

БЮЛЛЕТЕНЬ
МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА
ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

Основан в 1829 году

ОТДЕЛ БИОЛОГИЧЕСКИЙ

Том 119, вып. 2 2014 Март – Апрель
Выходит 6 раз в год

BULLETIN
OF MOSCOW SOCIETY
OF NATURALISTS

Published since 1829

BIOLOGICAL SERIES

Volume 119, part 2 2014 March – April
There are six issues a year

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

СОДЕРЖАНИЕ

Чикурова Е.А. Островные популяции одичавшего крупного рогатого скота в первое десятилетие XXI в.	3
Казьмин В.Д., Холод С.С. Кормовые ресурсы арктических тундр о. Врангеля и их использование северным оленем (<i>Rangifer tarandus</i>) и овцебыком (<i>Ovibos moschatus</i>)	14
Марова И.М., Вальчук О.П., Опаев А.С., Квартальнов П.В., Иваницкий В.В. Биология размножения и структура популяции восточной дроздовидной камышевки <i>Acrocephalus orientalis</i> (Sylviidae) в Южном Приморье	29
Тоскина И.Н. Пять новых видов точильщиков рода <i>Lasioderma</i> Stephens, 1835 из Иордании (Coleoptera: Ptinidae: Xyletininae)	42
Костина М.В., Шанцер И.А. К систематике рода <i>Populus</i> L. I. Значение признаков генеративной сферы для разграничения секций, видов и гибридов	51
Спиркина Н.Е., Ипатов В.И., Дмитриева А.Г., Филенко О.Ф. Сравнительная динамика роста культур микроводорослей видов <i>Monographidium arcuatum</i> (Korsch.) Hind. и <i>Scenedesmus quadricauda</i> (Turp.) Bréb.	64
Прохоров В.П. Копротрофные перитеционидные аскомицеты на территории Звенигородской биологической станции и некоторых районов Московской области	70
Куликова М.В. Развитие в онтогенезе подземных органов растений <i>Agrimonia eupatoria</i> L. и <i>Agrimonia pilosa</i> Ledeb.	76
<i>Научные сообщения</i>	
Боровичев Е.А. <i>Scapania calcicola</i> (Arnell et j. Perss.) Ingham – новый вид для флоры печеночников Мурманской области	81
Берлина Н.Г., Химич Ю.Р. Сморчковая шапочка – <i>Verpa bohemica</i> (Krombh.) Schroet. (Ascomycota) в Мурманской области	84

УДК: 57.022, 575,837

ОСТРОВНЫЕ ПОПУЛЯЦИИ ОДИЧАВШЕГО КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА В ПЕРВОЕ ДЕСЯТИЛЕТИЕ XXI В.

Е.А. Чикурова

Дан обзор современных мировых островных популяций одичавшего крупного скота (коров, зебу, буйволов). Рассмотрены популяции островов Атлантического океана: Сваны (Оркнейские); Инаксессибл (Тристан-да-Кунья); Инагуа (Багамские). Упомянуты популяции островов Индийского океана: Андаманские и Никобарские острова; Амстердам. Сообщается о популяциях островов Тихого океана: Умнак, Чирикова, Сайнак (Алеутские); Грейам (Королевы Шарлотты); Кучино-Шима (Японские); Гавайи, Молокаи, Кауаи, Оаху (Гавайские); Гуам, Тиниан, Паган (Марианские); Исабела (Галапагосские); Новая Британия (Бисмарка), Фату Хива, Хива Оа и Нуки Хива (Маркизские); Санта-Ана, Три сестры (Соломоновы); Савайи (Самоа); Таити (Общества); Вануа-Леву, Виги-Леву (Фиджи); Раивави, Руруту, Тубуаи (Тубуаи); Рапа-Ити (Басские) и острова Хуан-Фернандес. Упомянется популяция о. Маражо (р. Амазонка). Среди одичавших видов крупного рогатого скота в островных популяциях широко распространена корова (*Bos taurus*), локально на многочисленных Андаманских и Никобарских островах распространен зебу (*Bos indicus*), по ряду островов вид неизвестен, по другим предполагается зебу или корова, одичавший буйвол (*Bubalus bubalus*) отмечен на двух островах: Гуамо и Маражо.

Ключевые слова: одичавший крупный рогатый скот, зебу, буйволы, коровы, островные популяции, микроэволюция, сохранение биоразнообразия, инвазивные виды, чужеродные виды, *Bos taurus*, *Bos indicus*, *Bubalus bubalus*, управление одичавшими популяциями.

Введение

Островные популяции одичавшего скота из-за условий жизни на острове подвергаются специфическим факторам отбора, которые у диких животных способствует быстрому видообразованию (Дарвин, 1991). Время существования современных одичавших популяций редко превышает сто лет – этого мало для формирования нового вида. Однако при проведении селекции человеком этого времени достаточно для получения новой породы. Островные популяции представляют научный интерес для этологов, физиологов и генетиков, а также практический интерес для выведения новых пород, обладающих повышенной приспособленностью к суровым условиям.

Островные популяции одичавшего крупного рогатого скота создают целый ряд экологических проблем, зная о которых можно составить прогноз экологического риска возникновения или увеличения численности одичавшей популяции животных в той или иной местности. Опыт решения проблем и оригинальные способы сохранения популяций также заслуживают внимания.

При изучении одичавшего скота мы столкнулись с нехваткой общего перечня ныне существующих по-

пуляций в мировом масштабе: в некоторых работах рассмотрены острова только одного океана (Atkinson, Atkinson, 2000), в других представлен не полный список (Long, 2003). Ряд давно существующих популяций к настоящему времени исчез. Относительно недавно подвид зебу (*Bos taurus indicus*) выделили в отдельный вид (*Bos indicus*) (MacHugh et al., 1997; Hiendleder et al., 2008). Мы постарались собрать сведения обо всех существующих островных популяциях мира: об одних известно много, другие вскользь упоминаются в источниках, посвященных совсем другим объектам и проблемам, поэтому иной раз невозможно точно указать вид животных, однако мы надеемся, что составленный перечень пригодится исследователям (таблица).

Цель нашей работы – анализ состояния островных популяций крупного рогатого скота в настоящее время.

Мы поставили следующие задачи:

собрать сведения о ныне существующих островных популяциях и их видовом составе;

указать возникшие в этих популяциях приспособительные особенности;

описать и оценить методы решения проблем, возникающих с популяцией.

**Островные популяции одичавшего крупного рогатого скота, сохранившиеся к первому десятилетию XXI в.
(архипелаги указаны в алфавитном порядке)**

Архипелаг, остров	Время появления	Вид, порода	Примечания
Алеутские, о. Санак	середина XIX в.	<i>Bos taurus</i> , породы, завезенные русскими поселенцами	–
Алеутские, о. Умнак	середина XIX в.	<i>Bos taurus</i> , см. Алеутские, Санак	3700 голов
Алеутские, о. Чирикова	середина XIX в.	<i>Bos taurus</i> , см. Алеутские, Санак	800 голов
о. Амстердам	1871 г.	<i>Bos taurus</i>	–
Андаманские и Никобарские	?	<i>Bos indicus</i>	популяция возникла из брошенных «священных коров»
Багамские, о. Инагуа	около 1656 г.	<i>Bos taurus</i>	малочисленна
? Басские, о. Рапа-Ити	?	предположительно, <i>Bos taurus</i> или <i>Bos indicus</i>	данные 2000 г.
? Бисмарка, о. Новая Британия	начало XX в.	<i>Bubalus bubalus</i>	данные 2003 г.
Гавайские, о. Гавайи	между 1778 и 1803 гг.	<i>Bos taurus</i>	уничтожение начинается с 1850 г., на островах, где сохранились одичавшие коровы, открыта сезонная охота
? Гавайские, о. Кауаи	между 1778 и 1803 гг.	<i>Bos taurus</i>	см. Гавайи, о. Гавайи данные 1986 г.
? Гавайские, о. Оаху	1793 г.	<i>Bos taurus</i>	вероятно сохранилось небольшое число, данные 2003 г.
Галапагосы, о. Исабела	после 1535 г.	предположительно <i>Bos taurus</i>	научились пить солоноватую воду, инвазивные виды планомерно уничтожаются с 60-х годов XX в.
Острова Королевы Шарлотты (Хайда-Гуаи), о. Грейам	1893 г.	<i>Bos taurus</i> помеси пород шортгорн, гернси, редпол, айрширская, герефорд и некоторых других молочных пород	–
? Тристан-да-Кунья, о. Инаксесибл	1817 или 1820 г., но точно до 1824 г.	вид неизвестен	последнее упоминание в 50-е годы XX в.
Японские, Кучино-Шима	обнаружена в 1964 г.	<i>Bos taurus</i> близка или идентична породе кучиношима-уши	70 голов, данные о популяции 2003 г.
о. Маражо (р. Амазонка)	1895 г.	<i>Bubalus bubalus</i>	500 голов
? Марианские, о. Паган	XVII в. или с 1898–1944 гг. по н.в.	вид неизвестен	в 90-е годы XX в. отмечена маленькая популяция
? Марианские, о. Тиниан	с XVII в. до середины XX в. или по н.в.	вид неизвестен	в середине XX в. поступили данные о полном уничтожении популяции, однако позже (2000 г.) было сообщено о наличии животных
Марианские, о. Гуам	после 1941–1944	<i>Bubalus bubalus</i>	–

Окончание таблицы

Архипелаг, остров	Время появления	Вид, порода	Примечания
? Маркизские, о. Нуки Хива	?	предположительно, <i>Bos taurus</i>	данные 2000 г.
? Маркизские, о. Фату Хива	?	предположительно, <i>Bos taurus</i>	данные 2000 г.
? Маркизские (Французская Полинезия), о. Хива Оа	?	предположительно, <i>Bos taurus</i>	данные 2000 г.
? Общества, о. Таити	?	предположительно, <i>Bos taurus</i> или <i>Bos indicus</i>	данные 2000 г.
Оркнейские, о. Свона	1974–1980	<i>Bos taurus</i>	данные 2003 г.
Самоа, о. Савайи	?	<i>Bos taurus</i>	
? Соломоновы, о. Санта-Ана	?	предположительно <i>Bos taurus</i>	данные 1995 г.
? Соломоновы, о. Трех сестер неподалеку от о. Улава	?	вид неизвестен	телят ловят с последующим приручением, на коров охотятся, данные 1995 г.
? Тубуаи, о. Раивави	?	предположительно, <i>Bos taurus</i> или <i>Bos indicus</i>	данные 1969 г.
? Тубуаи, о. Руруту	?	предположительно, <i>Bos taurus</i> или <i>Bos indicus</i>	данные 1969 г.
? Тубуаи, о. Тубуаи	?	предположительно, <i>Bos taurus</i> или <i>Bos indicus</i>	данные 1969 г.
? Фиджи, о. Вануа-Леву	?	вид неизвестен	данные 1978 г.
? Фиджи, о. Вити-Леву,	?	вид неизвестен	данные 1978 г.
? Хуан-Фернандес	?	предположительно, <i>Bos taurus</i>	данные 1970 г.

Примечания. Знак «?» перед названием архипелага означает, что последние сообщения о популяции, которые нам удалось обнаружить в 2013 г., поступали более 10 лет назад. Мы предполагаем, что популяция существует, однако допускаем, что она могла и исчезнуть, особенно, если подвергалась преследованию человека. В столбце «Примечания» в этом случае мы указываем год последнего сообщения о популяции.

Материалы и методы

Для анализа мы использовали данные, приведенные в статьях, отчетах и программах работ островных национальных парков и сведения, полученные из переписки с сотрудниками этих парков. Из исследования мы исключили крупные острова (Новая Зеландия, ряд Японских островов), поскольку условия существования одичавших популяций скота на них приближаются к условиям материков.

