ученого, написанный в 1944 г. под названием *Curriculum vitae*) (Кигим, 2004).

Таким образом, результаты исследований региональной орнитофауны на сегодняшний день актуальны: они используются в природоохранных целях, при прогнозировании различных природных процессов. Широкий пласт исследовательской и научной литературы прошлого открывает перспективы обновления и развития охраны окружающей природы, являясь механизмом наследования экологических знаний.

Понять широкий спектр современных проблем охраны природы, а главное найти их решение возможно на глубоком осознании принципа связи времен: настоящее рождено прошлым и дает жизнь будущему. Таким образом, изучение описаний и научных трудов прошлого в их хронологической последовательности приближает к пониманию современного состояния природы и прогнозированию на будущее.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аверин В.Г.* Об экскурсии с орнитологической целью летом 1912 года в Полтавской губернии // Ежегодник Естественно-исторического музея Полтавского губернского земства 1912 г. Полтава, 1913. № 1. С. 9–20.
- Арандаренко Николай.* Записки о Полтавской губернии. Ч. 1. Полтава, 1848. 191 с.
- Арандаренко Николай.* Записки о Полтавской губернии. Ч. 2. Полтава, 1849. 384 с.
- Арандаренко Николай.* Записки о Полтавской губернии. Ч. 3. Полтава, 1852. 434 с.
- Атемасова Т.А.* Орнитологические исследования в Харьковском университете // UNIVERSITATES: наука и просвещение: Научно-популярный ежеквартальный журнал / Харьковский национальный университет им. В.Н. Каразина. 2011. № 4. С. 28–37.
- Боплан Гийом Левассер де.* Описание Украины / Перевод с фр. З.П. Борисюк; ред. перевода А.Л. Хорошкевич, Е.Н. Ющенко. М., 2004. 576 с.
- Борейко В.С.* Нариси про репресованих діячів охорони природи України. Розстріляна екологія. К. (на укр. яз.), 1994. 32 с.
- Весною в садах // Хуторянин. 1915. № 51. С. 1374–1377.
- Гавриленко Н.И.* Предварительные сведения о птицах Полтавской губернии // Ежегодник Музея Полтавского Губернского Земства 1914–1915. Полтава, 1917. С. 21–95.
- Гавриленко Н.И.* Опыт систематического каталога зверей Полтавщины. Полтава, 1928б. 17 с.
- Гавриленко Н.И.* Птицы Полтавщины. Полтава, 1929. 108 с.
- Гавриленко Н.И.* Позвоночные животные и урбанизация их в условиях города Полтавы. Харьков, 1970. 140 с.
- Гавриленко Н.И., Николаев Н.Ф., Аверин В.Г.* О некоторых редких птицах Полтавской губернии // Ежегодник естественно-исторического музея Полтавского губ. земства, 1913. № 1, С. 21–25.
- Гавриленко М.* Охороняймо природу (на укр. яз.). Полтава, 1928а. 16 с.
- Гюльденштедт И.А.* Дневник путешествия в южную Россию академика Санкт-Петербургской Академии наук Гюльденштедта в 1773–1774 г. / Перевод с нем. М. Шугурова // Записки Одесского общества истории и древностей. Одесса, 1879. Т. 11. С. 180–228.

- Державний архів Полтавської області. Ф.Р. 495. Відділ народної освіти Полтавського виконавчого комітету рад робітничих, селянських та червоноармійських депутатів (губнаросвіта) м. Полтава Полтавської губернії. Опис 1. 1923—1924. Справа 5. Полтавський губернський відділ народної освіти (Губосвіта) м. Полтава, Полтавської губернії. 300 а (на укр. яз.).
- Державний архів Полтавської області. Ф.Р. 4440. Полтавський республіканський музей. Опис 1. 1943—1969 рр.—1972. Справа 3. Книга вражень відвідувачів музею. 3 а (на укр. яз.).
- Емельянов А. «Майский союз» защиты птиц // Хуторянин. 1913. № 18. С. 505.
- Зарудный Н.А. Птицы долины р. Орчика и около-лежащей степи / Материалы к познанию фауны и флоры Российской империи. Отдел зоологический. М., 1892. С. 138—155.
- Иваненко И.Д., Решетник Е.Г. Памяти Николая Ивановича Гавриленко // Вестник зоологии. 1971. № 2. С. 87—88.
- Кесслер К.Ф. Естественная история губерний Киевского учебного округа. Вып. 1. Зоология. Часть систематическая. Киев, 1851—1852. 292 с.
- Кигим С.Л. Орнитологическая коллекция Полтавского краеведческого музея // Полтавский краеведческий музей: Сборник статей. Малоизвестные страницы истории, музееведение, охрана памятников. Выпуск IV. Книга 1. Полтава, 2008. С. 46—130.
- Кигим С.Л. Фонд Н.И. Гавриленко в Полтавском краеведческом музее // Материалы Всеукраинской студенческой научно-практической конференции «Проблемы воспроизводства и охраны биоразнообразия Украины (к 115-летию Н.И. Гавриленко)». Полтава, 2004. С. 19—31.
- Михалон Литвин. О нравах татар, литовцев и москвитян / Перевод В.И. Матузовой. Отв. ред. А.Л. Хорошкевич. М., 1994. 151 с.
- Науковий архів Полтавського краєзнавчого музею. Од. зб. П 01-9. Матеріали про роботу гуртка любителів природи. 61 а (на укр. яз.).
- Наши друзья и союзники по охране садов и плантаций от вредителей // Хуторянин. 1915. № 12. С. 287—290.
- Пащенко В. О., Гриньова М. В. Микола Іванович Гавриленко – видатний орнітолог ХХ століття // Матеріали Всеукраїнської науково-практичної конференції «Проблеми відтворення та охорони біорізноманіття України» (на укр. яз.). Полтава, 2004. С. 5—9.
- Полтавщина: Енциклопедичний довідник (За редакцією А.В. Кудрицького). К. 1992. 1024 с. (на укр. яз.).
- Ротач П. Закоханий у світ природи // Гавриленко М.І. (1889—1971). Матеріали до біографії відомого вченого-орнітолога, краєзнавця і педагога; [упорядник П. Ротач]. Полтава, 2004. С. 5—13.
- Рубан В. Краткая летопись Малой России с 1506 по 1776 гг. СПб., 1777. 249 с.
- Саенко К. Грач – птица полезная // Хуторянин. 1915. № 16—17. С. 388.
- Чернай А. Фауна Харьковской губернии и прилежащих к ней мест, составленная преимущественно по наблюдениям сделанным во время ученой экспедиции, совершенной в 1848 и 1849 годах. Фауна млекопитающих и птиц. Вып. 2. Харьков, 1853. 44 с.
- Шафонский А. Ф. Черниговского наместничества топографическое описание с кратким географическим и историческим описанием Малая России из частей коей оное наместничество составлено, сочиненное действительным статским советником Афанасием Шафонским с четырьмя географическими картами. Чернигов, 1786. 797 с., 4 карты.

Поступила в редакцию 09.06.12

ORNITHOLOGICAL DESCRIPTIONS AND RESEARCHES OF THE FAUNA OF POLTAVA REGION IN THE SIXTEENTH CENTURY – THE FIRST THIRD OF THE TWENTIETH CENTURY

T.P. Harmash

The article provides information about ornithological descriptions and studies of the fauna of Poltava region in the sixteenth century – the first third of the twentieth century; of researchers, anyway touched the world of birds of the region. Considered the nature protection activity of famous ornithologist of the twentieth century N. Gavrilenko. In this article we have the author's translation of quotations from literature published in the Ukrainian language.

Key words: bird fauna, scientific researches, conservation.

Сведения об авторе: Гармаш Татьяна Петровна – доцент кафедри екології Полтавського національного технічного університету ім. Ю. Кондратюка (Полтава, Україна), канд. с.-х. наук

УДК 595.76

ИНТЕРЕСНЫЕ И НОВЫЕ ДЛЯ ФАУНЫ РОССИИ НАХОДКИ КСИЛОФИЛЬНЫХ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ (COLEOPTERA) В СРЕДНЕРУССКОЙ ЛЕСОСТЕПИ

Я.Н. Коваленко, Н.Б. Никитский

В результате исследований фауны ксилофильных жесткокрылых в Среднерусской лесостепи впервые указаны для России шесть видов: *Bibloporus ultimus* Guillb., *Trixagus meybohmi* Lesgn., *Gastrallus immarginatus* (Müll.), *Danacea serbica* Ksw., *Mychothenus minutus* (Friv.), *Dircaea australis* Fairm. Шесть приводимых для Среднерусской лесостепи видов до настоящего времени в пределах России были известны лишь с Кавказа: *Plectophloeus nubigena* (Rtt.), *Batrissodes buqueti* (Aubé), *Plegaderus dissectus* Er., *Ptinus calcaratus* Ksw., *Rhizophagus oblongicollis* Blatch et Horner, *Philothermus magnicollis* (Rtt.). Один приводимый вид (*Anisandrus maiche* (Kurentsov)), имеющий дальневосточное происхождение, в настоящее время интенсивно расселяется за пределами своего исконного ареала

Ключевые слова: Coleoptera, ксилофильные жесткокрылые, фауна, Среднерусская лесостепь, Белгородская область, Курская область.

В основе данной публикации лежат результаты обработки материала, собранного на территории Среднерусской лесостепи в пределах Белгородской и Курской областей. Кроме собственных сборов авторов, при подготовке сообщения были использованы фонды энтомологической коллекции кафедры биоценологии и экологической генетики Белгородского государственного национального исследовательского университета, а также фонды энтомологической коллекции государственного природного заповедника Белогорье.

Названия пунктов сбора материала по причине их частого упоминания приведены в тексте статьи в сокращенном виде: участок Лес на Ворскле государственного природного заповедника Белогорье, расположенный в Борисовском р-не Белгородской обл. (в дальнейшем – Лес на Ворскле); село Пуляевка и его окрестности, относящиеся к Белгородскому р-ну Белгородской обл. (в дальнейшем – с. Пуляевка и окр. с. Пуляевка); окрестности села Соломино Белгородского р-на Белгородской обл. (в дальнейшем – окр. с. Соломино); окрестности города Курчатова Курчатовского р-на Курской обл. (в дальнейшем – окр. г. Курчатова); окрестности поселка Дичня Курчатовского р-на Курской обл. (в дальнейшем – окр. пос. Дичня).

Аннотированный список видов

Подотряд **Adephaga**
Надсемейство **Caraboidea**

Сем. **Carabidae** Latreille, 1802

Dromius Bonelli, 1810

D. laeviceps Motschulsky, 1850. Европейский вид, распространение которого ограничено несколькими странами Центральной (Чехия, Польша) и Восточной (Белоруссия, европейская часть России) Европы. Согласно К.В. Арнольди (1965), является типичным видом с лесостепным ареалом. Для Курской обл. ошибочно приводился как *D. agilis* (Fabricius, 1787) (Коваленко, 2009). Имаго *D. laeviceps* в окр. г. Курчатова отмечались в зимнее время под корой сухостойного дуба (07.I 2007, Коваленко Я.Н.); летом был зафиксирован прилет имаго на свет в жилое помещение в черте населенного пункта (Курчатова, 10.VI 2008, Коваленко Я.Н.). В Лесу на Ворскле один экземпляр этого вида был собран с помощью оконной ловушки (13–30.VI 2010, Коваленко Я.Н.). Самой северной границей его ареала на территории Европейской России в настоящее время, пожалуй, следует считать Московскую обл. (Никитский и др., 1998), где наиболее северная его находка относится к окрестностям ж.-д. ст. Конобеево.

Подотряд **Polyphaga**

Надсемейство **Histeroidea**

Сем. **Histeridae** Gyllenhal, 1808

Plegaderus Erichson, 1834

P. dissectus Erichson, 1839. Широко распространенный в Западной и Центральной Европе вид, из-

вестный также из Швеции, Передней Азии и с Кавказа (Никитский и др., 2008). В России ранее нигде кроме Кавказа не отмечался. Жуки были собраны из смеси трухлявой древесины гнилого липового пня и лесной подстилки в Лесу на Ворскле (08.V 2010, Коваленко Я.Н.).

Надсемейство **Staphylinoidea**
Сем. **Staphylinidae** Latreille, 1802

Batrisodes Reitter, 1882

B. buqueti (Aubé, 1833). Евро-кавказский вид (отмеченный также в Малой Азии), ранее для России приводившийся лишь с Кавказа. Облигатный мирмекофил, на территории Леса на Ворскле отмечавшийся в муравейниках *Lasius niger* (Linnaeus, 1758) и *L. emarginatus* (Olivier, 1792), устроенных в трухлявых деревьях дуба (09–10.V 2010, Курбатов С.А.).

Plectophloeus Reitter, 1891

P. nubigena (Reitter, 1877). Евро-кавказско-переднеазиатский вид, ранее в России нигде, кроме Кавказа, не отмечавшийся (Никитский и др., 2008). Жуки отмечались в трухлявой древесине дуба, липы, тополя и березы на территории Леса на Ворскле (08–09.V 2010, Курбатов С.А.).

Bibloporus Thomson, 1859

B. ultimus Guillebeau, 1892. Распространен в Западной, Центральной и отчасти Южной Европе, не приводился для сопредельных с Россией государств (Украина, Белоруссия, страны Прибалтики). Ближайшими к Среднерусской лесостепи территориями, откуда этот вид доподлинно известен, являются такие центрально- и западноевропейские страны, как Чехия, Словакия, Германия и Австрия. В России пока отмечен только на территории Леса на Ворскле, где имаго этого вида были собраны в трухе старой поваленной липы (08–22.V 2010, Курбатов С.А., Коваленко Я.Н.).

Надсемейство **Scarabaeoidea**
Сем. **Scarabaeidae** Latreille, 1802
Protaetia Burmeister, 1842

P. affinis (Andersch, 1797). Вид известен из Европы, Передней Азии и с Кавказа, а также из Средней Азии. Неоднократно отмечался на территории Белгородской обл. в июне–июле (сборы А.В. Присного, Е.И. Ивановой, Я.Н. Коваленко), где, согласно данным С.И. Медведева (1964), примерно проходит северная граница ареала вида.

P. fieberi (Kraatz, 1880). Ареал вида охватывает Западную, Центральную, местами Южную и часть Восточной Европы. Довольно редкий вид, на территории Белгородской обл. регистрировавшийся лишь в Лесу на Ворскле, где один экземпляр был собран с помощью оконной ловушки, установленной в дубраве (18–30.VI 2010, Коваленко Я.Н.). Для этой же точки известен также по литературным данным (Волкович, Кривоухатский, 1989)

Надсемейство **Elateroidea**
Сем. **Throscidae** Laporte, 1840

Trixagus Kugelann, 1794

T. carinifrons (Bonvouloir, 1859). Известен из многих точек Европы, указан также для Дальнего Востока. Распространение данного вида требует уточнения, поскольку до 2005 г. *T. carinifrons* смешивался с *T. meybohmi*. Собран в оконную ловушку, установленную под пологом дубравы в Лесу на Ворскле (22.V–08.VI 2010, Коваленко Я.Н.).

T. exul (Bonvouloir, 1859). Европейский вид. Биология не исследована, в литературе есть указание на сбор жуков этого вида в лесной подстилке (Никитский, Семенов, 2001), все очень немногочисленные экземпляры этого вида собраны ранней весной. В с. Пуляевка отмечен в сходных условиях – один самец *T. exul* был найден в перезимовавшем листовом опаде во фруктовом саду (19.III 2011, Коваленко Я.Н.).

T. meybohmi Leseigneur, 2005. Вид был описан в 2005 г. по материалам из разных стран Европы, но для территории России указан не был. Ранее смешивался с *T. carinifrons* (Bonvouloir, 1859) и *T. leseigneuri* Muona, 2002 (Leseigneur, 2005). Собран в окрестностях г. Курчатова в оконную ловушку на опушке широколиственного леса (13–21.VIII 2008, Коваленко Я.Н.), а также в с. Пуляевка, в саду (19.VIII 2007, Коваленко Я.Н.). На основании указанного материала ошибочно приводился для Среднерусской лесостепи как *T. carinifrons* (Коваленко, 2009).

Сем. **Elateridae** Leach, 1815
Lacon Laporte, 1838

L. querceus (Herbst, 1784). Ареал вида охватывает Западную, Центральную и часть Южной Европы. На территории Европейской России редок и спорадичен. Связан в развитии с трухлявой древесиной лиственных деревьев, в первую очередь дубов. Личинка ведет хищный образ жизни. В Лесу на Ворскле отмечен прилет имаго изучаемого вида в феромонную ловушку (09.V 2010, Курбатов С.А.), ориентированную на

комплекс жуков-короедов, связанных с хвойными породами. Конструктивные особенности данного устройства не исключают того, что в этом случае оно сработало по типу оконной ловушки, создав непреодолимую для летящего жука прозрачную преграду, однако возможно также то, что примененные в нем феромоноподобные вещества являются аттрактантами для имаго *L. querceus*.

Надсемейство **Bostrichoidea**

Сем. **Dermestidae** Latreille, 1804

Attagenus Latreille, 1802

A. silvaticus Zhantiev, 1976. Распространен в Центральной и отчасти Южной Европе, Западной Сибири, а также на Кавказе и в Передней Азии. Лесной, не часто встречающийся вид, близок к *A. pello* (Linnaeus, 1758). В Белгородской обл. известен только из Леса на Ворскле, где один экземпляр имаго *A. silvaticus* был собран с соцветия рябины (08.V 2010, Коваленко Я.Н.).

Сем. **Bostrichidae** Latreille, 1802

Lichenophanes Lesne, 1899

L. varius (Illiger, 1801). Встречается в Европе, Передней Азии, Северной Африке и на Кавказе. По-видимому, известные в Белгородской обл. точки находок *L. varius* расположены недалеко от северной границы ареала данного вида, хотя в литературе приведены и несколько более северные находки *L. varius*, например, в Липецкой обл. (Цуриков, 2009). Вид отмечен (привлечен на свет) в Лесу на Ворскле (25.V 1986, Новикова?), а также в с. Пуляевка, где один экземпляр был привлечен на свет ртутной лампы (31.V 2010, Коваленко Я.Н.).

Сем. **Ptinidae** Latreille, 1802

Ptinus Linnaeus, 1767

P. calcaratus Kiesenwetter, 1877. Вид довольно широко распространен в Центральной, (отчасти) Восточной и Южной Европе, но не указан для северных стран. В России приводился в основном с Кавказа, хотя распространен, безусловно, шире. Имаго были собраны поздней осенью под отстающей корой кленовых пней в окрестностях Белгорода (26.X 2008, Коваленко Я.Н.), а также в почвенные ловушки, установленные в дубраве в Лесу на Ворскле (13.VI–17.VII 2010, Коваленко Я.Н.).

Cacotemnus LeConte, 1861

C. thomsoni (Kraatz, 1881). Распространен в Северной, Средней и Восточной Европе, а также в Сибири и на Кавказе. На европейской территории

России встречается в средней полосе и на севере, что объясняется трофической связью данного вида преимущественно с елью (Логвиновский, 1985). Один экземпляр (самец) *C. thomsoni* был обнаружен в фондах коллекции насекомых государственного природного заповедника Белогорье. Согласно этикеточным данным, он был пойман в июле 1985 г. в Лесу на Ворскле, при этом сведения о сборщике отсутствуют. В условиях юга Среднерусской лесостепи ель является бореальным интродуцентом, отсутствующим в естественной флоре региона, однако в богатой ботанической коллекции, представленной в том числе и живыми деревьями, произрастающими на территории заповедника, ель имеется. Кроме того, на территории Леса на Ворскле есть довольно обширные искусственные сосновые насаждения, также способные, согласно литературным данным, служить кормовой базой для *C. thomsoni*, являющегося нетипичным для лесостепи бореальным элементом фауны.

Gastrallus Jacquelin du Val, 1860

G. immarginatus (P.W.J. Müller, 1821). Известен из многих пунктов Европы, восточной части Палеарктики, а также из Ориентального региона. На территории бывшего СССР отмечался лишь в Крыму, для России ранее не приводился (Логвиновский, 1985; Toskina, 2003). В Белгородской обл. был собран с помощью оконных ловушек под пологом дубравы в окрестностях с. Соломино (10–18.VI 2009, Коваленко Я.Н.), а также в Лесу на Ворскле (13–30.VI 2010, Коваленко Я.Н.).

Надсемейство **Cleroidea**

Сем. **Dasytidae** Laporte, 1840

Danacea Laporte, 1838

D. serbica Kiesenwetter, 1863. Вид распространен от Южной Европы до Прибалтики. Для России указывается впервые. В Белгородской обл. жуки этого вида отмечались на протяжении многих лет (1986–2010) в открытых биотопах, в период с 05.VI по 30.VII (сборы А.В. Присного, О.В. Воробьевой, Я.Н. Коваленко с территории Белгородского, Яковлевского и Корочанского районов). Биология вида не исследована. В литературе имеются указания на то, что личинки некоторых других видов рода *Danacea* встречаются в ходах ксилофагов (Burakowski et al., 1986).

Надсемейство **Cucujoidea**

Сем. **Monotomidae** Laporte, 1840

Rhizophagus Herbst, 1793

Rh. oblongicollis Blatch et Horner, 1892. Известный на сегодняшний день ареал этого вида включает Кав-

каз, Закавказье (Азербайджан) и отдельные точки на территории некоторых стран Западной и Южной Европы (Франция, Англия, Германия, Италия). Для России ранее приводился лишь с Кавказа (например, Никитский, 1980). В Белгородской обл. жуки этого вида были отмечены под влажной корой сваленного дуба, в дубраве, расположенной в окрестностях Белгорода (03.IV 2009, Коваленко Я.Н.).

Сем. **Silvanidae** Kirby, 1837

Dendrophagus Schönherr, 1809

D. crenatus (Paykull, 1799). Распространен от Западной Европы до Дальнего Востока. На европейской территории России приурочен преимущественно к лесной зоне, в условиях Среднерусской лесостепи крайне редок – нам этот вид известен лишь по одному экземпляру, найденному в зимнее время под корой сухостойной сосны, в окрестностях пос. Дичня (18.I 2007, Коваленко Я.Н.).

Сем. **Cerylonidae** Billberg, 1820

Philothermus Aubé, 1843

Ph. magnicollis (Reitter, 1882). Вид в основном распространен и долго указывался только для Кавказа (включая Закавказье). В 2009–2010 гг. серия особей этого вида была собрана в Лесу на Ворскле, где жуки отмечались в трухе и под корой дубов, лип и тополей, а также попадались в оконные ловушки (21–22.VI 2009; 08–22.V 2010, Коваленко Я.Н.). По всей вероятности, именно к этому виду относятся указания *Ph. clavipes* (Yablokoff-Khnzorian, 1956) для Харьковской обл. Украины (Дрогваленко, 1999).

Сем. **Endomychidae** Leach, 1815

Mychothenus Strohecker, 1953

M. minutus (Fruvaldszky, 1877). Вид известен из Центральной и Южной Европы, описан из Венгрии. Приводился для Украины, где был отмечен под корой упавшего клена среди плазмодиев миксомицетов и мицелиальных пленок грибов (Дрогваленко, 2002). Для России указывается впервые. Единственный экземпляр этого вида был собран с помощью оконной ловушки, установленной в дубраве в окр. с. Соломино (18.VI–04.VII 2009, Коваленко Я.Н.).

Надсемейство **Tenebrionoidea**

Сем. **Melandryidae** Leach, 1815

Dircaea Fabricius, 1798

D. australis Fairmaire, 1856. Европейский вид, тяготеющий к Средней Европе; известен из Швеции,

приводился для Украины. По данным А.Н. Дрогваленко (2005), в развитии связан с грибом *Phlebia radiata*. Для России приводится впервые. Имаго этого вида были собраны с молодых дубов (часть ветвей которых была поражена ксилотрофными грибами) в окр. с. Пуляевка (04.VII 2008, Коваленко Я.Н.), а также с помощью оконных ловушек в Лесу на Ворскле (11–13.VI 2010, Коваленко Я.Н.) и в дубраве в окр. с. Соломино (18.VI–04.VII 2009, Коваленко Я.Н.).

D. quadriguttata (Paykull, 1798). Вид распространен в Европе, Сибири и на Дальнем Востоке, известен из Монголии, Казахстана, Северного Китая и Японии. На европейской территории России тяготеет к лесной зоне, в пределах Курской и Белгородской областей известен лишь из одной точки – лиственный лес в западных окрестностях г. Курска, где имаго и личинки этого вида были отмечены в трухлявой древесине старого березового пня (11.VI 2008, Коваленко Я.Н.). Можно отметить, что в условиях юга Среднерусской лесостепи *D. quadriguttata* является значительно более редким видом, чем приводимый выше *D. australis*.

Melandrya Fabricius, 1801

M. barbata (Fabricius, 1787). Широко распространенный в Европе (преимущественно в ее Западной и Центральной частях) вид. Ранее на территории России был достоверно известен только из Тульской (Никитский, Мамонтов, 2008) и Калужской (Чернышов, 1930) областей (причем скорее из той части Калужской обл., которая сейчас относится к Тульской обл.), а также из Чувашии (личное сообщение Л.В. Егорова) и Оренбургской обл. (Шаповалов и др., 2011); экземпляры с юга Дальнего Востока России требуют дополнительных исследований. Отмечен в Лесу на Ворскле, где с помощью оконных ловушек была собрана серия имаго (11.V–08.VI 2010, Коваленко Я.Н.), а также в Яковлевском р-не, в окрестностях Яковлевского рудника (почвенные ловушки в лиственном лесу, 30.V–12.VI 2010, Коваленко Я.Н.).

Сем. **Tenebrionidae** Latreille, 1802

Cryphaeus Klug, 1833

C. cornutus (Fischer von Waldheim, 1823). Распространен в Центральной, отчасти Западной и Южной (а точнее, в основном, Юго-Восточной) Европе, Передней Азии, на Кавказе, известен с Канарских островов, приводился для Украины. Жуки этого вида были собраны в с. Пуляевка с усыхающего, пораженного ксилотрофными грибами дерева абрикоса (10–11.IX

2010, Коваленко Я.Н.). По всей видимости, приводимый локалитет является одной из наиболее северо-восточных точек известного ареала *C. cornutus*.

Corticеus Piller et Mitterpacher, 1783

C. fasciatus (Fabricius, 1790). Вид в своем распространении больше тяготеет к Центральной и Южной Европе, известен также из Северной Африки. На территории Европейской России довольно редкий и, скорее, южный вид, не частый в коллекциях. Приводился для Леса на Ворскле (Коваленко, 2010), где впоследствии был отмечен повторно (08.VI 2010, Коваленко Я.Н.), известен также из Калужской обл., севернее которой не встречался).

Hymenalia Mulsant, 1856

H. rufipes (Fabricius, 1792). Вид распространен в Европе (преимущественно Южной и Центральной) и в Передней Азии. В Белгородской обл. известен (по сборам А.В. Присного и О.В. Воробьевой) из одной географической точки – Новооскольский р-н, участок Стенки Изгорья государственного биосферного заповедника Белогорье. Имаго были собраны с помощью энтомологического кошени (28.VI–04.VII 2004).

Сем. *Boridae* C.G. Thomson, 1859

Boros Herbst, 1797

B. schneideri (Panzer, 1797). Распространен от Западной Европы до Дальнего Востока и Японии, имея, таким образом, евро-сибирско-дальневосточный ареал. Приурочен к лесной зоне умеренной полосы Евразии, для лесостепи не характерен и для данного типа ландшафта является, несомненно, бореальным элементом. Жуки этого вида отмечались единично и группами, иногда в массе, под корой сухостойных сосен в осеннее и зимнее время (03.XI–28.I 2006–2008 гг.), в искусственно посаженном сосновом лесу, в окрестностях пос. Дичня (Коваленко Я.Н.).

Сем. *Salpingidae* Leach, 1815

Vincenzellus Reitter, 1911

V. ruficollis (Panzer, 1794). Вид распространен преимущественно в Центральной, Западной и Южной Европе. На территории Европейской России довольно южный вид, северная граница ареала которого проходит по югу Московской обл. В Белгородской обл. жуки этого вида отмечались исключительно в дубравах. Один экземпляр был обнаружен под сухой корой дуба в окр. с. Пуляевка (15.X 2008, Коваленко Я.Н.), еще по одному

экземпляру (с помощью оконных ловушек) собрали в окрестностях с. Соломино (18.VI–04.VII 2009, Коваленко Я.Н.) и в Лесу на Ворскле (22.V–08.VI 2010, Коваленко Я.Н.). Вид также приводился для участка Букреевы Бармы Центральноречного государственного природного биосферного заповедника, расположенного в Мантуровском р-не Курской обл. (Якушенко и др., 1984).

Надсем. *Chrysomeloidea*

Сем. *Cerambycidae* Latreille, 1802

Grammoptera Audinet-Serville, 1835

G. ruficornis (Fabricius, 1781). Вид известен из Европы (преимущественно из Западной и Центральной), а также из Передней Азии и Закавказья. По Н.Н. Плавильщикову (1936), распространен на юго-западе европейской части бывшего СССР. М.Л. Данилевский и А.И. Мирошников (1985) указывают, что *G. ruficornis* встречается на юге европейской части СССР. Достоверно вид известен из Ростовской обл. (Касаткин, 1999), кроме того, на сайте www.zin.ru размещены фотографии имаго *G. ruficornis* (автор В.И. Алексеев), сделанные в Калининградской обл. На территории Белгородской обл. вид был отмечен в Лесу на Ворскле, где один экземпляр был пойман на соцветии зонтичного растения (10.VI 2010, Коваленко Я.Н.), а также в окрестностях с. Маломихайловка Шебекинского р-на, где два экземпляра были собраны кошением по травянистой растительности в опушечном биотопе (21.V 2011, Присный А.В.).

Leiopus Audinet-Serville, 1835

L. linnei Wallin, Nylander et Kvamme, 2009. Недавно описанный вид, ранее смешивавшийся с *L. nebulosus* (Linnaeus, 1758). Распространен в Европе, причем значительно шире последнего. В пределах России *L. nebulosus* известен лишь из Калининградской обл., остальные указания данного вида для России, вероятно, относятся к *L. linnei* (Danilevsky, 2012). На территории Белгородской и Курской областей *L. linnei* нередок, все известные авторам находки датированы первой половиной июня.

Exocentrus Dejean, 1835

E. punctipennis Mulsant et Guillebeau, 1856. Вид имеет евро-кавказско-переднеазиатское распространение, развивается в ветвях лиственных деревьев, предпочитая вяз и дуб. Один экземпляр *E. punctipennis* был найден в г. Белгороде, в жилом помещении, куда, вероятно, он был привлечен искусственным светом (04.VI 2010, Коваленко Я.Н.).

Сем. Scolytidae Latreille, 1804

Anisandrus Ferrari, 1867

A. maiche (Kurentsov, 1941) (фамилия автора и год описания этого вида приведены нами на основании данных, полученных от одного из ведущих специалистов по короедам – М.Ю. Мандельштама). Интенсивно расселяющийся в настоящее время вид, имеющий дальневосточное происхождение. Совсем недавно был впервые отмечен для фауны Европы на территории Украины (Никулина и др., 2007), двумя годами позже – на территории европейской части

России (Никитский, 2009) и в Северной Америке (Rabaglia et al., 2009). Одна самка этого вида была привлечена на свет ртутной лампы в с. Пуляевка (18. VII 2007, Коваленко Я.Н.).

Авторы выражают искреннюю благодарность тем исследователям, сведения и сборы которых были использованы при подготовке настоящей публикации: А.В. Присному и О.В. Воробьевой (кафедра биоценологии и экологической генетики Белгородского государственного национального исследовательского университета, г. Белгород), а также С.А. Курбатову (Всероссийский центр карантина растений, г. Москва).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арнольди К.В. Лесостепь русской равнины и попытка ее зоогеографической и ценологической характеристики на основании изучения насекомых // Труды Центрально-черноземного государственного заповедника им. В.В. Алехина. 1965. Т. 8. С. 138–166.
- Волкович М.Г., Кривоухатский В.А. Пластинчатоусые жесткокрылые (Coleoptera, Scarabaeoidea) заповедника Лес на Ворскле // Вестн. ЛГУ. 1989. Сер. 3. С. 3–7.
- Данилевский М.Л., Мирошников А.Н. Жуки-дровосеки Кавказа (Coleoptera, Cerambycidae). Определитель. Краснодар, 1985. 419 с.
- Дрогваленко А.Н. Новые и редкие для фауны Украины виды жесткокрылых насекомых (Insecta: Coleoptera) // Изв. Харьк. энтомол. об-ва. 1999. Т. 7, вып. 1. С. 20–29.
- Дрогваленко А.Н. Новые и редкие для фауны Украины виды жесткокрылых насекомых (Insecta: Coleoptera). Сообщение 2 // Изв. Харьк. энтомол. об-ва. 2002. Т. 9. Вып. 1–2. С. 9–19.
- Дрогваленко А.Н. Новые и редкие для фауны Украины виды жесткокрылых насекомых (Insecta: Coleoptera). Сообщение 3 // Изв. Харьк. энтомол. об-ва. 2005. Т. 12. Вып. 1–2. С. 86–92.
- Касаткин Д.Г. К познанию жуков-дровосеков (Coleoptera, Cerambycidae) Юга России и сопредельных территорий // Изв. Харьк. энтомол. об-ва. 1999. Т. 7. Вып. 2. С. 37–39.
- Коваленко Я.Н. Новые и интересные находки жесткокрылых-ксилобионтов (Insecta, Coleoptera) в Среднерусской лесостепи // Современные проблемы биоразнообразия: материалы Междунар. науч. конф. Воронеж, 12–13 ноября 2008 г. / под ред. О.П. Негрובה. Воронеж, 2009. С. 164–169.
- Коваленко Я.Н. К познанию жесткокрылых-ксилобионтов и ксиломицетобионтов Леса на Ворскле – участка Государственного природного заповедника Белогорье // Кавказский энтомол. бюл. 2010. Т. 9, вып. 4. С. 149–152.
- Логвиновский В.Д. Точильщики – семейство Anobiidae // Фауна СССР. Жесткокрылые. Л., 1985. Т. 14, вып. 2. 175 с.
- Медведев С.И. Пластинчатоусые (Scarabaeidae). Подсем. Cetoniinae, Valginae // Фауна СССР. Жесткокрылые. Л., 1964. Т. 10. Вып. 5. 376 с.
- Никитский Н.Б. Насекомые – хищники короедов и их экология. М., 1980. 237 с.
- Никитский Н.Б. Новые и интересные находки ксилофильных и некоторых других жесткокрылых насекомых (Coleoptera) в Московской области и Москве // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2009. Т. 114. Вып. 5. С. 50–58.
- Никитский Н.Б., Бибин А.Р., Долгин М.М. Ксилофильные жесткокрылые Кавказского государственного природного биосферного заповедника и сопредельных территорий. Сыктывкар, 2008. 452 с.
- Никитский Н.Б., Мамонтов С.Н. Новые данные о ксилофильных жесткокрылых (Coleoptera) лесов Тульской области // Евразийский энтомол. журн. 2008. Т. 7. Вып. 2. С. 126–132.
- Никитский Н.Б., Семенов В.Б. К познанию жесткокрылых насекомых Московской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2001. Т. 106. Вып. 4. С. 38–49.
- Никитский Н.Б., Семенов В.Б., Долгин М.М. Жесткокрылые-ксилобионты, мицетобионты и пластинчатоусые Приокско-террасного биосферного заповедника (с обзором фауны этих групп Московской области). Дополнение I (с замечаниями по номенклатуре и систематике некоторых жуков Melandryidae мировой фауны). М., 1998. 55 с.
- Никулина Т.В., Мартынов В.В., Мандельштам М.Ю. *Anisandrus maiche* – новый вид жуков-короедов (Coleoptera, Scolytidae) в фауне Европы // Вестник зоологии. 2007. Т. 41. № 6. С. 542.
- Плавильщиков Н.Н. Жуки-дровосеки (Cerambycidae). Ч. 1 // Фауна СССР. Жесткокрылые. М.;Л., 1936. Т. 21. 612 с.
- Цуриков М.Н. Жуки Липецкой области. Воронеж, 2009. 332 с.
- Чернышов А.П. Список жуков бывшей Калужской губернии // Фауна насекомых бывшей Калужской губернии. Вып. 2. Калуга, 1930. С. 5–16.

- Шановалов А.М., Григорьев В.Е., Немков В.А., Русаков А.В., Казаков Е.П. Интересные находки жесткокрылых (Insecta, Coleoptera) в Оренбургской области // Труды Оренбургского отделения РЭО. 2011. Вып. 1. С. 39–48.
- Якушенко Б.М., Грамма В.Н., Захаренко А.В., Гаражин В.Г., Леженина И.П., Кащеев В.А., Филатов М.А., Присный А.В., Филатов В.А., Шатровский А.Г., Иванов Ю.А., Кислуха Е.В. Отчет по научно-исследовательской работе «Фауна и экология насекомых участка Букреевы Бармы Центральночерноземного государственного заповедника им. В.В. Алёхина». Харьков, 1984. 87 с.
- Burakowski B., Mroczkowski M., Stefańska J. Chrząszcze Coleoptera: Dermestoidea, Bostrichoidea, Cleroidea i Ly-mexyloidea // Katalog Fauny Polski. Warszawa, 1986. Cz. 23. T. 11. 243 s.
- Danilevsky M.L. Additions and corrections to the new Catalogue of Palaearctic Cerambycidae (Coleoptera) edited by I. Löbl and A. Smetana, 2010. Part III // Munis Entomol. Zool. 2012. Vol. 7. N 1. P. 109–173.
- Leseigneur L. Description de *Trixagus meybohmi* n. sp. et note sur la morphologie des *Trixagus* du groupe *carinifrons* (Coleoptera, Throscidae) // Bul. Soc. entomol. France. 2005. Vol. 110. N 1. P. 89–96.
- Rabaglia R.J., Vandenberg N.J., Acciavatti R.E. First records of *Anisandrus maiche* Stark (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) from North America // Zootaxa. 2009. Vol. 2137. P. 23–28.
- Toskina I.N. The genera *Gastrallus* Jacquelin du Val, 1860, and *Falsogastrallus* Pic, 1914 (Coleoptera: Anobiidae) of Palaearctic Eurasia // Rus. Entomol. J. 2003. T. 12. N 2. P. 187–197.

Поступила в редакцию 27.03.12

NEW TO RUSSIA AND INTERESTING FINDS OF XYLOPHILOUS BEETLES (COLEOPTERA) IN THE MIDDLE RUSSIAN FOREST-STEPPE ZONE

Ya.N. Kovalenko, N.B. Nikitsky

As a result of research on xylophagous Coleoptera in Middle Russian forest-steppe, 6 species are reported as new to Russia: *Bibloporus ultimus* Guillb., *Trixagus meybohmi* Lesgn., *Gastrallus immarginatus* (Müll.), *Danacea serbica* Ksw., *Mychothenus minutus* (Friv.) and *Dircaea australis* Fairm. Further 6 species which we report from Middle Russian forest-steppe were previously known in Russia only from Caucasus: *Plectophloeus nubigena* (Rtt.), *Batrisodes buqueti* (Aubé), *Plegaderus dissectus* Er., *Ptinus calcaratus* Ksw., *Rhizophagus oblongicollis* Blatch et Horner and *Philothermus magnicollis* (Rtt.). One the reported species (*Anisandrus maiche* (Stark)), have Far-Eastern origin, is known to expand its range recently

Key words: Coleoptera, xylophilous beetles, fauna, Middle Russian forest-steppe, Belgorod region, Kursk region.

Сведения об авторах: Коваленко Яков Николаевич – ассистент кафедры биоценологии и экологической генетики Белгородского государственного национального исследовательского университета (sinodendron@gambler.ru); Никитский Николай Борисович – ст. науч. сотр. Зоологического музея МГУ, докт. биол. наук, профессор (e-mail: nnikitsky@mail.ru).

УДК 595.786

СОВКИ (LEPIDOPTERA: NOCTUIDAE) РЕСПУБЛИКИ МОРДОВИЯ

А.В. Свиридов, С.В. Сусарев

Дан базовый список видов совков (Lepidoptera: Noctuidae) Республики Мордовия, содержащий 233 вида. Приведены данные об их местонахождении, а также сведения по фенологии. Работа основана на результатах обработки многолетних сборов (1972–2012), включая материалы Зоологического музея МГУ.

Ключевые слова: совки, Lepidoptera, Noctuidae, Республика Мордовия, фаунистика, список.

Предлагаемая публикация основана на определении А.В. Свиридовым 2336 экз. совков, предоставленных в Зоологический музей МГУ им. М.В. Ломоносова. В основу публикуемого базового списка фауны совков Республики Мордовия положены полевые сборы энтомолога С.В. Сусарева, проводившиеся им в разных регионах исследуемой территории в связи с темой его диссертационной работы по изучению чешуекрылых Мордовии (научный руководитель – профессор Саратовского государственного университета, докт. биол. наук В.В. Аникин). Начав исследования в 2007 г., Сусарев собрал 1461 экз. совков, т.е. 2/3 (62,5%) всего материала, легшего в основу этой базовой сводки по Республике Мордовия. Кроме того, полностью изучены сборы и ряда других исследователей (875 экз.). Этих совков собрали мордовские биологи: Д.К. Курмаева (2007–2010, 290 экз. (12%)); А.Б. Ручин (2007–2009, 182 экз. (7,7%)), в последующие годы от него на определение в музей поступали по 1–2 экз. в год); А.С. Лапшин (2007, 48 экз.); Л.Н. Тимошкина (2009, 5 экз.); А.Ю. Лукьянова (1 экз.). Коллекционер Г.Б. Семишин эпизодически передавал совков через А.Б. Ручина и Л.В. Большакова (2007–2012, 59 экз. (2,5%)).

В полной мере использованы материалы из Мордовии, хранящиеся в фондах Зоологического музея Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (208 экз. (9%)), которые собрали попутно энтомологи: О.Г. Волков (1984; 134 экз.), К.А. Колесниченко (1991; 62 экз.), Е.М. Антонова (1972; 6 экз.), М.Ю. Гильденков (1978; 6 экз.), изучены также экземпляры совков из коллекции А.О. Беньковского (1985; 2 экз.). Авторы статьи сердечно признательны всем лицам, предоставившим собранный материал. Особая авторская благодарность профес-

сору В.В. Аникину, советом и терпеливым благожелательным отношением поддержавшему исследование, потребовавшее времени и дополнительных сборов, а также подготовку полноценной публикации.

Среди материалов, собранных в Мордовии в первые годы интенсивных сборов (2008–2010), имеются экземпляры, на основных этикетках которых сборщик не указан, а указано только место сбора (Нечаевка, Обрезки, Саранск и др.). Большей частью это явно ранние сборы Д.К. Курмаевой и Г.Б. Семишина (81 экз. (3,5%)). Мы не считали возможным игнорировать их при исследовании. В тех случаях, когда это было необходимо, т.е. когда определение без этого было невозможным или сомнительным, мы исследовали не менее 300–350 генитальных препаратов.

В «Списке видов насекомых, найденных на территории Мордовского государственного заповедника» (Плавильщиков, 1964) по рукописным спискам С.М. Несмерчука (1937), Н.В. Бубнова (1940) и Н.В. Бондаренко (1948), а также по статье В.В. Редикорцева (1938) приведены 30 видов совков с указанием, в каком списке присутствует каждый вид. Н.Н. Плавильщиков, судя по предисловию к его публикации, бабочек не определял. Ныне, конечно, данные этой публикации устарели, к тому же совки для этих списков, видимо, не проверялись нокутидологами. Мы приводим ссылку на Плавильщикова для тех видов, которые в настоящее время обнаружены на территории Республики Мордовия, а в случае отсутствия подтверждения приводим ссылку на сводный список Плавильщикова, не включая вид в нумерацию. В тех случаях, когда в списке Плавильщикова приведены невалидные, по современным представлениям, названия, мы приводим ссылку на этот источник под названием, рассматриваемым ныне как валидное. В случае

необходимости обсуждаем, какой вид имелся в виду в списке Плавильщикова (1964).

Более поздних публикаций, в которых разбросаны отдельные сведения по чешуекрылым Мордовии, довольно много. Мы приводим лишь те, где есть хотя бы упоминание видов самого большого семейства чешуекрылых – совок. В этом отношении ценно признание в одной из работ мордовских ученых (Курмаева, Ручин, 2008), что к настоящему времени в республике известно всего 310 видов, причем особенно плохо изучены разноусые, совки и т.д. В работе Мозолевской и др. (1970) по дендрофильной фауне из совок упоминается только один вид *Catocala fulminea*, в работе Ручина (2008) – три (*Catocala fraxini*, *Amphipyra pyramidea*, *Stauropora celsia*).

В.В. Аникин в 2005 г. положительно рассмотрел вопрос о необходимости включения некоторых видов насекомых в Красную книгу Мордовии. Впоследствии, предлагая к рассмотрению список требующих особого внимания видов (Лапшин и др., 2008), включающий 88 чешуекрылых, авторы назвали всего один вид совки – *Catocala fraxini*. В качестве основы для будущего мониторинга по оценке тенденций изменения природоохранного статуса на примере крупнейшего семейства бабочек – совок могут быть использованы результаты нашего исследования. Согласно справочнику по видам беспозвоночных, имеющих где-либо в России природоохранный статус (Присяжнюк и др., 2008), ни один из представителей семейства совок в Мордовии пока не подпадает под специальную видовую охрану.

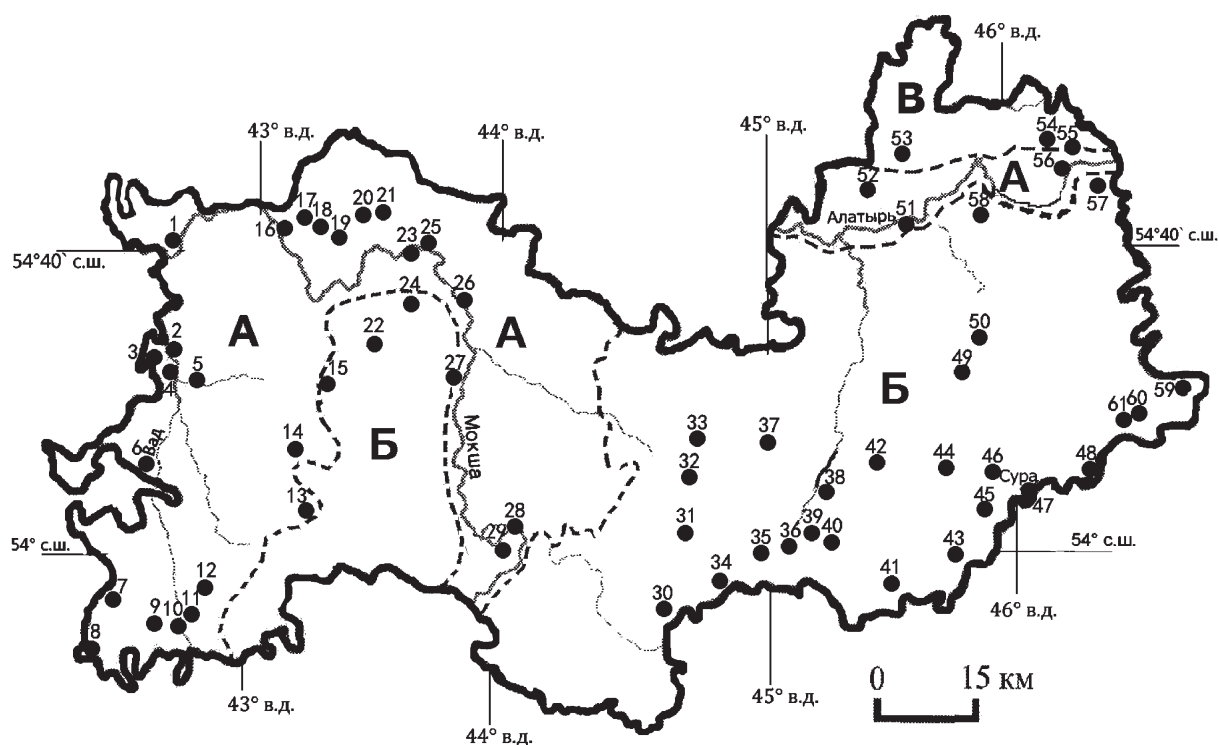
Географические точки Мордовии, из которых происходит материал по совкам, нанесены на карту (рисунок). Ландшафтно-географические подразделения территории Республики Мордовия, представленные на карте, взяты из работы А.А. Ямашкина (1998). Пояснения даны в подписи к рисунку.

В списке приведены данные основных этикеток для видов, известных нам пока только по 1–3 экз. Некоторые из них действительно очень редки, некоторые могут оказаться не такими редкими. Исключения составляют отдельные виды, фаунистический мониторинг которых в настоящее время представляет особый интерес. Для более частых в сборах видов приведен список мест (по номерам точек на рисунке), где они были найдены, а также обобщенные фенологические данные. Под точкой, обозначающей место находки, подразумеваются окрестности примерно в 10-километровом радиусе. Родовые слова (город, поселок и т.д.) в тексте опущены, номера точек даны курсивом. Сведения по фенологии даны

без экстраполяции по декадам месяца (н. – начало месяца, с. – середина, к. – конец); в случае указаний на этикетках только месяца при отсутствии более точной даты мы приводим его порядковый номер без указания на декаду. Номенклатура, система и порядок видов в списке даны строго по современной сводке (Каталог..., 2008), обобщившей огромный потенциал крупнейших музейных коллекций страны. Семейство Noctuidae в этом выдающемся академическом издании было подготовлено специалистами-ноктуюдологами А.Ю. Матовым, В.С. Кононенко и А.В. Свиридовым. В настоящем базовом списке практически все виды впервые достоверно отмечены для Республики Мордовия, поскольку немногочисленные более ранние указания видов совок давались без проверки ноктуюдологами и частично устарели. Звездочки перед порядковым номером четырех видов обозначают их первое достоверное указание для того «большого» региона, выделенного в Каталоге, к которому в нем отнесена и Республика Мордовия.

Базовый список видов совок Республики Мордовия

1. *Nola aerugula* (Hübner, 1793). 8 экз. 18, 19, 39, 48. Н.06, к.06–с. 07.
2. *Rhynchopalpus strigula* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 2 экз. 18. 01.VII 2011, Сусарев; 39, 11.VI 2010, Семишин.
–. *Nycteola degenerana* (Hübner, 1799). [МГПЗ (Плавильщиков, 1964)].
3. *Pseudoips prasinana* (Linnaeus, 1758). 9 экз. 3, 44, 48. Н.–к.06.
4. *Earias clorana* (Linnaeus, 1761). 8 экз. 23, 38, 39. С.05–н.06, к.07–с.08.
5. *Rivula sericealis* (Scopoli, 1763). 9 экз. 8, 12, 14, 23, 35, 39. Н.–к.06, к.07–н.08.
6. *Parascotia fuliginaria* (Linnaeus, 1761). 2 экз. 19, 31.08.1984, Волков (ЗМ); 39, 24.07. 2009, Семишин.
7. *Trisateles emortualis* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 3 экз. 19, 2 и 5.07.1972, Антонова (ЗМ); 48, 22.06.1991, Колесниченко (ЗМ).
8. *Paracolax tristalis* (Fabricius, 1794). 7 экз. 18, 19. К.06–с.07.
9. *Zanclognatha lunalis* (Scopoli, 1763). 2 экз. 18, 10.07.2011, Сусарев; 31, 30.06.2012, Сусарев.
10. *Zanclognatha tarsipennalis* (Treichske, 1835). 1 экз. 19, 5.08.1984, Волков (ЗМ).
11. *Pechipogo strigilata* (Linnaeus, 1758). 7 экз. 9, 15, 25, 38, 39, 42. К.05–с.06.
12. *Polypogon tentacularia* (Linnaeus, 1758). 15 экз. 1, 3, 18, 19, 23, 29, 38, 39, 48, 51, 52. 04, н.06–с.08.



Карта мест сбора совок в Республике Мордовия. Буквами обозначены физико-географические провинции: А – Лесная Мещёрская, Б – Лесостепная Северо-Приволжская, В – Лесная Северо-Приволжская. Числами обозначены места находок: 1 – окрестности с. Нароватово (Теньгушевский р-н); 2 – окрестности дер. Тенишево (Зубово-Полянский р-н); 3 – окрестности юго-зап. пос. Дачный (Зубово-Полянский р-н); 4 – 4,5 км зап. пос. Лесной (Зубово-Полянский р-н); 5 – пос. Явас (Зубово-Полянский р-н); 6 – окрестности с. Каргашино (Зубово-Полянский р-н); 7 – окрестности пос. Известь (Зубово-Полянский р-н); 8 – 8 км юго-зап. пос. Выша (Зубово-Полянский р-н); 9 – окрестности пос. Удео (Зубово-Полянский р-н); 10 – окрестности с. Жуковка (Зубово-Полянский р-н); 11 – окрестности с. Ширингуши (Зубово-Полянский р-н); 12 – окрестности с. Мордовская Поляна (Зубово-Полянский р-н); 13 – окрестности с. Варжелай (Торбеевский р-н); 14 – окрестности пос. Виндрей (Торбеевский р-н); 15 – окрестности дер. Чудинка (Атюрьевский р-н); 16 – Таратино, кордон МППЗ (Темниковский р-н); 17 – оз. Пичерки, окрестности кв. 368 и 404 МППЗ (Темниковский р-н); 18 – Инорский, кордон МППЗ (Темниковский р-н); 19 – Пушта, окрестности пос. (Темниковский р-н); 20 – пос. Пушта, 6 км СЗ (Темниковский р-н); 21 – Павловский, кордон МППЗ (Темниковский р-н); 22 – окрестности дер. Тарханы (Темниковский р-н); 23 – окрестности с. Пурдошки (Темниковский р-н); 24 – окрестности дер. Старая Ямская Слобода (Темниковский р-н); 25 – окрестности с. Новые Шалы (Ельниковский р-н); 26 – окрестности дер. Старые Пиченгуши (Ельниковский р-н); 27 – окрестности г. Краснослободск (Краснослободский р-н); 28 – пос. Красная Пресня (Ковылкинский р-н); 29 – дер. Слободиновка (Ковылкинский р-н); 30 – окрестности пос. Новлей (Инсарский р-н); 31 – окрестности с. Хованщина (Рузаевский р-н); 32 – окрестности дер. Стрелецкая Слобода (Рузаевский р-н); 33 – окрестности с. Старое Акишино (Старшайговский р-н); 34 – окрестности с. Палаевка (остепненный склон) (Рузаевский р-н); 35 – с. Татарская Пишля (Рузаевский р-н); 36 – пос. Левжа (остепненный склон) (Рузаевский р-н); 37 – дер. Болотниково (Лямбирский р-н); 38 – окрестности г. Саранск; 39 – окрестности с. Нечаевка (Кочкуровский р-н); 40 – окрестности с. Кочкурово (Кочкуровский р-н); 41 – с. Старые Турдаки (Кочкуровский р-н); 42 – дер. Екатериновка (Лямбирский р-н); 43 – окрестности дер. Мордовское Давыдово (Кочкуровский р-н); 44 – окрестности дер. Гарт (Большеберезниковский р-н); 45 – с. Пермиси, 6 км к сев-востоку (пойма р. Сура) (Большеберезниковский р-н); 46 – с. Косогоры, 3 км зап. (Большеберезниковский р-н); 47 – окрестности пос. Николаевка (пойма р. Сура) (Большеберезниковский р-н) и пос. Большие Березняки; 48 – Биостанция Мордовского Госуниверситета, 9 км южнее с. Симкино (Большеберезниковский р-н); 49 – окрестности с. Большое Маресево (Чамзинский р-н); 50 – окрестности дер. Каменка (Чамзинский р-н); 51 – 2 км сев-вост. дер. Ташкино, Барахмановское леснич. (НП Смольный) (Ичалковский р-н); 52 – дер. Обрезки в Львовском леснич., пос. Калыша НП Смольный (Ичалковский р-н); 53 – Александровское леснич. (НП Смольный) (Большеиगतковский р-н); 54 – окрестности с. Красные Полянки (Ардатовский р-н); 55 – окрестности дер. Пробуждение (Ардатовский р-н); 56 – окрестности с. Редкодубье (Ардатовский р-н); 57 – окрестности ж.-д. станции Светотехника (Ардатовский р-н); 58 – с. Покровское (Атяшевский р-н); 59 – 4 км восточнее с. Пуркаево (Дубенский р-н); 60 – окрестности дер. Явлейка (Дубенский р-н); 61 – окрестности дер. Осиповка (Дубенский р-н).

13. *Herminia grisealis* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 1 экз. 45, 06.2010, Сусарев.
14. *Hypena crassalis* (Fabricius, 1787). 1 экз. 39, 12.06.2009, Семишин.
15. *Hypena proboscidalis* (Linnaeus, 1758). [МГПЗ (Плавильщиков, 1964)]; 14 экз. 14, 19, 35, 38, 39, 45, 52. С.05–с.07, 08.
16. *Hypena rostralis* (Linnaeus, 1758). 8 экз. 18, 19, 23, 38, 52. 03, к.04–н.05.
17. *Phytometra viridaria* (Clerck, 1759). 5 экз. 2, 24, 38, 44, 58. Н.–к.05, с.08.
18. *Colobochyla salicalis* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 1 экз. 1, 13.08.2011, Сусарев.
19. *Laspeyria flexula* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 6 экз. 1, 17, 18, 39, 53. Н.06, 07, с.08, н.09.
20. *Calyptra thalictri* (Borkhausen, 1790). 3 экз. 39, 11.08.2008, б/с; 52, 18.07.2007, 25.07.2007, Лапшин.
21. *Scoliopteryx libatrix* (Linnaeus, 1758). 9 экз. 17, 18, 23, 26, 50, 52. С.04, к.06, с.07, с.08, н.–с.09.
22. *Lygephila pastinum* (Treitschke, 1826). 1 экз. 52, 24.06.2008, Курмаева.
23. *Lygephila viciae* (Hübner, [1822]). 3 экз. 48, 1.06.1991, Колесниченко (ЗМ); 59, 06.2010, 2 экз., Сусарев.
24. *Callistege mi* (Clerck, 1759). 12 экз. 7, 12, 17, 22, 25, 30, 42, 41, 52. К.05–к.07.
25. *Euclidia glyphica* (Linnaeus, 1758). 21 экз. 13, 15, 22, 25, 27, 30, 41, 42, 44, 47, 48, 52, 54, 60. С.05–с.08.
26. *Catephia alchymista* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 2 экз. 38, 12.06.2012, 2 экз., Семишин.
27. *Minucia lunaris* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 1 экз. 22, 5.06.2009, Курмаева.
28. *Catocala fraxini* (Linnaeus, 1758). [МГПЗ (Плавильщиков, 1964); Лапшин и др., 2008; Ручин, 2008]; 3 экз. 25, 08.2009, Сусарев; 35, б/д, Курмаева; 52, 09.2008, Курмаева.
29. *Catocala fulminea* (Scopoli, 1763). [Мозолевская и др., 1970]; 8 экз. 18, 23, 47, 48. К.06, с.–к.07.
30. *Catocala nupta* (Linnaeus, 1767). [МГПЗ (Плавильщиков, 1964)]; 19 экз. 11, 18, 23, 25, 26, 38, 39, 59. 06, с.07–08.
31. *Catocala pacta* (Linnaeus, 1758). 4 экз. 8, 11, 39. К.07–с.08.
32. *Catocala promissa* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 7 экз. 18, 23, 31, 47, 48. К.06–к.07.
33. *Catocala sponsa* (Linnaeus, 1767). 1 экз. 18, 10.07.2011, Сусарев.
34. *Abrostola tripartita* (Hufnagel, 1776). 18 экз. 19, 23, 24, 35, 39, 52. Н., к.06–с.08.
35. *Abrostola triplasia* (Linnaeus, 1758). 10 экз. 19, 23, 31, 52. К.06, к.07–с.08, 09.
36. *Macdunnoughia confusa* (Stephens, 1850). [МГПЗ (Плавильщиков, 1964)]; 15 экз. 1, 23, 35, 38, 48, 52. 07–с.09.
37. *Diachrysia chrysitis* (Linnaeus, 1758). 15 экз. 1, 23, 24, 31, 34, 44, 52. 06–с.08.
38. *Diachrysia chryson* (Esper, 1789). 1 экз. 39, 14.08.2008, б/с.
39. *Diachrysia stenochrysis* (Warren, 1913). 35 экз. 1, 17, 18, 19, 23, 29, 39, 40, 51, 52. 05, н.06–н.09.
40. *Euchalcia variabilis* (Piller, 1783). 1 экз. 38, 16.06.2009, Курмаева.
41. *Autographa bractea* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 6 экз. 8, 52. К.06, с.07, н.08.
42. *Autographa excelsa* (Kretschmar, 1872). 1 экз. 48, 07.2010, Сусарев.
43. *Autographa gamma* (Linnaeus, 1758). [МГПЗ (Плавильщиков, 1964)]; 40 экз. 1, 11, 17, 19, 20, 23, 24, 26, 33, 36, 38, 41, 48, 52, 53, 55. К.06–н.09.
44. *Autographa jota* (Linnaeus, 1758). 1 экз. 48, 25.06.2009, Курмаева.
45. *Autographa mandarina* (Freyer, 1845). 3 экз. 47, 12.07.2012, Сусарев; 52, 20.05.2008, Курмаева; 57, 18.05.2008, Ручин.
46. *Syngrapha interrogationis* (Linnaeus, 1758). [МГПЗ (Плавильщиков, 1964)]; 1 экз. 52, 20.07.2007, Лапшин.
47. *Plusia festucae* (Linnaeus, 1758). 3 экз. 23, 22.06.2012, Сусарев; 24, 12.08.2012, Сусарев; 39, 26.07.2008, б/с.
48. *Phyllophila obliterated* (Rambur, 1833). 8 экз. 19, 28, 34, 39, 47. С.06, н.07–с.08.
49. *Protodeltote pygarga* (Hufnagel, 1766). 23 экз. 4, 12, 18, 19, 21, 34, 37, 38, 41, 45, 48, 52, 59. К.05–к.07.
50. *Deltote bankiana* (Fabricius, 1775). 23 экз. 13, 18, 21, 34, 38, 39, 41, 44, 48, 52, 57, 59. С.05–н.07, к.07, с.08.
51. *Deltote deceptor* (Scopoli, 1763). 1 экз. 59, 06.2010, Сусарев.
52. *Deltote uncula* (Clerck, 1759). 3 экз. 3, 14.06.2011, Сусарев; 23, 6.08.2011, Сусарев; 44, 7.06.2012, Сусарев.
53. *Acontia melanura* (Tauscher, 1809). 2 экз. 38, 7.06.2011, 6.07.2011, Семишин.
54. *Acontia trabealis* (Scopoli, 1763). 12 экз. 1, 3, 4, 18, 19, 27, 38, 39, 48. Н.06–к.07, с.08.
55. *Aedia funesta* (Esper, 1786). 4 экз. 35, 38, 47. С.–к.06, с.07.
56. *Colocasia coryli* (Linnaeus, 1758). 8 экз. 3, 10, 48, 52. Н.05, н.–с.06, 07.
57. *Moma alpium* (Osbeck, 1778). 12 экз. 18, 19, 21, 38. Н.06–н.07.

58. *Acronicta aceris* (Linnaeus, 1758). [МГПЗ (Плавильщиков, 1964)]; 1 экз. 38, 20.08.2008, б/с.
59. *Acronicta alni* (Linnaeus, 1767). 4 экз. 21, 28, 39, 44. К.05–н.06, к.06, к.07.
60. *Acronicta auricoma* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 8 экз. 8, 18, 21, 47. С.–к.06, с.06–н.08.
61. *Acronicta cinerea* (Hufnagel, 1766). [как *Acronicta euphorbiae*: МГПЗ (Плавильщиков, 1964)]; 1 экз. 52, 22.07.2008, Ручин (типичный *euphorbiae* ауст.).
62. *Acronicta cuspis* (Hübner, [1813]). 3 экз. 48, 07.2010, Сусарев; 53, из кук. 14.04.2009 (под корой сосны), имаго 20.05.2009, Ручин.
63. *Acronicta leporina* (Linnaeus, 1758). 15 экз. 21, 24, 34, 38, 44, 52. Н.–к.06, с.08.
64. *Acronicta megacephala* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 20 экз. 5, 8, 18, 21, 23, 31, 37, 48, 52, 53 (из кук. 14.04.2009 (под корой сосны), имаго 22.05.2009, Ручин А. Б.). Н.06–н.08.
65. *Acronicta psi* (Linnaeus, 1758). 14 экз. 5, 17, 18, 21, 23, 24, 37, 44, 52. Н.06–с.07, с.08.
66. *Acronicta rumicis* (Linnaeus, 1758). 24 экз. 5, 18, 19, 23, 24, 25, 38, 45, 47, 52. С.05, н.07–с.08, 09.
67. *Acronicta strigosa* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 4 экз. 4, 18, 21. С.06, н.–с.07.
68. *Craniophora ligustri* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 3 экз. 19, 10.07.2008, Ручин А. Б.; 23, 07.2007, Сусарев; 31, 30.06.2012, Сусарев.
69. *Tyta luctuosa* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 17 экз. 3, 4, 18, 23, 38, 44, 56. С.05–н.07, н.–с.08.
70. *Cucullia absinthii* (Linnaeus, 1761). 1 экз. 19, 29.07.1984, Волков (ЗМ).
71. *Cucullia fraudatrix* Eversmann, 1837. 4 экз. 19, 58. К.07–с.08.
72. *Cucullia lucifuga* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 1 экз. 39, 24.07.2008, б/с.
73. *Cucullia umbratica* (Linnaeus, 1758). 5 экз. 18, 39, 52. С.–к.07, с.08.
74. *Calophasia lunula* (Hufnagel, 1766). 3 экз. 10, 8.05.2011, Сусарев; 39, 12.08.2008, б/с; 61, 11.05.2012, Сусарев.
75. *Amphipyra perflua* (Fabricius, 1787). 5 экз. 18, 39, 48. К.07.
76. *Amphipyra pyramidea* (Linnaeus, 1758). [МГПЗ (Плавильщиков, 1964)]; Ручин, 2008 – в настоящее время этот вид следует определять только по гениталиям, т. к. нельзя исключать наличия в фауне Мордовии вида-двойника *Amphipyra berbera*. Поэтому приведенные литературные указания нельзя принимать во внимание]; 8 экз. 1, 23, 28, 38, 52. К.07–с.08.
77. *Amphipyra tragopoginis* (Clerck, 1759). [МГПЗ (Плавильщиков, 1964)]; 1 экз. 19, 06.2010, Сусарев.
78. *Allophyes oxyacanthae* (Linnaeus, 1758). 7 экз. 48. Н.–с.09.
79. *Pyrrhia umbra* (Hufnagel, 1766). 27 экз. 3, 17, 18, 19, 23, 24, 31, 37, 38, 39, 41, 47, 48, 49, 52. Н.06–с.07, с.08.
80. *Heliothis maritima* Graslin, 1855. 3 экз. 34, 16.06.2012, Сусарев; 48, 6.07.2008, Курмаева; 52, 22.07.2009, Ручин.
81. *Heliothis virescens* (Hufnagel, 1766). [МГПЗ (Плавильщиков, 1964) – приведен как *Chloridea dipsacea* – ныне это указание не может приниматься во внимание, т. к. в 1964 г. виды-двойники *Heliothis virescens*, синонимом которого является *Chloridea dipsacea*, и *Heliothis maritima* не различали]; 5 экз. 34, 39, 47, 61. С.05, с.06, с.07, с.08.
82. *Helicoverpa armigera* (Hübner, [1808]). 12 экз. 23, 24, 38, 48, 59. 06, с.08, н.–с.09, н.–с.10.
83. *Eucarta amethystina* (Hübner, [1803]). 1 экз. 39, 14.06.2008, б/с.
84. *Eucarta virgo* (Treitschke, 1835). 4 экз. 24, 47. К.06, с.07.
85. *Callopietria juvenina* (Stoll, 1782). 2 экз. 19, 9.07.1972, Антонова; 52, 21.07.2007, Лапшин.
86. *Cryphia fraudatricula* (Hübner, [1803]). 4 экз. 48, 59. 06, 07.
87. *Victrix umovii* (Eversmann, 1846). 1 экз. 48, 21.06.2006, б/с (в колл. Беньковского, определил Свиридов).
88. *Pseudeustrotia candidula* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 21 экз. 1, 18, 19, 23, 24, 38, 39, 45, 47, 48, 53, 58, 59. К.05–н.06, н.–с.07, н.–с.08, н.09.
89. *Elaphria venustula* (Hübner, 1790). 6 экз. 19, 39, 45. Н.06.
90. *Caradrina clavipalpis* (Scopoli, 1763). [МГПЗ (Плавильщиков, 1964) – приведен под синонимичным названием: *Athetis cubicularis*]; 2 экз. 19, 13.04.2008, Курмаева; 58, 12.08.1978, Гильденков.
91. *Caradrina morpheus* (Hufnagel, 1766). 10 экз. 18, 19, 38, 48, 52. Н.–с.06, н.–с.07.
92. *Caradrina selini* Boisduval, 1840. 1 экз. 21, 24.06.2012, Сусарев.
- *93. *Caradrina wullschlegeli* Püngeler, 1903. 1 экз. 31, 30.06.2012, Сусарев.
94. *Hoplodrina ambigua* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 2 экз. 19, 21.07.1984 и 1.08.1984, Волков.
95. *Hoplodrina octogenaria* (Goeze, 1781). 11 экз. 18, 48, 52, 59. К.06–с.07.
96. *Rusina ferruginea* (Esper, [1787]). 6 экз. 18, 21, 45, 48. Н.06, к.06–н.07.
- *97. *Charanyca trigrammica* (Hufnagel, 1766). 11 экз. 4, 19, 21. К.05, с.06.

98. *Athetis pallustris* (Hübner, [1808]). 2 экз. 3, 14.06.2011, Сусарев; 49, 13.06.2008, Ручин.
99. *Enargia paleacea* (Esper, 1788). [МГПЗ (Плавильщиков, 1964)]; 20 экз. 5, 18, 19, 28, 31, 35, 48, 53. К.06–н.09.
100. *Ipimorpha contusa* (Freyer, 1849). 15 экз. 18, 19, 21, 31, 48. Н.06, к.06–с.07, н.–с.09.
101. *Ipimorpha retusa* (Linnaeus, 1761). 4 экз. 39, 47. С.–к.07, с.08.
102. *Ipimorpha subtusa* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 6 экз. 47, 48. С.07.
103. *Cosmia affinis* (Linnaeus, 1767). 7 экз. 1, 17, 47, 48. С.07, с.08.
104. *Cosmia diffinis* (Linnaeus, 1767). 10 экз. 47, 48. С.07.
105. *Cosmia pyralina* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 2 экз. 48, 07.2010, 2 экз., Сусарев.
106. *Cosmia trapezina* (Linnaeus, 1758). [МГПЗ (Плавильщиков, 1964)]; 42 экз. 1, 5, 17, 18, 19, 28, 31, 47, 48, 52. С.06–с.08.
107. *Dicycla oo* (Linnaeus, 1758). 4 экз. 18, 31. К.06–с.07.
108. *Dypterygia scabriuscula* (Linnaeus, 1758). 13 экз. 3, 16, 19, 23, 24, 38, 44, 48, 52. К.05–с.07, 08.
109. *Trachea atriplicis* (Linnaeus, 1758). 32 экз. 18, 23, 24, 34, 37, 38, 39, 40, 44, 48, 52. Н.–к.06, с.–к.07.
110. *Actinotia polyodon* (Clerck, 1759). [МГПЗ (Плавильщиков, 1964)]; 22 экз. 4, 6, 15, 24, 34, 38, 39, 44, 49, 52, 61. С.05, н.–к.06, к.07, с.08.
111. *Euplexia lucipara* (Linnaeus, 1758). 2 экз. 45, 06.2010, Сусарев; 53, 5.09.2008, Ручин.
112. *Calamia tridens* (Hufnagel, 1766). 2 экз. 23, 07.2007, Сусарев; 28, 30.07.2012, Семишин.
113. *Staurophora celsia* (Linnaeus, 1758). [Ручин, 2008]; 10 экз. 19, 48, 52, 53. К.08–с.09.
114. *Celaena haworthii* (Curtis, 1829). 2 экз. 19, 1.08.1984, Волков; 24, 12.08.2012, Сусарев.
115. *Helotropha leucostigma* (Hübner, [1808]). 7 экз. 17, 19, 23, 35, 48, 52. С.07–с.08.
116. *Gortyna flavago* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 2 экз. 4, 22.08.2007, Курмаева; 19, 3.09.1984, Волков.
117. *Hydraecia micacea* (Esper, 1789). 4 экз. 17, 19, 23, 53. С.08–н.09.
118. *Hydraecia ultima* Holst, 1965. 11 экз. 1, 11, 16, 23, 24, 39, 48, 52. Н.–к.07, с.08.
119. *Amphipoea crinanensis* (Burrows, 1908). 7 экз. 47, 48, 52. С.07, к.08.
120. *Amphipoea fucosa* (Freyer, 1830). 19 экз. 8, 19, 23, 24, 38, 39, 47, 48, 52, 56. С.05, н.07–с.08.
121. *Amphipoea lucens* (Freyer, 1845). 2 экз. 5, 18.07.2012, Сусарев; 23, 31.07.2012, Сусарев.
122. *Nonagria typhae* (Thunberg, 1784). 2 экз. 11, 21.07.2009, Ручин; 35, 25.07.2007, Курмаева.
123. *Denticucullus pygmina* (Haworth, 1809). 2 экз. 19, 31.08.1984, 3.09.1984, Волков.
124. *Photedes fluxa* (Hübner, [1809]). [МГПЗ (Плавильщиков, 1964)]; 5 экз. 19, 52. К.07–н.08.
125. *Pabulatrix pabulatricula* (Brahm, 1791). 12 экз. 18, 48. К.06–с.07.
126. *Apamea anceps* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 3 экз. 37, 1.06.2012, Сусарев; 38, 07.2007, Семишин; 48, 4.06.1991, Колесниченко (ЗМ).
127. *Apamea crenata* (Hufnagel, 1766). 11 экз. 21, 23, 34, 35, 44, 52. Н.06, 08.
128. *Apamea remissa* (Hübner, [1809]). 5 экз. 24, 31, 52. К.06.
129. *Apamea sordens* (Hufnagel, 1766). 20 экз. 21, 34, 37, 38, 44, 48, 49, 52. Н.06–к.06.
130. *Abromias lateritia* (Hufnagel, 1766). 3 экз. 19, 21.07.1984, Волков; 47, 12.07.2012, Сусарев; 23, 08.2007, Сусарев.
131. *Abromias monoglypha* (Hufnagel, 1766). 23 экз. 18, 19, 21, 23, 39, 47, 48, 52. К.06–н.08, н.–с.09.
- *132. *Resapamea hedeni* (Graeser, [1889]). 3 экз. 3, 35. С.06, 08.
133. *Mesapamea didyma* (Esper, 1788) (= *secalella* Remm, 1983). 1 экз. 40, 07.2009, Тимошкина.
134. *Mesapamea secalis* (Linnaeus, 1758). 13 экз. 19, 23, 29, 51. 07, н.–с.08.
135. *Mesoligia furuncula* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 12 экз. 8, 19, 23, 28, 39. К.07–к.08.
136. *Oligia latruncula* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 13 экз. 4, 21, 23, 34, 44. Н.–к.06, 07.
137. *Oligia strigilis* (Linnaeus, 1758). 9 экз. 21, 31, 34, 44, 48. Н.–к.06.
138. *Brachylomia viminalis* (Fabricius, 1777). 12 экз. 5, 18, 47, 52. С.07.
139. *Parastichtis suspecta* (Hübner, [1817]). 6 экз. 23, 24, 48. К.06, 07.
140. *Apterogenum ypsilon* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 3 экз. 16, 08.2009, Курмаева; 23, 22.06.2012, Сусарев; 25, 07.2009, Сусарев.
- *Tiliacea citrago* (Linnaeus, 1758). [МГПЗ (Плавильщиков, 1964)].
141. *Xanthia togata* (Esper, 1788). [МГПЗ (Плавильщиков, 1964)]; 3 экз. 23, 07.2007, Сусарев; 53, 5.09.2008, 6.09.2008, Ручин.
142. *Cirrhia icteritia* (Hufnagel, 1766). [МГПЗ (Плавильщиков, 1964)]; 62 экз. 1, 17, 19, 23, 24, 38, 39, 45, 47, 48, 52. С.07–н.09.