Современные островные популяции одичавшего крупного рогатого скота представлены тремя видами: домашняя корова (*Bos taurus*), зебу (*Bos indicus*) и азиатский буйвол (*Bubalus bubalus*).

Острова рассматриваются по принадлежности к океанам и архипелагам, а архипелаги в океанах с севера на юг. Нам удалось получить данные по 36 островам, как одиночным, так и принадлежащим к 14 архипелагам.

Обзор литературы

Острова Атлантического океана

Оркнейские острова. Популяция *Bos taurus* существует с 1974 г. на о. **Свона** (Hall, Moore, 1986). До 1946 г. на о. Свона использовались тягловые быки и коровы, однако судя по фотографиям 1937 г., вряд ли они принадлежали к одной породе: некоторые были с

рогами, другие комолые, было несколько черных животных, один из быков напоминал шортхорна чалой масти. Известно, что быков пород абердин-ангусской и шортхорн для случки с местными коровами привозили с английского или шотландского берега. В 1985 г. в стаде отмечены черные и коричневые животные с белыми пятнами на животах, быки комолые или с небольшими рогами, коровы комолые. Высота в холке 110 см, вес около 320 кг (Hall, Moore, 1986). На фотографиях коров о. Свона за последние годы зафиксировано наличие в популяции белых животных с небольшими темными пятнами (Swona..., 2013). В популяции преобладают самки (соотношение полов 1:2). В 1985 г. в популяции отмечено 33 особи. Коровы обучились поедать водоросли – ламинарию и фукус (Hall, Moore, 1986). С 2003 г. одичавший скот о. Свона считается отдельной породой (Scotsman, 2003).

Архипелаг Тристан-да-Кунья. Крупный рогатый скот (вид неизвестен) был завезен на о. **Инаксессибл** в 1817 или 1820 г., но точно до 1824 г. (Holdgate, Wace, 1961, цит. по: Long, 2003). Были отмечены в 50-е годы XX в. стада одичавших животных (Holdgate, 1958, цит. по: Long, 2003).

Багамские острова. Одичавшие коровы (*Bos taurus*) встречаются на о. **Инагуа**. Вероятно, они происходят от лонгхорнов, завезенных в середине XVII в. (Long, 2003). Кроме них встречаются одичавшие ослы, свиньи и кошки, которые указываются, как источник угрозы для яиц и птенцов редких видов птиц (Allen, 1997). Нам не удалось найти одичавший скот в видах, угрожающих благополучию редких птиц. Одичавшие коровы есть, но их количество неизвестно (из письма местной жительницы M. Suod, от 02.03.2013). Вероятно, популяция немногочисленна.

Острова Индийского океана

Андаманские и Никобарские острова. Популяция состоит из брошенных животных (Encycl. Brit. 1970–80 цит. по: Long, 2003). Острова входят в состав государства Индия со специфическим отношением к домашнему зебу (священная корова). Старые зебу (*Bos indicus*) не забиваются на мясо, а просто отгоняются подальше от дома. Эти популяции все время пополняются новыми животными пожилого возраста. Долгое время на островах было развито традиционное скотоводство, при котором животные содержались в полувольных условиях, практически круглосуточно паслись в лесу, что тоже способствует быстрому одичанию. По этой причине размеры и число популяций одичавших зебу на островах все

время меняются. Места для одичавших животных много, и можно предположить, что их популяции на островах будут сохраняться до тех пор, пока значительно не увеличится площадь используемых человеком земель.

На всех островах широко распространены местные домашние зебу неописанных пород, объединенные под названием дези (джунгли) (*dezi (jungle)*), они представляют собой помеси разных индийских пород зебу, завозившихся когда-либо на острова. Во внешнем виде большинства особей прослеживается влияние зебу пород синдхи (*Sindhi*), сахивал (*Sahiwal*), харяна (*Haryana*). Это рогатые животные средних размеров, с хорошо развитым горбом, небольшим выменем и сосками. Преобладают белая, черная и красная масти, а также их смеси (Jeyakumar et al., 2012). С 1980 г. началось плановое улучшение местных пород, для чего использовали искусственное осеменение местных зебу семенем джерсейской и голштино-фризской пород (*Bos taurus*). Помесные коровы распространены в основном на крупных фермах, в мелких хозяйствах продолжают содержать дези (Ganesh-Kumar et al., 2006). Можно ожидать появления примеси *Bos taurus* джерсейской и голштино-фризской пород к одичавшим зебу *Bos indicus* дези-типа.

О. Амстердам. Популяция одичавших коров, потомков пяти животных из Реюньона, где разводили джерсейскую, тарентанскую, серую альпийскую и черно-пеструю бретонскую породы, существует на о. Амстердам с 1871 г. Особенность этой популяции в том, что она более ста лет успешно выживает, сохраняет высокую плодовитость (73%) и увеличивает численность в естественной среде с сезонным дефицитом пресной воды (Berteaux, Micol, 1992). Это низкорослые коровы с рогами средней длины и большим разнообразием мастей. У быков встречается масть, напоминающая масть тура (Olson, 1980). Вес самцов и самок составляет соответственно 350–430 и 250–230 кг. Одичавшие коровы освоили остров целиком, не поднимались лишь на высоты более 550 м над ур. моря. При плотности популяции 0,64 особи/га большая часть всех учтенных животных (88,3%) предпочитала находиться в низинах (до 250 м над ур. моря) (Berteaux, Micol, 1992).

Присутствие коров на острове сильно влияет на его растительность, под угрозой исчезновения оказались фелика (*Phylica arborea*) и папоротник (*Hymenophyllum aeruginosum*). Косвенно присутствие коров влияет также и на численность птиц, в основном альбатросов и буревестников, в том числе, эндемичных (*Diomedea amsterdamensis*, *Pachyptila*

salvini macgillivrayi), и просто редких (*Diomedea chlororhynchos*, *Phoebetria fusca* *Pterodroma mollis*, *Procellaria cinera*) (Micol, Jouventin, 1995). Для решения этой проблемы в 1987 г. на острове возведено ограждение, разделяющее его на две части (северную и южную). Все животные с южной стороны отстреляны и исследован их половозрастной состав (Bertheaux, Micol, 1992).

Соотношение полов в зоне, свободной от охоты, отличается от 1:1 в пользу самцов, тогда как в зоне с высокой интенсивностью охоты (полоса шириной несколько километров вдоль изгороди) преобладали самки, поскольку местное население предпочитает охотиться на молодых самцов (ежегодно добывает на мясо около 70–80 голов). Вообще самок в популяции меньше, чем самцов (44%). В 1993 г. насчитывалось 532 особи, а плотность популяции составляла 0,43 особи/га (Micol, Jouventin, 1995).

Острова Тихого океана

Алеутские. Появление чужеродных видов началось около 300 лет назад, вскоре после открытия и освоения русскими Аляски, и продолжилось после Второй мировой войны (Briskey, Briskey, 1975). На Алеутских островах существуют популяции одичавших коров *Bos taurus*, а кроме них отмечены лисы, песцы, лошади, овцы, северные и чернохвостые олени. Алеутские острова – одно из главных в мире мест обитания и летовки морских птиц. Почти 50 млн птиц обитают на Аляске, из них около 80% гнездятся на многочисленных (более 2500) островах Морского заповедника Аляски. Большинство птиц гнездятся колониями, которые уязвимы со стороны интродуцированных на острова хищников и копытных (Ebbert, Byrd, 2002).

Воздействие немногочисленных популяций коров мало в сравнении с ущербом, причиняемым таким видом, как северный олень, более приспособленным к суровым условиям островов и потому более многочисленным, однако корова способна сильнее преобразовать среду обитания. Олени обитают на семи островах, а коровы – на пяти.

Для сохранения и восстановления редких и эндемичных видов птиц с 70-х годов XX в. началось планомерное уничтожение инвазивных видов на островах. В 1985–1986 гг. одичавшие коровы на островах Шумагина, Семенова и Катон были отстреляны. Дальнейшее уничтожение алеутской популяции одичавших коров приостановили генетические исследования, которые доказали уникальность одичавших коров с Алеутских островов (MacNeil et al., 2007).

В настоящее время одичавшие коровы Алеутских островов находятся под охраной, рассматриваются как отдельная редкая порода – алеутская (Scotsman, 2003).

Сохранились популяции на островах **Умнак**, **Чирикова** и островах группы **Сайнак**. Около 60 животных перед уничтожением популяции были вывезены с о. Семенова, и их потомки живут на материке.

Генетические исследования показали, что коровы с о. Чирикова сильно отличаются от пород, распространенных в Северной Америке, в том числе и от тех, от которых предположительно произошли. Они отстоят от них дальше, чем друг от друга (MacNeil et al., 2007). Вероятно, основой для популяции алеутских коров послужили породы, завезенные русскими поселенцами на Алеутские острова в середине XIX в., а герефорд, ангусская и хайланд, завезенные американцами позже, оказали на популяцию в целом небольшое влияние.

Внешность коров описывалась, как «нечто среднее между герефордом и овцебыком» (Foster, 1985). Это животные некрупные (450–550 кг), мускулистые, пропорциональные, с небольшим подгрудком, низко посаженной головой и удлиненным туловищем. Встречаются рыжая, бурая и пегая масти. Даже небольшой вклад породы герефорд оказался достаточным, чтобы изменить масть животных до характерного вида. Рога обычно прямые, широко расставленные с концами, направленными вперед, похожие на рога лонгхорнов, их длина равна длине головы или немного меньше. Встречаются и комолые особи. На зиму коровы обрастают длинной (до 10 см) шерстью. В питании алеутских коров недостаточно грубого и калорийного корма, животные приспособились к питанию мхами, водной и околородной растительностью (Pharo, 2010).

В 2005 г. популяция о. Чирикова насчитывала 800 животных. В 2010 г. популяция о. Умнак оценивалась в 3700 голов (Pharo, 2010), остальные популяции насчитывают около 100 голов.

На островах, где живут коровы, нет крупных хищников, но смертность в популяциях от естественных причин довольно высока – в холодные годы на о. Умнак отмечена гибель до 25% популяции (Pharo, 2010). Местные жители Алеутских островов охотятся на одичавших коров (Fall et al., 1996). Скорость роста популяции одичавших коров гораздо ниже, чем северного оленя. За полуторавековую историю популяции коров ни разу не погибли от голода, съев всю растительность, как это отмечено для оленей. Вероятно, если местным жителям разрешат охоту на коров, а также откроют на них спортивную охоту, удастся

поддерживать численность на том уровне, когда наносимый коровами вред невелик.

Высокая естественная смертность в популяции обеспечивает пищей разные виды животных, в том числе редких, и, вероятно, увеличивает биоразнообразие островов. Исчезновение коров, возможно, приведет к сокращению каких-то других видов, прямо или косвенно связанных с одичавшими коровами, например, хищных птиц, питающихся падалью (Pharo, 2010).

Острова Королевы Шарлотты (Хайда-Гуаи).

Одичавшие популяции (*Bos taurus*) существуют в национальном парке Найкун в северо-восточной части о. **Грейам**. В 1893 г. около 400 голов шортгорнов были оставлены на острове. Одичавшие коровы освоили северо-восточные пляжи острова. В 1919 г. поселенцы, арендовавшие местность около р. Оеанда, оставляли там свой скот на вольном выпасе на лето. Эти коровы присоединились к одичавшим стадам (Golumbia et al., 2008). Совсем недавно несколько голов домашних коров присоединились к одичавшему стаду. В настоящее время одичавший скот представляет собой помесь пород шортгорнов (канадская селекция), молочной гернси, редпол, айрширской, герефорд и некоторых других молочных пород. Охота – основной фактор, сдерживающий широкое распространение одичавших коров по острову. С момента появления одичавших коров поселенцы рассматривали их как обычную дичь.