143. *Agrochola circellaris* (Hufnagel, 1766). 1 экз. 53, 5.09.2008, Ручин.
144. *Conistra rubiginea* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 1 экз. 23, 27.04.2012, Сусарев.
145. *Conistra vaccinii* (Linnaeus, 1761). 2 экз. 42, 05.2008, Ручин; 46, 16.05.2011, Сусарев.
146. *Lithophane furcifera* (Hufnagel, 1766). 2 экз. 23, 27.04.2012, Сусарев; 52, 25.05.2008, Ручин.
147. *Lithophane ornitopus* (Hufnagel, 1766). 2 экз. 46, 16.05.2011, 2 экз., Сусарев.
148. *Lithophane socia* (Hufnagel, 1766). [МГПЗ (Плавильщиков, 1964)]; 4 экз. 19, 52. Н.04, н.-к.05.
– *Lithophane vetusta* (Hübner, [1813]). [МГПЗ (Плавильщиков, 1964)].
149. *Eupsilia transversa* (Hufnagel, 1766). 5 экз. 18, 19, 23, 31. К.04–н.05, н.09.
150. *Ammoconia caecimacula* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 1 экз. 52, 09.2008, Курмаева.
151. *Blepharita amica* (Treitschke, 1825). 2 экз. 53, 5.09.2008, 2 экз., Ручин.
152. *Mniotype satura* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 11 экз. 19, 48, 52, 53. С.07, к.08–с.09.
153. *Panolis flammea* ([Denis et Schiffermüller], 1775). [МГПЗ (Плавильщиков, 1964)]; 11 экз. 23. К.04–н.05.
154. *Orthosia cerasi* (Fabricius, 1775). 8 экз. 23, 29, 46, 48. К.04–с.05, 07.
155. *Orthosia cruda* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 25 экз. 23, 31. К.04–н.05.
156. *Orthosia gothica* (Linnaeus, 1758). [МГПЗ (Плавильщиков, 1964)]; 25 экз. 18, 19, 23, 31, 37, 61. К.04–н.05, н.06.
157. *Orthosia gracilis* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 1 экз. 23, 27.04.2012, Сусарев.
158. *Orthosia incerta* (Hufnagel, 1766). 84 экз. 18, 23, 24, 29, 31, 48, 56, 61. К.04–с.05, 07, н.–с.08.
159. *Orthosia populeti* (Fabricius, 1775). 7 экз. 31, 61. К.04, с.05.
160. *Anorthoa munda* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 4 экз. 18, 23, 46. К.04–с.05.
161. *Egira conspicillaris* (Linnaeus, 1758). 10 экз. 21, 61. С.05, с.06.
162. *Tholera cespitis* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 8 экз. 1, 19, 45. Н.–с.08, н.09.
163. *Tholera decimalis* (Poda, 1761). 23 экз. 1, 17, 19, 23, 24, 35, 38, 39. 07, н.–с.08, н.09.
164. *Cerapteryx graminis* (Linnaeus, 1758). 2 экз. 29, 05.2010, Сусарев; 52, 18.06.2008, Ручин.
165. *Anarta trifolii* (Hufnagel, 1766). 52 экз. 1, 15, 17, 18, 19, 23, 24, 29, 34, 45, 47, 48, 61. С.05–с.06, с.07–с.08, н.09.
166. *Polia bombycina* (Hufnagel, 1766). 14 экз. 5, 18, 24, 41, 47, 48, 52. К.05–с.07.
167. *Polia nebulosa* (Hufnagel, 1766). 14 экз. 19, 21, 24, 35, 45, 48, 52. С.06–к.07.
168. *Lacanobia aliena* (Hübner, [1808]). 1 экз. 48, 11.06.1991, Колесниченко.
169. *Lacanobia contigua* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 12 экз. 18, 21, 23, 24, 31, 52. Н.06–с.07.
170. *Lacanobia oleracea* (Linnaeus, 1758). 14 экз. 8, 18, 19, 23, 35, 38, 48. Н.06, к.06–с.08.
171. *Lacanobia suasa* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 50 экз. 1, 8, 18, 19, 23, 24, 37, 38, 47, 48, 52, 53. С.05–к.06, с.07–с.08, н.09.
172. *Lacanobia thalassina* (Hufnagel, 1766). 19 экз. 21, 23, 24, 31, 37, 48, 52, 58, 61. С.05–к.06, н.–с.08.
173. *Lacanobia w-latinum* (Hufnagel, 1766). 14 экз. 21, 23, 24, 37, 38, 44, 49, 61. С.05, н.–к.06, 07.
174. *Melanchra persicariae* (Linnaeus, 1761). 5 экз. 21, 41, 48, 52. С.–к.06, с.07.
175. *Ceramica pisi* (Linnaeus, 1758). [МГПЗ (Плавильщиков, 1964)]; 5 экз. 34, 36, 48, 52. С.–к.06, 07.
176. *Hada plebeja* (Linnaeus, 1761). 9 экз. 4, 19, 31. К.05, с.–к.06.
177. *Mamestra brassicae* (Linnaeus, 1758). 5 экз. 24, 35, 38, 48. К.06, 07, с.08.
178. *Sideridis kitti* (Schawerda, 1914). 4 экз. 4, 47, 48, 52. С.06–к.07.
179. *Sideridis reticulata* (Goeze, 1781). 16 экз. 4, 19, 24, 29, 31, 34, 44, 52. 05, н.–к.06.
180. *Sideridis rivularis* (Fabricius, 1775). 5 экз. 17, 19, 21, 39, 44. Н., к.06, с.–к.08.
- *181. *Saragossa siccanorum* (Staudinger, 1870). 1 экз. 39, 21.08.2008, б/с.
182. *Conisania leineri* (Freyer, 1836). 1 экз. 19, 06.2010, Сусарев.
183. *Conisania luteago* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 17 экз. 3, 4, 21, 24, 38, 39, 44, 59. Н.–с.06.
184. *Hecatera bicolorata* (Hufnagel, 1766). 4 экз. 28, 39, 44, 61. С.–к.05, н., к.06, к.07.
185. *Hadena capsincola* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 9 экз. 8, 18, 19, 40, 48, 52. С.–к.05, к.06–с.08.
186. *Hadena confusa* (Hufnagel, 1766). 6 экз. 4, 21, 34, 39, 44, 47. Н.–с.06, с.–к.07.
187. *Hadena perplexa* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 6 экз. 4, 29. 05, с.06.
188. *Mythimna albipuncta* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 63 экз. 1, 16, 18, 19, 23, 24, 25, 31, 34, 37, 39, 45, 47, 48, 52. К.05–к.08.
189. *Mythimna andereggii* (Boisduval, 1840). 7 экз. 61, С.05.

190. *Mythimna conigera* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 13 экз. 8, 16, 47, 48, 52. К.06, с.07, н.08.
191. *Mythimna deserticola* (Bartel, 1903). 3 экз. 23, 22.06.2012, Сусарев; 47, 12.07.2012, 2 экз., Сусарев.
192. *Mythimna ferrago* (Fabricius, 1787). 11 экз. 8, 16, 18, 20, 31, 43, 51. К.06–к.07, 08.
193. *Mythimna impura* (Hübner, [1808]). 13 экз. 3, 16, 18, 19, 29, 34, 48. С.06, н.07–к.07, к.08–н.09.
194. *Mythimna pallens* (Linnaeus, 1758). 18 экз. 19, 23, 24, 39, 47, 48, 53. К.05, с.–к.06, с.07, с.08–н.09.
195. *Mythimna pudorina* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 6 экз. 18, 34, 51, 52. С.06–к.07.
196. *Mythimna turca* (Linnaeus, 1761). 4 экз. 52. С.–к.06, с.–к.07.
197. *Leucania comma* (Linnaeus, 1761). 49 экз. 3, 18, 19, 21, 23, 24, 31, 34, 44, 48, 52. Н.06–к.07.
198. *Lasionycta imbecilla* (Fabricius, 1794). 1 экз. 39, 14.06.2008, б/с.
199. *Dichagyris signifera* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 1 экз. 19, 25.06.1984, Волков.
200. *Euxoa cursoria* (Hufnagel, 1766). 1 экз. 19, 5.08.1984, Волков.
- . *Euxoa nigricans* (Linnaeus, 1761). [МГПЗ (Плавильщиков, 1964)].
201. *Euxoa (tritici)* (Linnaeus, 1761). 8 экз. 19, 48. С.07–н.08.
202. *Agrotis cinerea* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 17 экз. 34, 61. С.05, с.06.
203. *Agrotis clavis* (Hufnagel, 1766). 4 экз. 19, 31. К.06–с.07.
204. *Agrotis exclamationis* (Linnaeus, 1758). [МГПЗ (Плавильщиков, 1964)]; 90 экз. 3, 4, 10, 18, 19, 21, 23, 24, 25, 34, 37, 38, 44, 45, 47, 48, 52. Н.05, к.05–н.08.
205. *Agrotis ipsilon* (Hufnagel, 1766). [МГПЗ (Плавильщиков, 1964)]; 2 экз. 8, 1.08.2009, Ручин; 48, 07.2010, Сусарев.
206. *Agrotis segetum* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 53 экз. 1, 17, 19, 23, 37, 48. Н.06, к.07–с.08, н.09.
207. *Agrotis vestigialis* (Hufnagel, 1766). [МГПЗ (Плавильщиков, 1964)]; 4 экз. 19, 23. К.07–с.08.
208. *Axylia putris* (Linnaeus, 1761). 8 экз. 18, 19, 23, 38, 39, 45, 48, 59. С.–к.05, с.06–н.07, с.08, н.09.
209. *Ochropleura plecta* (Linnaeus, 1761). 6 экз. 34, 48. С.06, 07.
210. *Diarsia brunnea* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 1 экз. 24, 25.06.2012, Сусарев.
211. *Diarsia dahlü* (Hübner, [1813]). 14 экз. 20, 23, 48. 07, 08, н.09.
212. *Diarsia rubi* (Vieweg, 1790). 2 экз. 48, 10.09.2007, Ручин; 52, 24.06.2008, Курмаева.
213. *Cerastis leucographa* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 1 экз. 23, 6.05.2012, Сусарев.
214. *Cerastis rubricosa* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 4 экз. 23, 61. К.04.
215. *Paradiarsia punicea* (Hübner, [1803]). 2 экз. 52, 24.06.2008, 2 экз., Курмаева.
216. *Rhyacia simulans* (Hufnagel, 1766). 3 экз. 47, 14.07.2009, б/с; 52, 18.07.2007, Лапшин; 53, 5.09.2008, Ручин.
217. *Noctua fimbriata* (Schreber, 1759). 3 экз. 33, 16.08.2008, Ручин; 38, 31.08.2011, Семишин; 39, 26.07.2008, б/с.
218. *Noctua interposita* Hübner, [1790]. 8 экз. 1, 4, 23, 25, 34, 39, 44. Н.–с.06, 07, с.08.
219. *Cryptocala chardinyi* (Boisduval, 1829). 4 экз. 19, 48. Н.–с.07.
220. *Spaelotis ravida* ([Denis et Schiffermüller], 1775). [МГПЗ (Плавильщиков, 1964)]; 2 экз. 23, 07.2007, Сусарев; 51, б/д, Курмаева.
221. *Spaelotis suecica* (Aurivillius, 1889). 1 экз. 4, 11.06.2011, Сусарев.
222. *Opigena polygona* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 3 экз. 18, 10.07.2011, Сусарев; 39, 26.07.2008, б/с; 51, 11.07.2007, Курмаева.
223. *Eurois occulta* (Linnaeus, 1758). 25 экз. 11, 18, 19, 21, 23, 39, 47, 48, 52. К.06, с.07–с.08.
224. *Graphiphora augur* (Fabricius, 1775). 5 экз. 25, 38, 48, 51. К.06–н.07.
225. *Anaplectoides prasina* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 22 экз. 18, 19, 29, 40, 47, 48, 52. 05, к.06, н.–к.07.
226. *Xestia baja* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 16 экз. 19, 23, 24, 38, 39, 48, 52. С.07–к.07, С.08.
227. *Xestia c-nigrum* (Linnaeus, 1758). 67 экз. 1, 4, 17, 18, 19, 23, 24, 35, 37, 38, 39, 44, 45, 48, 52, 53. К.05–к.06, с.07–к.08, н.–с.09.
228. *Xestia ditrapezium* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 17 экз. 16, 19, 21, 24, 31, 47, 48, 52. С.06–н.08.
229. *Xestia sexstrigata* (Haworth, 1859). 6 экз. 8, 11, 23, 24, 39, 48. К.07–с.08.
230. *Xestia triangulum* (Hufnagel, 1766). 28 экз. 8, 18, 19, 24, 35, 48, 51, 52. К.06–н.08.
231. *Eugraphe sigma* ([Denis et Schiffermüller], 1775). 10 экз. 18, 19, 21, 24, 48. К.06–с.07.
232. *Protolampra sobrina* (Duponchel, 1843). 2 экз. 48, 07.2010, Сусарев; 58, 5.08.1978, Гильденков.
233. *Naenia typica* (Linnaeus, 1758). 1 экз. 23, 08.2007, Сусарев.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аникин В.В.* К вопросу о необходимости включения некоторых видов насекомых в Красную книгу Мордовии (2005) // Энтомологические и паразитологические исследования в Поволжье. Вып. 5. Саратов, 2005. С. 126–127.
- Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России* / Под ред. С.Ю. Синёва. СПб.; М., 2008. 424 с.
- Курмаева Д.К., Ручин А.Б.* Фауна чешуекрылых (Lepidoptera, Insecta) Республики Мордовия // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Мат-лы 3-й Всерос. науч. конф. Йошкар-Ола, 27 янв. – 1 февр. 2008. Йошкар-Ола, Пушкино, 2008. С. 169–170.
- Лапшин А.С., Ручин А.Б., Спиридонов С.Н., Кузнецов В.А., Альба Л.Д., Гришуткин Г.Ф., Курмаева Д.К., Артаев О.Н.* К формированию аннотированного перечня животных, нуждающихся в особом внимании к их состоянию в природной среде (Приложение № 4) // Редкие животные Республики Мордовия: Материалы ведения Красной книги Республики Мордовия за 2008 год. Саранск, 2008. С. 39–64.
- Мозолевская Е.Г., Чеканов М.И., Чеканова Т.П.* Дендрофильные насекомые Мордовского заповедника // Тр. Мордовского заповедника, 1970. Вып. 5. С. 199–218.
- Плавильщиков Н.Н.* Список видов насекомых, найденных на территории Мордовского государственного заповедника // Тр. Мордовского государственного заповедника им. П.Г. Смиловича. Вып. 2. Саранск, 1964. С. 105–134.
- Присяжнюк В.Е., Свиридов А.В., Ахундов А.Г., Никитский Н.Б., Антропов А.В.* 2003* Россия* Красный список особо охраняемых редких и находящихся под угрозой исчезновения животных и растений. (2-й выпуск). Ч. 2. Беспозвоночные животные. Лаборатория Красной книги Всероссийского научно-исследовательского института охраны природы. Отв. ред. В.Е. Присяжнюк. М., 2004 (2008). 512 с. [Отряд Чешуекрылые, или Бабочки. С. 291–407].
- Ручин А.Б.* Список видов насекомых национального парка Смольный // Науч. тр. национального парка Смольный. Саранск–Смольный, 2008. Вып. 1. С. 151–180.
- Ямашкин А.А.* Физико-географические условия и ландшафты Мордовии // Саранск, 1998. 156 с.

Поступила в редакцию 01.02.13

NOCTUID MOTHS (LEPIDOPTERA) OF MORDOVIA REPUBLIC (RUSSIA)

A.V. Sviridov, S.V. Susarev

The basic check-list of Noctuids Moths (Lepidoptera) of The Mordovia Republik containing 233 species is presented. Data on localities and phenology of each species are provided. The article is based upon the long-term (1972–2012) collectings including materials of the Zoological Museum of MSU.

Key words: Noctuidae, Lepidoptera, Mordovia Republik, faunistics, check-list.

Сведения об авторах: *Свиридов Андрей Валентинович* – заслуженный науч. сотр. МГУ им. М.В. Ломоносова, ст. науч. сотр. Зоологического музея МГУ, канд. биол. наук (sviridov@zmmu.msu.ru); *Сусарев Сергей Викторович* – аспирант биологического факультета Мордовского государственного университета им. Н.П. Огарева (sergeySusarevzoo@yandex.ru).

УДК 581.526.425:582.635.1 (470.1/6:251)

ВЯЗОВНИКИ И ИЛЬМОВНИКИ ЕВРОПЕЙСКОЙ РАВНИНЫ: ПРОБЛЕМЫ НАСТОЯЩЕГО И ПРОШЛОГО

Ю.Е. Алексеев, Е.Д. Дзама, Е.Г. Ершова, П.Ю. Жмылев, Е.А. Карпухина,
А.С. Теребова

Леса из *Ulmus laevis* (вязовники) и *U. glabra* (ильмовники) – чрезвычайно редкие лесные сообщества Европы. Сведения о них и образующих их породах ограничены и нередко противоречивы. В результате эти леса не всегда воспринимают одинаково. В связи с этим обсуждены литературные данные по биологии и экологии вяза и ильма, разнообразию образуемых ими насаждений и истории их распространения в голоцене. По мнению авторов, следует согласиться с представлением о том, что леса из вяза и ильма не только представляют разные формации, но и занимают важное место в естественной динамике равнинных и пойменных широколиственных лесов.

Ключевые слова: ильмовые леса, вязовые леса, экология, биология, история в голоцене, редкие сообщества растений.

Естественные насаждения с доминированием *Ulmus laevis*¹ (вяз) или *U. glabra* (ильм), соответственно вязовники и ильмовники, представляют собой чрезвычайно редкие лесные сообщества Европы. Причины этого до конца не ясны. Скорее всего, они носят комплексный характер, включая не только особенности биологии и экологии этих видов, но и вырубку лесов, и изменение климата, и эпифитотии «голландской болезни» (Синадский, 1977; Невидомов, 2003; The elms..., 2000; Parker et al., 2002; Mackenthun, 2004). Может показаться странным, но восприятие этих широколиственных лесов не всегда одинаково. Судя по литературе, существуют два подхода, которые хотя и не сформулированы, но так или иначе подразумеваются. Первый из них опирается на данные о совместном произрастании вяза и ильма, поэтому насаждения с доминированием этих растений рассматривают как одно целое (Василевич, Бибикина, 2002). Второй, напротив, подчеркивает эколого-ценотические своеобразия вязовников и ильмовников. Очевидно, что разрешение этой коллизии контекстов сопряжено с широким обсуждением большого числа вопросов, которые, в частности, касаются биологии и экологии вяза и ильма, а также распространения и истории образуемых ими естественных насаждений. Именно это и является основной темой предлагаемого обзора². При этом мы полностью осознаем, что в

силу ограниченности данных однозначно ответить на поставленные вопросы в настоящее время не представляется возможным, поэтому рассматриваем данный обзор как попытку привлечь более пристальное внимание к изучению формаций вяза и ильма, которые относятся к лесам высокой природоохранной ценности (Яницкая, 2008).

I. Проблемы биологии и экологии

По разным оценкам род *Ulmus* L. (Ulmaceae) насчитывает 20–45 видов, которые объединяют в 6 секций и 2 подрода (Wiegrefe et al., 1994; Hipp et al., 2008). Многие из них представляют собой сложные группы с огромным количеством синонимов (Richens, 1983; Machon et al., 1995; The elms..., 2000; Goodall-Copestake et al., 2005). *U. glabra* и *U. laevis* относятся к разным подродам³, хорошо различимы по плодам и не образуют между собой гибридов (Mittempergher, La Porta, 1991)⁴. Очевидно, поэтому проблемы их разграничения редко привлекали внимание. Между тем хорошо известно, что плоды вяза и ильма, образно говоря, «эффемерны» (быстро исчезают). Идентификация этих видов основана исключительно на морфологии листьев. К сожалению, длина черешка, асимметрия основания листовой пластинки и опушение листа проявляют значительную географическую, экологическую и возрастную изменчивость (Richens,

¹ Латинские названия видов приведены по: Маевский, 2006.

² Для простоты участие ильма в горных лесах не рассматривается.

³ Соответственно subgen. *Ulmus*, sect. *Ulmus* и subgen. *Oreoptelea* (Spach)Planch, sect. *Blepharocarpus* Dumort.

⁴ О гибридизации *U. glabra* и *U. minor* (*U. × hollandica*) см. например: Coleman, 2000.

1983; Jeffers, 1999; Myking, Yakovlev, 2006)⁵. Это влечет за собой постоянные сомнения в достоверности определения растений и, как следствие, несомненно, накладывает существенный отпечаток на весь изложенный ниже материал.

1. Биология

Как и большинство ильмовых пород, *U. glabra* и *U. laevis* – это самонесовместимые анемофильные проанты соответственно с протогиничными или протандричными цветками⁶ (Hans, 1981; Barbour, Brinkman, 2008). В оптимальных условиях они живут 200–500 лет, достигая в высоту 30–35(40) м⁷. Размножаются, вероятно, исключительно семенами, хотя в литературе иногда отмечают их способность к образованию не только пневой поросли, но и корневых отпрысков⁸ (Деревья..., 1951; Шиманюк, 1974; Грудзинская, 1977; Булыгин, Ярмишко, 2000; Евстигнеев, 2004; Рябина, Никитина, 2009). В генеративный период вступают на 30–40-м⁹ году жизни, но обильно плодоносят только каждые 2–3 года (Barbour, Brinkman, 2008).

Зрелые семена *U. glabra* и *U. laevis* не обладают эндогенным покоем. Правда, содержат не более 10% влаги, что позволяет их хранить без заметной потери всхожести от полугода до 2–5 лет (Tylkowski, 1987; Çiçek, Tilki, 2006, 2007; Barbour, Brinkman, 2008). В естественных условиях проростки вяза и ильма появляются в начале лета, почти сразу после плодоношения. Вполне возможно, что в глубокой тени некоторые семена прорастают не сразу, а перезимовывают и дают всходы весной следующего года до полного облиствления деревьев (Евстигнеев, 2004; López-Almansa, 2004). Судя по результатам эксперименталь-

ных исследований, можно предположить, что оптимальные условия прорастания *U. glabra* и *U. laevis* не совсем одинаковы. Во всяком случае семена ильма проявляют бóльшую чувствительность к повышению температуры и продолжительности освещения (Çiçek, Tilki, 2006, 2007). По мнению А.А. Чистяковой и О.И. Евстигнеева (Восточноевропейские..., 1994), проростки этого вида плохо приживаются под пологом современных широколиственных лесов, главным образом, из-за недостатка увлажнения. Однако этот фактор является основным для успешного развития проростков почти всех ильмовых пород. Кроме того, поскольку семена этих растений лишены эндосперма, приживаемость проростков зависит не только от режима освещения и увлажнения, но и от богатства почвы, сомкнутости напочвенного покрова, мощности и скорости разложения листового опада (López-Almansa, 2004). Вероятно, поэтому проростки вяза и ильма чаще встречаются на оголенных, хорошо дренированных участках с временным переувлажнением весенними водами.

Поведение (стратегию) *U. glabra* и *U. laevis* в лесных сообществах оценивают неодинаково, подчеркивая конкурентоспособность, устойчивость или склонность быстро захватывать освободившиеся территории (табл. 1). Если не обращать внимания на отличия в подходах разных авторов, то можно предположить, что вяз и ильм обладают пластичной стратегией. Впрочем, судить об этом сложно. Участие этих видов в современном растительном покрове Европы сильно изменено хозяйственной деятельностью человека. Во-первых, оба вида издавна используют в озеленении (Деревья..., 1951; Грудзинская, 1977; Алексеев и др., 1997; Аксенов,

Т а б л и ц а 1

Поведение (стратегия) вяза и ильма в лесах Европейской равнины

Источники	Грудзинская (1977)	Brzeziecki, Kienast (1994)	Евстигнеев (2004)	Barreto (2008)
<i>U. laevis</i>	эдификатор, ассектатор	конкурент	нет данных	конкурент
<i>U. glabra</i>	ассектатор	конкурент	толерантно-реактивный	толерантный конкурент

⁵Таксономическое значение некоторых форм *U. glabra* (*U. elliptica*, длинночерешковые листья, лопастные пластинки) остается не ясным (см. например: Гроссет, 1967; Hipp et al., 2008).

⁶По мнению G.L. Voglea (2004), оба вида обладают протогиничными цветками.

⁷На севере ареала высота не превышает 12–15 м.

⁸Достоверные сведения о размножении корневыми отпрысками известны только для *U. minor*.

⁹На открытом месте ильм может вступить в генеративный период на 6-м году жизни (Евстигнеев, 2004).

Аксенова, 1997). Так что к настоящему времени сформировался не только культивированный ареал, но также возникло большое число декоративных форм, которые, вероятно, «убегают» из культуры (Fralish, Franklin, 2002; The European..., 2011). Во-вторых, во многих странах Европы в результате вырубок, разрушения местообитаний и эпифитотии голландской болезни вяза и ильма приобрели статус редких или находящихся под угрозой исчезновения растений (Collin, 2002). Например, по мнению С.Ф. Курнаева (1968), *U. laevis* очень быстро исчезает из древостоя широколиственных лесов даже при выборочных рубках. Поэтому его отсутствие в составе современных дубово-липовых сообществ является индикатором их вторичного происхождения. В Германии к настоящему времени сохранилось не более 1% популяций этого вида. Практически 90% было истреблено в период интенсивного развития сельского хозяйства и индустрии, а затем еще 90% сохранившихся деревьев погибло из-за эпифитотии трахеомикоза (Maskenthun, 2004)¹⁰, возбудитель которого (*Ophiostoma ulmi*, *O. novo-ulmi*) был интродуцирован в Европу из Восточной Азии (Brasier, Buck, 2001). А ведь вяз, по сравнению с ильмом, является менее привлекательной породой для жуков-короедов (*Scolytus*), которые переносят споры этих патогенных аскомицетов (The elms..., 2000). Аналогичная ситуация сложилась и на территории России. В прошлом столетии «голландская болезнь» охватила всю площадь распространения естественных и искусственных насаждений видов рода *Ulmus*. Причем, как и в других странах Европы, наиболее активно она развивается в чистых древостоях и в местообитаниях с временным переувлажнением почвы, таких, как поймы рек (Прудников и др., 2004).

2. Экология

Сведения по экологии *U. glabra* и *U. laevis* фрагментарны и порой кажутся несогласованными. Все их можно в значительной степени условно разделить на три группы.

1 группа. Публикации, в которых приведена самая общая характеристика. Из нее следует, что оба вида предпочитают богатые¹¹, хорошо дренированные почвы с близким залеганием грунтовых вод (Шиманюк, 1974; Алексеев и др., 1997; Булыгин, Ярмишко, 2000; и др.). В целом такие дефиниции мало что дают, поскольку подавляющее большинство видов рода *Ulmus*

не только тяготеют к богатым почвам, но и приурочены к берегам рек и ручьев (López-Almansa, 2004).

2 группа. Большое число публикаций, в которых всплывают противоречия по тем или иным экологическим параметрам вяза или ильма. Например, одни авторы относят *U. laevis* к ксеромезофитам (Грудзинская, 1977) или рассматривают его как растение, устойчивое к сухим почвам сообществ, напоминающих лесостепные ландшафты (Vakkari et al., 2009). Другие, напротив, считают, что это типичный вид пойменных лесов (Borlea, 2004; Whiteley, 2004; Mijnsbrugge et al., 2005) или индикатор влажных и сырых почв (Ellenberg, 1996). Подобные разногласия можно, конечно, рассматривать как намеки на экологическую пластичность вяза и ильма. Тем более что это находит подтверждение в списках видов широколиственных и хвойно-широколиственных лесов Европейской равнины. Если абстрагироваться от возможных случайностей (в том числе от ошибок в определении), то их анализ побуждает к однозначному выводу о том, что *U. glabra* и *U. laevis* встречаются в очень широком диапазоне условий: от сухих и бедных почв ацидофильных дубняков до заболоченных и богатых почв черноольшанников (Курнаев, 1968; Юркевич и др., 1968; Kasprowicz, 2010). Иначе говоря, эколого-ценотические ареалы вяза и ильма, если и не полностью, то в значительной степени перекрываются. Именно это и имел в виду А.А. Ниценко (1967, с. 47), когда утверждал, что со временем «наши представления о сравнительных местообитаниях этих двух пород ... изменятся».

3 группа. Большое число публикаций, в которых прямо или косвенно констатируется, что *U. glabra* – элемент **водораздельных** широколиственных лесов, а *U. laevis* – **пойменных** широколиственных и мелколиственных лесов. Такая закономерность в распределении вяза и ильма по элементам рельефа действительно легко обнаруживается даже в небольшой по объему выборке отечественных и зарубежных работ (табл. 2). Еще ярче она проявляется, если ограничиться только обзором основных типов широколиственных лесов средней части Русской равнины (табл. 3). Здесь на просторах выровненных или всхолмленных плакоров участие ильма в формировании древостоя наиболее сильно выражено в местообитаниях с богатыми (прежде всего кальцием) почвами или подстилаемых карбонатными породами (липо-дубняки с ясненем). А вот в условиях временного переувлажне-

¹⁰ В Великобритании погибло 25 млн взрослых деревьев (Goodall-Copestake et al., 2005).

¹¹ По мнению Л.П. Рысина (2009), оба вида – мезофиты и эвмезотрофы.

Таблица 2

Распределение вяза и ильма в рельефе Русской равнины (в столбцах число публикаций)

Элемент рельефа \ Вид	Вид		
	<i>U. glabra</i>	<i>U. laevis</i>	<i>U. glabra + U. laevis</i>
Водораздел			
Равнины, холмы	37	6	1
Балки, овраги	23	1	1
Берега рек	2	11	–
Берега озер	2	2	–
Долина реки			
Склон водораздела	5	6	2
Высокая пойма	2	53	1
Низкая пойма	–	9	–

Таблица 3

Участие ильма и вяза в древостое основных типов широколиственных лесов средней части Русской равнины (по данным: Курнаев, 1968)

Фитоценоз \ Вид	<i>U. glabra</i>		<i>U. laevis</i>	
	ярус	участие	ярус	участие
«Суходольные»				
Липняки волосистоосоковые	II	рассеяно**	–	–
Липняки снытево-осоковые	II	единично*	–	–
Липняки снытевые	II	рассеяно	–	–
Дубо-липняки зеленчуковые	I	единично	–	–
	II	обычно***	–	–
Липо-дубняки с ясенем	I	рассеяно	–	–
	II	обычно	–	–
Приручьевые				
Липняки гравилатовые	II	единично	I II	рассеяно рассеяно
Липняки таволговые	–	–	I	обычно

*Отдельные деревья. **Число стволов на 1 га < 30. ***Преобладает или заметное участие в составе древостоя.

ния (берега ручьев, дренированные западины) ильм если и встречается, то только на относительно сухих участках и то в виде одиночных и угнетенных деревьев (липняки гравилатовые). Напротив, вяз является постоянным компонентом приручьевых широколиственных лесов, и его участие в древостое возрастает

в липняках таволговых, которые занимают наиболее сырые местообитания. Аналогичная ситуация складывается и в полосе хвойно-широколиственных лесов (Курнаев, 1968). Конечно, к этой закономерности можно относиться по-разному. Например, С.Ф. Курнаев (1968) считает, что сырые берега лесных рек

не являются оптимальным местообитанием для вяза, поскольку в условиях «суходолов» он растет лучше, хотя и встречается значительно реже. А.А. Ниценко (1967) отмечает, что если на востоке Русской равнины ильм уступает долины вязу, то на северо-западе, напротив, занимает его местообитания (склоны долин, овраги). Однако, как бы там ни было, но приуроченность этих видов к разным элементам рельефа, по крайней мере, в полосе неморальных лесов, по всей видимости, обусловлена их неодинаковым отношением к условиям среды обитания. Если попытаться обобщить все литературные данные, то экологический облик вяза и ильма предварительно можно представить следующим образом.

U. laevis – эутроф (встречается и на бедных почвах?); мезофит (ближе к гигромезофитам?); индифферентен к кислотности почвы (?); теневынослив (но чаще встречается в полутеневых лесах); менее устойчив к засухе, но более устойчив к затоплению; страдает от возврата холодов весной¹²; предпочитает пойменные местообитания (высокая пойма) с влажными или сырыми, но хорошо дренированными почвами.

U. glabra – эутроф, кальцефил (встречается и на бедных почвах?); мезофит (ближе к ксеромезофитам?); индифферентен к кислотности почвы (?); теневынослив (но чаще встречается в теневых лесах); более устойчив к засухе, но менее устойчив к затоплению; страдает от возврата холодов весной; предпочитает местообитания на водоразделах и склонах долин с влажными и хорошо дренированными почвами (хорошо развивается на скелетных почвах известняков).

II. Разнообразие вязовников и ильмовников

Сведения о вязовниках и ильмовниках крайне малочисленны и в целом неоднородны. Так что судить о своеобразии формаций вяза и ильма в настоящее время можно лишь предположительно.

1. Вязовые леса

На Европейской равнине естественные насаждения *U. laevis* распространены главным образом по поймам крупных рек¹³. Значительно реже они встречаются на крутых склонах речных долин с дерново-

карбонатными или известняковыми почвами, которые увлажняются естественными выходами подземных вод (Дылис и др., 1981; Леса..., 1985; Кожевников, 1998). Наконец, небольшие по площади древостой вяза изредка формируются по пологим ложбинам стока и берегам речек. В частности, такие вязовники мы обнаружили на севере Московской обл., в окрестностях Дубны.

Пойменные вязовники¹⁴ обычно рассматривают как связующее звено между мелколиственными лесами (ивняки, тополевики) и дубняками в процессе естественного формирования широколиственного леса в неморальных и субаридных поймах¹⁵ рек Восточной Европы. Здесь насаждения вяза занимают своеобразные местообитания высокой или центральной поймы, где в силу гидрологических условий эдификаторная роль других лесообразующих пород (ива, тополь, дуб, ясень) сильно ослаблена (Погребняк, 1955; Липатова, 1980; Невидомов, 2003; Рябинина, Никитина, 2009, и др.). В подлеске таких лесов, который, правда, не всегда выражен, постоянно встречаются крушина, ежевика, черемуха и шиповник, а в травяном покрове заметно участие нитрофильных видов. При этом в неморальных поймах преобладают разнотравно-злаковые (кострецовые) вязовники, а в субаридных – ежевично-вязовые леса. Кроме того, хотя, вероятно, и реже, встречаются снытево-страусниковые, крапивные, ландышевые и кирказоновые пойменные леса из вяза (Погребняк, 1955; Липатова, 1980; Невидомов, 2003; Никитина, 2009; Рябинина, Никитина, 2009).

О вязовниках на крутых склонах речных долин известно крайне мало (Дылис и др., 1981; Леса..., 1985; Кожевников, 1998). Более того, они сильно нарушены, что затрудняет их сравнение с аналогичными насаждениями ильма. Судя по описаниям, такие сообщества характеризуются сильной пестротой травяного покрова, связанной с неоднородностью микрорельефа и условиями увлажнения. Например, под пологом вязов на крутом склоне р. Пахра (Московская обл.) было выделено 14 парцелл неморальных, лугово-лесных и болотных видов (Дылис и др., 1981; Леса..., 1985). Среди них преобладают вязово-черемухово-снытевая, вязово-снытевая и вязово-крапивная парцеллы. Полагают, что такие вязовники по

¹²Эндогенный покой у вяза и ильма выражен очень слабо, а время раскрытия почек весной контролируется температурой (Ghelardini et al., 2010).

¹³В Западной Европе площадь таких лесов сильно сокращена в результате изменения гидрологического режима и использования пойм под сельскохозяйственные угодья (Fischer, Fischer, 2006).

¹⁴Дополнительно см. Синтаксономия..., 1993.

¹⁵Здесь и далее названия пойм приведены согласно классификации В.В. Липатовой (1980).

режиму увлажнения занимают промежуточное положение между пойменными черноольховыми лесами и дубняками на крутых склонах (Дылис и др., 1981; Леса..., 1985).