Одичавший скот питается травянистой растительностью, поедает осоки, кустарники, ивы и молодые ели. Коровы создают тропы и лежки в лесу, повреждают деревья. В перспективе воздействие скота может повлиять на видовой состав растений, способствовать распространению чужеродных видов, изменить структуру и состав почвы. Однако в настоящее время существенное (около 80%) влияние на экосистемы в дюнах парка Наикон о. Грейам оказывают олени, и невозможно узнать, представляет ли одичавший скот значительную угрозу для природных популяций или процессов (Parks, 1999, цит. по: Golumbia et al., 2008). Перспективы популяции не ясны. Полностью уничтожить одичавший скот сложно из-за того, что животные пугливы и агрессивны, к тому же необходимо одобрение ряда ведомств (Moore, 1992, цит. по: Golumbia et al., 2008). Есть предложение охранять одичавших коров, как и остальных животных в парке, или разрешить местным

жителям охотиться на них, чтобы регулировать численность (Golumbia et al., 2008).

Японские острова. Популяция одичавших коров (*Bos taurus*) была обнаружена на о. **Кучино-Шима** в 1964 г. (Nakanishi et al., 2003). Одни исследователи считают, что одичавшие коровы о. Кучино-Шима – потомки местных коров, которых разводили на острове местные жители, что задокументировано с 1727 г. (Tomita, 1996, цит. по: Minezawa, 2002). Другие полагают, что предки одичавших коров сбежали с пастбищ Кагошимы позднее, в 1918–1919 гг. (Hayashida, Nozawa, 1964, цит. по: Minezawa, 2002). Две популяции, происходящие от одичавших коров о. Кучино-Шима или близкие к ним, находятся также при университетах Кагошима и Нагойя (по данным 2001 г., 20 и 24 особи соответственно) (Minezawa, 2002).

В одичавшей популяции коров отмечают черную, бурую, черную с белым животом и бурую с белым животом масти. Это невысокие компактные животные (рост около 110 см, длина тела 120 см) (Nakanishi et al., 2003). Нам не удалось выяснить, какова форма рогов у животных в этой популяции и каково соотношение комолых и рогатых особей. На одной фотографии одичавших коров о. Кучино-Шима (Minezawa, 2002) представлены два комолых животных рыжей масти со светлоокрашенным носовым зеркалом, на другой – рогатый бык черной масти с белым животом и боком, с темноокрашенным носом.

По описанию породы кучиношима-уши¹, близко связанной с одичавшим скотом о. Кучино-Шима, все особи рогаты. Среди фотографий коров кучиношима-уши мы видели животных, как с прямыми, так и с загнутыми небольшими рогами.

Одичавшие коровы пьют воду из луж, ручьев и даже из горячих источников (Nakanishi et al., 2003). Животные образуют группы численностью от 2 до 8 особей, встречаются и одиночные. Животные придерживаются одного участка обитания, а группы неустойчивы (Kimura, Ihobe, 1985). В исследовании профессора Наканиши с соавторами (Nakanishi et al., 2003) указан максимальный размер группы (16 животных, из них 3 теленка) и подтверждается неустойчивость групп, однако не отмечено такой сильной привязанности к местообитанию.

В 1985 г. численность животных оценивали в 75 голов. Местные жители выпасают на острове своих коров и изредка используют (видимо, охотятся) оди-

¹Порода кучиношима-уши, по сообщению одних авторов, выведена из отловленных в одичавшей популяции животных (Minezawa, 2002), а по мнению других (Kawahara-Miki et al., 2011), происходит от домашнего скота о. Кучино-Шима, традиционно используемого как вьючный и тягловый скот.

чавший скот (Kimura, Ihobe, 1985). По более поздним данным, численность популяции колебалась в разные годы от 49 до 66 особей (Nakanishi et al., 2003).

Гавайские острова. Одичавшие коровы (*Bos taurus*) появились, вероятно, между 1778 и 1803 гг. К 1850 г. поголовье одичавшего скота на Гавайях насчитывало около 12 тыс. особей. В дальнейшем началась активная охота на одичавший скот. Коровы снижают изобилие растительности на тропических участках, а также косвенно способствуют процветанию инвазивных видов растений, более устойчивых к пастбищу и вытаптыванию коровами, чем эндемичные виды (Stone, Anderson, 1988).

По данным 1986 г., одичавший скот сохранился на островах **Гавайи, Молокаи, Кауаи** и, возможно, **Оаху** (Atkinson, Atkinson, 2000). Там, где сохранились одичавшие коровы, открыта сезонная охота на них и на другие инвазивные виды копытных. Судя по трофейной фотографии охотников, среди одичавших коров Гавайских островов встречаются особи, напоминающие герефордов красной масти с белой головой, с длинными полукруглыми рогами (длина рога примерно равна длине черепа) (Vancouver..., 2012).

Марианские острова. Домашние буйволы болотного подвида (*Bubalus bubalus swamp*) были завезены на **о. Гуам** испанскими миссионерами с Филиппин в начале XVII в. (Long, 2003). После японской оккупации (1941–1944) на острове появились популяции одичавших буйволов и свиней. Большая популяция одичавших буйволов существует возле военно-морской базы Гуам (Naval Base Guam), где расположены девственные леса и большие территории измененных биотопов. Большая часть этих естественных биотопов входит в Национальный заповедник дикой природы Гуама (Guam National Wildlife Refuge), созданный в 1993 г. В 1996 г. численность одичавшей популяции оценивалась в 200–300 голов (Lujan, Wiles, 1997).

Высокая плотность популяции одичавших буйволов (по маршрутным учетам их встречалось от 2,6 до 2,8 особей на 1 км) привела к локальному повреждению биотопов (Congru, 1988, цит. по: Joint region..., 2012). Одичавший буйвол вместе с филиппинским оленем и одичавшей свиньей отрицательно воздействуют на местную флору и растительность, способствуют эрозии почв и заиливанию рифов, а также разрушению оград водоемов для питьевой воды, поэтому их поголовье рекомендуется сократить (Joint region..., 2012). Для снижения скорости роста популяции буйволов в 1998 г. была предпринята попытка использовать инъекцию контрацептивов буйволицам (Lujan, 1999).

В XVII в. на о. Тиниан, завоеванном испанцами, сократилась численность населения, зато увеличилось число одичавших животных: крупного рогатого скота (вид неизвестен), коз и свиней (Stinson et al., 1992). Одичавший крупный рогатый скот и козы превратили лесной остров в саванну. В 1742 г. численность одичавших коров оценивалась в 10 тыс. особей, а к 1901 г. в результате истребления человеком снизилась до 600–700 особей, после чего леса начали восстанавливаться (Stinson, 1992). В середине XX в. утверждалось, что одичавшие коровы полностью уничтожены, однако позже их обнаружили вновь (Atkinson, Atkinson, 2000). В 90-е годы XX в. отмечена маленькая популяция на о. **Паган** (Lemke, 1992).

Галапагосские острова. Инвазивные виды на Галапагосах стали появляться с момента их открытия в 1535 г. Из одичавших животных распространены коровы (вероятно, *Bos taurus*), козы, свиньи и кошки. Обитание одичавшего скота на **о. Исабела** привело к тому, что лесные биотопы острова сменились на степные (Sherley, Lowe, 2000). С 1959 г. началось плановое искоренение инвазивных видов, и к 2013 г. одичавший скот остался только на о. Исабела. Питание коров составляет естественная растительность острова: трава и фрукты (авокадо, гуава, пассифлора). В сухой сезон на острове не хватает пресной воды, но коровы легко переносят засушливое время, так как научились пить солоноватую воду. К сожалению, коровы конкурируют за еду с галапагосскими черепаками и способствуют распространению инвазивных видов растений, например гуавы (из письма О.С. Мога, сотрудника Галапагосского национального парка, 2013), поэтому им грозит плановое уничтожение.

Архипелаг Бисмарка. Одичавший крупный рогатый скот (вид неизвестен) был описан неподалеку от берега северного Маданга в восточной части Папуа Новой Гвинеи (Lever, 1985, цит. по: Long, 2003). На полуострове Газель (**о. Новая Британия**) существует популяция одичавших буйволов – потомков животных, завезенных в 1900–1913 гг. из Индонезии и с Филиппин (Long, 2003).

Маркизские острова. На островах **Фату Хива, Хива Оа** и **Нуки Хива** отмечен одичавший скот неизвестного вида (Atkinson, Atkinson, 2000).

Соломоновы острова. В 90-е годы XX в. появились сообщения о популяции одичавшего скота (предположительно, *Bos taurus*) на **о. Санта-Ана**, юго-востоке Соломоновых островов (Flannery, 1995, цит. по: Long, 2003). Большое стадо (численность не указана) одичавшего скота существует на **о. Трех сестер** неподалеку от о. Улава. Коровы повреждают плантации,

поэтому взрослых коров уничтожают, а телят ловят для приручения (Allen et al., 2006).

Архипелаг Самоа. Одичавший крупный рогатый скот (*Bos taurus*) отмечен на о. **Савайи** (Savai'i), где обитает на высоте от 900 до 1040 м над ур. моря (Butler, 2012).

Архипелаг Общества. Одичавший скот отмечен на о. **Таити** (Atkinson, Atkinson, 2000).

Острова Фиджи. Одичавший крупный рогатый скот (вид неизвестен) отмечен на островах **Вануа-Леву** и **Вити-Леву** (Pernetta, Watling, 1978, цит. по: Atkinson, Atkinson, 2000).

Архипелаг Тубуаи. Одичавший крупный рогатый скот (*Bos taurus* или *Bos indicus*) отмечен на островах **Раивави**, **Руруту** и **Тубуаи** в 1969 г. (Douglas, 1969, цит. по: Atkinson, Atkinson, 2000) и о. **Рапа-Ити** (Баскские острова) (Atkinson, Atkinson, 2000).

Архипелаг Хуан-Фернандес. Крупный рогатый скот (предположительно, *Bos taurus*), завезенный на острова, указан как одичавший в 1970 г. (Long, 2003). В работе не указан конкретный остров в архипелаге, где обитают эти животные, отсутствуют также сведения о времени завоза. Нам не удалось найти по этим вопросам и более поздних данных.

Река Амазонка

На о. **Маражо**, расположенном в устье р. Амазонка, насчитывается около полумиллиона одичавших буйволов *Bubalus bubalus* (обитают на острове с конца XIX в.). Здесь обширные площади надолго заливаются водой. Большинство наземных млекопитающих уходят в это время на возвышенности или перебираются на верхушки деревьев, а на залитых водой территориях плавают рыбы и дельфины. Буйволы хорошо плавают, поэтому с утра до вечера находятся на затопленных участках, где питаются водной и околоводной растительностью и лежат в воде или грязи (MacDonald, Simon, 2011).

Исчезнувшие популяции

К первой декаде XX в. исчезли популяции одичавшего крупного рогатого скота на островах Катон, Семенова, Шумагина (Алеутские) (MacNeil et al., 2007); Ванкувер (Shackleton, 1999); Св. Павла (Holdgate, Wace, 1961, цит. по: Long, 2003); Ланаи (Гавайские) (Kramer, 1971, цит. по: Long, 2003); Гаити (Street, 1962, цит. по: Long, 2003); Сайпан, Рота (Марианские) (Lemke, 1992); Санта-Круз, Сан-Кристобаль, Флореана, Сьерра-Негра (Галапагосские) (из письма О.С. Мога, сотрудника Галапагосского национального парка, 2013); Фелисите (Hill et al., 2002).; Св. Еле-

ны (Long, 2003); Солт (Пуэрто-Рико) (Heatwore, 1981, цит. по: Long, 2003); Камберленд, Капити, Кергелен, Кемпбелл, Чатем, Стюард, Питт, Маккуори, (Новая Зеландия) (Long, 2003); Антиподов (Atkinson and Bell, 1973, цит. по: Long, 2003); Маскари; Роза, Эндерби (Оклендские) (Matheson, 2002); Фолклендские (Wigglesworth, 1992).