2. Ильмовые леса

U. glabra является постоянным компонентом многих широколиственных лесов (Клеопов, 1990; European ..., 2007; Onyushchenko, 2009). Однако сообщества с его доминированием в древостое встречаются на Европейской равнине чрезвычайно редко. Во многих странах Западной Европы они, вероятно, отсутствуют или представлены небольшими фрагментами. Для территории России их обзор был проведен А.А. Ниценко (1967), который предполагал, что в атлантический период голоцена ильмовники были распространены гораздо шире.

В настоящее время, судя по доступной нам литературе, вероятно, можно выделить две области «сосредоточения» таких лесов (Цинзерлинг, 1934; Ниценко, 1967; Василевич, Бибилова, 2002; Paal, 2009; и др.). Во-первых, это восток европейской части России (главным образом, Башкирия), где ильм образует смешанные с дубом, липой и кленом водораздельные леса. И, во-вторых, северо-запад, где в долинах рек (крутые склоны, овраги) и около родников известняковых обнажений Балтийско-Ладожского уступа встречаются чистые и смешанные с ольхой или, реже, с другими широколиственными породами (ясень, клен, липа) насаждения *U. glabra*. По мнению Ниценко А.А. (1967), ильмовники представляют собой давно сложившийся вариант широколиственных лесов, который отличается многоярусным сложением травяного покрова: ярус неморальных видов (*Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum*, *Asperula odorata*, *Galeobdolon luteum* и др.) дополнен высокими травами с нитрофильным оттенком (например, *Campanula latifolia*, *Aconitum excelsum*, *Urtica dioica* и др.). Почти всегда в таких лесах есть подлесок из лещины, бересклета и/или черемухи и смородины (Ниценко, 1967).

К сожалению, разнообразие ильмовников пока изучено очень слабо. Например, в глинтowych лесах Эстонии по индикаторным видам выделены сообщества *Ulmus glabra-Mercurialis perennis-Lunaria rediviva* и *Ulmus glabra-Brachytecium rutabulum-Thuidium philibertii*. Под пологом таких насаждений с примесью липы, клена, ясеня и/или ольхи покрытие мохового покрова составляет соответственно

23 и 43%, а среди трав заметно участие сныти или страусника с крапивой (Paal, 2009). На северо-западе России В.И. Василевич и Т.В. Бибилова (2002) выделили две ассоциации ильмовых лесов, правда, без разделения участия вяза и ильма в их древостое. Это ильмовник снытевый (*Aegopodio-Ulmetum*) и страусниковый (*Matteuccio-Ulmetum*). Первая из этих ассоциаций встречается на склонах крупных моренных холмов или речных долин в Ленинградской и Псковской областях и, вероятно, соответствует той общей характеристике «снытевых ильмовников», которую сформулировал А.А. Ниценко (1967). Вторая, напротив, представляет собой очень редкие сообщества в поймах отдельных рек Псковской (р. Плюсса) и Вологодской областей (р. Царева). Хотя участие сныти в них заметно, но неморальных видов в целом мало, а в травяном покрове преобладает *Matteuccia struthiopteris* или *Impatiens noli-tangere* и *Urtica dioica* (Василевич, Бибилова, 2002).

3. Смешанные насаждения ильма и вяза

Несмотря на то что некоторые авторы подчеркивают или намекают на экологическое сходство *U. glabra* и *U. laevis* (Шиманюк, 1974; Шеляг-Сосонко, 1980; Василевич, Бибилова, 2002), случаев их совместного произрастания зарегистрировано не так много (табл. 2, 3). При этом особого внимания заслуживают склоны речных долин и ложбины стока, где в силу особого режима увлажнения и естественного нарушения почвенного покрова, вероятно, создаются благоприятные условия для развития того и другого вида. Примечательно, что именно для таких местообитаний известны немногочисленные примеры смешанных насаждений из ильма и вяза. Правда, в одних случаях авторы подчеркивают, что в древостое обычно господствует *U. glabra* (Василевич, Бибилова, 2002), а в других (крутые склоны рек Печегды и Эдомы в Ярославской обл.) – такие сообщества сравнивают с вязовниками (Борисова, Богачев, 2011). В связи с этим возникают некоторые сомнения, тем более что *U. glabra* и *U. laevis* в типе приурочены к разным элементам рельефа, а определение этих видов по листьям зачастую сравнимо с искусством (см. раздел I).

III. Проблемы истории вязовников и ильмовников в голоцене

История ильмовых пород в голоцене известна нам благодаря ископаемым находкам – в основном, пыль-

¹⁶Об анатомических отличиях древесины вяза и ильма см.: Wheeler, Manchester (2007), Станко, Горбачева (2010).

цы и, реже, остатков древесины¹⁶. Под электронным микроскопом такую пыльцу можно определить до вида (Дзюба, 1993). Однако в практике пыльцевого анализа обычно выделяют сборную группу «*Ulmus* sp.», к которой относят все ильмовые породы Европы. В связи с этим на основании пыльцевых диаграмм проследить индивидуальные особенности истории распространения *U. glabra* и *U. laevis*, несмотря на все их эколого-биологические различия (см. раздел I, II), в настоящее время не представляется возможным. Поэтому для их обозначения мы использовали название «*Ulmus* sp.».

В самых общих чертах история всех широколиственных пород Европы в голоцене кажется одинаковой. Их расселение после потепления и отступления ледников началось в бореальном периоде (~10 000 лет назад) вслед за породами-пионерами – сосной и березой. Во время климатического оптимума голоцена, в атлантическом периоде (~8000–5000 лет назад) широколиственные породы расселились максимально далеко на север, образуя по всей Европе густые многоярусные широколиственные и хвойно-широколиственные леса на богатых серых и бурых лесных почвах. В дальнейшем изменение климата в сторону похолодания, процессы оподзоливания почв, экспансия бука в Западной Европе и ели в Восточной, а также все возрастающая хозяйственная деятельность человека привели к сокращению ареалов одних широколиственных пород и к почти полному исчезновению других (Roberts, 1998; История..., 2004). Однако на этом общем фоне история «*Ulmus* sp.» в голоцене имеет некоторые особенности. Хотя интерпретация ряда палеоботанических данных до сих пор остается неоднозначной, особого внимания заслуживают проблемы распространения ильмовых пород и явление «*Ulmus* decline».

1. Распространение ильмовых пород в голоцене

Поскольку данные пыльцевых исследований для Западной и Восточной Европы отличаются, то они рассмотрены отдельно.

1.1. Зарубежная Европа

«*Ulmus* sp.» были первыми широколиственными породами, которые в бореальном периоде голоцена (~10 000 BP¹⁷) начали распространяться (вместе с орешником) на север из рефугиумов Южной Евро-

пы и Средиземноморья¹⁸. Летучесть и плавучесть семян, большая семенная продуктивность, интенсивный рост и склонность, в частности ильма, занимать местообитания с неразвитыми карбонатными почвами (см. раздел I) обуславливали высокую скорость (500–600 м/год)¹⁹ их продвижения на север (Roberts, 1998; Birks, Willis, 2008). Около 6200 лет назад они достигли севера Европы, вытесняя благодаря своей теневыносливости березу и сосну и образуя густой древесный полог с орешником в подлеске. Считают, что среди них наиболее широко был распространен *U. glabra*, который являлся одним из основных доминантов европейских широколиственных лесов в среднем голоцене (Parker et al, 2002). Несколько позднее к ильмовым породам присоединился дуб, а еще позднее (7000–8000 BP) – липа и ясень. Максимальное распространение «*Ulmus* sp.», как и других широколиственных пород, в Западной Европе относится к позднеатлантическому периоду (5000–6000 BP). В Прибалтике быстрое распространение ильмовых пород с юга и юго-запада началось уже в пребореале (11000–10000 BP), а их максимум датируется 6500–4500 BP. При этом предполагают, что к 7000 BP *U. glabra* стал основной лесообразующей породой водораздельных широколиственных лесов наряду с липой и позднее дубом (Saarse, Veski, 2001; Kabailienė, 2006; и др.).

1.2. Европейская часть России

В лесостепную зону «*Ulmus* sp.» проникли с запада вместе с другими широколиственными породами, вероятно, только в конце бореального периода (около 8000 лет назад). Максимум их распространения относится к концу атлантического – началу суббореального периодов (4000–5000 лет назад), т.е. ко времени максимального развития в этой зоне широколиственных лесов (Благовещенская, 2009; Благовещенская, Чернышев, 2011).

В лесной зоне европейской части РФ история распространения «*Ulmus* sp.», как и других широколиственных пород, до сих пор остается вопросом, вызывающим дискуссии. Есть сведения о единичных находках пыльцы дуба и «*Ulmus* sp.» в отложениях раннего послеледниковья и даже ледникового времени (Нейштадт, 1957; Лисицына, 1959; Кожаринов, 1994; и др.). При этом распространение широколиственных пород и даже их «нижний максимум» в пребореале и в бореале наблюдается во многих диаграммах севера

¹⁷BP – калиброванная радиоуглеродная дата.

¹⁸ о сохранении ильмовых пород в рефугиумах Центральной и Восточной Европы см. Birks, Willis, 2008.

¹⁹ результаты генетических исследований современных популяций *U. laevis* свидетельствуют о том, что плоды распространяются на короткие расстояния (Nielsen, Kjaer, 2010).

Русской равнины (Герасимов, Марков, 1941). Предполагают, что во время последнего максимального оледенения «*Ulmus* sp.» могли сохраниться на севере Восточной Европы в нескольких рефугиумах, откуда начали быстро распространяться в разных направлениях сразу после отступления ледника (Нейштадт, 1957). Появившись раньше других широколиственных пород, «*Ulmus* sp.» достигли максимального распространения в конце атлантического периода (5000–6000 лет назад), когда они не только входили в состав смешанных хвойно-широколиственных лесов, но и, возможно, образовывали чистые насаждения (Ниценко, 1967). Во многих регионах, особенно на севере, в пыльцевых диаграммах климатического оптимума «*Ulmus* sp.» представлены лучше других широколиственных пород (Филимонова, 2005; Носова, 2008; Афанасьева, 2011; и др.), что объясняется, по-видимому, их меньшей экологической требовательностью по сравнению с дубом и липой.

2. Явление «*Ulmus decline*»

В отличие от других широколиственных пород, участие которых в растительном покрове Европейской равнины начало постепенно убывать с середины суббореала, сокращение, а в некоторых местах даже полное исчезновение «*Ulmus* sp.» произошло гораздо раньше и было выражено более резко. Это событие получило название «*Ulmus decline*» и обозначило границу между атлантическим и суббореальным периодами голоцена в диаграммах западноевропейских ботаников.

2.1. Зарубежная Европа

В пыльцевых диаграммах юго-восточной Европы «*Ulmus decline*» датируется примерно 6000 BP (Ralska-Jasiewiczowa, 2003 и др.), а на Британских островах, в Скандинавии, в некоторых регионах Франции, Австрии и Чехии, а также, хотя и в несколько ослабленной форме, в Дании, Германии и Прибалтике – 5000 BP. В течение многих десятилетий причины этого являются предметом оживленных дискуссий западноевропейских специалистов (Parker et al, 2002). В частности, совпадение «*Ulmus decline*» по времени с «неолитизацией» (переходом к производящему хозяйству), дает основание предполагать, что причина «*Ulmus decline*» кроется в хозяйственной деятельности человека. Другая возможная причина – это сходные с «голландской болезнью» эпифитотии, возбудители которых распространялись жуком-короедом (см. раздел I). Современные комплексные исследования подтверждают оба предпо-

ложения. Так, в ископаемой древесине современных и более ранних «*Ulmus decline*» найдены остатки жуков-короедов *Scolytus scolytus* и *S. multistriatus* (Clark, Edwards, 2004), а также споры грибов (Innes et al, 2006). В древесине сохранившихся в торфе стволов обнаружены защитные клеточные образования, свидетельствующие о заражении деревьев патогенными грибами (Rasmussen, Christensen, 1999). Однако есть данные о том, что в ископаемой древесине орешника, датируемой периодом, предшествовавшим «*Ulmus decline*» и совпавшим с наиболее интенсивным неолитическим освоением территории, наблюдается заметное сокращение ежегодного прироста из-за массовой заготовки ветвей на корм скоту (Rackham, 1988). Новейшие локальные и «тонко» датированные археологические и палинологические исследования свидетельствуют о тесной связи периодов наиболее интенсивного хозяйственного освоения территории (выпас, эрозия, вырубка леса) и сокращениями популяций *Ulmus* sp. (Peglar, 1993).

В настоящее время большинство исследователей считает, что исчезновение «*Ulmus* sp.» 5000 BP было обусловлено определенными факторами. Разразившаяся эпифитотия за весьма небольшой промежуток времени уничтожила в отдельных регионах Западной Европы до 75% популяций ильмовых пород (Peglar, 1993). Столь катастрофические последствия были обусловлены, вероятно, снижением устойчивости «*Ulmus* sp.» к патогенным грибам из-за массового использования их ветвей на корм скоту и вырубки лесов под пашни (Peglar, Birks, 1993). Кроме того, изменение климата в сторону большей континентальности на рубеже атлантического и суббореального периодов также могло иметь как прямые, так и косвенные негативные последствия. С одной стороны, повышение летних температур и увеличение безморозного периода могло обусловить стремительное распространение земледелия и скотоводства на севере Европы (Bonsall et al, 2002). С другой, зимние морозы и повторные заморозки весной, несомненно, пагубно влияли на интенсивность цветения и плодоношения ильмовых пород (см. раздел I) и, таким образом, препятствовали восстановлению их популяций после эпидемии (Parker et al, 2002).

В пыльцевых диаграммах Прибалтики и Белоруссии «*Ulmus decline*» выражен слабее, чем в западноевропейских странах и происходил не синхронно в разных районах (Зерницкая и др., 2001; Saarse, Veski, 2001; Poska et al, 2004; Kabailienė, 2006; и др.). Постепенное, а не резкое исчезновение «*Ulmus* sp.» обычно объясняют тем, что «лесной неолит», кото-

рый распространился здесь 5000–6000 ВР, меньше повлиял на природу из-за неразвитости земледелия и скотоводства. Согласно новейшим исследованиям, первые признаки производящего хозяйства в пыльцевых диаграммах Прибалтики и Белоруссии датируются уже 7900–6500 ВР (Poska et al, 2004; Зерницкая и др., 2001). Однако археологические и палеоботанические исследования пока не подтверждают его интенсивного развития, и соответственно массового сведения лесов в неолите. Вполне возможно, что исчезновение ильмовых пород наряду с липой и дубом, которое постепенно происходило здесь в течение всего суббореала и субатлантики, было обусловлено изменением климата и развитием хозяйства, а не эпифитотией (Niinemets, Saarse, 2007; Poska et al, 2004). Впрочем, для некоторых районов не исключают и последнее обстоятельство (Saarse, Veski, 2001).

Сравнительно резкое сокращение «*Ulmus* sp.» на рубеже атлантического и суббореального периодов прослеживается в ряде диаграмм для Белоруссии. При этом практически полное их исчезновение датируется концом суббореала–началом субатлантики (Зерницкая и др., 2001). В прибалтийских и белорусских пыльцевых диаграммах последнего тысячелетия участие пыльцы ильмовых пород не превышает 1% (Saarse, Veski, 2001 и др.). Исключение составляют некоторые узколокальные диаграммы, отражающие специфические местообитания, в которых «*Ulmus* sp.» сохранились до наших дней.

2.2. Европейская часть России

В пыльцевых диаграммах среднеголоценовый «*Ulmus decline*» выражен слабо. Некоторые его признаки фиксируются в лесостепных районах Приволжской возвышенности, где они четко связываются с началом развития производящего хозяйства. В целом сокращение и исчезновение «*Ulmus* sp.» на юге европейской равнины в конце суббореала совпадает с отступлением границы леса к северу, обусловленного как изменением климата, так и развитием земледелия и скотоводства (Смирнова, Турубанова, 2003). По мнению некоторых авторов, все современные вязовники и ильмовники Приволжской возвышенности имеют вторичное происхождение (Благовещенская, Чернышев, 2011).

На пыльцевых диаграммах лесной зоны Русской равнины также не обнаруживается резкого сокраще-

ния «*Ulmus* sp.», аналогичного «*Ulmus decline*» Западной Европы. В большинстве регионов ильмовые породы принимали заметное участие в составе широколиственных и смешанных лесов в течение всего суббореального и начала субатлантического периодов (Нейштадт, 1957; Хотинский, 1977). Сокращение их популяций происходило постепенно, вместе с общим сокращением площади широколиственных лесов и вытеснением широколиственных пород елью, что было обусловлено рядом причин. Среди них предполагают как естественные (переход к олигократической стадии голоцена, т.е. изменение климата в сторону похолодания в сочетании с оподзоливанием почв), так и антропогенные (подсечное земледелие, пожары, выпас и т.п.) (Смирнова, Турубанова, 2003). В отличие от Западной Европы в некоторых регионах России «*Ulmus* sp.» сохраняли свои позиции в наиболее благоприятных топоэдафических условиях вплоть до «малой ледниковой эпохи», около 700 лет назад (Филимонова, 2005; Афанасьева, 2010 и др.). Более того, в ряде диаграмм, отражающих растительность узколокального уровня, вяз и ильм сохранились вплоть до наших дней (Носова, 2008; и др.).

Заключение

Современные знания о вязовниках и ильмовниках Европейской равнины скорее напоминают нагромождение вопросов и проблем разного уровня, чем ясное понимание взаимосвязанных явлений. Между тем эти сообщества, по-видимому, следует воспринимать как отдельные формации, которые знаменуют собой первые стадии естественного развития соответственно пойменных и водораздельных широколиственных лесов. В настоящее время эти процессы завуалированы антропогенной трансформацией экосистем Европейской равнины. Однако вполне возможно, что именно их отголоски («неморализация») мы фиксируем в локальных спорово-пыльцевых диаграммах как внезапное появление «*Ulmus* sp.» в последние несколько столетий. В частности, на севере Московской обл. (окрестности г. Дубна) нами был обнаружен 80-летний вязовник, который спонтанно сформировался на песчаной насыпи, оставшейся от прокладки грунтовой дороги в прошлом. В этой связи кажется очевидной необходимость более пристального внимания систематиков, экологов и фитоценологов к изучению редких в настоящее время формаций *U. glabra* и *U. laevis*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аксенов Е.С., Аксенова Н.А. Декоративные растения. Т. 1. М., 1997. 560 с.
- Алексеев Ю.Е., Жмылев П.Ю., Карпухина Е.А. Деревья и кустарники. Энциклопедия природы России. М., 1997. 592 с.
- Афанасьева Н.Б. История лесной растительности национального парка Русский Север (южная часть Белозерско-Кирилловских гряд). Вологда, 2010. 172 с.
- Благовещенская Н.В. История растительности центральной части Приволжской возвышенности в голоцене. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Ульяновск, 2009. 53 с.
- Благовещенская Н.В., Чернышев А.В. Олесообразующей роли древесных пород в Голоцене // АгроXXI. 2011. № 4–6. С. 41–43.
- Борисова М.А., Богачев В.В. Состояние и возобновление вязовников в долинах малых рек подзоны южной тайги // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы. Т. 1. Разнообразие типов растительных сообществ и вопросы их охраны, география и картография растительности, история и перспективы геоботанических исследований. СПб., 2011. С. 35–37.
- Булыгин Н.Е., Ярмишко В.Т. Дендрология. СПб., 2000. 528 с.
- Василевич В.И., Бибикова Т.В. Широколиственные леса Северо-Запада Европейской России. II. Типы липовых, кленовых, ясеневых и ильмовых лесов // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 2. С. 48–61.
- Восточноевропейские широколиственные леса. М., 1994. 364 с.
- Герасимов И.П., Марков К.К. Развитие ландшафтов СССР в ледниковый период // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Т. 1. Л., 1941. С. 7–27.
- Голуб В.Б., Кузьмина Е.Г. Синтаксономия вязовых лесов долины Нижней Волги. Тольятти, 1993. 12 с. Деп. ВИНТИ 07.06.93, N 1152-B93.
- Гроссет Г.Э. Пути и время миграции лесных крымско-кавказских видов на территорию Русской равнины и последующие изменения их ареалов в связи с эволюцией ландшафтов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1967. Т. 72. Вып. 5. С. 47–76.
- Грудзинская И.А. Сем. Ulmaceae Mirb. – Ильмовые // Ареалы деревьев и кустарников СССР. Т. 1. Л., 1977. С. 126–135.
- Деревья и кустарники СССР. Дикорастущие, культивируемые и перспективные для интродукции. Т. 2. Покрытосеменные. М.; Л., 1951. 610 с.
- Дзюба О.Ф. Результаты электронного микроскопического исследования пыльцы р. *Ulmus* L. из голоценовых отложений северо-запада России // Палинология и проблемы детальной стратиграфии. Саратов, 1993. С. 22–23.
- Дылис Н.В., Жукова В.М., Золотокрылин А.Н., Холопова Л.Б. Вязовники – новая лесная формация Подмосковья // Лесоведение. 1981. № 3. С. 12–21.
- Зерницкая В.П., Симакова Г.И., Павлова И.Д. Признаки хозяйственной деятельности человека в пыльцевых спектрах голоцена Белоруссии // ГАЗ. 2001. № 16. С. 5–19.
- Евстигнеев О.И. Популяционные стратегии видов деревьев // Восточно-европейские леса: история в голоцене и современность. Т. 2. М., 2004. С. 176–205.
- История развития лесного пояса Восточной Европы с конца плейстоцена до современности // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. Т. 2. М., 2004. С. 59–153.
- Клеопов Ю.Д. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Киев, 1990. 352 с.
- Кожаринов А.В. Динамика растительного покрова Восточной Европы в позднеледниковье-голоцене. Дис. ... докт. биол. наук. М., 1994. 353 с.
- Кожевников Ю.П. Реликтовая вязовая роща на реке Волхов // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 11. С. 106–110.
- Курнаев С.Ф. Основные типы леса средней части Русской равнины. М., 1968. 353 с.
- Леса Южного Подмосковья. М., 1985. 279 с.
- Липатова В.В. Растительность пойм // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 346–372.
- Лисицина Г.А. Вопросы палеогеографии позднеледникового времени на территории Северо-Запада европейской части СССР // Ледниковый период на территории европейской части СССР и Сибири. М., 1959. С. 13–39.
- Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. М., 2006. 600 с.
- Невидомов А.М. Проблема экологии пойменных лесов Волжского бассейна как важнейшая составная часть в решении общей экологической проблемы Волги // Лесной журн. 2003. № 5. С. 26–36.
- Нейштадт М.Т. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М., 1957. 404 с.
- Никитина Н.В. Эколого-биологическая характеристика пойменных лесов Оренбургского градопромышленного комплекса. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Оренбург, 2009. 23 с.
- Ниценко А.А. К познанию ильмовых лесов СССР // Лесоведение. 1967. № 1. С. 46–53.
- Носова М.Б. Центральноевропейский заповедник: естественно- и антропогенно-обусловленная динамика растительности в голоцене // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2008. Т. 113. Вып. 2. С. 42–61.
- Погребняк П.С. Основы лесной типологии. Киев, 1955. 452 с.
- Прудников Е.А., Мокрицкий В.А., Вишневская И.Г. Грибные болезни в лесах Европейской России // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. Т. 1. М., 2004. С. 338–364.
- Рысин Л.П. Конспект лесной флоры средней полосы Русской равнины (сосудистые растения). М., 2009. 177 с.
- Рябинина З.Н., Никитина Н.В. Сукцессии пойменных лесов р. Урал в пределах Оренбургского градопромышленного комплекса // Вестник ОГУ. 2009. № 6. С. 319–321.
- Синадский Ю.В. Курс лекций по лесной фитопатологии. М., 1977. 214 с.
- Смирнова О.В., Турубанова С.А. Формирование и развитие восточно-европейских широколиственных лесов в голоцене // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2003. Т. 108. Вып. 2. С. 32–37.
- Станко Я.Н., Горбачева Г.А. Древесные породы и основные пороки древесины. М., 2010. 155 с.

- Филимонова Л.В. Динамика растительности среднетаежной подзоны Карелии в позднеледниковье и голоцене (палеоэкологические аспекты). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2005. 24 с.
- Хотинский Н.А. Голоцен Северной Евразии. М., 1977. 200 с.
- Цинзерлинг Ю.Д. География растительного покрова Северо-Запада европейской части СССР // Тр. Геоморфологического ин-та. 1934. Вып. 4. 377 с.
- Шеляг-Сосонко Ю.Р. Широколиственные леса / Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 143–154.
- Шиманюк А.П. Дендрология. М., 1974. 264 с.
- Юркевич И.Д., Гельтман В.С., Ловчий Н.Ф. Типы и ассоциации черноольховых лесов. М., 1968. 373 с.
- Яницкая Т. Практическое руководство по выделению лесов высокой природоохранной ценности в России / Всемирный фонд природы (WWF). М., 2008. 136 с.
- Barbour J.R., Brinkman K.A. The woody plant seed manual. Agric. Handbook N 727. Washington, DC. U.S. Dep. Agr., Forest Serv. 2008. P. 1143–1149.
- Barreto L.S. The reconciliation of the r-K and C-S-R-models for life-history strategies // Silva Lusitana. 2008. Vol. 16. P. 97–103.
- Birks H.J.B., Willis K.J. Alpines, trees, and refugia in Europe // Pl. Ecol. Diver. 2008. Vol. 1. P. 147–160.
- Bonsall, C., Macklin, M.G., Anderson, D.E., Payton, R.W. Climate change and the adoption of agriculture in north-west Europe // Europ. J. Archaeol. 2002. Vol. 5. P. 7–21.
- Borlea G.F. Ecology of elms in Romania // Invest. Agrar. Sist. Recur. For. 2004. Vol. 13. P. 29–35.
- Brasier C.M., Buck K.W. Rapid evolutionary changes in a globally invading fungal pathogen (Dutch elm disease) // Biol. Invas. 2001. Vol. 3. P. 223–233.
- Brzeziecki B., Kienast F. Classifying the life-history strategies of trees on the basis of the Grimean model // Forest Ecol. Manag. 1994. Vol. 69. P. 167–187.
- Çiçek E., Tilki F. Effects of temperature, light and storage on seed germination of *Ulmus glabra* Huds. and *U. laevis* Pall // Pakistan J. Biol. Sci. 2006. Vol. 9(4). P. 697–699.
- Çiçek E., Tilki F. Seed germination of three *Ulmus* species from Turkey as influenced by temperature and light // J. Envir. Biol. 2007. Vol. 28. P. 423–425.
- Clark S.H.E., Edwards K.J. Elm bark beetle in Holocene peat deposits and the northwest European elm decline // J. Quat. Sci. 2004. Vol. 19. P. 525–528.
- Coleman M. Application of RAPDs to the critical taxonomy of the English endemic elm *Ulmus plotii* Druce // Bot. J. Linn. 2000. Vol. 133. P. 241–262.
- Collin E. Strategies and guidelines for the conservation of the genetic resources of *Ulmus* spp./ Noble hardwoods network. Rome, 2002. P. 50–65.
- Ellenberg H. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. Ulmer, Stuttgart., 1996. 1096 s.
- European forest types. Categories and types for sustainable forest management reporting and policy / EEA Technical report No 9. EEA, Copenhagen, 2007. 111 p.
- Fischer A., Fischer H. Restoration forests/ Restoration ecology: the new frontier. Blackwell Sci. Publ., Oxford, 2006. P. 124–140.
- Fralish J.S., Franklin S.B. Taxonomy and ecology of woody plants in North American forests (excluding Mexico). John Wiley and Sons, Inc., N.Y., 2002. 612 p.
- Ghelardini L., Santini A., Black-Samuelsson S., Myking T., Falusi M. Bud dormancy release in elm (*Ulmus* spp.) clones – a case study of photoperiod and temperature responses // Tree Physiol. 2010. Vol. 30. P. 264–274.
- Goodall-Copetake W.P., Hollingsworth M.L., Hollingsworth P.M., Jenkins G.I., Collin E. Molecular markers and ex situ conservation of the European elms (*Ulmus* spp.) // Biol. Conserv. 2005. Vol. 122. P. 537–546.
- Hans A.S. Compatibility and crossability in *Ulmus* // Silv. Genet. 1981. Vol. 30. P. 4–5.
- Hipp A.L., Gog L., Weber J.A., Giesler A.B. Evaluating the taxonomy of elms (*Ulmus*) using DNA sequence data/ Pl. Syst. Morton Arboret. 2008. (<http://systematics.mortonarb.org/lab/projects/ulmus.html>).
- Jeffers J.N.R. Leaf variation in the genus *Ulmus* // Forestry. 1999. Vol. 72. P. 183–190.
- Kabailienė M. Late Glacial and Holocene stratigraphy of Lithuania based on pollen and diatom data // Geol. (Vilnius). 2006. Vol. 54. P. 42–48.
- Kasprowicz M. Acidophilous oak forests of the Wielkopolska region (West Poland) against the background of Central Europe // Biodiv. Res. Conserv. 2010. Vol. 20. P. 1–138.
- Kriiska A. The beginning of farming in the Eastern Baltic // The East European Plain on the Eve of Agriculture. British Archaeological Reports, International series. Oxford, 2009.
- López-Almansa J.C. Review. Reproductive ecology of riparian elms // Invest. Agrar. Sist. Recur. For. 2004. Vol. 13. P. 17–27.
- Machon N., Lefranc M., Bilgeri I., Henry J.-P. Isoenzymes as an aid to clarify the taxonomy of French elms // Heredity. 1995. Vol. 74. P. 39–47.
- Mackenthun G.L. The role of *Ulmus laevis* in German floodplain landscapes // Invest. Agrar. Sist. Recur. For. 2004. Vol. 13 (1). P. 55–63.
- Mijnsbrugge K.V., Broeck A.V., Van Slycken J. A survey *Ulmus laevis* in Flanders (Northern Belgium) // Belg. J. Bot. 2005. V. 138. P. 199–204.
- Mittempergher L., La Porta N. Hybridization studies in the Eurasian species of elm (*Ulmus* spp.) // Silvae Genet. 1991. Vol. 40. P. 237–243.
- Myking T., Yakovlev I.A. Variation in leaf morphology and chloroplast DNA in *Ulmus glabra* in the northern suture zone: Effects of distinct glacial refugia // Scand. J. Forest Res. 2006. Vol. 21. P. 99–107.
- Nielsen L.R., Kjaer E.D. Fine-scale gene flow and genetic structure in a relic *Ulmus laevis* population at its northern range // Genet. Genom. 2010. Vol. 6. P. 643–649.
- Niinemets E., Saarse L. Mid- and late-Holocene land-use changes inferred from pollen records, in a south-eastern Estonian upland area // Rev. Palaeobot. Palyn. 2007. Vol. 146. P. 51–73.
- Onyshchenko V.A. Forests of order Fagetalia sylvaticae in Ukraine. Kyiv, 2009. 212 p.

- Paal J.* The forests of the North-Estonian Klint; the north-easternmost representatives of the EU Habitat Directive Tilio-Acerion forests of slopes, screes and ravines // *Ann. Bot. Fenn.* 2009. Vol. 46. P. 525–540.
- Parker A.G., Goudie A.S., Anderson D.E., Robinson M.A., Bon-sall C.* A review of the mid-Holocene elm decline in the British Isles // *Prog. Phys. Geogr.* 2002. Vol. 26. P. 1–45.
- Peglar S.* The mid-Holocene *Ulmus* decline at Diss Mere, Norfolk, UK: a year-by-year pollen stratigraphy from annual laminations // *Holocen.* 1993. Vol. 3. P. 1–13
- Peglar S.M., Birks H.J.B.* The mid-Holocene *Ulmus* fall at Diss Mere, South-East England – disease and human impact? // *Veget. Hist. Archaeobot.* 1993. Vol. 2. P. 61–68.
- Poska A., Saarse L., Veski S.* Reflections of pre- and early-agrarian human impact in the pollen diagrams of Estonia // *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.* 2004. Vol. 209. P. 37–50.
- Rackham O.* Trees and woodland in a crowded landscape of British Isles // *The Cultural Landscape – Past, Present and Future.* Cambridge, 1988. P. 53–77.
- Ralska-Jasiewiczowa M., Nalepka D., Goslar T.* Some problems of forest transformation at the transition to the oligocentric // *Veget. Hist. Archaeobot.* 2003. Vol. 12. P. 233–247.
- Rasmussen P., Christensen K.* The mid-Holocene *Ulmus* decline: a new way to evaluate the pathogen hypothesis. 1999. (<http://www.geus.dk/departments/environ-hist-climate/posters/rasmussen97-uk.htm>.)
- Richens R.H.* Elm. Univ. Cambridge Press, Great Brit., 1983. 320 p.
- Roberts N.* The Holocene: an environmental history. Malden, 1998. 316 p.
- Saarse L., Veski S.* Spread of broad-leaved trees in Estonia // *Proc. Eston. Acad. Sci. Geol.* 2001. Vol. 50. P. 51–65.
- Simmons L.G., Innes J.B.* The ecology of an episode of pre-historic cereal cultivation on the North York Moors, England // *J. Archaeolog. Sci.* 1996. Vol. 23. P.613–618.
- Smith A.G.* The influence of Mesolithic and Neolithic man on British vegetation: a discussion // *Studies in the vegetational history in the British Isles: essays in honor of Harry Godwin.* Cambridge, 1970. P. 81–96.
- The elms: breeding, conservation and disease management. Boston, 2000. 384 p.
- The European Garden Flora: Vol. 2. Dicotyledons: Casuarinaceae to Cruciferae. Cambridge, 2011. 642 p.
- Tylkowski T.* Storing of Russian elm (*Ulmus laevis* Pall.) seed over many years // *Arbor. Kórnickie.* 1987. Vol. 32. P. 297–305.
- Vakkari P., Rusanen M., Kärkkäinen K.* High genetic differentiation in marginal populations of European white elm (*Ulmus laevis*) // *Silva Fenn.* 2009. Vol. 43. P. 185–196.
- Wheeler E.A., Manchester S.R.* Review of the wood anatomy of extant Ulmaceae as context for new reports of late Eocene *Ulmus* woods // *Bull. Geosci.* 2007. Vol. 82. P. 329–342.
- Whiteley R.* Quantitative and molecular genetic variation in *Ulmus laevis* Pall. Swed. Univ. Agricult. Sci., Uppsala, 2004. 33 p.
- Wiegrefe S.J., Sytsma K.J., Guries R.P.* Phylogeny of elms (*Ulmus*, Ulmaceae): Molecular evidence for a sectional classification // *Syst. Bot.* 1994. Vol. 19. P.590–612.

Поступила в редакцию 06.04.12

ULMUS LAEVIS AND U. GLABRA FORESTS OF THE EUROPEAN PLAIN: PROBLEMS OF THE PRESENT AND THE PAST

Alexseev Yu.E., Dzama E.D., Ershova E.G., Zhmylev P.Yu., Karpukhina E.A., Terebova A.S.

Forests of *Ulmus laevis* and *U. glabra* are very rare forest communities in Europe. The data on their species composition is limited and often inconsistent. As a result, there are some misconceptions in identification and perception of these forest communities. We discuss the published data on biology and ecology of *Ulmus laevis* and *U. glabra*, the diversity of forest types dominated by them and the history of their dispersal in the Holocene. We support the opinion that forests formed by *Ulmus laevis* and *U. glabra* should be regarded as two different formations. These formations play an important role in the natural dynamics of upland (*U. glabra*) and floodplain (*U. laevis*) forests.

Key words: elm, elm forests, ecology, biology, Holocene history, *Ulmus* decline, rare plant communities.

Сведения об авторах: *Алексеев Юрий Евгеньевич* – доцент кафедры геоботаники биологического факультета МГУ, канд. биол. наук (zhmylev@gmail.com); *Дзана Екатерина Дмитриевна* – аспирант кафедры экологии и наук о Земле Международного университета природы, общества и человека «Дубна» (dzama.ed@gmail.com); *Ершова Екатерина Георгиевна* – мл. науч. сотр. кафедры геоботаники биологического факультета МГУ, канд. биол. наук (eershova@rambler.ru); *Жмылев Павел Юрьевич* – доцент кафедры геоботаники биологического факультета МГУ, докт. биол. наук (zhmylev@gmail.com); *Карпукхина Елизавета Андреевна* – зав. кафедрой геоэкологии экологического факультета РУДН, канд. биол. наук (nemogut@mail.ru); *Теребова Анна Сергеевна* – аспирант кафедры экологии и наук о Земле Международного университета природы, общества и человека «Дубна» (anna_terebova@mail.ru).

УДК 581.526

БОЛОТА КОТЛОВИНЫ ХАСЫРЕЯ АЙ-НАДЫМТЫЙЛОР (ПРИРОДНЫЙ ПАРК НУМТО, ХАНТЫ-МАНСИЙСКИЙ АВТОНОМНЫЙ ОКРУГ – ЮГРА)

*Е.А. Шишконокова, Л.И. Абрамова, Н.А. Аветов, Т.Ю. Толпышева,
Н.К. Шведчикова*

Болота хасырея Ай-Надымтыйлор (природный парк Нумто, Ханты-Мансийский автономный округ – Югра) образуют экогенетический ряд от эвтрофных до мезо-олиготрофных сообществ. Развитие болотообразовательного процесса, по-видимому, идет в направлении формирования олиготрофных грядово-мочажинных болот. Высокая динамика растительности, наличие незадернованных поверхностей, проникновение тундровых элементов обуславливают флористическое разнообразие хасырея и окружающих ландшафтов.

Ключевые слова: природный парк Нумто, экогенетический ряд болотных биогеоценозов, хасырей, флористическое разнообразие.

Природный парк Нумто расположен на севере Ханты-Мансийского автономного округа в районе истоков рек Казым и Надым. Территорию парка отличает высокое разнообразие доминирующих здесь болотных ландшафтов, среди которых встречаются плоскобугристые и крупнобугристые комплексные мерзлотные болота, олиготрофные болота, в том числе грядово-мочажинные и грядово-озерковые, мезотрофные болота, а также эвтрофные болота, приуроченные преимущественно к речным поймам, при этом болота чередуются с многочисленными озерами (Шалатонов, Московченко, 2007; Валеева и др., 2008).

В этом ряду особое место занимает обследованный нами в августе 2010 г. один из самых крупных хасыреев¹ Ай-Надымтыйлор, расположенный в центральной части природного парка Нумто и занимающий крайнюю южную позицию среди этих ландшафтов. Гидрологически он связан с системой озер и водотоков, относящейся к бассейну р. Надым. Площадь хасырея составляет около 1380 га, он имеет форму неправильного овала, вытянутого в субширотном простирании. Изучение космических снимков высокого разрешения «QuickBird» показывает, что присутствующие в районе исследования хасыреи имеют сходные характеристики изображения, позволяющие рассматривать хасырей Ай-Надымтыйлор в качестве ключевого участка.

Особенностью хасыреев по сравнению с другими ландшафтами криолитозоны Западной Сибири является высокая сложность и динамичность их фито-

ценотической структуры. По мнению А.И. Белякова (1998), это объясняется промежуточным положением хасырейного типа местности в эволюционно-генетических рядах между озерно-болотным и холмистоувалистым типами, причем переход из первого типа в хасырейный обусловлен новейшими тектоническими движениями, приводящими к постепенному поднятию территории и спуску озер. В соответствии с этим подходом дальнейший переход хасыреев в холмистоувалистый тип является результатом зарастания и промерзания озерных котловин, в результате чего на их месте образуются плоские бугристые торфяники, а происходящие при этом тектонические процессы способствуют дальнейшему постепенному поднятию территории.

Основная цель настоящей работы – выявление специфики болотообразовательного процесса в хасыреях в природно-климатических условиях северотаежной подзоны Западной Сибири.

Для характеристики трофности болот выявленные виды растений ранжировали по группам богатства почв. Сосудистые растения распределяли по группам в соответствии со ступенями шкалы, предложенной Л.Г. Раменским (Раменский и др., 1956): 1–3 – олиготрофы (особо бедные), 4–6 – мезотрофы (бедные), более 7 – эвтрофы (небогатые и довольно богатые). Распределение по группам трофности мхов, печеночников и лишайников проведено на основании опубликованных данных (Раменский и др., 1956; Аболин, 1968; Савич-Любицкая, Смирнова,

¹Хасырей – естественным образом спущенное озеро.

1968; Шляков, 1979–1982; Düll, 1992; Игнатов, Игнатова, 2003, 2004; Булохов, 2004 и др.), а также собственных наблюдений авторов. Следует отметить, что отнесение видов к экологическим группам не исключает, что некоторые из них могут иметь переходный между выделенными группами характер.

На территории, окружающей хасырей, преобладают комплексные плоскобугристые болота, массивы которых подходят непосредственно к береговой линии спущенного озера. Комплексы представляют собой чередование плоских торфяных бугров с обводненными тальми мочажинами (ерсеями), причем площадь бугров превышает площадь мочажин. На поверхности бугров выражен нанорельеф: средняя высота кочек 20 см, максимальная 50 см. Глубина залегания многолетней мерзлоты на буграх составляет 30–50 см. На буграх в травяно-кустарничковом ярусе господствуют *Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*, *Betula nana*, *Rubus chamaemorus* (табл. 1). В напочвенном покрове бугров соотношение мхов и лишайников сильно варьирует. Местами доминирует *Sphagnum fuscum*, в то время как значительные площади бугров покрыты лишайниками (табл. 2). Древесная растительность на буграх либо отсутствует, либо представлена отдельными деревьями: *Pinus sylvestris* (1,3–1,6 м, редко до 3 м высотой), *P. sibirica* (0,4 м). В ерсеях поселяются *Carex limosa*, *C. rotundata*, *Eriophorum angustifolium*, *E. russeolum*, по краям некоторых из них обильно произрастают *Andromeda polifolia*, *Chamaedaphne calyculata*, *Trichophorum caespitosum*. Моховой ярус образует покрытие 30–100%, сформированное в центральных частях преимущественно *Sphagnum lindbergii*. На примыкающих к буграм повышенных участках мочажин названный вид уступает доминирующую роль *Sphagnum balticum*, *S. compactum*.

Котловину бывшего озера обрамляет береговой вал высотой 0,5–1,5 м и шириной от 3 до 10 м, состоящий из торфа мощностью до 50 см, подстилаемого песчаными отложениями. Вал занят сообществами с древесным ярусом преимущественно из *Betula alba* (сомкнутость крон 0,5–0,6), на отдельных участках с участием *Pinus sylvestris*. Высота деревьев до 4–5 м, диаметр – до 12–15 см (редко до 19 см). Рассеянно отмечается подрост (в основном березы) до 2,0–2,5 м высотой. Травяно-кустарничковый ярус отличает довольно высокое покрытие (до 60–70%), значительная высота (до 50 см и более), доминируют *Andromeda polifolia*, *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *Rubus chamaemorus*. В моховом ярусе преобладает *Sphagnum fuscum*, по склонам вала, а также по микропони-

жениям на вершине вала встречаются *Sphagnum compactum*, *S. rubellum*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *Mylia anomala*.

Местообитания, возникшие на месте озерного дна, дифференцированы по высотным уровням и, соответственно, по гидрологическим условиям, что и обусловило разнообразие формирующегося в хасырее растительного покрова, причем экогенетические ряды образуются на сравнительно небольшом градиенте высот, не превышающем 1 м. В связи с этим обращает на себя внимание весьма невысокая контрастность почвенного покрова. Почти на всем простирании свободной от воды территории хасырея он представлен болотными слаборазвитыми (торфянисто)-глеевыми почвами. Профиль почвы состоит из поверхностного, не имеющего сплошного простирания маломощного органогенного, как правило, торфяного горизонта, подстилаемого песчаным глеевым горизонтом. Хотя мощность органогенного горизонта и увеличивается в ряду от обводненных эвтрофных к дренированным мезо-олиготрофным биогеоценозам, крайне невысокий промежуток ее значений, составляющий всего около 10 см (за исключением кочек и микроград), свидетельствует о высокой динамике смены сукцессионных стадий. Понижение трофности болот в указанном ряду прослеживается по соотношениям видов, относящихся к соответствующим экологическим группам богатства почвы (табл. 1, 2).

На наиболее низких гипсометрических отметках, присущих центральной части котловины, сохранилась водная поверхность, представленная отдельными озерами (их площадь составляет около половины территории хасырея). Здесь обильны гидатофиты – *Potamogeton alpinus*, *P. gramineus*, *Utricularia intermedia*, ближе к береговой линии, на отмелях, они сменяются гелофитами – *Eleocharis palustris*, *Hippuris vulgaris*, *Sparganium angustifolium*. По береговой линии озер разрастаются *Carex aquatilis*, *C. rostrata*, *Equisetum fluviatile*, *Eriophorum angustifolium*, *Menyanthes trifoliata*. Местами прибрежные заросли формируют моноценозы *Arctophila fulva*.

Приозерные участки отличает высокая трофность растительности. Здесь формируются осоковые, осоково-пушицевые, разнотравно-пушицево-осоковые болота с относительно невысоким проективным покрытием (до 25–30%), причем зеркало почвенно-грунтовых вод находится либо у самой поверхности, либо несколько выше нее. На наиболее обводненных участках растительный покров формируют *Carex rostrata*, *Eriophorum angustifolium*, по линиям стекания к ним примешиваются *Calla palustris*, *Comarum*

Продолжение табл. 1

Группа \ Вид	1	2	3	4	4а	5	6	7	8	9	10
Эвтрофные виды											
<i>Calamagrostis langsdorffii</i> (Link) Trin.						д					
<i>C. neglecta</i> (Ehrh.) Gaertn.						+					
<i>Calla palustris</i> L.				+							
<i>Carex aquatilis</i> Wahlenb.			д			д	д	д			+
<i>C. rostrata</i> Stokes			д	д		д	+			+	
<i>Cicuta virosa</i> L.			+			+					
<i>Comarum palustre</i> L.				+	+	+	+				
<i>Eleocharis palustris</i> (L.) Roem. et Schult.		д									
<i>Equisetum fluviatile</i> L.			д			+					
<i>Eriophorum angustifolium</i> Honck.			д	д	д	д	д	+		+	
<i>Galium trifidum</i> L.						+					
<i>Hippuris vulgaris</i> L.		+									
<i>Naumburgia thyrsiflora</i> Reichenb.						+					
<i>Pedicularis palustris</i> L.						+					
<i>Salix lapponum</i> L.						д	+	+			
Виды неопределенной трофности											
<i>Arctophila fulva</i> (Trin.) Anderss.			д								
<i>Carex rotundata</i> Wahlenb.							+	+		д	
<i>Lycopodiella inundata</i> (L.) Holub					д			+			
<i>Pinus sibirica</i> Du Tour.									+		
<i>Potamogeton alpinus</i> Balb.	д										
<i>P. gramineus</i> L.	д										
<i>Sparganium angustifolium</i> Michx.		+									

Примечание: 1 – водные гидатофитные сообщества, 2 – гелофитные сообщества отмелей, 3 – прибрежные водноосоковые и арктофиловые болота, 4 – эвтрофные осоковые, осоково-пушицевые и травяно-пушицево-осоковые болота, 4а – плаунковые и плаунково-пушицевые болота, 5 – эвтрофные пушицево-осоковые, вейниковые и ивово-пушицево-осоково-сфагновые болота, 6 – мезотрофные кустарничково-осоково-пушицево-сфагновые болота, 7 – мезо-олиготрофные сосново-березово-осоково-кустарничково-сфагновые болота, 8 – бугры плоскобугристых комплексов, 9 – ерсеи плоскобугристых комплексов, 10 – сообщества берегового вала бывшего озера, д – доминанты (содоминанты), «+» – виды с незначительным обилием.

palustre, *Menyanthes trifoliata*, отмечаются пятна *Lep-
todictyum riparium*.

К сохранившимся водоемам примыкают территории, заливаемые преимущественно в период весенне-летнего половодья. Условия увлажнения здесь сильно варьируют на участках, где отчетливо выра-

жены микроповышения. Общее проективное покрытие в таких местообитаниях колеблется от 20–25 до 70%, местами наблюдается формирование мохового покрова. В некоторых случаях к доминирующим в понижениях *Carex aquatilis* (вид нередко образует кочки), *C. rostrata*, *Equisetum fluviatile*, *Eriopho-*

Таблица 2

**Распределение видов мхов, печеночников и лишайников по трофности в
экогенетическом ряду болотных ландшафтов хасырея**

Вид \ Группа	1	2	3	4	4a	5	6	7	8	9	10
Олиготрофные виды											
<i>Alectoria ochroleuca</i> (Hoffm.) Massal.									+		
<i>Allocetraria cucullata</i> (Bellardi) Randl. et Saag.									+		
<i>Cetraria islandica</i> (L.) Ach.									+		
<i>C. laevigata</i> Rassad									+		
<i>Cladonia arbuscula</i> (Wallr.) Hale et Culb.								+			
<i>C. crispata</i> (Ach.) Flot.								+			
<i>C. deformis</i> (L.) Hoffm.									+		
<i>C. maxima</i> (Asah.) Ahti									+		
<i>C. mitis</i> Sandst.								+			
<i>C. pyxidata</i> (L.) Hoffm.									+		
<i>C. rangiferina</i> (L.) Web.								+	д		
<i>C. stellaris</i> (Opiz) Pouzar et Vězda									+		
<i>C. subfurcata</i> (Nyl.) Arnold									+		
<i>C. sulphurina</i> (Michx.) Fr.								+			
<i>Cladopodiella fluitans</i> (Nees) H. Buch					д	+	+	д		+	
<i>Icmadophila ericetorum</i> (L.) Zahlbr.									+		
<i>Mylia anomala</i> (Hook.) Gray					+		+	+			+
<i>Polytrichum strictum</i> Brid.							+				
<i>Sphagnum balticum</i> (Russow) C.E.O.Jensen									+	+	
<i>S. fuscum</i> (Schimp.) H. Klinggr.							д	д	д		д
<i>S. rubellum</i> Wilson							д	+			+
Мезотрофные виды											
<i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwägr.							+				
<i>Dicranum fuscescens</i> Turner								+			
<i>D. polysetum</i> Sw.											+
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.					+			д	+		+
<i>Polytrichastrum longisetum</i> (Sw. ex Brid.) G.L. Sm.						+	+	+			
<i>Polytrichum commune</i> Hedw.						+					
<i>Sphagnum capillifolium</i> (Ehrh.) Hedw.					+		д	+	+		
<i>S. compactum</i> Lam. & DC.					+	+	+	д	+	+	+
<i>S. fallax</i> (H. Klinggr.) H. Klinggr.							+				

Продолжение табл. 2

Группа	1	2	3	4	4а	5	6	7	8	9	10
Вид											
<i>S. fimbriatum</i> Wilson						д	д		+	+	
<i>S. lindbergii</i> Schimp.							д			+	
<i>S. riparium</i> Ångstr.							+			+	
Эвтрофные виды											
<i>Drepanocladus sendtneri</i> (Schimp. ex H. Müll) Warnst.							+		+	+	
<i>Hygroamblystegium humile</i> (P. Beauv.) Vanderp., Goffinet & Hedenäs							+				
<i>Leptodictyum riparium</i> (Hedw.) Warnst.				+							
<i>Scapania paludosa</i> (Müll. Frieb.) Müll. Frieb.							+				
<i>Sphagnum teres</i> (Schimp.) Ångstr.								+	д		

Примечание: обозначения см. в табл. 1.

rum angustifolium примешиваются весьма обильный *Comarum palustre* и, значительно реже, *Naumburgia thyrsoiflora*. На микроповышениях отмечаются куртины вейников – *Calamagrostis langsdorffii*, *C. neglecta*, заросли *Salix lapponum* высотой до 70–80 см, обычны отдельные экземпляры *Betula alba* высотой до 3,5 м. Здесь также поселяются *Betula nana*, *Carex chordorrhiza*, *Galium trifidum* и *Pedicularis palustris*. Мхи (*Sphagnum compactum*, *S. fimbriatum*, *Polytrichum commune*, *Polytrichastrum longisetum*) приурочены преимущественно к верхушкам кочек. Покрытие мхов увеличивается на более дренированных участках, достигая там 50–60%. Нередко в моховой покров среди перечисленных видов внедряется *Cladopodiella fluitans*.

Переход к более высоким гипсометрическим уровням выявляется по мезотрофным группировкам растительности. Вышеперечисленные пушицево-осоковые ассоциации постепенно уступают место кустарничково-осоково-пушицево-сфагновым сообществам (с общим покрытием травяно-кустарничкового яруса до 30–40%), приуроченным к участкам, где вследствие торфонакопления формируется болотный микрорельеф в виде кочек и микрогряд высотой около 15 см и занимающих до 30% площади фитоценоза, разделенных небольшими мочажинами до 1–2 м в длину и ширину. В обводненных понижениях доминирует *Carex chordorrhiza*, к ней примешиваются *Carex rostrata*, *Eriophorum angustifolium*, *E. russeolum*, покрытие которых заметно увеличивается

у оснований, а также в нижних частях склонов кочек и микрогряд. На положительных формах микрорельефа растительность формируется такими видами, как *Carex aquatilis* (наиболее обильна), *C. chordorrhiza*, *C. paupercula*, *C. rotundata*, *Eriophorum angustifolium*, *E. russeolum*; на вершинах кочек обычны *Andromeda polifolia*, *Oxycoccus palustris*. Покрытие мохового яруса сильно варьирует: в обводненных понижениях, расположенных между кочками, оно составляет 5–10%, преобладают *Hygroamblystegium humile*, *Scapania paludosa*, *Sphagnum lindbergii*. На микрогрядах и кочках покрытие мхов достигает 100%, а роль доминантов переходит к *Sphagnum capillifolium* и *S. fimbriatum*; по склонам к ним примешиваются *Drepanocladus sendtneri* и *Sphagnum lindbergii*; в ковер сфагновых мхов внедряется *Mylia anomala*.

На более дренированных участках с менее выраженным нанорельефом формирующиеся мезотрофные болота имеют несколько иной характер. Появляющийся здесь древесный ярус представлен редкостойной *Betula alba* пониженной жизненности, высотой до 2,0–2,5 м, а кустарниковый – единичными экземплярами *Salix lapponum* высотой до 0,4–0,7 м. Разреженный травяно-кустарничковый ярус с проективным покрытием 15–20% образуют главным образом *Andromeda polifolia*, *Betula nana*, *Carex chordorrhiza*. Моховой ярус со степенью покрытия до 90% на редких микроповышениях (до 5–10 см высотой) формируется *Sphagnum fuscum*, *Polytrichastrum longisetum*, *Drepanocladus sendtneri*; по пониженным местообита-

ниям преобладает *Sphagnum lindbergii*, существенна роль *Sphagnum rubellum*, *Cladopodiella fluitans*.

Наиболее высокие поверхности хасырея представлены крупными облесенными гривами, образующими вкрапления в фоновые мезотрофные болота, и грядово-мочажинными комплексами, примыкающими к береговому валу.

В целом растительность крупных грив носит мезо-олиготрофный характер. Древесный ярус образован *Betula alba* и *Pinus sylvestris*, причем по мере уменьшения влажности доля *Pinus sylvestris* в древостое возрастает, единичными экземплярами появляется *Larix sibirica*. На наиболее дренированных местообитаниях высота деревьев достигает 7 м при диаметре ствола до 10–13 см. Сомкнутость крон соответственно варьирует от 0,1 до 0,3. Редкий подрост представлен *Pinus sylvestris* и *Betula alba* высотой до 2 м и диаметром до 1,5 см. Изредка встречаются единичные экземпляры *Salix lapponum* высотой около 40–60 см. Значительная часть площади дренированных участков осложнена кочками высотой до 40–50 см, в основном приуроченными к приствольным повышениям, местами кочки сливаются в небольшие гряды. На дренированных участках наивысших геоморфологических отметок с наиболее развитым моховым покровом преобладают вересковые кустарнички, уступающие доминирующую роль осокам и пушицам на более низких уровнях. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса колеблется в пределах 40–60%, доминируют *Andromeda polifolia*, *Betula nana*, *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, рассеянно встречаются *Carex globularis*, *C. paupercula*, *C. rotundata*, *Chamaedaphne calyculata*, *Empetrum nigrum*, *Eriophorum russeolum*, *Oxycoccus palustris*, *O. microcarpus*, *Vaccinium vitis-idaea*, виды *Drosera*. Из эвтрофных видов отмечены *Carex aquatilis*, *Eriophorum angustifolium*. Моховой покров по кочкам и микрогрядам образуют *Sphagnum fuscum* с другими содоминантами (табл. 2). На верхушках кочек поселяются лишайники.

На повышенной части, примыкающей к береговому валу хасырея, отмечается более выраженная дифференциация микрорельефа – на невысокие гряды (до 30–40 см в высоту при ширине до 2–3 м) и мочажины (в среднем до 10–15 м в поперечнике). Растительность гряд в целом сходна с описанной выше растительностью грив. В то же время мочажины зарастают преимущественно *Trichophorum caespitosum* с примесью других видов, в частности, *Lycopodiella inundata*. По мочажинам рассеянно расселяется подрост *Betula alba* до 0,4–0,5 м высотой. Моховой

ярус разрежен и формируется *Cladopodiella fluitans* и *Sphagnum compactum*.

Большим своеобразием отличаются участки дна бывшего озера, по-видимому, лишь недавно перешедшие в режим наземных местообитаний, но вместе с тем не проходящие стадии эвтрофных осоковых болот. Здесь пионерами зарастания выступают *Lycopodiella inundata* и *Eriophorum angustifolium*. Возможно, появлению этих сообществ, по крайней мере, на наиболее низких гипсометрических уровнях, предшествует короткая стадия, в течение которой на песчаном донном субстрате сохраняется *Utricularia intermedia*, единичные экземпляры которой наблюдались нами недалеко от уреза воды оставшихся водоемов. Важно подчеркнуть, что *Lycopodiella inundata* – вид, включенный в Красную книгу Ханты-Мансийского автономного округа – Югры и считающийся редким для парка Нумто (Глазунов, 2005). На территории хасырея Ай-Надымтыйлор этот вид встречается довольно часто, местами образуя монодоминантные ассоциации. Даже на конечной сукцессионной стадии выделенного нами ряда хасырея Ай-Надымтыйлор участие *Lycopodiella inundata*, как было отмечено, сохраняется в виде экологического реликта.

Таким образом, описанные растительные сообщества хасырея Ай-Надымтыйлор образуют сукцессионный (экогенетический) ряд от эвтрофных до мезо-олиготрофных болот, причем мезо-олиготрофная стадия достигается уже при мощности торфа от 10 до 30 см (рисунок). Такое течение болотообразовательного процесса характерно для олиготрофных болот северотаежной подзоны Западной Сибири, развитие которых по олиготрофному типу на бедных песчаных субстратах прослеживается в стратиграфических разрезах уже на начальных фазах торфонакопления, а короткая эвтрофная стадия отличается господством осок (в частности, *Carex rostrata*, *C. lasiocarpa*, отмеченных и нами) и пушиц (Лисс и др., 2001). Вместе с тем основная толща мерзлых бугров плоскобугристых комплексов, наоборот, сложена низинным торфом, что не отвечает предположению об эволюции болот хасырея в плоскобугристые. На малую вероятность подобного эволюционного тренда указывает и резкое замедление в последние годы в условиях потепления климата западно-сибирской субарктики процесса формирования мерзлых болот на фоне их ускоренной деградации (Кирпотин и др., 2007). Скорее, по нашему мнению, развитие болот хасырея возможно в направлении формирования олиготрофных грядово-мочажинных болот, тем более, что они весьма характерны для ландшафтов центра северотаеж-



Экогенетический ряд болотных биогеоценозов в котловине хасырея Ай-Надымтылор

ной подзоны, в том числе и территории парка Нумто, примыкающей к рассматриваемому району с юга.

В заключение необходимо отметить, что динамичное развитие болотообразовательного процесса в хасырее, географическое положение на стыке тундрово-болотных и таежных экосистем в климатических условиях северотаежной подзоны обуславливают значительное флористическое разнообразие изученной территории. С одной стороны, сюда проникают тундровые элементы (*Carex rotundata*, *Arctophila fulva*, *Alectoria ochroleuca*) на фоне сохранения набора видов, свойственных ландшафтам бореальных болот, с другой стороны, отмечены виды, заселяющие незадернованные и слабооторфованные почвы, в том числе, *Lycopodiella inundata*.

Выводы

1. Растительные сообщества хасырея Ай-Надымтылор образуют экогенетический ряд болотообразования на озерных песчаных отложениях, проявляющийся на незначительном градиенте высот (до 1 м) и достигающий мезо-олиготрофной

стадии развития. Котловина хасырея обрамляется береговым валом с сосново-березово-кустарничково-сфагновой растительностью и как бы вложена в массивы мерзлотных плоскобугристых болотных комплексов.

2. На начальных стадиях сукцессии после перехода донного ландшафта в наземное развитие пионерными сообществами выступают на наиболее пониженных поверхностях осоковые и пушицево-осоковые фитоценозы, на более высоких гипсометрических уровнях – фитоценозы с доминированием *Lycopodiella inundata*.

3. Развитие болот хасырея, по-видимому, идет в направлении формирования олиготрофных грядово-мочажинных комплексов в соответствии с климатическими условиями северотаежной подзоны Западной Сибири.

4. Специфические природные условия, переходные между тундровыми и бореальными ландшафтами, и высокая динамика растительного покрова в хасырее обуславливают значительное для региона флористическое разнообразие. Всего на обсле-

дованной территории выявлены 51 вид сосудистых растений, 23 вида мхов и печеночников, 15 видов лишайников.

Авторы выражают благодарность доценту кафедры геоботаники биологического факультета МГУ Н.А. Березиной за советы в процессе написания рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аболинь А.А.* Листостебельные мхи Латвийской ССР. Рига, 1968. 329 с.
- Беляков А.И.* Модель развития болот севера Западной Сибири при хозяйственном освоении территории // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 5. География. 1998. № 3. С. 43–48.
- Булохов А.Д.* Фитоиндикация и ее практическое применение. Брянск, 2004. 244 с.
- Валева Э.И., Московченко Д.В., Арефьев С.П.* Природный комплекс парка Нумто. Новосибирск, 2008. 280 с.
- Глазунов В.А.* Флора природного парка Нумто (Белоярский район, Ханты-Мансийский автономный округ) // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2005. № 6. С. 3–15.
- Игнатов М.С., Игнатова Е.А.* Флора мхов средней части Европейской России. Т. 1. М. 2003. С. 1–608. Т.2. М. 2004. С. 612–960.
- Кирпотин С.Н., Полищук Ю.М., Брыксина Н.А., Днепровская В.П.* Динамика площадей термокарстовых озер как индикатор климатических изменений (по данным наземного и космического мониторинга) // Торфяники Западной Сибири и цикл углерода: прошлое и настоящее. Мат-лы II Междунар. полевого симпозиума. Томск, 2007. С. 29–32.
- Лисс О.Л., Абрамова Л.И., Аветов Н.А. и др.* Болотные системы Западной Сибири и их природоохранное значение. Тула, 2001. 584 с.
- Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А.* Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 472 с.
- Савич-Любицкая Л.И., Смирнова З.Н.* Определитель сфагновых мхов СССР. Л., 1968. 112 с.
- Шалатонов Е.Н., Московченко Д.В.* Типология и динамика болотных экосистем северной тайги Западной Сибири в условиях воздействия нефтегазового комплекса (на примере природного парка Нумто) // Сибирский экологический журнал. 2007. № 6. С. 933–943.
- Шляков Р.Н.* Печеночные мхи севера СССР. Вып. 2. Л., 1979. 191 с.; Вып. 4. Л. 1981. 221 с.; Вып. 5. 1982. 196 с.
- Düll Ruprecht.* Zeigerwerte von Laub- und Lebermoosen // Scripta Geobotanica, XVIII. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Göttingen. 1992. S. 175–213.

Поступила в редакцию 31.01.12

WETLANDS FORMED ON THE FORMER AI-NADYMTIYLOR LAKE BED (NUMTO NATURE PARK, KHANTY-MANSI AUTONOMOUS OKRUG)

E.A. Shishkonakova, L.I. Abramova, N.A. Avetov, T.Y. Tolpysheva, N.K. Shvedchikova

Wetlands of the former Ai-Nadymtiylor lake bed (Numto Nature Park, Khanty-Mansi Autonomous Okrug, West Siberia) form an ecogenetic series from eutrophic to meso-oligotrophic communities. These wetlands evolve apparently to bogs of oligotrophic ridge-hollow type. High vegetation dynamics, presence of bare (free of turf and peat) bottom soil, and penetration of tundra elements are the main driving factors of high floristic diversity of the former lake bed and adjacent area.

Key words: Numto nature park (West Siberia), wetlands ecogenetic series, former lake bed, floristic diversity.

Сведения об авторах: *Шшиконова Екатерина Анатольевна* – ст. науч. сотр. Почвенного института им. В.В. Докучаева, отдел агроэкологической оценки почв, канд. геогр. наук (3005k@mail.ru); *Аветов Николай Андреевич* – ст. науч. сотр. кафедры географии почв факультета почвоведения МГУ, канд. биол. наук (awetowna@mail.ru); *Абрамова Людмила Ивановна* – доцент кафедры геоботаники биологического факультета МГУ, канд. биол. наук (sphagnum@list.ru); *Толпышева Татьяна Юрьевна* – вед. науч. сотр. кафедры микологии и альгологии биологического факультета МГУ, докт. биол. наук (tolpysheva@mail.ru); *Шведчикова Наталья Константиновна* – науч. сотр. кафедры геоботаники биологического факультета МГУ, канд. биол. наук.

УДК 582.475.4: 581.451

МОРФОЛОГИЯ ЗЕЛЕННЫХ ЛИСТЬЕВ БРАХИБЛАСТОВ СОСНЫ КРЕМПФА – *PINUS KREMPFII* LECOMTE (PINACEAE)

А.Г. Платонова, В.Р. Филин

Изучена морфология и анатомия зеленых листьев сосны Кремпфа, собранных в Южном Вьетнаме. Результаты наших наблюдений и анализ литературных данных не позволяют согласиться с Л.В. Орловой и Л.В. Аверьяновым (2004) в том, что: 1) сосне Кремпфа и видам *Keteleeria*, в отличие от других сосновых, свойственны диморфные зеленые листья брахибластов; 2) эти листья обладают сетью поперечных анастомозирующих жилок; 3) наиболее близким предком сосны Кремпфа является мезозойский *Pityophyllum (Pityocladus) longifolius* Möller; 4) сосну Кремпфа следует выделять в качестве самостоятельного рода *Ducampopinus* A.Chev. Морфолого-анатомические особенности строения пластинки зеленых листьев и характер распределения устьиц на их поверхности позволяют говорить о наличии у сосны Кремпфа теневых и световых листьев, а также листьев переходного типа, что свойственно многим древесным растениям.

Ключевые слова: сосна Кремпфа, брахибласт, лист, Вьетнам.

При описании нового, эндемичного для Южного Вьетнама вида сосны – *Pinus krempfii* Lecomte, А. Леконт отметил свойственные этому виду необычные для сосен тонкие и плоские зеленые листья брахибластов. При длине 3–4 см и ширине 1,5–2,0 мм эти расположенные на брахибластах по два листа достигали в области средней жилки всего 0,3–0,4 мм в толщину (Lecomte, 1921). Обнаружив у собранных М. Пуаленом растений еще более относительно тонкие листья, имеющие при такой же примерно толщине ширину 4–5 мм, А. Леконт описал новую разновидность *P. krempfii* – var. *poilanei* Lecomte (Lecomte, 1924). Изучив расположение устьиц на листьях этого растения, А. Леконт отметил, что один широкий лист брахибласта var. *poilanei* – гипостоматический, другой, того же самого брахибласта, – эпистоматический, а узкие листья типичной разновидности сосны Кремпфа – амфистоматические (Lecomte, 1924). Позже, получив материал от А. Леконта, это подтвердил и шведский палеоботаник Р. Флорин (Florin, 1931). Но помимо этих двух типов, указанных А. Леконтом, он отметил неравномерное расположение устьиц на поверхности амфистоматических листьев и обнаружил также, что один из листьев брахибласта бывает амфистоматическим, а другой – эпистоматическим. Но совсем недавно С. Икерт-Бонд сообщила, что ювенильные и взрослые листья сосны Кремпфа амфистоматические (Ickert-Bond, 2000). Морфология листьев и ряд других необычных для сосен признаков *P. krempfii* послушали О. Шевалье основанием для выделения

нового рода *Ducampopinus* A. Chev. (Chevalier, 1944). Впоследствии у собранного М. Пуаленом образца, переданного по обмену из Парижского музея естественной истории в Британский музей, где он долгое время хранился среди образцов *Podocarpus* с этикеткой «*Podocarpus neriifolius?*», были обнаружены еще более длинные, широкие и относительно тонкие гипостоматические листья: при длине до 14 см и ширине до 7 мм они достигали в области жилки 0,4 мм в толщину (Buchholz, 1955). Дж. Бухгольц предположил, что растение с такими листьями обитало в густой тени. Л.В. Орлова и Л.В. Аверьянов (2004), приводя данные своих наблюдений по *P. krempfii*, в числе особенностей, свойственных среди сосновых листьям только этого растения и видам *Keteleeria*, отмечают листовую диморфизм и поперечные анастомозирующие жилки. Что касается устьиц, то в работе этих авторов на с. 35 написано, что устьица располагаются на верхней, а на с. 36 – на нижней стороне листьев. Критически проанализировав приводимые в литературе данные по анатомии и морфологии сосны Кремпфа и других сосновых, эти авторы приходят к выводу о том, что этот вид, представляющий собой близкий к *Pinus* и *Keteleeria* таксон, следует признать в ранге самостоятельного рода *Ducampopinus*, к которому может быть наиболее близок *Pityophyllum (Pityocladus) longifolius* Möller из нижнемезозойских отложений Швеции. Предложив ключ для определения *Ducampopinus* и родов ближайшего родства сем. Pinaceae (*Pinus* и *Keteleeria*) по признакам морфологии листьев, Л.В. Орлова и Л.В. Аверьянов выразили

надежду, что дальнейшие исследования и анализ новых признаков вегетативных и генеративных органов данного растения подтвердят высказанную ими точку зрения относительно систематического положения сосны Кремпфа.

Получив возможность собрать побеги сосны Кремпфа в природе, мы поставили перед собой цель выяснить, в чем причина имеющихся в литературе противоречивых данных относительно расположения устьиц на ее листьях. Это важно прежде всего потому, что распределение устьиц, как правило, тесно связано с особенностями водного режима растения, и решение поставленной задачи позволит лучше понять экологию этого редкого вида, получившего статус VU A1 (уязвимый вид) (IUCN Red list ..., 2011). Выяснив экологические потребности вида, можно предложить меры, направленные на его охрану. Имеющийся в нашем распоряжении материал также позволяет ответить на вопрос: действительно ли листья сосны Кремпфа обладают теми признаками, которые, как полагают Л.В. Орлова и Л.В. Аверьянов (2004), настолько выделяют этот вид среди других сосен, что его целесообразно рассматривать в качестве самостоятельного рода *Dicamporinus*? В данном сообщении мы не будем подробно останавливаться на анатомическом строении и микроморфологии листьев сосны Кремпфа и ограничимся лишь описанием их макроморфологии.

Материал и методы

Побеги молодых, растущих под пологом леса, и взрослых растений, зонтиковидная крона которых возвышается над пологом горного влажного тропического леса, были собраны в феврале–марте 2011 г. и в январе 2012 г. в Национальном парке Бидуп в северной части Южного Вьетнама. Материал фиксировали и хранили в этаноле (70°).

Фотографии листьев делали с помощью цифрового фотоаппарата «Panasonic DMC-FZ5». Срезы листьев делали бритвой от руки, на срезах проводили реакцию на лигнин (флороглюцин с соляной кислотой). Рисунки выполняли с помощью РА-1.

Результаты

Как и у других сосен, брахибласты сосны Кремпфа образуются в пазухах расположенных по спирали на оси ауксибласта чешуевидных листьев. Присмотрев около 20 брахибластов, мы установили, что

возникающие супротивно на верхушке брахибласта два зеленых листа¹ лежат не всегда в медианной по отношению к оси ауксибласта и кроющему листу брахибласта плоскости, как это изобразил А. Леконт (Lecomte, 1924).

Эти обращенные друг к другу своими адаксиальными сторонами листья первые этапы своего развития проходят, находясь в почке. Почка, достигнув около 5 мм в длину, имеет вид слегка сплюснутого в трансверсальной плоскости конуса, большую часть поверхности которого составляют два расположенных почти в той же плоскости килеватых предлиста, за которыми следуют пять чешуевидных листьев и зачатки двух зеленых листьев брахибласта. По мере роста брахибласта чешуевидные листья увеличиваются в размерах, становясь похожими на остро килеватые лодочки. При этом чешуи, расположенные выше на оси брахибласта, увеличиваются в размерах много больше, чем нижерасположенные, так что спустя некоторое время маленькая конусовидная почка преобразуется в уплощенный в трансверсальной плоскости своеобразный чехол длиной около 5 см, который при рассмотрении его со стороны ауксибласта или со стороны кроющего листа имеет яйцевидно-ланцетные очертания. И, хотя чешуевидные листья брахибласта сидят на его оси по спирали, внешне они кажутся расположенными двурядно, так как их кили противостоят сомкнутым краям подросших зеленых листьев. По мере роста и расхождения последних подобно лезвиям ножниц чехол раскрывается на две половинки, а когда зеленые листья практически полностью сформируются, он и вовсе опадает.

Молодые сосны Кремпфа (растущие в густой тени под пологом тропического леса деревья с диаметром ствола на высоте груди до 5 см при высоте до 6 м) и взрослые (с кроной, возвышающейся над пологом леса, и диаметром ствола на высоте груди до 2 м) заметно различаются между собой по ориентации в пространстве ауксибластов, величине их годовых приростов, по плотности расположения на них брахибластов, а также по величине, ориентации и продолжительности жизни листьев.

Редко расположенные мутовки боковых ветвей молодых деревьев отходят от ствола более или менее горизонтально, а расположенные по периферии кроны и далеко отстоящие один от другого ауксибласты характеризуются наличием довольно длинных (до 10 см) годовых приростов, в дистальной части которых

¹Хотя А. Госсан (Gausson, 1961) предложил называть хвоинки сосен псевдофиллами, мы в дальнейшем эти зеленые листья, по возможности, будем называть просто листьями.

сидят немногочисленные (2–5) брахибласты. Если принять, что у побегов сосны Кремпфа в течение года образуется лишь одна терминальная почка, то судя по рубцам от почечных чешуй, листья брахибластов этого вида живут до шести лет. Но не исключено, что ауксибласты сосны Кремпфа способны в течение года формировать не одну, а несколько терминальных почек, как это было отмечено для некоторых растущих в тропиках сосен (Крамер, Козловский, 1983), которым свойственно несколько (от двух до четырех) вспышек побегообразования в год. На это может указывать наличие в пределах одной ветки почек, находящихся на разных стадиях развития. К сожалению, мы не имели возможности провести длительные наблюдения над динамикой роста побегов этой сосны.