Обсуждение

Более половины известных к концу XX в. островных популяций одичавшего крупного рогатого скота к настоящему времени исчезли, при этом большая часть из них уничтожена человеком. По некоторым популяциям нам не удалось найти данных позже 60–70-х годов прошлого века, что может свидетельствовать об их исчезновении или об отсутствии к ним научного интереса. Есть популяции, вскользь упомянутые при исследовании других видов, а значит, можно предположить, что общее число островных популяций на самом деле больше, чем нам удалось найти. Под охраной находятся считанные популяции, у прочих статус не определен, и они часто подвергаются плановому уничтожению. Среди одичавших видов в настоящее время широко распространена корова (*Bos taurus*) (19 островов), локально, на многочисленных Андаманских и Никобарских островах распространен зебу (*Bos indicus*), по ряду островов вид неизвестен, на других предполагается обитание зебу и коров. Одичавший буйвол (*Bubalus bubalus*) отмечен на двух островах: Гуам и Маражо. Почти во всех популяциях одичавших коров формируется способность к легкому отелу.

В зависимости от условий на острове скот приобретает разные способности: у животных меняется кормовая база, они переносят сильный холод (на Алеутских островах), засуху или жару (на Галапагосских островах), поднимаются довольно высоко в горы, пьют солоноватую воду или воду горячих источников (на о. Кучино-Шима). Некоторые видовые особенности получают дополнительное развитие, например, буйволы на о. Маражо не прячутся от наводнения, а практически переходят к полуводному образу жизни.

Высокая способность крупного рогатого скота приспосабливаться к разным условиям приводит к тому, что они начинают конкурировать за ресурсы с менее пластичными в экологическом отношении и редкими местными видами, в результате происходит сокращение численности последних, например, слоновой черепахи на Галапагосах. Пастьба крупного рогатого скота разрушает сообщества островных растений, способствует формированию степных биото-

пов из видов, устойчивых к вытаптыванию. Стадная пастьба и протаптывание троп вызывают заболачивание и засаливание почв (Гуам), а также разрушают места для привычного гнездования некоторых видов птиц или даже напрямую вредят их гнездам (Амстердам, Алеутские). В то же время долго существующие островные популяции становятся частью биосистем острова, и их полное уничтожение, возможно, вызовет исчезновение с островов некоторых хищников (падальщиков), насекомых, специализированных насекомоядных видов птиц и ряда растений. Островные хищники не способны серьезно влиять на численность одичавшего крупного рогатого скота. В условиях, где у скота есть возможность прятаться от человека, сложно уничтожить популяцию даже при плановом отстреле.

Оригинальное, но неоправданное, на наш взгляд, решение – использование инъекции контрацептивов для регуляции численности одичавшей популяции. В результате инъекций, сделанных за один год 14 буйволицам, яловыми оказались 12 животных. На основании этого было посчитано, что инъекция снижает плодовитость буйволиц в 85,7% случаев (Lujan, 1999). Но если учесть, что максимальная плодовитость самок буйвола в полувольных популяциях составляет не 100, а 41,7% (Lemke, 2008), а плодовитость буйволиц в условиях повышенной плотности популяции неизвестна, становится понятно, что успех такой схемы завышен. При этом неизвестны последствия этих инъекций на дальнейшую жизнь буйволиц, возможно, их плодови-

тость увеличится после того, как закончится действие контрацептива.

Можно предположить, что охота, особенно традиционная, умеренная, как на Алеутских и Гавайских островах, способна адекватно регулировать численность островной популяции и защитить природные системы островов от чрезмерного влияния скота. Решение, позволяющее одновременно сохранить популяцию скота и островные биосистемы, заключается в огораживании части территории острова от скота в сочетании с плановым отстрелом, как это сделано на о. Амстердам.

Иногда сохранить одичавшую популяцию коров на острове по каким-либо причинам (природоохранным, политическим, экономическим) нельзя. В таком случае желательнее сохранить часть животных (пусть и в другом месте, как например, породы кучино-шима и алеутская) или генетический материал популяции.

Автор выражает благодарность профессору Леониду Мироновичу Баскину за идею работы с одичавшими популяциями скота; профессору Стефену Холлу (Stephen Hall) из Университета Линкольна за предоставленную информацию по одичавшим коровам Своны; Оскару Карвахалу Мора (Óscar Carvajal Mora) из Галапагосского национального парка за информацию о современном состоянии галапагосских популяций одичавшего крупного рогатого скота; жительнице острова Инагуа Марте Суод (Martha Suod) за ответы по одичавшим популяциям Инагуа; канд. биол. наук Софье Леонидовне Баскиной за помощь в подборе материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дарвин Ч.* Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь // пер. с англ. изд. 1859 в 1991. СПб., 511 с.
- Allen R.P.* West Indian Flamingo // *Endangered Species of the Bahamas*. 1997. P. 1–2.
- Allen M.G., Bourke R.M., Evans B.R., Iramu E., Maemouri R.K., Mullen B.F., Pollard A.A., Wairiu M., Watoto C., Zotalis S.* Solomon Islands Smallholder Agriculture Study // *Provincial Reports*. 2006. Vol. 4. Canberra, Australia. 141 p.
- Atkinson I.A.E., Atkinson T.J.* Land vertebrates as invasive species on islands served by the South Pacific Regional Environment Programme // *Invasive species in the Pacific: review and draft regional strategy*. 2000. Samoa. P. 19–84.
- Berteaux D., Micol T.* Population studies and reproduction of the feral cattle (*Bos taurus*) of Amsterdam Island, Indian Ocean // *J. Zool*. 1992. Vol. 228. P. 265–276.
- Brickey J., Brickey C.* Reindeer, cattle of the Arctic // *Alaska J.* 1975. Vol. 5. N 1. P. 16–24.
- Butler D.* Report on the birds of Upland Savai'i // *Rapid Biodiversity Assessment of Upland Savai'i*, 2012. Samoa. P. 85–110.
- Conry P.J.* Management of feral and exotic game species on Guam // *Trans. West. Sec. Wildl. Soc.* Vol. 24. P. 26–30.
- Ebbert S.E., Byrd G.V.* Eradication of invasive species to restore natural biological diversity on Alaska Maritime National Wildlife Refuge // *Turning the tide: the eradication of invasive species*. Occasional Paper of the IUCN Species Survival Commission. 2002. N 27. Switzerland and Cambridge, UK. P. 102–109.
- Fall J.A., Stanek R.T., Brown L., Utermohle C.* The harvest and use of fish, wildlife, and plant resources in False Pass, Unimak Island, Alaska // *Technical Paper* 1996. N183. 85 p.
- Foster D.* Governor's Appeal Gives Cattle Last-Minute Reprieve // *Associated press news* 2 February 1985. (с сайта 03.12.2012) <http://www.apnewsarchive.com/1985/Governor-s-Appeal-Gives-Cattle-Last-Minute-Reprieve/idcf5010dc10d9d-35999468bfff6a5ab48d>

- Ganesh Kumar B., Jeyakumar S., Rai R.B., Raj Vir Singh, Zachariah G., Kuntola R. Economics of Cow Milk Production – A Microlevel Study in Andaman & Nicobar Islands // *Indian J. of Dairy Sci.* 2006. Vol. 59. N 6. P. 1–6.
- Golumbia T., Bland L., Moore K., Bartier P. History and current status of introduced vertebrates on Haida Gwaii // *Lessons from the Islands. Introduced species and what they tell us about how ecosystems work. Special Publication Canadian Wildlife Service.* 2008. P. 8–28.
- Hall S.J.G., Moore G.F. Feral cattle of Swona, Orkney Islands // *Mammal Rev.* 1986. Vol. 16. N 2. P. 89–96.
- Hiendleder S., Lewalski H., Janke A. Complete mitochondrial genomes of *Bos taurus* and *Bos indicus* provide new insights into intra-species variation, taxonomy and domestication // *Cytogenet. Genome Res.* 2008. Vol. 120. N 1–2. P. 150–156.
- Hill M.J., Currie D.R., Vel T.M., Fanchette R. Felicite // *Atoll Res. Bull.* 2002. Vol. 495. P. 118–138.
- Jeyakumar S., Kundu A., Yadav Jaisunder S.P., Balakrishnan M., Kundu M.S., Saiatha T., Verma S.K., Srivastava R.C. Diversity and conservation of Farm animal genetic resources (FAnGR) of Andaman and Nicobar Islands // *Ecology and faunal communities on the Andaman and Nicobar Islands.* 2012. Springer. P. 313–337.
- Kawahara-Miki R., Tsuda K., Shiwa Y., Arai-Kichise Y., Matsumoto T., Kanasaki Y., Oda S., Ebihara Sh., Yajima Sh., Yoshikawa H., Kono T. Whole-genome resequencing shows numerous genes with nonsynonymous SNPs in the Japanese native cattle *Kuchinoshima-Ushi* // *BMC Genomics.* 2011. Vol. 12. P. 103.
- Kimura D., Ihobe H. Feral Cattle (*Bos taurus*) on Kuchinoshima Island, Southwestern Japan: Their Stable Ranging and Unstable Grouping // *J. Ethol.* 1985. Vol. 3. P. 39–47.
- Lemke T.O. Status of the Marianas Fruit Bat (*Pteropus mariannus*) in the Northern Marianas Islands North of Saipan // *Pacific Island Flying Foxes: Proceedings of an International Conservation Conference.* 1992. Vol. 90. N 23. P. 68–73.
- Lemke B. Australian Water buffalo. Genetic and Reproduction Improvements // *Rural Industries Research and Development Corporation / Australian Government.* 2008. RIRDC Publication N 08/189, RIRDC Project № PRJ-000634. 58 p.
- Long J.J. Introduced mammals of the World: their history, distribution and influence // 2003. Wallington. 591 p.
- Lujan D.T., Wiles G.J. Population Size and Distribution of Wild Asiatic Water Buffalo on Guam // *Job progress Report Research Project Segment N W-1R-5.* October 1, 1996 to September 30, 1997.
http://www.guamdawr.org/reports/fy97/97_WatBuff.PDF
- Lujan D.T. Monitor Population Size and Distribution of Wild Asiatic Water Buffalo on Guam // *Job progress Report Research Project Segment N W-1R-7* October 1, 1998 to September 30, 1999.
<http://www.guamdawr.org/reports/fy99/99Carabao.pdf>
- MacDonald M., Simon J. Cattle, Solanization, and Climate Change. Brazil's Agricultural Revolution // *Brighter Green.* 2011. 41 p.
- MacHugh D.E., Shriver M.D., Loftus R.T., Cunningham P., Bradley D.G. 1997. Microsatellite DNA Variation and the Evolution, Domestication and Phylogeography of Taurine and Zebu Cattle (*Bos taurus* and *Bos indicus*) // *Genetics.* Vol. 146. P. 1071–1086.
- MacNeil M.D., Cronin M.A., Blackburn H.D., Richards C.M., Lockwood D.R., Alexander L.J. Genetic relationships between feral cattle from Chirikof Island, Alaska and other breeds // *Animal Genetics.* Vol. 38. N 3. 2007. P. 193–197.
- Matheson D. Enderby Island Cattle. // *A New Zeland Rare Breed Society Rescue project* 2002.
<http://www.rarebreeds.co.nz/endcattlepro.html>
- Micol T., Jouventin P. Restoration of Amsterdam Island, South Indian Ocean, following control of feral cattle // *Biological conservation.* 1995. Vol. 73. P. 199–206.
- Minezawa M. 2002. Cattle Genetic Resources in Japan: One Successful Crossbreeding Story and Genetic Diversity Erosion // *Cattle Genetic Resources in Japan.* P. 74–87. [яп. яз.]
- Nakanishi Y., Fujihashi D., Manda M. Significance of indigenous domestic or feral animals in the Tokara Island, Kogoshima prefecture – a survey on the population of Kuchinoshima feral cattle and their habitat for conservation // *The Progress Report of the 2000 and 2001 Survey of the Research Project Social Homeostasis of Small Islands in Southern Japan.* 2003. P. 97–103. [яп. яз.]
- Olson, T.A. Choice of a wild-type standard in color genetics of domestic cattle. // *J. Hered.* 1980. Vol. 72. P. 442–444.
- Pharo K. Nature redesigned Aleutian cow herd // *Beef producer.* 2010. Feb. P. 3.
- Scotsman. Back to the herd instinct // *The Scotsman. News.* 14 June 2003. (с сайта 22.01.2012)
<http://www.scotsman.com/news/back-to-the-herd-instinct-1-651949>
- Shackleton D. M. 1999 Hoofed mammals of British Columbia. UBS Press. 265 p.
- Sherley G., Lowe S. Towards a regional invasive species strategy for the South Pacific: issues and options // *Invasive species in the Pacific: review and draft regional strategy.* South Pacific Regional Environment Programme. Apia, Samoa. 2000. P. 7–18.
- Stinson D.W., Glass P.O., Taisacan E.M. Declines and Trade in Fruit Bats on Saipan, Tinian, Aguijan, and Rota // *Pacific Island Flying Foxes: Proceedings of an International Conservation Conference. Biological Report.* 1992. Vol. 90. N 23. P. 61–67.
- Stone C.P., Anderson S.J. Introduced animals in Hawaii's natural areas // *Proceedings of the Thirteenth Vertebrate Pest Conference.* 1988. P. 133–142.
- Wigglesworth A. Falkland people // *Peter Owen Limited.* 1992. 136 p.
- Материалы из Интернета без указания имени авторов:
Joint Region Marianas Naval Base Guam Ungulate Management Plan / Navy Base Guam. FPO AP 96540-2937. Published on 01.09. 2012 (общедоступный файл, с сайта 01.12.2012) http://sablan.house.gov/sites/sablan.house.gov/files/documents/NBG-1_Draft%20NBG%20Ungulate%20Management%20Plan_9-23-12.pdf
- Swona – abandoned island of feral cattle / Published on 17.02.2013. (общедоступный фоторяд, с сайта 10.04.2013) <http://www.youtube.com/watch?v=Z5Q38n7bM78>
- Vancouver Bull Hunting In Hawaii / Published on 19.03.2012 (общедоступный файл, с сайта 09.02.2013) <http://hog-blog.com/vancouver-bull-hunting-in-hawaii/>