Листья брахибластов, формирующиеся на молодых растениях под пологом леса, имеют наибольшие для листьев сосны Кремпфа размеры, достигая 15 см в длину и 6 мм в ширину (рис. 1, а), при этом они являются наиболее тонкими. По отношению к свету их можно считать типичными теньевыми листьями. Несмотря на спиральное расположение брахибластов на оси ауксибласта, листья всех брахибластов одного годовичного прироста молодого дерева ориентированы более или менее горизонтально, но немного при этом поникают.

У подобранных под взрослыми деревьями двух крупных ветвей, оторванных, очевидно, сильным ветром от возвышающейся над пологом леса зонтико-видной кроны, ауксибласты обладают короткими (до 4 см в длину) годовичными приростами. Они часто ветвятся и тесно сближены между собой, а почти по всей

длине годовичного побега располагаются многочисленные (до 10 и более) брахибласты. Если учесть, что все почки у подобранных веток находились на одной стадии развития, можно предположить, что ауксибласты этих веток в течение года формируют лишь одну терминальную почку, а судя по рубцам от почечных чешуй, листья брахибластов этих ветвей живут не более двух лет. В надземной сфере дерева его листья конкурируют за воду и, испытывая водяной стресс, стареют быстрее (Крамер, Козловский, 1983). Двух-летний, а не шестилетний, как у молодых деревьев, срок жизни листьев брахибластов, расположенных на подобранных нами крупных ветвях, подтверждает наше предположение о том, что эти ветви располагались высоко в кроне дерева. Эти листья много короче (до 4–5 см в длину), уже и плотнее, по сравнению с листьями молодых сосен, живущих под пологом леса. Листья разных брахибластов в пределах одного ауксибласта не имеют четкой приуроченности к одной плоскости: они торчат в разные стороны и ориентированы косо вверх, что позволяет им занимать наиболее оптимальное для фотосинтеза положение относительно друг друга. У одной из ветвей листья чуть шире, чем у другой, и устьица у них располагаются так же, как и у типичных теньевых листьев (см. далее), в то время как более узкие листья другой ветви амфистоматические. Мы предполагаем, что амфистоматические листья развивались на ветке, находившейся на периферии кроны, и считаем эти листья по отношению к свету типичными световыми (рис. 1, з). Более широкие листья образовались на несколько затененной, приуроченной к глубине кроны ветке, и эти



Рис. 1. Зеленые листья брахибластов сосны Кремпфа: а – теньевые листья; б, в – листья переходного типа; з – световые листья

листья, учитывая расположение устьиц, мы считаем переходными между типичными световыми и типичными теневыми листьями (рис. 1, б, в).

Использование нами терминов «теновой лист», «световой лист» и «лист переходного типа» не означает, что морфогенез листа детерминирован в первую очередь количеством света. Не меньшую роль при этом, безусловно, играют и количество, и состав поступающих к зачаткам листьев питательных веществ, а также количество поступающей к ним и испаряемой ими воды. Если принять, что с увеличением возраста и высоты дерева объем его кроны также будет увеличиваться, как это имеет место у сосны Кремпфа, тогда не только увеличится длина пути, по которому растворы питательных веществ поступают к развивающимся зачаткам, и возрастут затраты воды на фотосинтез и транспирацию на растение в целом, но по мере увеличения числа листьев количество воды и питательных веществ, приходящееся на каждый развивающийся лист, будет относительно уменьшаться. Расположенные высоко в кроне зачатки листьев испытывают водный стресс, который, уменьшая тургор и растяжение образующихся при делении клеток, приводит к образованию более мелких клеток и, собственно, самих листьев. Фактически в морфологии и строении листьев, возникающих последовательно с увеличением высоты дерева сосны Кремпфа, прослеживаются те же закономерности, которые вскрыл В.Р. Заленский (1904) в строении листьев в пределах побега травянистых растений и которые впоследствии получили название «закон Заленского».

Как уже отмечено, листья одного брахибласта по мере своего роста расходятся подобно лезвиям ножиц, располагаясь практически в одной плоскости, в результате чего адаксиальная поверхность одного и абаксиальная поверхность другого листа оказываются обращенными в одну сторону. Механизм смещения листьев относительно друг друга пока не выяснен, но это происходит, очевидно, в результате неравномерного краевого роста листовой пластинки при ее основании, а если таковой рост свойствен и расположенным выше участкам пластинки, то наряду с прямыми линейно-ланцетными резко суженными в основании и постепенно сужающимися к верхушке, мелко- и редко-зубчатыми по краю листьями, возникают и серповидно изогнутые листья. Но пластинки типичных световых листьев и листьев переходного типа, как правило, не изгибаются и расходятся в меньшей степени, в результате чего эти листья больше перекрывают друг друга в основании, в то время как у типичных теневых листьев область перекрыва-

ния незначительна. Теневые листья одного брахибласта могут оставаться прямыми в средней части пластинки, могут изгибаться оба или только один из них, могут изгибаться наружу или внутрь по отношению к оси брахибласта, что приводит к появлению разных модификаций «ножиц». Типичные теневые листья плоские и слегка поникшие, а их края загнуты вниз, что несомненно способствует стеканию с них воды. Типичные световые листья плоско-выпуклые, с плоской адаксиальной и выпуклой абаксиальной поверхностями; листья переходного типа занимают и в этом отношении промежуточное положение (рис. 2).

Обладая сходным анатомическим строением, типичные теневые, типичные световые и листья переходного типа различаются по расположению устьиц. У типичных теневых листьев, которые, как отмечено ранее, располагаются горизонтально, немного при этом поникая, устьица в средней по длине части листа располагаются в 5–7 рядов по бокам от средней жилки на топографически нижней стороне листа, т.е. на адаксиальной стороне адаксиального листа и абаксиальной стороне абаксиального листа брахибласта.

Типичные световые листья амфистоматические, но у абаксиального листа многочисленные устьица в средней по длине части листа располагаются в 10–15 рядов по бокам от жилки на обеих поверхностях листа, в то время как на плоской адаксиальной поверхности адаксиального листа устьица располагаются в 10–15 рядов по бокам от жилки, а на выпуклой абаксиальной поверхности имеются, как правило, 1–2 прерывистых ряда устьиц, расположенных над средней жилкой. На небольших упавших со взрослых деревьев веточках с листьями более длинными, чем типичные световые, были обнаружены такие брахибласты, у которых на абаксиальной поверхности абаксиального листа устьиц вовсе не было. Как уже отмечено, листья переходного типа характеризуются таким же, что и теневые листья, расположением устьиц. В целом полученные нами данные подтверждают наблюдения А. Леконта (Lecomte, 1923) и Р. Флорина (Florin, 1931). Сведения, приведенные в работах других авторов (Орлова, Аверьянов, 2004; Buchholz, 1951; Ickert-Bond, 2000), обусловлены, очевидно, тем, что эти исследователи смотрели распределение устьиц лишь у одного из листьев брахибласта.

Объясняя расположение устьиц на теневых листьях – приуроченность их к адаксиальной поверхности адаксиального листа и абаксиальной поверхности абаксиального листа одного и того же брахибласта, Р. Флорин (Florin, 1931) видел причину этого своеобразия в том, что свет подавляет развитие

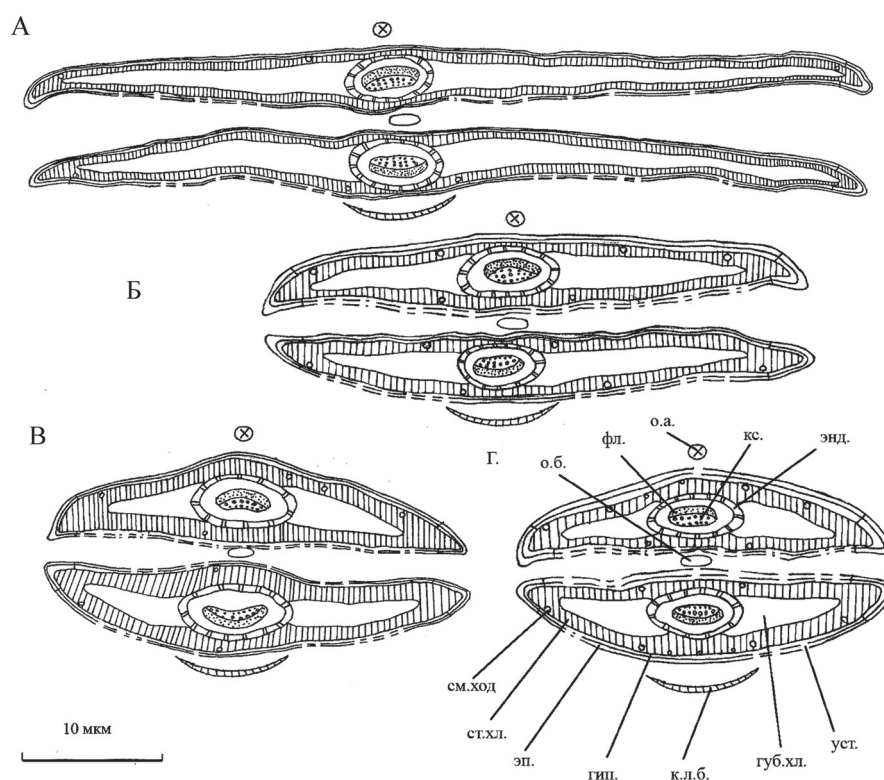


Рис. 2. Схемы поперечных срезов листьев сосны Кремпфа: А – теньевые листья; Б, В – листья переходного типа; Г – световые листья; гип. – гиподерма; губ.хл. – губчатая хлоренхима; к.л.б. – кроющий лист брахибласта; кс. – ксилема; о.а. – ось ауксибласта; о.б. – ось брахибласта; см.ход – смоляной ход; ст.хл. – столбчатая хлоренхима; уст. – устьице; фл. – флоэма; энд. – эндодерма; эп. – эпидерма

устьиц. К настоящему времени установлено (при изучении главным образом травянистых растений, в том числе и такого модельного объекта генетиков, как резушка Таля – *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.), что генетически контролируемое развитие материнских клеток устьичных меристематидов и их потомков протекает с учетом сигналов, поступающих не только от клеток самого растения, в том числе и клеток мезофилла, но и таких факторов внешней среды, как свет и концентрация CO_2 в воздухе, а мутации некоторых генов ведут к изменению как величины устьичного индекса, так и характера расположения устьиц (Sachs, 1979; Woodwardt, Kelly, 1995; Serna, Fenoll, 2000; Tang, Liang, 2000; Brownlee, 2001; Nadeu, Sack, 2002). Не подлежит сомнению, что на развитие устьиц влияют не только свет и CO_2 , но и другие экологические факторы, которые к тому же не остаются постоянными на протяжении жизни организма. В конечном счете, в ходе естественного отбора возникают листья с расположением устьиц, наиболее соответствующим условиям окружающей среды. Применительно к сосне Кремпфа эти приспособления у теньевых листьев выражаются, например, в том, что расположение

устьиц на их топографически нижней стороне исключает закупорку устьичного отверстия каплями воды. Не исключено, что и при большой площади эти листья мало транспирируют, подобно летним листьям сциофитных побегов медуницы неясной (*Pulmonaria obscura* Dum.), у которых устьица, в отличие от амфистоматических весенних небольших листьев гелиофитных побегов, расположены на нижней стороне и постоянно полузакрыты или совсем закрыты (Горышина, 1962).

Объем статьи не позволяет нам подробно остановиться на анатомической характеристике листьев сосны Кремпфа. Отметим лишь, что у типичных теньевых листьев наблюдается резкая дифференцировка хлоренхимы на дланевидно-палисадную и губчатую. Клетки губчатой хлоренхимы вытянуты в направлении от жилки к краям листа, из-за чего И. де Ферре назвала такую хлоренхиму трансверсальной тканью (Ferré, 1948), отметив, что отдельные клетки этой ткани обладают утолщенными одревесневшими оболочками. Из удлиненных клеток состоит и губчатая хлоренхима видов *Keteleeria* (Pant, Basu, 1977). Мы полагаем, что за поперечные анастомозирующие жилки

у листьев *Duscampopinus* и *Keteleeria* Л.В. Орловой и Л.В. Аверьяновым (2004) ошибочно были приняты именно длинные клетки губчатой хлоренхимы, которые на фоне разделяющих их межклетников при рассмотрении листа на просвет выглядят как темные полосы. У типичных световых листьев различие между типами хлоренхимы сглаживается, склерифицированные клетки встречаются повсюду, а число смоляных ходов, по сравнению с таковым у теневых листьев, увеличивается.

Л.В. Орлова и Л.В. Аверьянов (2004) полагают, что *Duscampopinus* и *Keteleeria* отличаются от других сосновых своими диморфными листьями, при этом они указывают, что листья того типа, что названы нами типичными теневыми, свойственны молодым побегам, а более узкие и короткие листья – старым побегам *Duscampopinus*. Однако, судя по приведенному в работе этих авторов описанию фитоценоза с сосной Кремпфа, под разновозрастными побегами они понимают побеги развивающихся в тени под пологом леса молодых деревьев и побеги взрослых деревьев и, таким образом, связывают диморфизм листьев с возрастом не побегов, а растений. С. Икерт-Бонд (Ikert-Bond, 2000) прямо называет широкие и длинные листья теневыми и ювенильными, противопоставляя им световые листья взрослых деревьев. Она, судя по всему, понимает ювенильное возрастное состояние очень широко, относя к ювенильным виргинильные, а к зрелым – генеративные особи. При этом ситуацию с листьями у сосны Кремпфа С. Икерт-Бонд почему-то сравнивает с анизотиллией, которую описал К. Гёбель (Göebel, 1928) у *Abies pectinata* (Lam.) DC. (теперь *A. alba* Mill), но описание К. Гёбелем анизотиллии у белой пихты не оставляет никаких сомнений в том, что под анизотиллией он понимал различие между листьями у одного и того же плагиотропного побега, т.е. так, как издавна понимают анизотиллию большинство ботаников (Schneider, 1905). Отрицать, что теневые листья свойственны молодым, а световые – взрослым деревьям сосны Кремпфа, конечно, не приходится, но чтобы быть уверенными в том, что признаки теневых листьев действительно обусловлены возрастом растения, а не являются примером модификационной, или индуцированной гетеротиллии, т.е. результатом развития зачатков листьев в тени, необходимо, выращивая из семян молодые деревца сосны Кремпфа на свету, показать, что виргинильные особи будут обладать именно такими листьями и что, когда растение вступит в генеративную фазу, на смену теневым придут световые листья. А пока те авторы, которые называют теневые листья ювениль-

ными (или молодыми), а световые – взрослыми, вряд ли имеют основание отождествлять их, например, с развивающимися на свету ювенильными и взрослыми листьями эвкалипта (*Eucalyptus*) или с листьями ювенильных стерильных и взрослых генеративных побегов плюща (*Hedera*). Кстати, результаты хроматографического анализа тканей и опытов по обрезке и обработке гибберелловой кислотой побегов плюща позволяют предполагать, что образование у него ювенильных и взрослых листьев обусловлено особенностями метаболизма верхушечных меристем, являющихся источником каких-то веществ, определяющих тип листа (Robbins, 1957a, 1957b; 1960).

Как было отмечено выше, у сосны Кремпфа наряду с типичными теневыми и типичными световыми листьями имеются листья переходного типа. Очевидно, листья переходного типа есть и у других древесных растений, у которых различают теневые и световые листья, не рассматривая наличие таких листьев как проявление гетеротиллии в узком смысле этого слова, т.е. как различие между листьями срединной формации (Горышина, 1979; Крамер, Козловский, 1983). Конечно, частным случаем гетеротиллии в узком смысле этого слова может быть и диморфизм листьев, имеющий место, например, у плагиотропных побегов анизотилльных видов *Selaginella*, у которых основная фотосинтезирующая ткань (эпидерма, состоящая из сосочкообразных клеток, содержащих одну крупную чашевидную пластиду) покрывает топографически верхнюю абаксиальную сторону мелких спинных и топографически верхнюю, но адаксиальную сторону крупных боковых, или брюшных листьев. Однако зачатки этих листьев находятся на верхушке побега в практически одинаковых условиях освещенности, поэтому прямое воздействие света на эти зачатки, по видимому, исключено, и анатомо-морфологические различия между спинными и боковыми листьями, как установлено, обусловлены особенностями гистогенеза (Dengler, 1980, 1983). Сезонный диморфизм или сезонная гетеротиллия свойственна медунице неясной (*Pulmonaria obscura* Dum.), у которой имеются резко различающиеся между собой по анатомо-морфологическим признакам и по физиологии теневые и световые листья, развивающиеся соответственно на проросте первого и второго года дициклического побега (Горышина, 1962). Диморфными листьями обладают и некоторые древесные растения, как покрытосеменные, так и голосеменные, но диморфизм листьев у них, насколько можно судить, не является следствием приспособления к разным условиям освещенности. Из древесных покрытосеменных диморфными зеле-

ными листьями обладает, например, осина обыкновенная (*Populus tremula* L.), у которой «типичные» для растения более или менее округлые листья возникают на брахибластах и в основании ауксибластов, а яйцевидно-треугольные заостренные листья либо появляются позже на тех же ауксибластах, либо развиваются на водяных побегах и корневых отпрысках. Не так ярко выражены анатомо-морфологические различия между двумя типами листьев у тополя волосистоплодного (*Populus trichocarpa* Torr. et Gray), обладающего брахибластами с так называемыми ранними листьями, гетерофилльными ауксибластами с ранними и поздними листьями и водяными побегами с поздними листьями. У этого вида (как, по-видимому, и у осины) различия между двумя типами листьев можно обнаружить уже в перезимовавших почках: ранние листочки в них обладают развитым черешком и пластинкой с заметными жилками, а поздние представлены еле развитыми листовыми примордиями (Critchfield, 1960). Наличие на верхушке брахибластов сосны Кремпфа всего двух листьев (не говоря уже о наличии листьев переходного типа) исключает существование у этого вида подобного диморфизма. Диморфизм листьев срединной формации отмечен у некоторых кипарисовых и ногоплодниковых, у которых различающиеся по морфологии листья располагаются на осях разных порядков ветвления или в пределах оси одного порядка ветвления (Денисова, Пилипенко, 1978; Муравьева, Борхвардт, 1978; Buchholz, Gray, 1948; Farjon, 2005). Что касается *Keteleeria*, которой, согласно Л.В. Орловой и Л.В. Аверьянову свойствен диморфизм срединных листьев, то наши наблюдения не подтверждают наличие листового диморфизма у этого растения, но свидетельствуют, скорее, о наличии световых и теневых листьев и листьев переходного типа, как это имеет место у многих хвойных.

Предположение Л.В. Орловой и Л.В. Аверьянова (2004) о том, что к современному *Ducampopinus* из ископаемых хвойных наиболее близок *Pityophyllum* (*Pityocladus*) *longifolius* Möller лишено оснований. Во-первых, *Pityophyllum* и *Pityocladus* – это разные морфотаксоны (Седова, Турутанова-Кетова, 1963; Мезозойские голосеменные..., 1980). Во-вторых, следует учесть, что брахибласт *Pityocladus longifolius* (Nathorst) Seward, изображение которого приводят Л.В. Орлова и Л.В. Аверьянов, несет не два, а восемь листьев типа *Pityophyllum longifolium* (Nathorst) Möller. В-третьих, не касаясь работ начала XX в., в которых охарактеризованы листья *P. longifolium* и вы-

сказаны некоторые соображения относительно их родства (Сьюорд, 1907; Томас, 1911; Seward, 1919), отметим, что позже, описывая этот вид из раннемеловых отложений Земли Франца-Иосифа, И.Н. Свешникова и Л.Ю. Буданцев (1969) отметили, что под этим названием исследователи обычно объединяют листья как несомненных *Pinaceae*, напоминающие листья современных видов *Pseudolarix*, так, возможно, и представителей *Taxaceae*, а М.П. Долуденко и Э.Р. Орловская (1976) заметили, что ширина листьев и их морщинистость (что, очевидно, и привлекло внимание Л.В. Орловой и Л.В. Аверьянова) не являются признаками, пригодными для классификации сборного рода *Pityophyllum*. Очевидно, что до тех пор, пока не будет изучена микроморфология кутикулы у типовых образцов *P. longifolium* и *Pityocladus longifolius*, предполагать возможное родство этих морфотаксонов с сосной Кремпфа преждевременно.

По морфологии брахибластов и их листьев, строению древесины и некоторым другим признакам сосна Кремпфа, безусловно, заметно отличается от других сосен, но являются ли эти различия достаточными для выделения этого вида в качестве самостоятельного рода *Ducampopinus* A.Chev., в пользу чего высказывались многие исследователи (Тхатаджян, 1956; Будкевич, 1958; Бобров, 1983; Ferre, 1948; Buchholz, 1951; Landry, 1994)? В связи с этим не лишним будет напомнить, что подробно изучавшая строение этой сосны И. де Ферре, хотя и считала возможным признавать *Ducampopinus* в качестве самостоятельного рода, тем не менее, описывая свой материал, она использовала название *Pinus krempfii* и подчеркивала, что с таким же успехом ранг рода может быть присвоен и трем остальным под родам рода *Pinus*: *Diplopinus*, *Cembrapinus* и *Paracembrapinus* (Ferre, 1953). Согласно последней, наиболее полной ревизии рода *Pinus*, сосну Кремпфа рассматривают в качестве представителя монотипной подсекции секции *Parrya*, которая включает также подсекции *Balfouriana*, *Gerardiana*, *Cembroides* и *Redowskiana* (Price et al., 1998). На основании результатов филогенетического анализа молекулярно-генетических данных по строению генов *matK* и *rbcL* хлДНК у 101 из примерно 110 произрастающих в мире видов *Pinus*, Д. Дженандт с соавторами (Gernandt et al., 2005) подтвердили целесообразность выделения в пределах этого монофилетического рода двух монофилетических подродов: *Pinus* (*Diploxylon*) и *Strobis* (*Haploxylon*). В пределах первого предложено выделять секцию *Pinus* с подсекциями *Pinus* и *Pinaster* и секцию *Trifoliae* с подсекциями *Australes*,

Ponderosae и *Contortae*. В пределах второго подрода предложено выделять секцию *Quinquefolia* с подсекциями *Strobus*, *Krempfianae* и *Gerardiana* и секцию *Parrya* с подсекциями *Cembroides*, *Balfouriana* и *Nelsoniae*. Из 11 подсекций рода *Pinus* лишь одна – *Krempfianae* – является монотипной, но вряд ли это может служить основанием для выделения *P.krempfii* в отдельный род *Duscatropinus*.

За помощь в сборе материала авторы благодарны сотрудникам Российско-Вьетнамского научно-технического тропического центра С.П. Кузнецовой и А.Н. Кузнецову, профессору кафедры высших растений биологического ф-та МГУ Д.Д. Соколову и аспиранту той же кафедры М.С. Нуралиеву, за разностороннюю помощь в работе – сотрудникам той же кафедры А.С. Бегеру, О.А. Волковой, И.Э. Локк, С.Р. Майорову.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бобров Е.Г. О межродовой гибридизации в сем. Pinaceae // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 7. С. 857–865.
- Будкевич Е.В. Древесина сосновых: анатомическое строение и ключи для определения родов и видов. М.; Л., 1961. 151 с.
- Горышина Т.К. О некоторых анатомо-физиологических особенностях весенних и летних листьев медуницы неясной (*Pulmonaria obscura* Dumort.) // Научн. докл. высш. школы. Биол. науки. 1962. № 3. С. 109–112.
- Горышина Т.К. Экология растений. М., 1979. 368 с.
- Денисова Г.А., Пилипенко Ф.С. Семейство кипарисовые (Cupressaceae) // Жизнь растений. М., 1978. Т. 4. С. 383–398.
- Долуденко М.П., Орловская Э.Р. Юрская флора Каратау. М., 1976. 260 с. (Тр. геол. ин-та АН СССР. Вып. 284).
- Заленский В.Р. Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений. Киев, 1904. 212 с.
- Крамер П.Д., Козловский Т.Д. Физиология древесных растений. М., 1983. 462 с.
- Мезозойские голосеменные растения СССР. М., 1980. 231 с.
- Муравьева О.А., Борхвардт В.С. Семейство подокарповые, или ногоплодниковые (Podocarpaceae) // Жизнь растений. М., 1978. Т. 4. С. 398–409.
- Орлова Л.В., Аверьянов Л.В. О систематическом положении *Duscatropinus krempfii* (Pinaceae) // Turczaninowia. 2004. Т. 7. № 2. С. 30–44.
- Свешникова И.Н., Буданцев Л.Ю. Ископаемые флоры Арктики. 1. Палеозойские и мезозойские флоры Шпицбергена, Земли Франца-Иосифа и острова Новая Сибирь. Л., 1969. 125 с.
- Седова М.А., Турутанова-Кетова А.И. Органроды, сближаемые с сем. Pinaceae // Основы палеонтологии. Голосеменные и покрытосеменные. М., 1963. С. 275–279.
- Сьюорд А.Ч. Юрские растения Кавказа и Туркестана. М., 1907. 48 с. (Тр. геол. ком. Нов. сер. Вып. 37).
- Техтаджян А.Л. Высшие растения. I. От псилофитовых до хвойных. М.; Л., 1956. 485 с.
- Томас Г. Юрская флора Каменки в Изюмском уезде. СПб., 1911. 91 с. (Тр. геол. ком. Вып. 71).
- Brownlee C. The long and the short of stomatal density signals // Trends Pl. Sci. 2001. N 6. P. 441–442.
- Buchholz J.T. A flat-leaved pine from Annam, Indo-China // Amer. J. Bot. 1951. Vol. 38. N 4. P. 245–253.
- Buchholz J.T., Gray N.E. A taxonomic revision of *Podocarpus*. I. The sections of the genus and their subdivision with special reference to leaf anatomy // J. Arnold Arboretum. 1948. Vol. 29. N 1. P. 48–63.
- Chevalier A. Notes sur les Conifères de l'Indochine // Rev. Bot. appl. et Agric. trop. 1944. N 269. P. 7–34. (цит. по Ferré, 1948).
- Critchfield W.B. Leaf dimorphism in *Populus trichocarpa* // Amer. J. Bot. 1960. Vol. 47. N 8. P. 699–711.
- Dengler N.G. The histological basis of leaf dimorphism in *Selaginella martensii* // Canad. J. Bot. 1980. Vol. 58. P. 1225–1234.
- Dengler N.G. The developmental basis of anisophylly in *Selaginella martensii*. II. Gystogenesis // Amer. J. Bot. 1983. Vol. 70. N 2. P. 193–206.
- Farjon A. A monograph of Cupressaceae and *Sciadopitys*. Kew, 2005. 643 p.
- Ferré Y. de. Quelques particularités anatomiques d'un pin Indochinois: *Pinus krempfii* // Bul. Soc. his. nat. Toulouse. 1948. Vol. 83, f. 1 et 2. P. 51–56.
- Ferré Y. de. Division du genre *Pinus* en quatre sous-genres // Compt. rend. hebd. séances Acad. Sci. 1953. Vol. 236. N 2. P. 226–228.
- Florin R. Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Coniferales und Cordaitales // Kungl. Svensk. Vet. Akad. Handl. 1931. Bd. 10. N 1. 588 S.
- Gaussen H. Brachyblastes et pseudophylles de pin // Bul. Soc. his. nat. Toulouse. 1961. Vol. 96. P. 22–32.
- Gernard D.S., Lopez G.G., Garcia S.O., Liston A. Phylogeny and classification of *Pinus* // Taxon. 2005. Vol. 54. N 1. P. 29–42.
- Göebel K. Organographie der Pflanzen. 3. Aufl. Yena, 1928. Bd. 1. 642 S.
- Ickert-Bond S.M. Cuticle micromorphology of *Pinus krempfii* Lecomte (Pinaceae) and additional species from Southeast Asia // Int. J. Plant Sci. 2000. Vol. 161. № 2. P. 301–317.
- IUCN Red list of threatened species [Electronic resource] / Ver. 2011. 2. P.: *Pinus krempfii*. Mode of access: <http://www.iucnredlist.org/apps/redlist/search>
- Landry P. A revised synopsis of the pines 6: Supplement to the subgenera, and conclusion // Phytologia. 1995. Vol. 78. N 4. P. 287–290.

- Lecomte H.* Un Pin remarquable de l'Annam // Bull. Mus. Nat. his. nat. 1921. N 2. P. 193–197.
- Lecomte H.* Sur la repartition des stomates chez un Pin d'Indochine // Bull. Mus. Nat. his. nat. 1923. Vol. 29. N 7. P. 531–533.
- Lecomte H.* Additions au sujet de *Pinus krempfii* H. Lec. // Bull. Mus. Nat. his. nat. 1924. Vol. 30. N 3. P. 321–325.
- Nadeau J.A., Sack F.D.* Stomatal development in Arabidopsis [Electronic resource] / The Arabidopsis book 1. 2002. Mode of access: <http://www.bioone.org/doi/abs/10.1199/tab.0066>
- Pant D.D., Basu N.* A comparative study of the leaves of *Cathaya argyrophylla* and three species of *Keteleeria* // Bot. J. Linn. Soc. 1977. Vol. 75. N 3. P. 271–282.
- Price R.A., Liston A., Strauss S.H.* Phylogeny and systematics of *Pinus* // Ecology and biogeography of *Pinus*. Cambridge, 1998. P. 49–68.
- Robbins W.L.* Gibberellic acid and the reversal of adult *Hedera* to a juvenile state // Amer. J. Bot. 1957a. Vol. 44. N 9. P. 743–746.
- Robbins W.L.* Physiological aspects of aging in plants // Amer. J. Bot. 1957b. Vol. 44. N 3. P. 289–294.
- Robbins W.L.* Further observation on juvenile and adult *Hedera* // Amer. J. Bot. 1960. Vol. 47. N 6. P. 485–491.
- Sachs T.* Cellular interaction in the development of stomatal patterns in *Vinca major* L. // Ann. Bot. 1979. Vol. 43. P. 693–700.
- Schneider C.K.* Illustriertes Handwörterbuch der Botanik. Leipzig, 1905. 600 S.
- Serna L., Fenoll C.* Stomatal development and patterning in *Arabidopsis* leaves // Physiol. Plant. 2000. Vol. 109. P. 351–358.
- Seward A.C.* Fossil plants. Vol. 4. Ginkgoales, Coniferales, Gnetales. Cambridge, 1919. 543 p.
- Tang Y., Liang N.* Characterization of the photosynthetic induction response in a *Populus* species with stomata barely responding to light change // Tree physiol. 2000. Vol. 20. P. 969–979.
- Woodward F.I., Kelly C.K.* The influence of CO₂ concentration on stomatal density // New Phytol. 1995. Vol. 131. P. 311–327.

Поступила в редакцию 10.04.12

MORPHOLOGY OF FOLIAGE LEAVES OF KREMPF'S PINE BRACHYBLASTS (*PINUS KREMPFII* LECOMTE, PINACEAE)

A.G. Platonova, V.R. Filin

We studied morphology and anatomy of *Pinus krempfii* foliage leaves collected in South Vietnam. Our results strongly contradict data presented by L.V. Orlova and L.V. Averyanov (2004): 1) *Pinus krempfii* and *Keteleeria* have dimorphic foliage leaves of brachyblasts in contrast to other Pinaceae; 2) these leaves have a net of transversal anastomotic veins; 3) mesozoic *Pityophyllum* (*Pityocladus*) *longifolius* Möller is the closest ancestor of Krempf's pine; 4) *Pinus krempfii* should be considered as a separate genus *Ducampopinus* A.Chev. Shadow leaves, sun leaves and intermediate type of leaves could be distinguished in Krempf's pine upon the study of morphology and anatomy of the foliage leaf blades and stomata arrangement. Formation of several leaf types is typical for many woody plants.

Key words: Krempf's pine, brachyblast, leaf Vietnam.

Сведения об авторах: *Платонова Анна Глебовна* – студентка биологического факультета МГУ, сотрудник совместного Российско-Вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра (platon-anna@yandex.ru); *Филин Владимир Романович* – доцент кафедры высших растений биологического факультета МГУ, канд. биол. наук.

НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ
SCIENTIFIC COMMUNICATIONS

УДК 595.766.44

ЗАМЕТКИ О ВИДАХ РОДА *PSEUDOPTILINUS* LEILER, 1969
(COLEOPTERA: PTINIDAE: XYLETININAE)

И. Н. Тоскина

Восстановлено валидное название *Pseudoptilinus bernhaueri* (Reitter, 1916) bona sp.
Подтверждена принадлежность рода *Pseudoptilinus* подсемейству Xyletininae.

Ключевые слова: *Pseudoptilinus*, Xyletininae, Ptilininae, Ptinidae, Coleoptera, Палеарктика.

Ляйлер (Leiler) в 1963 г. выделил род *Pseudoptilinus* для вида *Ptilinus banatensis* Pic, 1912, описав при этом личинку и куколку. Ляйлер установил, что у личинки отсутствуют характерные для *Ptilinus* эпиплейральные шипики; по исследованиям З. Циморека (S. Cymorek), строение и расположение симбиотического органа изучаемых личинок существенно отличается от такового у личинок *Ptilinus* (Leiler, 1963). Поэтому они ближе к представителям рода *Xyletinus*, а не *Ptilinus*. В дальнейшем Ляйлер установил, что *Ptilinus banatensis* является синонимом вида *Ptilinus fissicollis* Reitter, 1877 и в 1969 г. (Leiler, 1969) переописал род *Pseudoptilinus* с типовым видом *Ptilinus fissicollis*, а первоначальный *Pseudoptilinus* оказался *nomen nudum* (White, 1974). Лозе (Lohse in Freude et al., 1969), Эспаньол (Espanol, 1981) и, с некоторым сомнением, Уайт (White, 1974) также считали, что новый род по большинству признаков (вид личинок, форма переднеспинки и вид надкрыльев у имаго) должен входить в подсемейство Xyletininae, а не Ptilininae. Но Логвиновский, по гипогнатическому положению головы у *Pseudoptilinus*, отнес этот род в подсемейство Ptilininae (Логвиновский, 1985). В Каталоге жуков Палеарктики (Zahradnik, 2007) *Pseudoptilinus* снова помещен в подсемейство Xyletininae.

Род *Pseudoptilinus* характеризуется, кроме гребенчатых усиков, переднеспинкой без зубчатого переднего края и без острых крупных гранул на поверхности переднеспинки, точечными бороздками на надкрыльях, сближенными тазиками, причем средними – без разделяющего среднегрудно-

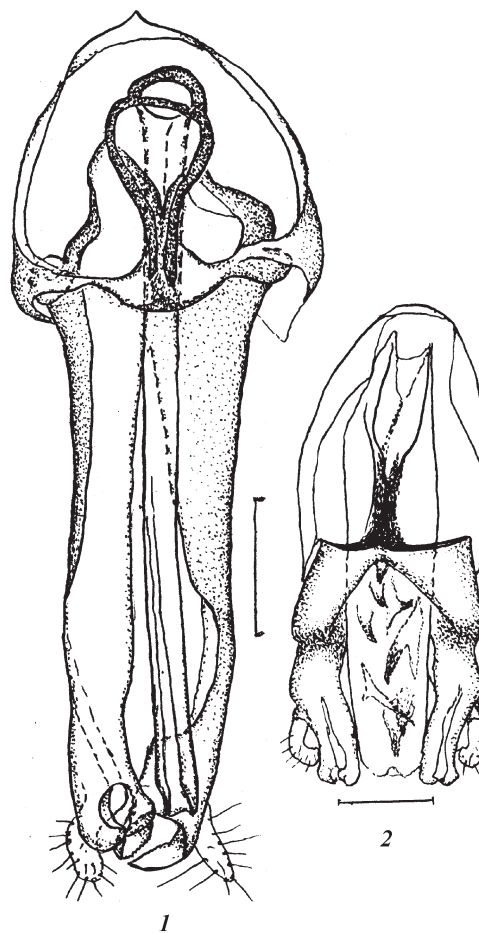


Рис. 1. 1 – эдеагус *Ptilinus fuscus* Geoffroy, 1785;
2 – эдеагус *Xyletinus turkmenicus* Toskina, 2006.
Масштаб 0,2 мм

го выступа, длинными, тонкими лапками с очень длинным коготковым члеником (Leiler, 1963). Эдеагус типичен для подсемейства Xyletininae, а не Ptilininae (ср. рис. 1, 1 (Toskina, 1995), рис. 1, 2 (Toskina, 2006), рис. 2, 7 в настоящей статье).

В Каталоге 2007 г. (Zahradník, 2007) в синонимах к *P. fissicollis* указан еще вид *P. bernhaueri* (Reitter, 1916). Райтер описал этот вид с родовым названием *Ptilinus* еще до выделения рода *Pseudoptilinus* Ляйлером. Но по всем признакам этот вид правильно отнесен к роду *Pseudoptilinus*. Мы имеем голотип последнего, а также большую серию этого вида с Урала и полагаем сведение *P. bernhaueri* в синонимы *P. fissicollis* ошибочным. Для доказательства мы считаем полезным дополнить описание Райтером *P. bernhaueri*.

***Pseudoptilinus bernhaueri* (Reitter, 1916) bona sp.**

Г о л о т и п. Uralsk, [leg.] Reitter | *Ptilinus rufibasis* m., type ♂ | *Ptilinus rufibasis* Rtt., i[n] litt. Coll. Reitter | Monotypus *Ptilinus bernhaueri* ♂ Reitter, 1916 [label with red border] | *Pseudoptilinus fissicollis* (Rtt.) –

Khnzorian det. (Голотип хранится в Венгерском музее естественной истории – Hungarian Museum of Natural History (HMNH)).

Внешний вид. Черно-коричневый, кроме черных головы и переднеспинки, желтого второго членика усиков и светло-коричневых голеней и лапок. Опушение серое, двойное, исключительно мелкое.