INSULAR POPULATIONS OF FERAL CATTLE IN FIRST DECADE OF THE XXI AGE

E.A. Chikurova

The article provides a review of current status of feral bovine cattle populations (cows, zebu, buffalo) around the world. There were reviewed feral cattle populations on the islands of the Atlantic Ocean: Swona (Orkney Islands); Inaccessible (Tristan da Cunha); Inagua (Bahamas). There were mentioned the feral cattle populations on the islands of the Indian Ocean: Andaman and Nicobar Islands; Amsterdam. The feral cattle populations on the islands of the Pacific Ocean: Umnak, Chiricof, Sanak, (Aleutian Islands); Graham (Queen Charlotte Islands); Kuchinoshima (Japonic islands); Hawaii, Molokai, Kaua'i, O'ahu (Hawaiian Islands); Guam, Tinian, Pagan (Marianas); Isabela (Galapagos Islands); New Britain (Bismarck Archipelago); Fatu Hiva, Hiva Oa, Nuku Hiva (Marquises); Santa-Ana, Three sisters (Solomons); Savai'i (Samoa); Tahiti (Society); Vanua Levu, Viti Levu (Fiji); Raivavae, Rurutu, Tubuai (Tubuai Islands); Rapa Iti (Bass Islands) and islands of Juan Fernández. There was also mentioned the feral buffalo populations on the Marajo Island on Amazon River. Cows (*Bos taurus*) prevail among feral cattle population on the islands. Feral zebu (*Bos indicus*) are distributed locally on numerous Andaman and Nicobar Islands. Feral buffalos (*Bubalus bubalus*) are recorded from two sites: Guam Island and Marajo Island. Some insular populations are recorded without exact information regarding the animal species, for some others belonging to cows or zebu is expected.

Key words: feral cattle, zebu, buffalo, carobao, cow, islands populations, microevolution, conservation biology, invasive species, alien species, *Bos taurus*, *Bos indicus*, *Bubalus bubalus*, management of feral cattle.

Сведения об авторе: Чикурова Евгения Алексеевна – мл. науч. сотр. Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, канд. биол. наук (chikurovaea@yandex.ru).

УДК 581.9.(571.651):574.22:574.38

КОРМОВЫЕ РЕСУРСЫ АРКТИЧЕСКИХ ТУНДР О. ВРАНГЕЛЯ И ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ СЕВЕРНЫМ ОЛЕНЕМ (*RANGIFER TARANDUS*) И ОВЦЕБЫКОМ (*OVIPOS MOSCHATUS*)

В.Д. Казьмин, С.С. Холод

Исследованы (2004–2007) величины надземной массы отдельных видов растений и лишайников в разных ландшафтно-климатических районах о. Врангеля, сезонные показатели избирательности основных кормовых растений, а также динамика уровня годового потребления растительных кормов северными оленями и овцебыками в арктических тундрах острова. Растительная и лишайниковая масса разных районов о. Врангеля (115–210 г/м²) соответствуют южному варианту подзоны арктических тундр. В августе средняя надземная масса высших сосудистых растений составляет 85±6 г/м², мхов – 37±8 г/м², лишайников – 27±8 г/м². Состав рациона и избирательность потребления кормовых растений северного оленя и овцебыка сходны. Коэффициент избирательности питания (*K*) у северных оленей и овцебыков высок для осоковых и ситниковых (8,1), ниже для ивовых и бобовых (3,1–3,4), еще ниже для злаковых и разнотравья (0,9–1,6). Наименее предпочитаемы мхи (*K* = 0,6). Лишайники в трофической нагрузке не зафиксированы. Наибольший уровень годового потребления надземной растительной массы в Южном ландшафтно-климатическом районе достигает 11–14%, в Центральном районе – 10%.

Ключевые слова: северный олень, овцебык, арктические тундры, пастбище, избирательность питания, уровень годового потребления, остров Врангеля.

Для о. Врангеля актуальна проблема воздействия крупных травоядных млекопитающих на растительность. В прошлом веке в сложившуюся экосистему острова были включены два интродуцента – северный олень (*Rangifer tarandus*) и овцебык (*Ovibos moschatus*). При организации совхоза в 1948 г. на остров было завезено стадо оленей, которое к 2003 г. достигало численности 8–10 тыс. особей (Казьмин, 1986, 2006а). Популяция овцебыка на момент выпуска (1975 г.) насчитывала 20 животных, а к 2006 г. составляла предположительно 820 особей (Груздев, Сипко, 2007а, 2007б). Таким образом, в конце 90-х годов растительность острова испытывала значительную нагрузку в связи с резким увеличением численности крупных травоядных. В 1938 г. Б.Н. Городков после посещения острова произвел расчет допустимой емкости пастбищ всего острова (площадь 7800 км²) для выпаса оленей, которая составляла 1500 голов (Городков, 1939). Резкое усиление пресса травоядных животных на растительность о. Врангеля в последние годы определило интерес к динамике фитомассы, роли абиогенных и биогенных факторов в ее пространственной изменчивости. В ряде работ (Петровский, 1973; Юрцев, 1987) показано, что на о. Врангеля, который был в плейстоцене и начале голоцена частью Берингии и избежал оледенения, со-

хранилось на протяжении последней геологической эпохи высокое разнообразие растительности и животного населения. Установлено, что климатические условия и растительный покров острова позволяли выживать популяциям мамонтов и других крупных травоядных млекопитающих, обитавших на острове вплоть до среднего голоцена (Вартамян, 2004). Кроме крупных травоядных животных, значительное влияние на состав, структуру и надземную массу растительности острова оказывают лемминги и гуси.

Наличие и доступность растительных кормов в окружающей среде – важнейшие факторы, обеспечивающие жизнеспособность популяций крупных растительноядных млекопитающих (Юргенсон, 1973; Абатуров, 2005; и др.). Происходящее в последнее время изменение климата отражается и на условиях жизни животных. На острове наблюдаются увеличение глубины и твердости снега, а также образование слоев наста и корок гололеда, повышающих твердость снежного покрова, что усложняет животным доступность подснежных растительных кормов (Казьмин, Абатуров, 2009). Ухудшение свойств снежного покрова и почти повсеместное ограничение доступных для кормежки площадей отразилось на популяции северного оленя, численность которого с 2004 по 2007 г. упала с 8–10 тыс. особей до 450–500.

Численность овцебыков невелика, поэтому они находят пригодные для пастбы участки и сохраняют поголовье (Казьмин, 2006б; Груздев, Сипко, 2007а, 2007б; Казьмин, Абатуров, 2009).

Растительность о. Врангеля описана достаточно подробно (Городков, 1958; Петровский, 1967, 1985; Юрцев, 1987; Холод, 2007; и др.), а сведения о запасах и структуре надземной растительной массы пока единичны (Игнатенко, Оганесян, 1987; Казьмин, 2006а; Казьмин, Холод, 2007). Первые исследования по питанию северных оленей на о. Врангеля опубликованы Н.К. Железновым (1990). Известны данные по питанию овцебыков в период акклиматизации (Чернявский и др., 1981), а также по питанию копытных о. Врангеля на основе споро-пыльцевого анализа (Сипко и др., 2006). Опубликованы материалы по запасам групп кормов и сезонным рационам северных оленей и овцебыков (Казьмин и др., 2011), количественные характеристики питания обоих видов (Казьмин, Абатуров, 2011) и их трофические предпочтения в стратегии питания (Розенфельд и др., 2012).

В настоящей статье представлены материалы исследований величины надземной массы отдельных видов растений и лишайников в разных ландшафтно-климатических районах острова, сезонные показатели избирательности основных кормовых растений, а также динамика уровня годового потребления растительных кормов северными оленями и овцебыками при изменении климата.

Материалы и методы

Исследования проведены в 2004–2008 гг. на территории заповедника Остров Врангеля; о. Врангеля расположен в северо-восточной части Российской Арктики на границе Восточно-Сибирского и Чукотского морей. Центральная часть острова занята низкими горами (высшая точка 1096 м над ур. моря), расположенными тремя субшироко ориентированными грядами. Запад и восток острова представляют собой расчлененные плато, южное и северное побережье образовано равнинами (Марков, 1952; Сватков, 1961). Снежный покров на острове формируется обычно в сентябре–октябре и разрушается в июне (Скрыльник, 1976; Стишов, 2004). В 2004 г. были заложены стационарные пробные площадки (ПП) размером 25×25 м (0,16 га) в целях систематической оценки значений надземной фитомассы и ее пастбищного использования северными оленями и овцебыками в разных типах тундр (всего 21 ПП). Пробные площадки были заложены на трансектах

в трех ландшафтно-климатических районах острова (Марков, 1952; Петровский, 1985): Центральном ($n = 9$; $71^{\circ}17'$ с.ш., $179^{\circ}50'$ з.д. – $71^{\circ}18'$ с.ш., $179^{\circ}50'$ з.д.), Южном ($n = 6$; $70^{\circ}57'$ с.ш., $179^{\circ}37'$ з.д. – $70^{\circ}59'$ с.ш., $179^{\circ}35'$ з.д.), Северном ($n = 6$; $71^{\circ}21'$ с.ш., $179^{\circ}30'$ з.д. – $71^{\circ}22'$ с.ш., $179^{\circ}31'$ з.д.). В 2007 г. в Восточной части острова заложены 6 стационарных пробных площадей (координаты ПП 1–3: $71^{\circ}25'$ с.ш., $178^{\circ}09'$ з.д.; координаты ПП 4–6: $71^{\circ}24'$ с.ш., $178^{\circ}08'$ з.д.). Расстояние между площадями, образующими макротрансекты в направлении с севера на юг, составляет 500–600 м. В число пробных площадей каждого района включена как минимум одна, формирующаяся на пологих водораздельных равнинах и отражающая зональную (подзональную) норму растительности, остальные заложены на внеплакорных позициях, в основном, в разных частях склонов. Это позволяет рассматривать полученные средние значения показателей фитомассы за годы исследований и за три года как представительные для всего района. Видовой состав сообществ на пробных площадках позволил сопоставить их с единицами классификации растительности, выделенными ранее (Казьмин, Холод, 2007; Холод, 2007). Оценка собственно естественной массы растений и лишайников (фон) проводилась на небольших участках 50×50 см. Учеты надземной фитомассы на пробных площадках были выполнены методом укусов растительности. Всего за полевые сезоны 2004–2007 гг. произведен 51 укус. В камеральных условиях фитомасса из укусов была разобрана по видам, высушена при температуре 90° до постоянного веса и взвешена. Надземная фитомасса растительности охарактеризована в данной работе статистическими величинами – средней арифметической значений абсолютно сухого веса ($г/м^2$) для всех площадок трансекты, на которых встречен вид, и ее ошибкой. Учтено проективное покрытие растительности (Казьмин, Холод, 2007), поскольку в арктических тундрах, как известно, распространены оголенные грунты на плакорах (пятнистые, медальонные или полигональные – цит. по: Чернов, Матвеева, 1979). Этот показатель изменяется в большом диапазоне, что отражается и на значении фитомассы. Приведены величины надземной фитомассы для разных видов растений и лишайников. Кроме того, приведены суммарные показатели фитомассы для отдельных групп организмов, которые не удалось идентифицировать до вида: мхов, грибов и водорослей. Определена также и величина фитомассы для ветоши. Приводимые ниже данные представляют собой значения абсолютно сухой надземной массы

растений и лишайников, которая в таком объеме для о. Врангеля оценена впервые.

На 18 стационарных ПП от кормившихся на них северных оленей и овцебыков в 2006–2007 гг. собраны образцы экскрементов для последующего лабораторного определения рациона кормов. Собранные свежие экскременты от каждого из животных сохранялись до лабораторной обработки в сухом состоянии. В апреле 2007 г. на этих же площадках оценены показатели глубины (см), плотности (г/см^3) и твердости (кг/см^2) снежного покрова, а также их влияние на доступность кормов для северного оленя и овцебыка на территории о. Врангеля (Казьмин, Абатуров, 2009). Состав потребляемых северными оленями и овцебыками растений и их доля в рационе определены методом микрогистологического кутикулярно-копрологического анализа (Казьмин и др., 2011).

Величина выедаемой растительной массы за год определялась на основании данных по учету экскрементов и данных по переваримости кормов (Семенов-Тянь-Шанский, 1980; Абатуров, 2006; Абатуров и др., 2003; и др.). Коэффициент 56,5% представляет среднюю величину переваримости кормов для северных оленей и овцебыков в снежный период, сравнительно большую часть года на о. Врангеля (Казьмин, Абатуров, 2011). Учет экскрементов проводили ежегодно после схода снега (в июне) на стационарных ПП в Северном, Центральном и Южном районах. Собранные экскременты взвешивали. Пробы экскрементов высушивали при температуре 90° до постоянного веса и снова взвешивали. Затем проводили пересчет массы собранных экскрементов на сухой вес.

Данные по численности северных оленей и овцебыков и их орографическому распределению (плотности пасущихся животных) собирали с февраля–марта по сентябрь–октябрь 2004–2008 гг. в период проведения полевых работ (Казьмин, Отчет 2008 г.).

Результаты и обсуждение

Характеристика растительности. На о. Врангеля зарегистрировано 415 видов высших сосудистых растений (Петровский, 1988; Пуляев, 1988). Данные исследований состава и величины надземной массы растений и лишайников арктических тундр в Северном, Центральном и Южном ландшафтно-климатических районах о. Врангеля показали, что на укосных площадках 50×50 см число видов высших сосудистых растений примерно одинаково и колеблется от $14,3 \pm 0,8$ до $14,5 \pm 1,0$, лишайников – от $5,1 \pm 0,5$ до $5,7 \pm 0,5$. В Восточном районе эти показатели существенно отличаются. Число видов высших

сосудистых растений составляет $8,6 \pm 0,7$, а лишайников – $8,0 \pm 0,5$. Больше всего видов сосудистых растений (83) отмечено в укосах в Центральном ландшафтно-климатическом районе (табл. 1). В Северном и Южном районах их число примерно одинаково (69 и 63 соответственно). Из 310 видов лишайников, зарегистрированных на о. Врангеля, больше всего видов (22) отмечено для Центрального ландшафтно-климатического района. В Северном, Южном и Восточном районах их число несколько меньше и составляет 18, 20 и 16 соответственно (табл. 1).

По средним значениям растительной и лишайниковой массы ($115\text{--}210 \text{ г/м}^2$) разные районы о. Врангеля соответствуют южному варианту подзоны арктических тундр (Сватков, 1961; Алфимов, 2007) и близки таковому, установленному для арктического побережья Якутии, например, в бухте Тикси этот показатель составляет 208 г/м^2 (Базилевич, 1993). Можно отметить, что выявлены отдельные максимальные величины для Южного (227 г/м^2 , Игнатенко, Оганесян, 1987) и Центрального районов (263 г/м^2 , табл. 2). Обращает на себя внимание близость величины фитомассы (137 г/м^2) Северного района о. Врангеля, представляющего собой северный вариант подзоны арктических тундр, к фитомассе (129 г/м^2), отмеченной для архипелага Земля Франца-Иосифа, относящегося к зоне полярных пустынь (Александрова, 1969).

Для каждого района характерна доминирующая группа растений, являющаяся ключевой в многолетней динамике растительного покрова. Для Центрального и Южного районов таковыми представляются ивы и мхи (вместе образующие ивняково-моховые конгрегации синузий), а также дриады, являющиеся инициаторами зарастания пятен грунта, для Северного района такую функцию выполняют злаки, для Восточного – мхи (табл. 1). Для лишайников о. Врангеля зафиксировано значительное уменьшение массы кустистых разветвленно-лопастных форм (в том числе ягелей) и преобладание кустисто-нитевидных и накипных, формирующихся в условиях ураганных ветров с их коррадирующим эффектом и исключительной способностью развиваться на щебнисто-каменистых грунтах (табл. 1).

Средняя надземная масса высших сосудистых растений в августе в Северном, Центральном и Южном районах составляла $85 \pm 6 \text{ г/м}^2$, мхов – $37 \pm 8 \text{ г/м}^2$, лишайников – $27 \pm 8 \text{ г/м}^2$ (табл. 3). Значительную долю общей массы (31%) кормовых растений формируют мхи. Среди сосудистых растений в надземной массе преобладают злаки (18%), листья и молодые побеги представителей семейства ивовых (16%) и разнотравье (15%).

Таблица 1

Состав и надземная масса растений и лишайников на о. Врангеля в четырех ландшафтно-климатических районах в августе 2004-2007 гг. (сухой вес, г/м²)

Ландшафтно-климатический район	Восточный			Северный			Центральный			Южный		
	2007 n = 3	2004 n = 6	2005 n = 5	2006 n = 2	2004 n = 10	2005 n = 6	2006 n = 2	2004 n = 6	2005 n = 6	2006 n = 2		
Число укусных площадей												
Ивовые												
<i>Salix arctica</i> Pall.					0,1±0,1							
<i>S. glauca</i> L. [incl. subsp. <i>callicarpa</i> (Trautv.) Böcher]		20,8±5,6	12,1±4,3		12,7±6,6	6,6±2,8		38,6±4,8	16,0±6,1			
<i>S. phlebophylla</i> Anders.			4,1±3,7						2,3±2,3	0,1±0,1		
<i>S. polaris</i> Wahlenb.	21,7±10,9			4,3±2,9			0,4±0,1					
<i>S. reptans</i> Rupr.				10,8±4,0			7,6±1,0			17,4±12,5		
<i>S. reticulata</i> L.					0,1±0,1							
<i>S. rotundifolia</i> Trautv.		4,1±2,4	3,9±2,5		0,8±0,5	4,6±2,9		2,4±2,2	2,5±1,7	3,6±3,6		
Всего (ивовые)	21,7±10,9	24,9±5,2	20,1±3,0	15,1±6,9	13,7±6,5	11,2±4,2	8,0±1,1	41,0±5,9	20,8±4,8	21,1±8,9		
Дриадовые												
<i>Dryas integrifolia</i> Vahl.		14,2±14,0	5,5±5,5					5,6±5,5	25,2±23,5			
<i>D. pinctata</i> Juz.					31,4±16,9	0,2±0,2						
<i>Dryas</i> sp.						28,4±22,3						
Всего (дриадовые)		14,2±14,0	5,5±5,5		31,4±16,9	28,6±22,3		5,6±5,5	25,2±23,5			
Брусничные												
<i>Vaccinium uliginosum</i> L. subsp. <i>microphyllum</i> Lange												
<i>V. vitis-idaea</i> L. subsp. <i>minus</i> (Lodd.) Hult.												
Всего (брусничные)												
Злаковые												
<i>Alopecurus alpinus</i> Smith. subsp. <i>borealis</i> (Trin.) Jurtz.	1,8±1,8	0,1±0,1		5,0±5,0	1,9±1,3	1,0±1,0	9,1±0,8			4,2±4,2		
<i>Arctagrostis arundinacea</i> (Trin.) Beal		16,4±8,8	1,9±1,1	12,7±12,7	0,1±0,1		1,2±1,2	2,0±1,7		0,6±0,6		
<i>A. latifolia</i> (R. Br.) Griseb.	5,1±5,1	0,4±0,4	11,6±6,0					0,1±0,1	6,1±3,3			
<i>Calamagrostis holmii</i> Lange	1,8±1,8						3,0±0,5					
<i>Calamagrostis</i> sp.			0,2±0,2									
<i>Deschampsia borealis</i> (Trautv.) Roshev.	3,8±3,5	6,5±6,5	1,9±1,9	6,0±6,0	0,2±0,2			0,2±0,1		0,4±0,4		
<i>Festuca brachyphylla</i> Schult.		0,2±0,2	4,1±1,4		20,2±6,2	6,0±2,0	3,0±3,0	0,5±0,4	0,9±0,2			
<i>F. rubra</i> L. subsp. <i>actica</i> (Hack.) Govor.		6,7±6,7							0,8±0,6			
<i>Festuca rubra</i> L. s. str.				1,2±1,2								