Голова. Лоб выпуклый, с поперечной перетяжкой между глазами (рис. 2, 1). Глаза немного неправильной формы, разделены расстоянием в 1,5 диаметра глаза.

Усики. Отросток 3-го членика в 1,5 раза длиннее самого членика; отростки 6–7-го члеников в 4–5 раз длиннее самих члеников, эти же членики в 2 раза длиннее своей толщины; отростки 4–10-го члеников утолщаются к концу (рис. 2, 2). Переднеспинка шире своей длины в 1,2 раза, имеет вид выпуклой шапочки; передние углы прямые, задние – тупые, сильно закруглены. Срединная линия явственно углублена только в апикальной трети переднеспинки, небольшой участок над базальным краем имеет

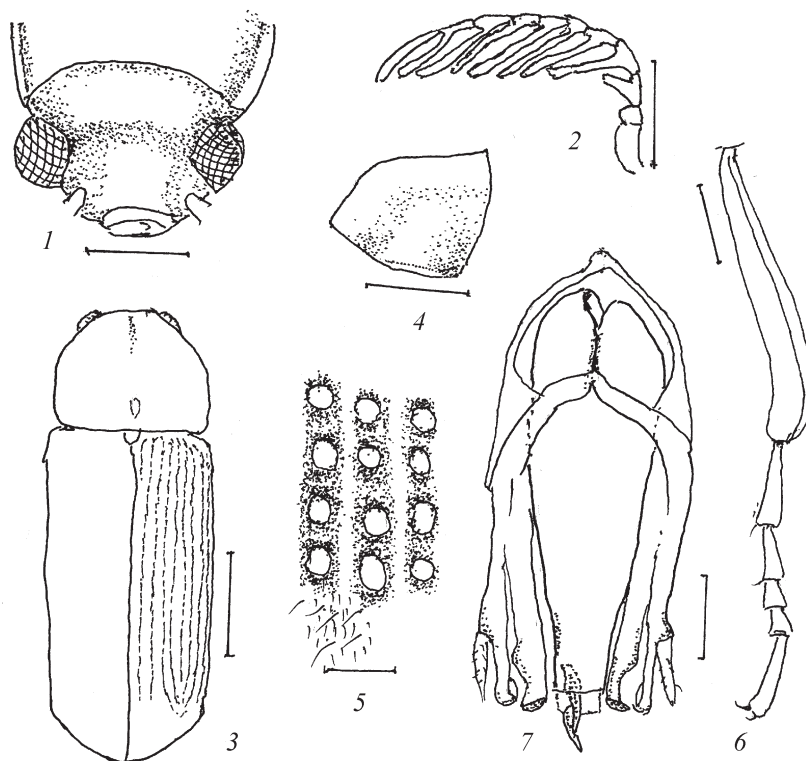


Рис. 2. *Pseudoptilinus bernhaueri* (Reitter, 1916), ♂: 1 – лоб; 2 – усик; 3 – общий контур тела, вид сверху; 4 – переднеспинка, вид сбоку; 5 – точечные бороздки на диске надкрыльев; 6 – передние голень и лапка; 7 – эдеагус (вид с дорсальной стороны). Масштаб 0,1 мм (5); 0,2 мм (6, 7); 0,5 мм (1, 2); 1,0 мм (3, 4)

вид черной, блестящей, продольной, приподнятой «мозоли» (рис. 2, 3). Передний край переднеспинки чуть приподнят, ее боковые края очень узко, но четко уплощенные по всей длине (рис. 2, 4). Поверхность переднеспинки бугристая, без острых гранул. Щиток полуовальный. Надкрылья в 2,1 раза длиннее своей ширины, параллельносторонние. Точки в неглубоких точечных бороздках круглые, частью продольные, расстояние между точками равно примерно длине точки (рис. 2, 5). Ширина бороздок равна примерно ширине выпуклых междурядий. Выпуклость междурядий увеличивается к вершинам надкрыльев, но бороздки не доходят до их вершин (рис. 2, 3). Опушение серое, на надкрыльях двойное, пылевидное.

Ноги. Передние голени уплощенные. Лапки длинные, тонкие, 5-й членик передних лапок примерно равен длине 1-го (рис. 2, 6).

Эдеагус. Пенис сильно сужается к вершине, немного бутылковидной формы, длина примерно в 7,8 раза превышает ширину на вершине; апикальная часть с двумя небольшими крючками. Концы парамер глубоко рассеченные, внутренняя доля намного толще наружной; боковой отросток прямой, заостряется к концу (рис. 2, 7).

Длина 4,2 мм, ширина 1,5 мм.

Отличия *P. bernhaueri* от *P. fissicollis*

Усики. У *P. fissicollis* отросток 3-го членика более длинный (в 2,5 раза длиннее самого членика),

6–7-й членики в 1,5 раза длиннее своей толщины, их отростки в 6 раз длиннее этих члеников и не утолщаются к концу (Leiler, 1963, рисунки усиков). Переднеспинка с глубокой средней линией в виде желобка по всей длине переднеспинки, никаких выпуклых «мозолей» нет. Точечные бороздки на надкрыльях четкие, образованы плотно расположенными мелкими, круглыми точками. Опушение однородное, черное, пылевидное, почти прилегающее (Reitter et al., 1876).

К сожалению, мы не имеем рисунка эдеагуса типового экземпляра *P. fissicollis*. Приведенный в работе В.Д. Логвиновского рисунок эдеагуса с названием *P. fissicollis* (Логвиновский, 1976, рис. 8) подобен нашему рисунку, однако, насколько нам известно, он выполнен не с типового экземпляра, которого у Логвиновского не было.

Таким образом, *P. bernhaueri* отличается от *P. fissicollis* размерами члеников усиков, формой переднеспинки, опушением надкрыльев и видом точечных бороздок на надкрыльях.

Распространение *P. fissicollis*, по Логвиновскому, кроме Западной Европы также в Казахстане и Киргизии (Логвиновский, 1985) скорее всего относится к *P. bernhaueri*, который ни одним из названных авторов не упоминается даже в качестве синонима.

Автор сердечно благодарит докт. О. Меркла за предоставление типового материала из Венгерского музея естественной истории (HMNH), А.С. Украинского и Н.Л. Клепикову (Москва) за помощь в работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Логвиновский В.Д. Обзор жуков-точильщиков подсем. Ptilininae (Coleoptera, Anobiidae) фауны СССР // Энтомологическое обозрение. 1976. Т. 15. Вып. 2. С.392–399.
- Логвиновский В.Д. Точильщики – семейство Anobiidae // Фауна СССР. Насекомые Жесткокрылые. Т. 14. Вып. 2. Л. 1985. С. 1–175.
- Español F. Nuevos Anobiidae (Col.) del sudeste asiático. Nota 99 // Miscellánia zoológica. 1981(1983). Vol. 7. P. 75–90.
- Freude H., Harde K.W., Lohse G.A. Die Käfer Mitteleuropas. Bd.8. Teredilia, Heteromera, Lamellicornia. G.A. Lohse: Fam. Anobiidae. S. 27–59. Krefeld. 1969.
- Leiler T.-E. Eine neue Gattung Unterfamilie Ptilininae oder Xyletininae, Col., nebst Beschreibung der Puppe von Pseudoptilinus n. gen. („Ptilinus“) banatensis Pic // Entomologisk Tidskrift, 1963. Bd. 84. N 1–2. S. 110–112.
- Leiler T.E. Ptilinus banatensis Pic = Pseudoptilinus fissicollis Rtt. (Col., Xyletininae) // Entomologisk Tidskrift, 1969. Bd. 90. N 1–2. S.57–58.
- Pic M. Descriptions ou diagnoses et notes diverses // L'Échange, Revue de la Soc. Linnéenne de Lyon. 1912. An. 28. N 331. P. 49–51.
- Reitter E., de Sauley F., Weise J. Coleopterologische Ergebnisse einer Reise nach Südungarn und in die Transsylvanischen Alpen // Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn. 1877(1876). Bd. 15. H.1. Abhandl.: S. 1–30.
- Reitter E. Ein neuer Ptilinus vom Ural // Coleopterologische Rundschau. 1916. Bd. 5. N 9–10. S. 85–86.
- Toskina I.N. Wood-borers of the genus Ptilinus (Coleoptera, Anobiidae) of Russia and adjacent countries //

- Russian Entomological Journal. 1995. Vol. 4. No 1–4. P. 15–34.
- Toskina I.N.* Some new species and key to Palaearctic species of the genus *Xyletinus* subgenus *Xyletinus* s. str. (Coleoptera, Anobiidae) // *Elytron*. 2006. Vol. 20. P. 55–98.
- White R.E.* Type-species for world genera of Anobiidae (Coleoptera) // *Transactions of the American Entomological Society*. 1974. Vol. 99. P. 415–475.
- Zahradnik P.* Subfamily Xyletininae // *Catalogue of Palaearctic Coleoptera*. Eds. I. Löbl et A. Smetana. Vol. 4. Stenstrup. 2007. P. 357–362.

Поступила в редакцию 26.06.12

**NOTES ABOUT SPECIES OF THE GENUS *PSEUDOPTILINUS* LEILER, 1969
(COLEOPTERA: PTINIDAE: XYLETININAE)**

I.N. Toskina

Author reinstated the valid name of *Pseudoptilinus bernhaueri* (Reitter, 1916) bona sp. The latter differs from *P. fissicollis* (Reitter, 1877) by sizes of antennal segments, form of pronotum, punctures in striae, pubescence on elytra. The fact is confirmed that the genus *Pseudoptilinus* belongs to subfamily Xyletininae.

Key words: *Pseudoptilinus*, Xyletininae, Ptilininae, Ptinidae, Coleoptera, Palaearctica.

Сведения об авторе: *Тоскина Ирина Николаевна* – канд. биол. наук (nina_11235813@mail.ru).

УДК 581.52 : 582.929.4 (571.513)

ОНТОМОРФОГЕНЕЗ ВЕГЕТАТИВНО ПОДВИЖНЫХ КУСТАРНИЧКОВ ИЗ РОДА *THYMUS* L. (LAMIACEAE) В ХАКАСИИ

Е.Б. Колегова, В.А. Черёмушкина

Изучен онтоморфогенез вегетативно подвижных кустарничков *Thymus elegans*, *Thymus iljinii* и *Thymus minussinensis* в Хакасии. Установлено, что на песчаном и мелкоземистом субстрате увеличивается интенсивность вегетативного разрастания и размножения особей. В морфогенезе особей выделены фазы первичного побега, первичного куста и клона.

Ключевые слова: жизненные формы, онтоморфогенез, фаза морфогенеза, морфологическая адаптация, *Thymus*.

Изучение биоморфологии растений разных таксономических групп позволяет выявить механизмы их адаптаций, обеспечивающие длительное пребывание в разнообразных растительных сообществах. Часто биоморфологические признаки используют в роли дополнительных таксономических критериев при разграничении систематически сложных видов (Хохряков, Мазуренко, 1968; Алексеев 1970; Курченко, 1979, 2001; Мазуренко, 1980, 1986; Шулькина, 1986; Гетманец, 1994, 2009). В Хакасии к таким видам принадлежат виды рода *Thymus* L. Ранее был описан онтогенез, особенности морфогенеза *Thymus petraeus* Serg. и *Thymus jennisensis* Iljin (Колегова, Черёмушкина, 2009а, 2009б), а также структура побеговых систем видов рода *Thymus* в Хакасии (Колегова, Черёмушкина, 2012). Объектами данной работы стали три вида: *Thymus elegans* Serg., *T. iljinii* Klok. et Shost. и *T. minussinensis* Serg. За счет интенсивного вегетативного разрастания и размножения виды существенно отличаются от остальных и являются вегетативно подвижными шпалерными кустарничками (в понимании И.Г. Серебрякова, 1962).

По данным Г.А. Пешковой (2001), изучаемые виды входят в состав трех хорологических групп: североазиатскую (*T. iljinii*), гемизндемичную (*T. minussinensis*) и эндемичную (*T. elegans*). Местообитания видов приурочены к открытым, предпочтительно каменистым, щебнистым или песчаным субстратам и сообществам с невысокой напряженностью конкурентных отношений, что характерно для различных формаций степей. В Хакасии *T. elegans* и *T. minussinensis* встречаются в растительных сообществах степного, лесостепного, лесного и высокогорного (*T. minussinensis*) поясов растительности. *T. iljinii* лишь в сообществах степного и редко лесостепного поясов (Растительный

..., 1976; Эбель, Некратова, 1996; Доронькин, 1997; Анкипович, 1999; Пешкова, 2001; Галенковская, 2004). Кроме того, изучаемые виды часто встречаются в песчаных степях и, как отмечают А.В. Куминова и др. (1976), принимают участие в их зарастании. При этом подвижность субстрата накладывает отпечаток на жизненную форму растений и особенности их онтоморфогенеза.

Материал и методы

Исследование проводили в 2006–2011 гг. на территории Хакасии в степных растительных сообществах на песчаном (*T. elegans*, *T. iljinii*, *T. minussinensis*) и мелкоземистом (*T. elegans*) субстратах.

При изучении онтогенеза принята концепция дискретного описания онтогенеза (Работнов, 1950; Уранов, 1975). Фазы морфогенеза выделены согласно характеристикам, приведенным в работах по изучению кустарничков (Серебряков, Чернышева, 1955; Мазуренко, 1982, 1986). При описании побегов использованы подходы и терминология И.Г. Серебрякова (Серебряков, Чернышева, 1955), А.П. Хохрякова и М.Т. Мазуренко (1968), Е.Л. Нухимовского (1997) и Ю.А. Боброва (2009).

Результаты

На начальном этапе онтогенеза (проростки и ювенильные особи) *T. elegans*, *T. iljinii*, *T. minussinensis* находятся в фазе первичного побега. Онторморфогенез особей видов изображен на рис. 1.

Проростки появляются, главным образом, осенью, имеют две широкояйцевидные с сердцевидным основанием и выемчатой верхушкой длинночерешковые семядоли и 1–2 пары черешковых настоящих листьев, для которых характерна продолгова-

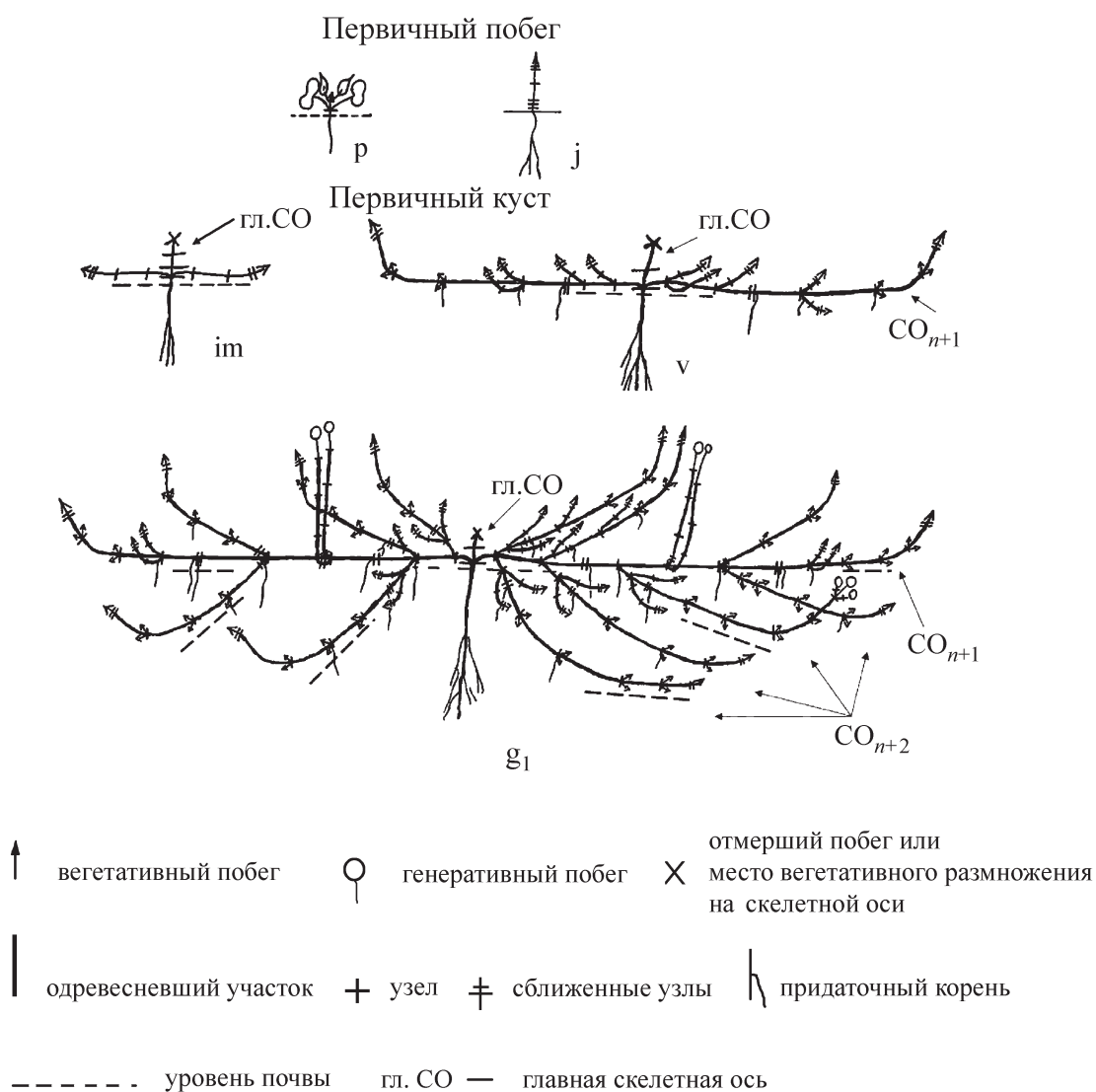
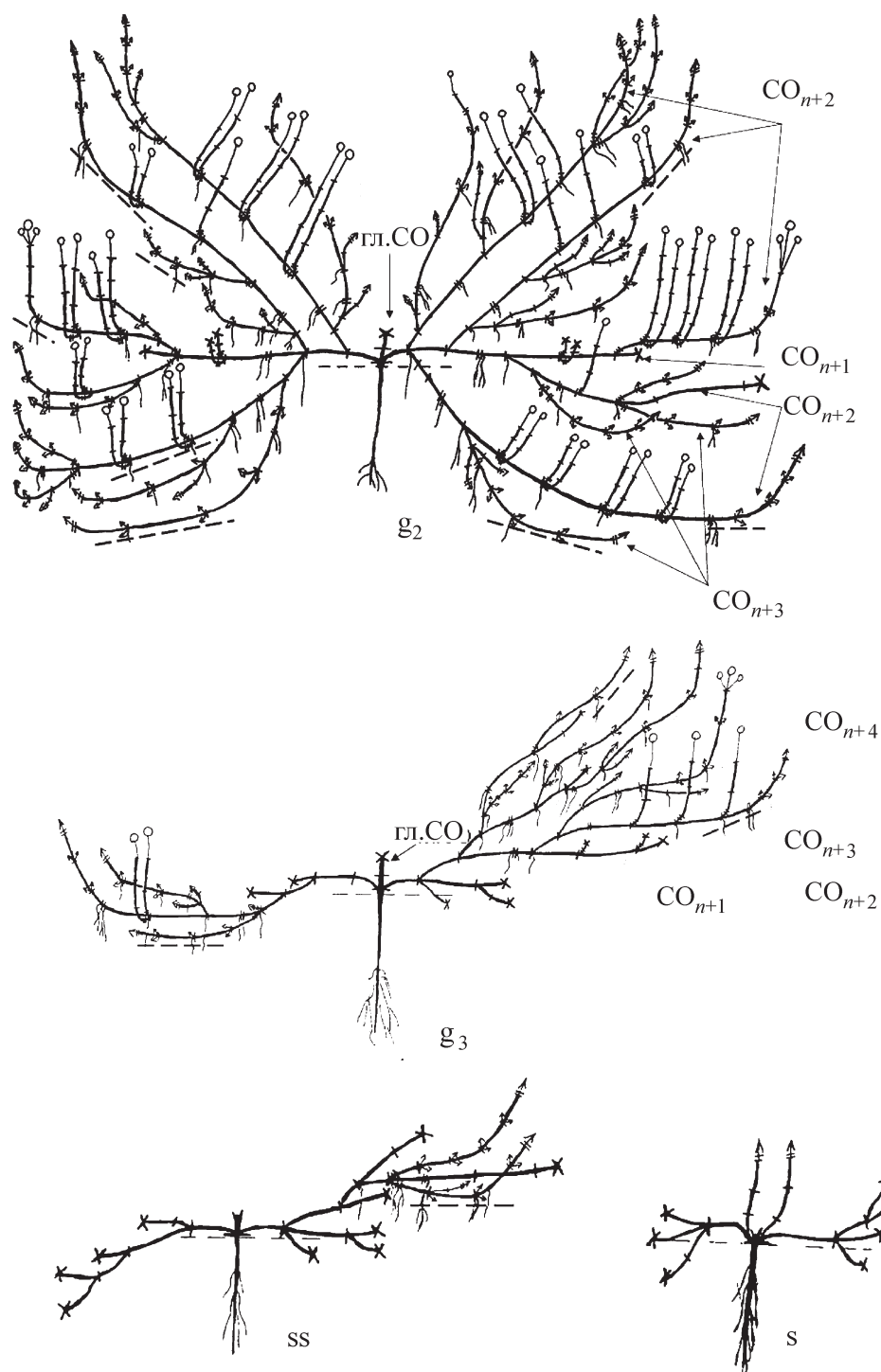


Рис. 1. Онтоморфогенез *T. elegans*, *T. iljinii* и *T. minussinensis*

тая форма пластинки с клиновидным основанием и острой верхушкой. Побег проростка состоит из укороченных метамеров, его рост завершается формированием зимующей терминальной почки. Длина гипокотыля у видов колеблется от 0,8 до 1,0 см, эпикотиль удлиняется за первый вегетационный период на 0,4 см. Главный корень вырастает за первое лето на 2,0–2,5 см.

Весной второго года на побеге ювенильного растения сохраняются сухие листья прошлого года. Они защищают терминальную почку при неблагоприятных условиях. Первичный ортотропный побег несет 3–5 пар накрест супротивных листьев. Междоузлия годовичного прироста второго года удлиненные. Первичный побег становится главной скелетной осью (СО) (терм. И.Г. Серебрякова (Серебряков, Черныше-

ва, 1955)). На главном корне образуются несколько тонких боковых корней. В зимний период терминальная почка побега погибает. В связи с этим на третий год из почек, заложенных в пазухе семядольных листьев, образуются два боковых верхнерозеточных побега (терм. Е.Л. Нухимовского, 1997), и моноподиальное нарастание сменяется симподиальным. Практически сразу же эти побеги полегают, удлиняются, затем одревесневают, и формируется первичный куст. Растение переходит в имматурное состояние. Образовавшиеся боковые верхнерозеточные побеги впоследствии становятся СО ($n+1$)-го порядка. Как правило, они не ветвятся в этот год. Длина СО ($n+1$)-го порядка у *T. elegans* и *T. iljinii* в среднем составляет 3,3 см, у *T. minussinensis* больше – 5,3 см. Корневая система представлена системой из главного и 2–3 боковых



Продолжение рис. 1. Условные обозначения: в $g_2 - s$ представлена структура первичного куста после вегетативного размножения

корней. Диаметр куста у видов в среднем колеблется от 5,4 (*T. elegans*) до 8,8 см (*T. minussinensis*). Фаза первичного куста сохраняется на протяжении 7 лет. При этом могут изменяться число СО, составляющих куст, и интенсивность их ветвления. В виргинильном состоянии СО ($n+1$)-го порядка со-

стоят из двух верхнерозеточных годовичных побегов. Длина второго годовичного побега в 2 раза превышает длину первого. Большая часть СО располагается плагиотропно. В основном, лишь розеточная часть (иногда 1–2 удлиненных междоузлия) второго годовичного побега расположена ортотропно. На всех

годовых приростах СО ($n+1$)-го порядка начинается ветвление. Из зимующих почек в узлах первого годового прироста развиваются верхнерозеточные побеги ветвления. Они сразу же полегают. На втором годовом побеге из силлептических почек в базальной и средней частях образуются восходящие верхнерозеточные, а в верхушечной – ортотропные розеточные побеги ветвления. На границе приростов и в узлах плагиотропной части второго годового побега образуются придаточные корни. Втягивания побега в субстрат не происходит, СО укореняются и ползут по поверхности субстрата, захватывая свободную территорию. Число придаточных корней у видов практически одинаково и может достигать 16. Диаметр куста у *T. iljinii*, *T. elegans* достигает 29,9 см, у *T. minussinensis* – 33,5 см. Корневая система смешанная, представлена системой главного и придаточных корней. Скелетные оси очень хрупкие, и иногда в виргинильном состоянии происходит вегетативное размножение. Отделяется укоренившийся боковой верхнерозеточный побег ветвления. В данном случае наступает фаза клона, состоящего из первичного куста и близко расположенных парциальных побегов. Однако такие случаи единичны, а переход в фазу клона происходит позже. Терминальные почки СО ($n+1$)-го порядка и побегов ветвления в зимний период, как правило, сохраняются.

Весной пятого года жизни рост всех побегов возобновляется. Особь приобретает вид расползающегося куста, который представлен системой моноподиально нарастающих разветвленных СО, и находится в молодом генеративном состоянии. Скелетные оси ($n+1$)-го порядка представлены тремя верхнерозеточными годовыми побегами.

На первом годовом приросте как в базальной, так и в средней частях второго годового прироста побеги ветвления сохраняют преимущественно плагиотропное положение. Они состоят из двух верхнерозеточных побегов. Побеги ветвления становятся побегами формирования (терм. А.П. Хохрякова, М.Т. Мазуренко, 1968) и образуют СО ($n+2$)-го порядка. Характер их ветвления совпадает с ветвлением СО ($n+1$)-го порядка в предыдущем году. Некоторые из этих побегов могут переходить к цветению. И тогда образуются дициклические восходящие среднерозеточные генеративные побеги (терм. Ю.А. Боброва, 2009). Их первый годичный побег – плагиотропный верхнерозеточный (в его узлах из пазушных почек развиваются восходящие верхнерозеточные вегетативные побеги), второй – ортотропный безрозеточ-

ный (в его средней части образуются вегетативные розеточные побеги обогащения). Синфлоресценция среднерозеточных генеративных побегов представлена кистевидным тирсом, образованным главным соцветием и двумя паракладиями первого порядка. Главное соцветие – тирс, состоящий из супротивно расположенных и сильно сближенных четырех пар дихазиев. В верхней части второго годового прироста СО ($n+1$)-го порядка образуются ортотропные дициклические полурозеточные генеративные побеги ветвления. На верхушке генеративного побега образуется тирс, состоящий из супротивно расположенных и сильно сближенных дихазиев.

Максимально возможное число генеративных побегов на растении в молодом генеративном состоянии у *T. elegans* 15, *T. iljinii* и *T. minussinensis* практически одинаково (21 и 23 соответственно). Некоторые из побегов иногда не переходят к цветению и полегают, становятся розеточно-верхнерозеточными, представляющими собой СО ($n+2$)-го порядка (Колегова, Черёмушкина, 2012). Из силлептических почек второго годового прироста у таких СО развиваются розеточные или восходящие верхнерозеточные побеги ветвления.

На третьем годовом побеге СО ($n+1$)-го порядка также образуются боковые вегетативные побеги. В базальной и средней частях это восходящие верхнерозеточные побеги ветвления, в верхней – ортотропные розеточные. На границе и в узлах третьего годового побега СО ($n+1$)-го порядка образуются придаточные корни.

Число придаточных корней у особей всех видов увеличивается в 3 раза и может достигать 49. Число СО ($n+2$)-го порядка у особей может достигать 25 (*T. elegans*), 28 (*T. iljinii*) и 31 у (*T. minussinensis*). Среднее значение длины СО колеблется от 13,6 (*T. elegans*) до 18,3 см (*T. minussinensis*). Диаметр куста увеличивается, у *T. elegans* и *T. iljinii* он практически одинаков и может достигать 60 см, у *T. minussinensis* – 68 см.

Длительность моноподиального нарастания СО чаще всего составляет 3 года. Затем в связи с вегетативным размножением происходит отделение укоренившихся частей СО. Как правило, сначала такое отделение происходит для СО ($n+1$)-го порядка и для некоторых СО ($n+2$)-го порядка. При этом усиливается рост СО ($n+2$)-го порядка, а одна из них, ближайшая к месту обрыва, продолжает рост СО ($n+1$)-го порядка. Впервые это происходит у особей в средневозрастном генеративном состоянии на шестом году жизни. Растение переходит в фазу клона, состоящего из первичного куста и несколь-

ких, близко расположенных дочерних особей в разных онтогенетических состояниях: от имматурного (парциальный побег) до молодого генеративного (парциальный куст). Образовавшиеся ramety хорошо отличимы по сохраняющимся остаткам СО n -го порядка. Их развитие сходно с развитием семенных особей. Лишь заметно увеличиваются длина годовых приростов СО и число придаточных корней. В связи с подвижностью субстрата происходит интенсивное разрастание СО и побегов ветвления у партикул клона (рис. 2).

Развитие первичного куста продолжается следующим образом. В средневозрастном генеративном состоянии СО ($n+2$)-го порядка состоят из трех годовых приростов. Их развитие повторяет развитие СО ($n+1$)-го порядка, а из побегов ветвления формируются СО ($n+3$)-го порядка, что приводит к увеличению числа СО у особей всех видов (до 36 и 44 у *T. elegans* и *T. iljinii* соответственно). При этом максимально возможное увеличение числа СО (до 48) по-прежнему характерно для *T. minussinensis*. Некоторые из СО ($n+2$)-го порядка на втором годовом приросте СО ($n+1$)-го порядка могут переходить к цветению. В таком случае формируются трициклические розеточно-среднерозеточные восходящие генеративные побеги (Колегова, Черёмушкина, 2012). Первый годичный прирост таких побегов розеточный, второй – верхнерозеточный, третий – безрозеточный. Синфлоресценция генеративных побегов

данного типа совпадает с описанной выше. Число генеративных побегов на растении увеличивается практически в 3 раза и может достигать у *T. elegans*, *T. iljinii* и *T. minussinensis* соответственно 51, 62 и 55. За счет образования СО ($n+3$)-го порядка куст у всех видов разрастается и достигает в диаметре 70 см.

В средневозрастном онтогенетическом состоянии вегетативное размножение преобладает над семенным. Число придаточных корней на растении значительно увеличивается, у *T. iljinii* их может быть до 91, тогда как у остальных не превышает 78. Корневая система по-прежнему смешанная.

На седьмом году жизни число СО с моноподиальным нарастанием у всех видов резко сокращается (у *T. elegans* и *T. iljinii* до 21, а у *T. minussinensis* до 32). Они образуются лишь по периферии куста. Особи находятся в старом генеративном состоянии. Число придаточных корней сокращается до 31, 52 и 59 соответственно у *T. elegans*, *T. iljinii* и *T. minussinensis*. Также снижется (до 21) максимальное число генеративных побегов у особей всех видов. Максимальный диаметр первичного куста не превышает 44 см. В старом генеративном состоянии продолжается вегетативное размножение, хотя интенсивность его снижается. Парциальные образования находятся в онтогенетических состояниях от имматурного до субсенильного.

В субсенильном и сенильном состояниях в первичном кусте много отмерших остатков СО. У особей сохраняется главный корень, а также 1–2 между-

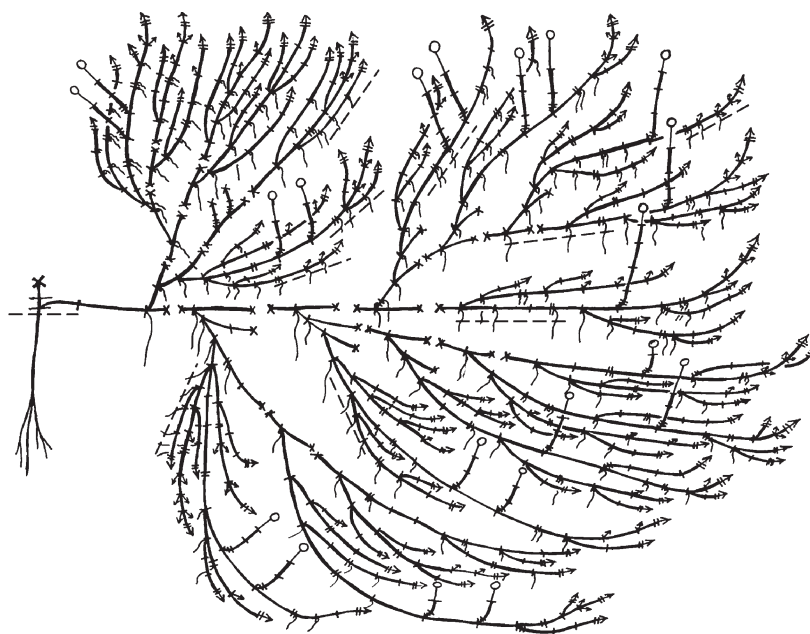


Рис. 2. Разрастание и вегетативное размножение кустарничков *T. elegans*, *T. iljinii* и *T. minussinensis* (часть клона). Условные обозначения см на рис. 1

узлия СО ($n+1$)-го порядка. Кроме того, у субсенильных особей сохраняются 1–2 междоузлия СО ($n+2$)-го и ($n+3$)-го порядков. На сохранившейся части одной из СО по периферии куста могут развиваться от 3 (*T. iljinii*) до 5 (*T. minussinensis*) укоренившихся СО n -го порядка. Диаметр куста у видов не превышает 31,1 см. В результате партикуляции субсенильных особей образуются партикулы в том же или сенильном состоянии. В сенильном состоянии в базальной части куста на сохранившихся участках СО из спящих почек развиваются ортотропные верхнерозеточные побеги, которые в зимний период полностью отмирают. Часто на следующий год сохраняются отмершие остатки СО и главный корень, которые постепенно разрушаются.

Таким образом, изучение вегетативно подвижных видов *T. elegans*, *T. iljinii* и *T. minussinensis*, произрастающих в степных сообществах Хакасии на подвижном субстрате (песчаном и мелкоземистом), показало сходство их онтоморфогенеза. У особей удлиняются СО, все побеги (за исключением полурозеточных генеративных) полегают и укореняются (погружения в субстрат не происходит). За счет того, что на СО образуются придаточные корни, вегетативное размножение начинается в средневозрастном генеративном состоянии (реже в виргинильном), при этом образуются парциальные побеги и (или) кусты. У кустарничков *T. elegans*, *T. iljinii* и *T. minussinensis* морфогенез семенных особей характеризуется следующими фазами: первичный побег, первичный куст, клон.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научных проектов № 08-04-98008-р_сибирь_a и № 12-04-00104-а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев Ю.Е. Морфология побегов восточноевропейских осок из секций *Pachystylae* Kük., *Montanae* Fries, *Mitratiae* Kük. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1970. Т. 75. Вып. 1. С. 83–91.
- Анкипович Е.С. Каталог флоры Республики Хакасия. Барнаул, 1999. 74 с.
- Бобров Ю.А. Грушанковые России. Киров, 2009. 130 с.
- Галенковская Л.С. Конспект флоры участка «Малый Абакан» заповедника Хакасский // Научные труды заповедника Хакасский. Абакан, 2004. С. 39–80.
- Гетманец И.А. Морфологические особенности побегов и жизненные формы *Salix rosmarinifolia* L., *Salix repens* L. // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки: межвузовский сборник научных трудов. М., 1994. С. 20–21.
- Гетманец И.А. Морфологическая поливариантность биоморфов и её эволюционное значение // Тр. VIII Междунар. конф. по морфологии растений, посвященной памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых. Т. 1. / Под общ. ред. В.П. Викторова. М., 2009. С. 123–126.
- Доронькин В.М. 27. *Thymus* L. – тимьян, богородская трава // Флора Сибири. *Pyrolaceae-Lamiaceae (Labiatae)* / Под ред. Л.И. Малышева. Новосибирск, 1997. Т. 11. С. 205–220.
- Колегова Е.Б., Черёмушкина В.А. Онтотрофия *Thymus petraeus* Serg. в степных районах Республики Хакасия // Раст. ресурсы. 2009а. Т. 45. Вып. 3. С. 1–8.
- Колегова Е.Б., Черёмушкина В.А. Особенности морфогенеза *Thymus petraeus* Serg. и *Thymus jensseensis* Iljin в условиях Республики Хакасия // Тр. VIII Междунар. конф. по морфологии растений, посвященной памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых. М., 2009б. Т. 1. С. 238–240.
- Колегова Е.Б., Черёмушкина В.А. Структура побеговых систем видов рода *Thymus* (*Lamiaceae*) в Хакасии // Бот. журн. 2012. Т. 97. № 2. С. 173–183.
- Куминова А.В., Зверева Г.А., Ламанова Т.Г. Степи // Растительный покров Хакасии / Отв. ред. А.В. Куминова. Новосибирск, 1976. С. 95–152.
- Курченко Е.И. Онтотрофия и разногодичные особенности ценопопуляционной структуры полевицы собачьей // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 4. С. 44–54.
- Курченко Е.И. Систематика рода *Agrostis* L. с использованием методов популяционной биологии // Тр. Междунар. конф. по фитоценологии и систематике высших растений, посвященной 100-летию со дня рожд. А.А. Уранова. М., 2001. С. 103–104.
- Мазуренко М.Т. Рододендроны Дальнего Востока: структура и морфогенез. М., 1980. 232 с.
- Мазуренко М.Т. Вересковые кустарнички Дальнего Востока (структура и морфогенез). М., 1982. 184 с.
- Мазуренко М.Т. Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера. М., 1986. 208 с.
- Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений. М., 1997. Т. 1. 630 с.
- Пешикова Г.А. Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири. Новосибирск, 2001. 191 с.
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.; Л., 1950. Вып. 6. С. 179–196.
- Растительный покров Хакасии / Отв. ред. А. В. Куминова. Новосибирск, 1976. 424 с.
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.