Продолжение табл. 1

Ландшафтно-климатический район	Восточный			Северный			Центральный			Южный			
	2007 <i>n</i> = 3	2004 <i>n</i> = 6	2005 <i>n</i> = 5	2006 <i>n</i> = 2	2004 <i>n</i> = 10	2005 <i>n</i> = 6	2006 <i>n</i> = 2	2004 <i>n</i> = 6	2005 <i>n</i> = 6	2006 <i>n</i> = 2	2004 <i>n</i> = 6	2005 <i>n</i> = 6	2006 <i>n</i> = 2
Число укосных площадей	1,0±1,0	0,1±0,1	+	0,1±0,1	-	-	-	-	-	-	-	-	0,2±0,2
<i>S. serotina</i> L.	0,1±0,1	-	0,1±0,1	0,1±0,1	0,1±0,1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Saxifraga cespitosa</i> L.	-	-	-	-	0,1±0,1	0,4±0,3	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. firma</i> Litw. ex Losinsk.	-	-	-	-	0,1±0,1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. hieracifolia</i> Waldst. et Kit.	-	0,3±0,3	-	0,6±0,6	0,1±0,1	-	2,4±2,4	0,3±0,3	-	-	-	-	-
<i>S. hirculus</i> L.	-	0,8±0,5	-	1,5±1,2	0,6±0,6	0,6±0,6	-	0,3±0,2	0,4±0,2	0,2±0,2	-	-	-
<i>S. nelsoniana</i> D. Don	-	+	0,2±0,2	1,7±1,7	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>S. nivalis</i> L.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. serpyllifolia</i> Pursh	0,3±0,2	-	-	-	-	0,1±0,1	-	-	0,2±0,1	-	-	-	-
<i>Potentilla elegans</i> Cham. et Schlecht.	-	+	-	-	0,5±0,3	0,5±0,5	-	+	-	-	-	-	-
<i>P. hyperbatica</i> Malte s. str.	0,3±0,3	-	-	0,05±0,05	-	-	1,6±1,6	-	-	-	-	-	0,3±0,3
<i>P. uniflora</i> Ledeb.	-	-	-	-	0,1±0,1	0,8±0,7	-	-	0,5±0,2	-	-	-	-
<i>Sanguisorba officinalis</i> L.	-	-	-	-	1,6±1,6	0,5±0,5	-	-	-	-	-	-	-
<i>Epilobium davuricum</i> Fisch. ex Hornem.	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cnidium cnicifolium</i> (Turcz.) Schischk.	-	-	-	-	0,7±0,7	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Androsace chamaejasme</i> Wulf. subsp. <i>arctisibirica</i> Korobkov	-	+	-	-	0,3±0,1	0,5±0,3	-	0,1±0,1	0,8±0,3	0,1±0,1	-	-	0,1±0,1
<i>Primula borealis</i> Duby	-	-	-	-	-	-	0,7±0,7	-	-	-	-	-	-
<i>Armeria maritima</i> (Mill.) Willd.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Comastoma tenellum</i> (Rottb.) Toyokuni	-	-	-	-	0,1±0,1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Polemonium acutiflorum</i> Willd. ex Roem. et Schult.	-	-	-	0,7±0,0	0,1±0,1	-	2,5±2,5	-	-	-	-	-	-
<i>P. boreale</i> Adams	-	0,1±0,1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Myosotis asiatica</i> (Vesterg.) Schischk. et Serg.	-	-	-	0,2±0,2	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lagotis glauca</i> Gaertn. subsp. <i>minor</i> (Willd.) Hult.	-	1,0±0,7	0,1±0,1	1,5±1,5	1,2±0,9	0,2±0,2	-	0,2±0,2	2,3±2,3	-	-	-	-
<i>Pedicularis langsдорфii</i> Fisch. ex Stev.	-	-	-	-	3,7±2,6	4,1±2,7	-	0,5±0,5	-	-	-	-	-
<i>P. sudetica</i> Willd. s. l.	-	0,1±0,1	-	-	3,1±1,8	-	-	-	-	-	-	-	1,0±1,0
<i>P. villosa</i> Ledeb. ex Spreng.	-	-	-	-	-	-	15,1±6,7	-	-	-	-	-	-
<i>Pedicularis</i> sp.	-	-	0,1±0,1	-	-	0,3±0,3	-	-	2,4±2,4	-	-	-	-
<i>Valeriana capitata</i> Pall. ex Link	-	-	-	-	1,1±0,5	2,9±1,9	1,0±1,0	-	1,0±0,7	-	-	-	-

Продолжение табл. 1

Ландшафтно-климатический район	Восточный			Северный			Центральный			Южный			
	2007 n = 3	2004 n = 6	2005 n = 5	2006 n = 2	2004 n = 10	2005 n = 6	2006 n = 2	2004 n = 6	2005 n = 6	2006 n = 2	2004 n = 6	2005 n = 6	2006 n = 2
Число укосных площадей	-	-	-	-	0,1±0,1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Artemisia borealis</i> Pall. s. str.	-	-	-	-	0,1±0,1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>A. furcata</i> Bieb.	-	-	-	-	+	0,1±0,1	-	-	-	-	-	-	0,3±0,3
<i>A. tilesii</i> Ledeb.	-	0,5±0,5	0,2±0,2	0,9±0,9	0,8±0,4	1,1±0,6	1,0±1,0	0,6±0,6	-	-	0,6±0,6	-	-
<i>Crepis nana</i> Richards.	-	-	+	-	+	0,3±0,3	-	0,2±0,2	-	-	0,2±0,2	0,7±0,3	-
<i>Petasites frigidus</i> (L.) Fries	-	-	-	-	3,8±2,9	3,8±2,2	17,2±8,4	-	-	-	-	-	-
<i>Saussurea tilesii</i> (Ledeb.) Ledeb.	-	-	0,3±0,3	-	0,3±0,3	0,2±0,2	-	-	-	-	-	4,2±2,9	-
<i>Senecio atropurpureus</i> (Ledeb.) B. Fedtsch.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. frigidus</i> (Richards.) Less.	-	-	-	-	-	-	-	0,2±0,2	-	-	0,2±0,2	-	-
<i>S. integrifolius</i> (L.) Clairv.	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Taraxacum</i> sp.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Всего (разнообразие)	8,1±1,2	4,3±0,8	8,1±2,9	11,8±1,1	23,9±4,9	22,4±5,1	45,1±9,9	13,2±6,2	24,5±4,5	6,5±5,4	13,2±6,2	24,5±4,5	6,5±5,4
Сосудистые: всего	49,9	98,3	79,2	62,9	104,0	89,5	76,1	99,4	95,8	55,2	99,4	95,8	55,2
Мхи: всего	118,4±9,5	30,5±12,0	36,3±22,9	6,1±3,2	53,0±16,2	14,9±7,0	14,4±2,2	73,7±14,0	52,0±16,0	53,4±42,3	73,7±14,0	52,0±16,0	53,4±42,3
Лишайники													
<i>Sphaerophorus fragilis</i> (L.) Pers.	0,3±0,3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Alectoria nigricans</i> (Ach.) Nyl.	-	-	-	-	0,1±0,1	-	-	-	-	-	-	0,1±0,1	-
<i>A. ochroleuca</i> (Hoffm.) A. Massal.	+	-	-	-	0,1±0,1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cladonia cervicornis</i> (Ach.) Flot	-	-	-	-	0,2±0,1	-	-	+	-	-	+	-	-
<i>C. digitata</i> (L.) Hoffm.	-	0,6±0,5	-	-	0,7±0,4	-	-	1,8±1,1	-	-	1,8±1,1	-	-
<i>C. furcata</i> (Huds.) Schrad.	-	-	0,1±0,1	-	0,1±0,1	-	-	2,3±1,5	0,3±0,3	-	2,3±1,5	0,3±0,3	-
<i>C. gracilis</i> (L.) Willd.	5,7±2,1	-	-	-	0,1±0,1	-	-	-	-	-	-	3,4±3,4	-
<i>C. pleurota</i> (Flörke) Schaer.	0,1±0,1	-	-	0,1±0,1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. pyxidata</i> (L.) Hoffm.	-	-	-	0,2±0,1	-	-	-	-	-	-	-	-	6,8±6,8
<i>Cladonia</i> sp.	-	-	0,2±0,2	-	-	0,6±0,6	3,8±1,5	-	0,5±0,2	-	-	0,5±0,2	-
<i>Lecanora epibryon</i> (Ach.) Ach.	0,1±0,1	-	-	1,2±1,2	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bryocaulon divergens</i> (Ach.) Kämefelt	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,1±0,1
<i>Cetraria fastigiata</i> (Nyl.) Kämefelt et Thell	-	-	-	-	-	-	5,0±5,0	-	-	-	-	-	-
<i>Cetraria islandica</i> (L.) Ach.	-	0,1±0,1	0,3±0,3	-	1,7±1,0	1,3±0,6	-	0,1±0,1	0,3±0,2	-	0,1±0,1	0,3±0,2	-

Окончание табл. 1

Ландшафтно-климатический район	Восточный			Северный			Центральный			Южный			
	2007 <i>n</i> = 3 0,1±0,1	2004 <i>n</i> = 6	2005 <i>n</i> = 5	2006 <i>n</i> = 2	2004 <i>n</i> = 10	2005 <i>n</i> = 6	2006 <i>n</i> = 2	2004 <i>n</i> = 6	2005 <i>n</i> = 6	2006 <i>n</i> = 2	2004 <i>n</i> = 6	2005 <i>n</i> = 6	2006 <i>n</i> = 2
Число укосных площадей													
<i>D. ramulosa</i> (Hook.) Tuck.	+	0,1±0,1	+	0,4±0,3	1,3±0,4	1,6±1,0	-	1,2±0,3	0,1±0,1	0,1±0,1	-	0,1±0,1	0,1±0,1
<i>Flavocetraria cucullata</i> (Bellardi) Kärnefelt et Thell	-	-	-	0,4±0,4	-	0,1±0,1	-	-	-	-	-	-	-
<i>F. nivalis</i> (L.) Kärnefelt et Thell	-	-	+	-	3,1±2,5	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Parmelia ophthalodes</i> (L.) Ach.	-	-	-	-	1,3±0,7	-	-	0,8±0,3	-	-	-	-	-
<i>Stereocaulon paschale</i> (L.) Hoffm.	-	0,4±0,2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. rivulorum</i> H. Magn.	0,1±0,1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Stereocaulon</i> sp.	-	-	0,3±0,1	3,3±3,3	-	1,1±0,5	0,2±0,2	-	10,3±3,5	2,1±2,1	-	-	-
<i>Thamnochloa vermicularis</i> (Sw.) Schaer. s. l.	15,1±4,3	4,7±2,8	3,1±1,4	0,2±0,2	2,8±1,2	2,4±1,3	0,3±0,3	13,1±2,8	19,3±4,7	6,2±5,5	-	-	-
<i>Lobaria linita</i> (Ach.) Rabenh.	2,2±2,2	-	-	-	-	-	-	-	-	0,4±0,4	-	-	-
<i>Nephroma arcticum</i> (L.) Torss.	-	-	8,9±5,8	-	-	1,3±1,3	-	-	-	-	-	-	-
<i>N. expallidum</i> (Nyl.) Nyl	2,7±2,7	-	-	-	-	-	-	-	-	0,2±0,2	-	-	-
<i>Peltigera aphthosa</i> (L.) Willd.	-	2,1±1,1	2,0±1,1	-	25,4±12,7	8,2±5,6	-	0,6±0,2	0,6±0,4	-	-	-	-
<i>P. canina</i> (L.) Willd.	-	-	-	-	+	1,2±0,3	34±34,0	-	8,4±4,7	-	-	-	-
<i>P. leucophrasia</i> (Nyl.) Gyeln.	3,5±3,5	-	-	0,1±0,1	-	-	28,6±28,6	-	-	-	-	-	-
<i>Pegomyria</i> sp.	0,2±0,2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Всего (лишайники)	41,9±4,0	7,8±4,6	15,5±3,8	5,9±2,9	37,5±11,5	18,0±6,5	77,2±6,8	20,0±5,6	43,6±4,9	16,3±14,0	0,2±0,2	1,7±1,3	-
Грибы	+	-	-	-	-	-	0,4±0,4	-	-	-	-	-	-
Водоросли	-	1,4±1,0	-	-	-	-	-	0,1±0,1	-	-	-	-	-
Наземная фитомасса:													
всего	210,2±1,5	136,6±25,5	131,0±29,5	74,9±14,0	194,5±27,3	122,4±28,2	167,7±7,9	193,1±18,4	191,4±20,0	124,9±27,1	251,7±28,0	136,2±51,8	-
Ветوشь	438,0±85,2	114,2±24,2	117,3±20,2	158,5±55,1	151,9±15,2	107,1±16,9	155,8±2,2	307,0±70,3	251,7±28,0	136,2±51,8	-	-	-

Примечание. Названия растений приведены по: Черепанов, 1981. «+» – растение имеет массу менее 0,01 г/м², «-» – вид растения не отмечен в укосах.