- Серебряков И.Г., Чернышева М.В. О морфогенезе жизненной формы кустарничка у черники, брусники и некоторых болотных *Ericaceae* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1955. Т. 60. Вып. 2. С. 65–77.
- Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
- Хохряков А.П., Мазуренко М.Т. Типы побегов и их эволюция у жимолостных // Бюл. ГБС. 1968. Вып. 70. С. 64–69.
- Шулькина Т.В. О значении биоморфологических признаков в систематике растений // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 5. С. 569–579.
- Эбель А.Л., Некратова Н.А. Флора окрестностей села Ефремкино (Кузнецкий Алатау, Хакасия) // Бот. журн. 1996. Т. 81, № 12. С. 97–111.

Поступила в редакцию 02.03.12

ONTOMORPHOGENESIS OF VEGETATIVELY MOBILE DWARF SHRUBS OF *THYMUS* L. (LAMIACEAE) IN KHAKASIYA

E.B. Kolegova, V.A. Cheryomushkina

Ontomorphogenesis of vegetatively mobile dwarf shrubs of few thyme species (*Thymus elegans*, *Thymus iljinii* and *Thymus minussinensis*) was studied in Khakasiya. We revealed that intensity of vegetative growth and individual propagation is increasing on sand and fine earth. Morphogenesis of these species consists of three stages, i.e. a primary shoot, a primary bush, and a clone.

Key words: life forms, ontomorphogenesis, morphogenesis stage, morphological adaptation, *Thymus*.

Сведения об авторах: *Колегова Евгения Борисовна* – мл. науч. сотр. Центрального сибирского ботанического сада Сибирского отделения РАН, канд. биол. наук (kolegova_e@mail.ru); *Черёмушкина Вера Алексеевна* – профессор, зав. лабораторией интродукции лекарственных и пряно-ароматических растений Центрального сибирского ботанического сада Сибирского отделения РАН, докт. биол. наук (cher51@mail.ru).

УДК 582. 677.1

РЕПРОДУКТИВНЫЙ ПОТЕНЦИАЛ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *MAGNOLIA* L. В УСЛОВИЯХ КУЛЬТУРЫ НА ЮГЕ ПРИМОРСКОГО КРАЯ

Л.А. Каменева

Семенная продуктивность является важным показателем способности растений к размножению, характеризует жизнеспособность вида в конкретных условиях и имеет важное значение при изучении биологических особенностей вида. Для прогнозирования семенной продуктивности растений и при проведении работ по гибридизации решающее значение имеет также показатель жизнеспособности пыльцы. Нами изучена семенная продуктивность и жизнеспособность пыльцы четырех представителей рода *Magnolia* L. В условиях юга Приморского края семенная продуктивность магнолий различается по годам, в отдельные годы отмечены слабое и не стабильное плодоношение и, как следствие, низкая семенная продуктивность. Жизнеспособность пыльцы изученных видов также характеризуется низкими показателями.

Ключевые слова: *Magnolia*, жизнеспособность пыльцы, семенная продуктивность.

Род магнолия (*Magnolia* L.) принадлежит к семейству магнолиевых (*Magnoliaceae* Juss.), включает до 80 видов, большинство из которых являются листопадными деревьями и кустарниками (Бейли, 1947; Николаева, 1977; Харкевич 1981, 1987; Миляев, 2004; Зитте, 2007; Chengyin, 1997). Представители этого рода были широко распространены в меловом и третичном периодах по всему Северному полушарию Земли. Естественный современный ареал рода магнолия охватывает Юго-Восточную Азию (50 видов), а также Северную и Центральную Америку (27 видов), высокая концентрация видового разнообразия наблюдается в Восточных Гималаях, Юго-Западном Китае, в Индокитае (Минченко, Коршук, 1987; Петухова, 2003; Treseder, 1978). Во флоре России на острове Кунашир (южные Курилы) произрастает *Magnolia obovata* Thunb. Представители рода *Magnolia* очень декоративны и являются ценным материалом для садово-паркового строительства. Виды *M. officinalis* Rehd. et Wils. и *M. sieboldii* K. Koch. широко применяются в восточной медицине (Плотникова, 1983; Баркалов, 2009; Френкина, 2009; Coats, 1992).

Формирование коллекции магнолий в Ботаническом саду-институте ДВО РАН началось в 1972 г., когда ведущим научным сотрудником, канд. биол. наук И.П. Петуховой были привезены семена *M. sieboldii* K. Koch. из Пхеньянского Ботанического сада (Северная Корея). Спустя 40 лет на территории Ботанического сада-института ДВО РАН успешно культивируется 11 видов, 4 гибрида и 2 разновидности рода

Magnolia L. И.П. Петуховой изучены ритмы сезонного развития магнолий в условиях юга Приморского края, и разработана агротехника их выращивания (Петухова, 2003).

Вступление растений в генеративную фазу является важным критерием при оценке успешности интродукции. Определение качества пыльцы, а также вопросы опыления (оплодотворения, и получения качественного семенного материала) представляют не только теоретический интерес, но актуальны для работ по интродукции и селекции растений. Показатель жизнеспособности пыльцы имеет решающее значение для прогнозирования семенной продуктивности растений и при проведении работ по гибридизации (Термена, 1972; Минченко, Коршук, 1987; Григоренко, 2001; Кокшеева, 2004; Пшенникова, 2007).

Получение качественного семенного материала – показатель репродуктивной возможности растений, который зависит от ряда факторов: морфогенетических, генетических, физиологических, антропоэкологических и экологических (Hodgson 1989; Erdelska, 1999; Navarro, 1998). В результате влияния вышеуказанных факторов одни виды растений в условиях интродукции не плодоносят, а другие характеризуются низкой семенной продуктивностью.

В условиях юга Приморского края семенная продуктивность магнолий в разные годы различается, в отдельные годы отмечены слабое и нестабильное плодоношение и, как следствие, низкая семенная продуктивность (*Magnolia* x *kewensis* Pearce, *M. sal-*

icifolia (Sieb. et Zucc.) Maxim., *M. kobus* var. *stellata* Black).

Цель исследования – определение жизнеспособности пыльцы и семенной продуктивности представителей рода *Magnolia* в условиях интродукции на юге Приморского края.

Материалы и методы исследования

Объекты исследования: *M. kobus* var. *borealis* Sarg., *M. kobus* var. *stellata* Black., *M. salicifolia* (Sieb. et Zucc.) Maxim. и *M. sieboldii* K. Koch. (табл. 1).

Фенологические наблюдения за представителями рода *Magnolia* L. проводили по методике П.И. Лапина (1967). В качестве материала для исследования использовали пыльцу, плоды и семена магнолий. Пыльцу собирали из полураскрытых бутонов в период массового цветения. Для изучения биологии прорастания пыльцы использовали три варианта питательных сред: 5, 10 и 15%-е растворы глюкозы, в качестве контроля использовали дистиллированную воду (Голубинский, 1974). Проращивание пыльцы проводили в течение 24 ч в термостате при

температуре +24°C и в лабораторных условиях при +18–20°C. В ходе опыта измеряли длину пыльцевых трубок, поскольку это один из показателей жизнеспособности пыльцы. За оптимальную питательную среду принималась та, в которой процент проросшей пыльцы оказался наивысшим и соответствовал максимальной длине пыльцевых трубок.

Для определения оптимальных условий хранения пыльцы магнолий использовали три варианта:

1) хранение в лабораторных условиях при температуре +18–20°C;

2) хранение в бытовом холодильнике при +4°C;

3) хранение в морозильной камере при –18°C.

Определяли морфометрические показатели семян и многолистовок (длина, ширина, масса) и масса 1000 семян (с саркотестой и без) ГОСТ 13056.4-67.

Семенная продуктивность и коэффициент продуктивности определяли по методике И.В. Вайнагий (1974) и Т.А. Работнова (1960). Потенциальная семенная продуктивность (ПСП) – это число семяпочек на генеративный побег. Реальная семенная продуктивность (РСП) – это число зрелых семян, неповрежден-

Т а б л и ц а 1

Характеристика представителей рода *Magnolia* произрастающих на территории Ботанического сада ДВО РАН

Подрод	Секция	Вид	Ареал произрастание	Происхождение растительного материала	Высота (<i>h</i>), м; диаметр ствола, (<i>d</i>), см.	диаметр кроны, см	Начало цветения, г.	Начало плодоношения, г.
<i>Yulania</i> (Spach) Reichenbach.	<i>Buergeria</i> (Siebold et Zucc.) Dandy	<i>M. kobus</i> var. <i>borealis</i> Sarg.	Япония, о. Хоккайдо	Киев, ботанический сад ун-та, 1984 г., саженцы	<i>h</i> = 5,0 <i>d</i> = 30	500	1998, с 14 лет	2010
		<i>M. kobus</i> var. <i>stellata</i> Black.	Центральная и северная Япония, южная часть Корейского полуострова	Киев, ботанический сад ун-та, 1984 г., саженцы	<i>h</i> = 4,5 <i>d</i> = 30	500	1993, с 9 лет	1993
		<i>M. salicifolia</i> (Sieb. et Zucc.) Maxim	Центральная и северная Япония	Чехия, 1996 г., семена	<i>h</i> = 3,5 <i>d</i> = 16	350	2009 с 13 лет	2011
<i>Magnolia</i> Dandy	<i>Oyama</i> Nakai	<i>M. sieboldii</i> K.Koch.	Япония, Китай, Корейский полуостров	Пхеньян, ботанический сад, 1974 г., семена	<i>h</i> = 4,0 <i>d</i> = 14	600	1983, с 9 лет	1988

ных насекомыми и грибами, на генеративный побег. Коэффициент продуктивности – процентное соотношение ПСП и РСП.

Полученные данные обрабатывались с помощью программы Excel.

Результаты и обсуждение

Ритмы сезонного развития растений являются результатом длительного приспособления к условиям обитания. Фенологические явления растений достаточно полно и наглядно отражают ход их жизнедеятельности в течение сезонного цикла развития. Вегетационный период магнолий начинается с набухания генеративных почек (с 20–23 апреля). Набухание вегетативных почек происходит позднее, однако при переходе в фазу зеленого конуса (10–27 мая) вегетативные почки замедляют процесс развития до периода массового цветения, и только после окончания этого периода вегетативные почки начинают интенсивно разворачиваться. Период цветения у всех изученных магнолий обычно начинается через 10–15 дней после начала набухания генеративных почек и продолжается от 17 до 42 дней. Такие виды, как *Magnolia kobus* var. *borealis*, *M. kobus* var. *stellata* и *M. salicifolia*, являются раннецветущими, период их цветения начина-

ется до распускания листьев, массовое цветение наступает в середине мая. *M. sieboldii* цветет после распускания листьев, массовое цветение приходится на середину июня. Созревание семян магнолий в условиях юга Приморского края происходит в конце сентября или в первой декаде октября. Продолжительность вегетационного периода исследуемых видов составляет 169–179 дней (табл. 2).

Биология проращивания пыльцы

Известно, что семенная продуктивность растений во многом зависит от жизнеспособности пыльцы. Так как уровень жизнеспособности пыльцы величина непостоянная и зависит от возраста и состояния растения, для ее прорастания в искусственно созданных условиях необходимы хорошо подобранные питательные среды. Согласно данным некоторых исследователей, оптимальными для проращивания пыльцы магнолий являются такие среды, как 10%-й раствор сахарозы на агар-агаре и 5%-й раствор сахарозы с добавлением 0,1%-го раствора H_3BO_3 (Минченко, Коршук, 1987; Wang, 2010).

Изучение нами проращивания пыльцы магнолий на разных питательных средах показало, что оптимальной средой является 5%-й раствор глюкозы.

Таблица 2

Фенологические фазы развития *Magnolia*, интродуцированных в Ботаническом саду-институте ДВО РАН (2009–2011)

Вид	Набухание генеративных почек	Распускание вегетативных почек	Развертывание листьев	Бутонизация	Цветение			Созревание плодов	Вскрывание листовок и вывешивание семян на нитях фунгикулуса (семяножках)	Листопад	Продолжительность вегетационного периода
					Начало	Массовое	Конец				
<i>M. kobus</i> var. <i>borealis</i>	23.04	16.05	27.05	30.04	03.05	18.05	25.05	01.10	18.10	28.10	173
<i>M. kobus</i> var. <i>stellata</i>	20.04	16.05	27.05	29.04	05.05	15.05	22.05	02.10	16.10	03.11	179
<i>M. salicifolia</i>	21.04	05.05	10.05	28.04	03.05	19.05	03.06	02.10	13.10	25.10	175
<i>M. sieboldii</i>	20.04	08.05	20.05	24.05	6.06	20.06	18.07	27.09	08.10	25.10	169

Т а б л и ц а 3

Жизнеспособность пыльцы (%) *Magnolia* в разных питательных средах

Вид	Концентрация глюкозы (%)		
	5	10	15
<i>M. kobus</i> var. <i>borealis</i>	31,7±2,8 (34,3±2,6)	10,2±2,6 (5,8±1,8)	5,2±0,6 (4,7±1,0)
<i>M. kobus</i> var. <i>stellata</i>	29,3±2,0 (46,0±2,9)	5,6±0,6 (5,5±1,9)	4,6±0,5 (5,8±1,9)
<i>M. salicifolia</i>	23,5±2,4 (62,0±1,2)	10,0±0,8 (5,3±1,3)	6,8±0,5 (5,0±1,1)
<i>M. sieboldii</i>	21,9±1,5 (8,2±1,5)	15,9±1,9 (3,9±0,1)	6,0±0,9 (2,2±0,3)

П р и м е ч а н и е. В скобках указана длина пылевых трубок (мкм); пыльцу проращивали при +24°C.

В этих условиях процент проросшей пыльцы наивысший и соответствует максимальной длине пылевых трубок (табл. 3). У *M. kobus* var. *borealis* отмечен наиболее высокий процент жизнеспособности пыльцы (31,7%, с длиной пылевой трубки 34,3 мкм), а у *M. sieboldii* – наименьший (21,9%, с длиной пылевой трубки 8,2 мкм).

Проращивание пыльцы магнолий в лабораторных условиях при температуре 18–20°C показало, что ее жизнеспособность не превышает 4,8±0,5%. В связи с этим дальнейшее проращивание пыльцы проводили в термостате при 24°C. Повышение температуры позволило увеличить процент жизнеспособности пыльцы и длину пылевых трубок.

Полученные нами данные подтверждают результаты Н.Ф. Минченко, Т.П. Коршук (1987) и И.В. Григоренко (2001), которые указывают что основная причина слабой жизнеспособности пыльцы – низкая

температура во время цветения, препятствующая ее созреванию.

Возможность хранения пыльцы в течение длительного времени – важное условие при проведении работ по гибридизации. Результаты хранения пыльцы *Magnolia* в разных лабораторных условиях показали, что пыльца всех изучаемых магнолий быстро теряет жизнеспособность, которая колеблется в интервале (1,06±0,3)–(7,4±0,5)% (рис. 1).

Для *M. kobus* var. *borealis* и *M. kobus* var. *stellata* оптимальной для хранения пыльцы является пониженная положительная температура (4°C), при которой жизнеспособность пыльцы составляет (6,05±0,5)–(7,4±0,5)%. Для *M. salicifolia* оптимальными являются условия хранения при температуре как 18–20°C, так и 4°C, показатели жизнеспособности в этих случаях отличаются незначительно (4,5±0,4)–(4,8±0,5)%. Для хранения пыльцы *M. sieboldii* оптимальна низкая

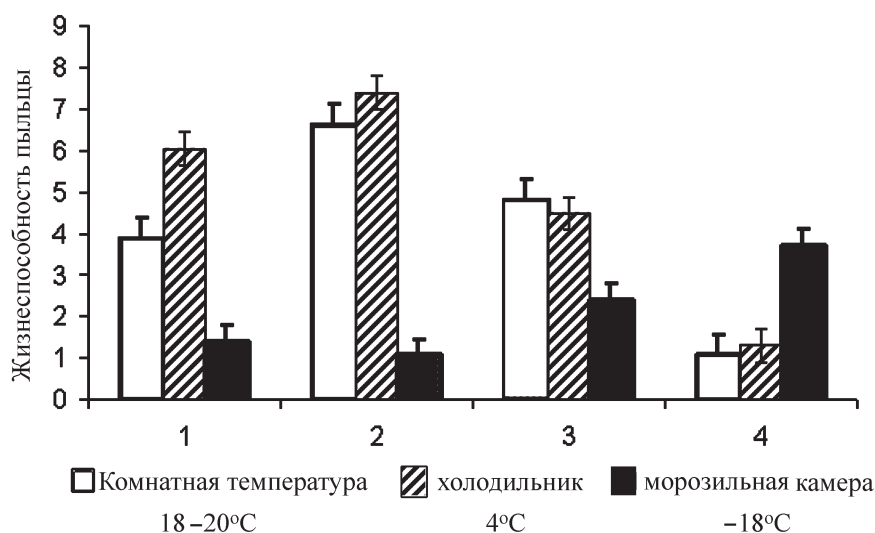


Рис. 1. Жизнеспособность пыльцы *Magnolia* (%) после хранения в течение 7 дней в разных температурных условиях: 1 – *M. kobus* var. *borealis*, 2 – *M. kobus* var. *stellata*, 3 – *M. salicifolia*, 4 – *M. sieboldii*

температура (-18°C), жизнеспособность пыльцы составляет $3,7 \pm 0,5\%$.

Результаты по хранению пыльцы магнолий подтверждаются данными Н.Ф. Минченко и Т.П. Коршук (1987), которые указывали, что хранение пыльцы магнолий даже в течение пяти дней вдвое и более снижает ее жизнеспособность. Результаты нашего исследования по хранению пыльцы магнолий показали, что низкое качество пыльцы не позволяет использовать ее при проведении работ по гибридизации.

Семенная продуктивность

Плод магнолий представляет собой шишковидную или колосовидную многолистовку, состоящую из множества вскрывающихся на дорсальной стороне листовок, каждая из которых содержит по два семязачатка. Семена магнолий плоские, черные или коричневатые, в мясистой оранжевой, красной или розовой семенной кожуре – саркотесте (Бобров и др., 2009).

Изучаемые нами виды различаются по размерам и массе семян и многолистовок, по количеству листовок в многолистовке. Наиболее крупные многолистовки и семена характерны для *M. kobus* var. *stellata*, мелкие многолистовки – для *M. salicifolia* (табл. 4, рис. 2).

Подсчет ПСП проводили по количеству листовок (24–36 листовок на одну многолистовку), РСП подсчитывали по количеству завязавшихся семян (1–17 листовок с семенами).

Результаты определения семенной продуктивности *M. kobus* var. *borealis*, *M. kobus* var. *stellata*, *M. salicifolia* и *M. sieboldii* показали, что реальное количество семян в многолистовке может изменяться по годам. Поскольку в каждой листовке находится по два семязачатка, расчет семенной продуктивности проводили с учетом потенциальной двусемянности. Потенциальная семенная продуктивность – базовая величина для оценки семенной репродукции, мало зависящая от внешних условий среды. Она является

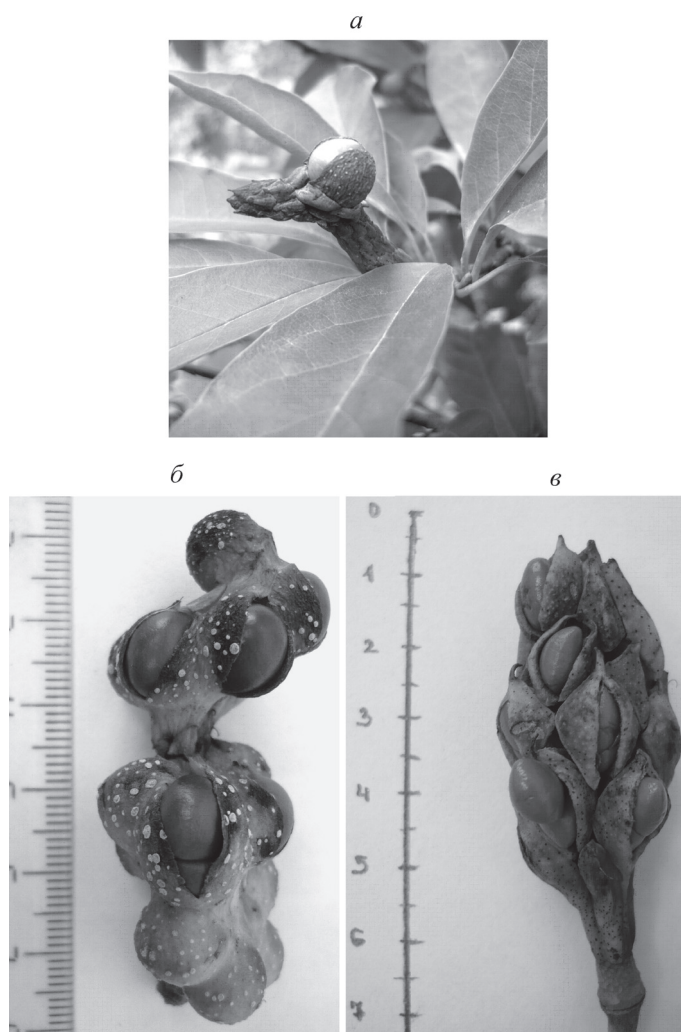


Рис. 2. Многолистовки магнолий: а – *M. salicifolia*, б – *M. kobus* var. *borealis*, в – *M. sieboldii*

Т а б л и ц а 4

Морфометрические характеристики многолисточков и семян *Magnolia* в условиях культуры Ботанического сада-института ДВО РАН

Вид	Многолисточка			Семена			
	Длина, см	Ширина, см	Масса, г	Длина, см	Ширина, см	Масса 1000 шт, г	Масса 1000 шт без с., г
<i>M. sieboldii</i>	5,3±0,9	2,07±0,02	3,4±0,1	0,5±0,02	0,48±0,002	52,7	39,5
<i>M. kobus</i> var. <i>stellata</i>	7,2±0,8	2,1±0,06	9,5±0,7	0,9±0,01	0,8±0,02	323,	169
<i>M. kobus</i> var. <i>borealis</i>	4,5±0,1	2±0,1	8,9±0,9	0,8±0,02	0,7±0,02	226,9	122
<i>M. salicifolia</i>	3,2±0,7	1,2±0,6	2,2±0,4	0,8±0,01	0,7±0,01	Ед.	–

Примечание. Ед. – единичные семена, с. – саркотеста.

Т а б л и ц а 5

ПСП, РСП и коэффициент продуктивности *Magnolia* в условиях культуры Ботанического сада-института ДВО РАН

Вид	ПСП шт, на одну многолисточку	РСП шт, на одну многолисточку	Коэффициент продуктивности, %
<i>M. sieboldii</i>	48	28	58,2
<i>M. kobus</i> var. <i>stellata</i>	73	11	14,4
<i>M. kobus</i> var. <i>borealis</i>	62	15	24,2
<i>M. salicifolia</i>	60	1	1,7

верхним пределом семенной продуктивности вида и характеризует его потенциальные возможности. ПСП изучаемых магнолий составляет 48–73 семян на одну многолисточку, РСП – 1–28 семян на одну многолисточку, коэффициент продуктивности – 1,7–58,2% (табл. 5). Наибольшее количество завязавшихся семян отмечено у *M. sieboldii* (28 семян на одну многолисточку), что соответствует высокому коэффициенту продуктивности. Особый интерес представляет *M. salicifolia*, у которой завязывается только по одному семени на многолисточку (Петухова, Каменева, 2011; Erdelska, 1999).

Выводы

1. Основные причины низкой продуктивности магнолий в условиях юга Приморского края – формирование пыльцы с низкой фертильностью (21,9–31,7%) и специфические условия окружающей среды во время цветения (низкая температура воздуха).
2. Низкое качество пыльцы магнолий после хранения не позволяет использовать их для проведения работ по гибридизации.
3. Реальная семенная продуктивность магнолий значительно ниже, чем потенциальная семенная продуктивность.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баркалов В.Ю. Флора Курильских островов. Владивосток, 2009. С. 54.
- Бобров А.В. Морфогенез плодов *Magnoliophyta*. М, 2009. 400 с.
- Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 6. С. 826–831.
- Голубинский И.Н. Биология проращивания пыльцы. Киев, 1974.

- Григоренко И.В. Эколого-биологические исследования некоторых представителей семейства *Magnoliaceae* Juss. в условиях Украины (на примере Запорожской области). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 2001.
- Кокшеева И.М. К методике определения жизнеспособности пыльцы у представителей рода *Rhododendron* L. (Ericaceae) // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 6. С. 147–150.
- Латин П.И. Сезонный ритм развития древесных растений и его значение для интродукции // Бюл. ГБС. 1967. Вып. 65. С. 13–18.
- Мирченко Н.Ф. Коршук Т.П. Магнолии на Украине. Киев, 1987. 184 с.
- Петухова И.П. Магнолии в условиях юга российского Дальнего Востока. Владивосток, 2003. 100 с.
- Петухова И.П., Каменева Л.А. Биологические особенности *Magnolia sieboldii* K. Koch. при интродукции на юге Приморского края // Научные ведомости БелГУ. Сер. Естественные науки. 2011. № 9 (104). Вып. 15/1. С. 277–280.
- Пишеникова Л.М. Сирени, культивируемые в Ботаническом саду-институте ДВО РАН. Владивосток, 2007. 113 с.
- Работнов Т.А. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. М.;Л., 1960. Т. 2. С. 20–40.
- Термена Б.К. О цветении и плодоношении магнолии Суланжа на Буковине // Бюл. ГБС. 1972. Вып. 84. С. 82–84.
- Coats A. Garden Shrubs and Their Histories. N.Y., 1992. 223 p.
- Erdelska O. Successive tissue degeneration in unfertilized ovules of *Daphne arbuscula* // Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 1999. Vol. 41. P. 163–167.
- Hodgson J.G. Are families of flowering plant ecologically specialized? // Plant Today. 1989. Vol. 2. N 4. P. 132–138.
- Navarro L. Effect of pollen limitation, additional nutrients, flower position and flowering phenology on fruit and seed production in *Salvia verbenica* (Lamiaceae) // Nordic J. Bot. 1998. Vol. 18. N 4. P. 441–446.
- Wang R. Flowering and pollination patterns of *Magnolia denudata* with emphasis on anatomical changes in ovule end seed development // Flora. 2010. 205. P. 260.

Поступила в редакцию 17.04.12

REPRODUCTIVE POTENTIAL OF *MAGNOLIA* L. SPECIES INTRODUCED AT THE SOUTH OF PRIMORSKY KRAI

L.A. Kameneva

Seed productivity is an important indicator of reproduction success. It characterizes the viability of species in different conditions. The viability of pollen is one of decisive indicators for the prediction of seed productivity and hybridization success. We studied seed productivity and pollen viability of four *Magnolia* species in the south of Primorsky Krai. The seed productivity varies from year to year, poor fruiting and low seed productivity was noted in some years. Pollen viability of the studied species is also low.

Keywords: *Magnolia*, pollen viability, productivity.

Сведения об авторах: Каменева Любовь Анатольевна – вед. инженер Ботанического сада-института ДВО РАН (Lubavar1188@mail)

ЮБИЛЕИ

JUBILEE

**ПАТРИАРХ НЕМЕЦКОЙ БОТАНИКИ
(К 85-ЛЕТИЮ ПРОФЕССОРА ГЕРХАРДА ВАГЕНИЦА)**

**PATRIARCH OF THE GERMAN BOTANY
TO THE 85th ANNIVERSARY OF PROFESSOR GERHARD WA-
GENITZ**



31 мая 2012 г. исполнилось 85 лет выдающемуся немецкому ботанику, действительному члену Гёттингенской Академии наук профессору Герхарду Вагеницу.

Г. Вагениц родился в городе Потсдаме в 1927 г. После войны изучал биологию, химию и физику сначала в Берлинском университете Гумбольдта, потом в Университете Георга-Августа в Гёттингене. В 1952 г. сдал государственный экзамен на право преподавания биологии, химии, физики. В 1955 г. защитил диссертацию под руководством Франца Фирбаса «Палиноморфология и систематика рода *Centaurea*». Эта работа, опубликованная в журнале *Flora*, том 142, до сих пор считается образцовым научным произведением. После защиты Г. Вагениц получил стипендию Немецкого научно-исследовательского

сообщества (DFG) для стажировки в Ботаническом отделе Естественно-исторического Венского музея у Карла Хайнца Рехингера. К.Х. Рехингер впоследствии отмечал, что редко можно встретить в одном человеке такое сочетание дара критической наблюдательности, чувства формы, способности к абстракции и концентрации, терпения, последовательности и способности устно и письменно кратко и четко выражать мысли, как это было у молодого Г. Вагеница. По стечению обстоятельств, К.Х. Рехингер должен был уехать в Багдад, и Г. Вагениц самостоятельно закончил несколько важных обработок для *Flora Iranica* (*Psammogeton*, *Lepurodiclis*), а затем провел критическое исследование обширнейшего гербарного материала по роду *Centaurea*. Начавшееся в Вене сотрудничество с К.Х. Рехингером продолжалось долгие годы, в частности, при работе над многотомной «Иллюстрированной флорой Средней Европы» Густава Хэги.

После венской стажировки в 1956 г. Г. Вагениц стал ассистентом Института систематики и географии растений в Свободном университете Берлина (FU Berlin), с 1958 до 1965 г. работал научным сотрудником, а с 1965 по 1969 гг. – куратором в Ботаническом саду и Ботаническом Музее Берлин-Далем. Здесь он написал путеводитель по отделу систематики Ботанического сада под названием «Geordnete Mannigfaltigkeit» («упорядоченное многообразие»). По инициативе своего учителя Тео Эккардта в 1962 г. в Берлине (FU Berlin) Г. Вагениц выполнил работу, за которую ему была присвоена степень доктора (habilitation). В 1966 г. он был назначен внештатным профессором FU Berlin.

С 1969 по 1993 г. Г. Вагениц – действительный профессор кафедры систематики Института наук о растениях Гёттингенского университета, а в 1971–1972 гг. – декан факультета математических и естественных наук. В 1975 г. участвует в международном Ботаническом конгрессе в Ленинграде, а затем в экскурсионной поездке в Армению. Из ленинградских ботаников Г. Вагениц был знаком с С.К. Черепановым и Н.Н. Цвелёвым, а в Ереване – с Норой Габриэлян, неоднократно встречался с А.Л. Тахтаджаном.

В 1981–1983 гг. Г. Вагениц занимал должность вице-президента Гёттингенского университета Георга-Августа. В 1982 г. Г. Вагениц был избран действительным членом Гёттингенской академии наук.

Основная тема его первых работ – различные аспекты изучения рода *Centaurea*, но круг его интересов необычайно широк. Это и вопросы общей систематики, такие как «редукция цветка как центральная проблема систематики покрытосеменных», систематическое положение Rubiaceae, а также численность видов растительного живого мира, изображение растений в ботанических произведениях и т.д. Ему принадлежит целый ряд библиографических и биографических работ, в том числе «Гёттингенские биологи 1737–1945 годы». Особое место занимает его «Словарь ботаники: морфология, анатомия, таксономия, эволюция: термины в их исторической взаимосвязи», первое издание вышло в 1996 г., второе, переработанное и расширенное, в 2008 г. Материал к этой книге автор собирал на протяжении более 40 лет. В списке его научных публикаций в этом году находятся 172 наименования, и при этом почти половина из них вышла после 1993 года. Согласно Science Citation Index, целый ряд из работ Г. Вагеница продолжает пользоваться неослабевающим вниманием. Список описанных им растений состоит из более чем 260 наименований. Свои научные интересы сам Г. Вагениц обозначил следующим образом: «Систематика Angiospermae. Таксономия Compositae (Asteraceae), в особенности *Centaurea*, *Filago* и родственные им. Флора Германии. История ботаники (преимущественно 18 и 19 веков), с акцентом на биографии ботаников и историю терминологии». К важнейшим своим публикациям сам профессор Г. Вагениц причисляет следующие:

Compositae in Hegi, Illustrierte Flora von Mitteleuropa, 1964–1979;

Göttinger Biologen 1737–1945. Eine biographisch-bibliographische Liste. Göttingen 1988;

Wörterbuch der Botanik. Die Termini in ihrem historischen Zusammenhang. Jena 1996 (2. Aufl. 2008);

Die “Scala naturae” in der Naturgeschichte des 18. Jahrhunderts und ihre Kritiker. In: Jahrb. Gesch. Theorie Biol. 4. 1997.

Die Erforscher der Pflanzenwelt von Berlin und Brandenburg. Verh. Bot. Ver. Berlin Brandenburg, Beiheft 6: 157–556. 2007.

Кроме этого, ему принадлежат многочисленные публикации по ботанической систематике и работы по истории ботаники, в том числе об Альбрехте фон Галлере, Георге Форстере, Адальберте фон Шамиссо, Кристиане

Конраде Шпренгеле и Августе Гризебахе, а также работа «Гёте и ботаника».

Коллеги и студенты отмечают удивительный интерес и тягу юбиляра к компьютерным новшествам. Будучи пользователем первого в институте персонального компьютера, профессор Вагениц самостоятельно создал и поддерживает в актуальном состоянии библиографическую базу данных по Compositae, и кроме того, помогает сотрудникам структурировать их данные для компьютерной обработки.

Свидетельством международного авторитета и признания заслуг профессора Г. Вагеница является и нижеследующий список биологических таксонов, названных в его честь:

Wagenitzia Dostál, 1973, Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 19(1–4): 76; Flora Europaea. Vol. 4. 1976: 301.

Centaurea wagenitzii Hub.-Mor., 1967, Bauhinia, III: 315.

Centaurea gerhardii Agababjan, 1997, Lagasalia 19: 897.

Kalidiopsis wagenitzii Aellen, 1967, Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh 28: 31

Heterothalamus wagenitzii F.H. Hellw., 2003, Haussknechtia 9: 135.

Filago wagenitziana Bergmeier, 2010, Willdenowia 40: 185.

Среди названий биологических таксонов есть даже название одного жука —

Paederus wagenitzii Willers, 1999, Veröff. Naturkundemus. Erfurt, 18: 132.

Мы с благодарностью помним о неопределимой помощи профессора Г. Вагеница в поисках и исследовании деталей биографии первого директора Ботанического сада Московского университета, одного из основателей Московского общества испытателей природы Георга-Франца Гофмана. Так, именно профессор Вагениц нашел ранее неизвестный портрет Г.-Ф. Гофмана, обратил наше внимание на переписку Гофмана с гёттингенским профессором Майнерсом и другие неизвестные в России источники.

За большой вклад в развитие науки, образования и просветительскую деятельность решением Президиума МОИП от 10 октября 2012 года профессор Герхард Вагениц был избран Почётным членом Московского общества испытателей природы.

Ботанический сад МГУ желает юбиляру здоровья и радостей в окружении его детей и внуков, благодарных учеников, друзей и коллег, новых творческих успехов.

М.В. Леонов, В.С. Новиков

Biological series
Volume 118. Part 2
2013

C O N T E N T S

<i>Kataev G.D.</i> Muskrat <i>Ondatra zibethica</i> L. 1766, as introducent Kola the arctic circle	3
<i>Harmash T.P.</i> Ornithological Descriptions and Researches of the Fauna of Poltava Region in the Sixteenth Century – the First Third of the Twentieth Century	12
<i>Kovalenko Ya.N., Nikitsky N.B.</i> New to Russia and Interesting Finds of Xylophilous Beetles (Coleoptera) in the Middle Russian Forest-Steppe Zone	20
<i>Sviridov A.V., Susarev S.V.</i> Noctuid Moths (Lepidoptera) of Mordovia Republic (Russia)	27
<i>Alexeev Yu.E., Dzama E.D., Ershova E.G., Zhmylev P.Yu., Karpukhina E.A., Terebova A.S.</i> <i>Ulmus laevis</i> and <i>U. glabra</i> Forests of the European Plain: Problems of the Present and the Past	36
<i>Shishkonakova E.A., Abramova L.I., Avetov N.A., Tolpysheva T.Y., Shvedchikova N.K.</i> Bogs formed on the bottom of the former Ai-Nadymtiylor lake (Numto Nature Park, Khanty-Mansi Autonomous Okrug)	48
<i>Platonova A.G., Filin V.R.</i> Morphology of foliage leaves of Krempf's pine brachyblasts (<i>Pinus krempfii</i> Lecomte, Pinaceae)	57
<i>Scientific communications</i>	
<i>Toskina I.N.</i> Notes about Species of the Genus <i>Pseudoptilinus</i> Leiler, 1969 (Coleoptera: Ptinidae: Xyletininae)	66
<i>Kolegova E.B., Cheryomushkina V.A.</i> Ontomorphogenesis of vegetatively mobile dwarf shrubs of <i>Thymus</i> L. (Lamiaceae) in Khakasiya	70
<i>Kameneva L.A.</i> Reproductive potential of <i>Magnolia</i> L. species introduced at the south of Primorsky krai	77
<i>Jubilee</i>	
Patriarch of the German Botany (to the 85th Anniversary of Professor Gerhard Wagenitz)	85

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Толмачев А.И. Мат-лы для флоры европейских арктических островов // Журн. Русск. бот. об-ва. 1931. Т. 16, вып. 5–6. С. 459–472.

Randolph L.F., Mitra J. Karyotypes of *Iris pumila* and related species // Am. J. of Botany. 1959. Vol. 46, N 2. P. 93–103.

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

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

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

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

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

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