Таблица 2

Использование растительных кормовых ресурсов северными оленями и овцебыками на о. Врангеля в 2004/05–2007/08 гг.

Ландшафтно-климатический район, плотность копытных и местоположение учетных площадок	Число укосов, шт.	Кормовые ресурсы, кг/га $x \pm S_x$	Потребление кормов за год, %			
			2005	2006	2007	2008
Северный район						
*Плотность, особей/км²						
северных оленей			4,0	1,4	0,1	0,1
овцебыков			0,1	0,1	1,0	0,1
Плакор южной экспозиции						
верхняя часть склона	5	592,9±48,2	0,5	0,5	0,2	0,1
средняя часть склона	5	903,4±285,8	0,3	0,1	0,3	0,03
нижняя часть склона	4	814,0±204,4	0,2	0,1	0,2	0,1
Долина среднего течения р. Тундровая						
верхняя терраса	2	615,8±5,6	0,2	4,8	–	–
нижняя терраса	2	1298,6±181,3	0,1	2,2	–	–
Центральный район						
*Плотность, особей/км²						
северных оленей			9,0	0,8	0,1	0,1
овцебыков			1,2	1,2	1,2	1,2
Горная долина (северная экспозиция)						
верхняя часть склона	2	2303,0±9,8	0,4	0,7	0,1	0,01
средняя часть склона	5	1084,8±259,2	0,8	2,8	0	4,5
нижняя часть склона	2	1571,5±21,0	0,7	0,2	0,6	0,7
Горная долина (южная экспозиция)						
верхняя часть склона	2	885,2±191,8	3,9	10,2	2,3	3,3
средняя часть склона	3	726,4±184,3	0,7	4,1	1,6	0,6
нижняя часть склона	2	641,8±89,7	0,8	1,0	0	1,2
Плакор восточной экспозиции						
верхняя часть склона	1	2626,3	0,1	0,2	0	0,02
средняя часть склона	2	1555,3±273,6	0,5	0,5	0,1	0,3
нижняя часть склона	1	924,5	0,4	0,6	0,04	0,04
Южный район						
*Плотность, особей/км²						
северных оленей			5,4	0,1	0,1	0,0
овцебыков			2,0	1,5	1,5	1,0
Приморская равнина						
южная часть	2	1320,1±234,2	0,4	0,2	0	1,0
центральная часть	5	1341,6±144,7	0,9	0,6	0,6	0,2
северная часть	2	790,3±285,4	0,3	0,2	2,0	2,0
Горный склон южной экспозиции						
нижняя часть склона	3	710,2±223,4	11,2	4,6	4,9	0,3
подножие склона	2	591,5±112,6	4,2	0,3	14,4	1,6

*Плотность северных оленей и овцебыков оценивалась на основе встреч в определенном районе с марта–апреля по сентябрь–октябрь. Средняя плотность северных оленей на о. Врангеля в 2003 г. достигала 1,3 особей/км².

Таблица 3

Показатели избирательности (К) основных кормовых растений северным оленем и овцебыком в различные сезоны на о. Врангеля в 2004–2006 гг.

Растение	Надземная фитомасса в 2004–2006 гг.		Состав рациона (%) и коэффициент избирательности (К) в разные сезоны северный олень												овцебык			
	г/м ²	%	лето (n = 6)		осень (n = 2)		зима (n = 3)		лето (n = 4)		зима (n = 3)		лето (n = 4)		зима (n = 3)			
			%	К	%	К	%	К	%	К	%	К	%	К	%	К		
<i>Salix arctica</i> Pall.	0,01±0,01	0,01	4,0	400	6,5	650	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
<i>S. polaris</i> Wahlenb.	0,52±0,47	0,43	2,2	5,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7,4±3,4	17,2		
<i>S. reptans</i> Rupr.	3,98±2,16	3,27	9,9	3,0	0	0	6,0	1,8	10,1	3,1	5,8	1,8	0	0	5,8	1,8		
<i>Salix</i> sp.	15,03±4,45	12,36	27,0±6,6	2,2	31,4±9,0	2,5	43,6±12,2	3,5	35,8±21,8	2,9	14,7±5,8	1,2	0	0	14,7±5,8	1,2		
Всего (ивовые)	19,54±3,23	16,07	43,1±5,3	2,7	37,9±15,5	2,4	49,6±18,8	3,1	45,9±15,5	2,9	27,9±7,4	1,7	0	0	27,9±7,4	1,7		
<i>Alopecurus alpinus</i> Smith. subsp. borealis (Trin.) Jurtz.	2,37±1,05	1,95	0	0	2,6	1,3	0	0	2,2±1,2	1,1	0,6	0,3	0	0	0,6	0,3		
<i>Arctagrostis arundinacea</i> (Trin.) Beal	3,88±2,06	3,19	1,9	0,6	0	0	1,4	0,3	0	0	0	0	0	0	0	0		
<i>A. latifolia</i> (R. Br.) Griseb.	2,02±1,37	1,66	1,5	0,9	3,4	2,0	0	0	1,3	0,8	0	0	0	0	0	0		
<i>Festuca brachyphylla</i> Schult.	3,88±2,16	3,19	0,2	0,06	0	0	0	0	2,5	0,8	1,8	0,6	0	0	1,8	0,6		
<i>Poa glauca</i> Vahl	3,39±1,28	2,79	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
<i>P. malacantha</i> Kom.	0,02±0,01	0,02	1,5	75	0	0	0	0	2,1	105	0	0	0	0	0	0		
<i>Trisetum spicatum</i> (L.) K. Richt.	0,32±0,28	0,26	2,4±2,8	9,2	0	0	0	0	4,3±2,1	16,5	0,4	22,1	0	0	0,4	22,1		
Всего (злаковые)	22,19±3,67	18,24	11,6±0,3	0,6	11,3±1,0	0,6	1,4	0,1	16,0±0,4	0,9	11,9±0,4	0,7	0	0	11,9±0,4	0,7		
<i>Juncus biglumis</i> L.	0,03±0,02	0,02	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,8	90		
Всего (осоковые + ситниковые)	4,01±1,5	3,30	10,8±0,9	3,3	4,6±1,1	1,4	4,9±1,8	1,5	11,3±1,1	3,4	26,7±1,0	8,1	0	0	26,7±1,0	8,1		
<i>Astragalus alpinus</i> L. subsp. arcticus Lindm.	1,63±0,81	1,34	1,8	1,3	0	0	0	0	3,0	2,2	0	0	0	0	0	0		
<i>A. umbellatus</i> Bunge	0,9±0,9	0,74	0,5	0,7	4,5	6,1	4,5	6,1	4,5±0,3	6,1	0	0	0	0	0	0		
<i>Oxytropis czukotica</i> Jurtz.	2,62±1,33	2,15	2,4	1,1	4,9	2,3	0	0	0,2	0,1	0	0	0	0	0	0		
<i>O. sordida</i> subsp. <i>schanturini</i> Jurtz.	1,16±0,79	0,95	6,5±2,7	6,8	1,3	1,4	1,3	1,4	0	0	0	0	0	0	0	0		
<i>Fabaceae</i> sp.	2,40±0,9	1,97	4,3±0,2	2,2	13,6	6,9	6,5±0,9	3,3	1,6	0,8	8,4±3,7	4,2	0	0	8,4±3,7	4,2		
Всего (бобовые)	8,71±17,9	7,16	15,5±1,0	2,2	24,3±2,6	3,4	12,3±1,5	1,7	9,3±0,9	1,3	8,4±3,7	1,2	0	0	8,4±3,7	1,2		
<i>Bistorta vivipara</i> (L.) S. F. Gray	0,86±0,3	0,71	0,5	0,7	0	0	0	0	0	0	0	4,6	0	0	3,3±0,4	4,6		
<i>Potentilla hyarctica</i> Malte s. str.	0,22±0,18	0,18	1,6	8,9	6,8±0,5	37,8	3,2	17,8	0,1	0,6	2,7±2,3	15,0	0	0	2,7±2,3	15,0		
<i>Artemisia tilesii</i> Ledeb.	0,57±0,14	0,47	0	0	1,1	2,3	1,1	2,3	0	0	0	0	0	0	0	0		
Всего:																		
разногравье	17,76±4,27	14,60	11,6±0,1	0,8	17,4±1,4	1,2	13,7±1,8	0,9	9,2±1,0	0,1	18,1±1,3	1,6	0	0	18,1±1,3	1,6		
сосудистые	84,49±5,74	69,46	92,6	1,3	95,5	1,4	81,9	1,2	91,7	1,3	93,0	1,3	0	0	93,0	1,3		
мхи	37,14±7,54	30,54	7,4±2,3	0,2	4,5	0,1	18,1±7,5	0,6	8,3±4,3	0,3	7,0±2,0	0,2	0	0	7,0±2,0	0,2		
рассеягравьяемые растения	121,63*	100*	100	–	100	–	100	–	100	–	100	–	0	0	100	–		
Лишайники	26,87±7,54	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		

*В среднемную общую массу растений 121,63 г/м² (100%) включена масса дриадовых 12,28±4,3 г/м² (10,09%).

Доля остальных групп сосудистых (осоковые, ситниковые, бобовые) составляет 3–7% (табл. 3).

Сезонная избирательность питания северных оленей и овцебыков. В целях получения количественных оценок избирательности питания северных оленей и овцебыков использован коэффициент K , представляющий собой частное от деления средней доли растения в рационе к средней доле вида в надземной фитомассе (Корочкина, Буневич, 1986). Понятно, что чем меньше полученная величина, тем ниже предпочтение в выборе данного вида (избирательность).

Основу рациона северных оленей на о. Врангеля составляют растения из семейства ивовых (38–50%). В разные сезоны (лето, осень, зима) их коэффициент K колеблется от 2,4 до 3,1. Летом и зимой олени предпочитают иву ползучую (*Salix reptans*) с избирательностью 1,8–3,0. В то же время велика доля (27–44%) других представителей ивовых, не определенных до вида (K варьирует от 2,2 до 3,5). В летнее и осеннее время очень высок коэффициент K у ивы арктической (*Salix arctica*), он колеблется в пределах 400–650 (табл. 3). Значительное место в рационе северного оленя занимают растения из семейства бобовых (от 12 до 24% в зависимости от сезона). Коэффициент K у них колеблется в пределах от 1,7 до 3,4. При этом больше всего коэффициент избирательности (6,8) у остролодочника Шамурина (*Oxytropis sordida* subsp. *schamurinii*). Доля злаковых летом и осенью в рационе занимает около 12%, а коэффициент избирательности составляет 0,6. Наибольший показатель избирательности (75) у мятлика мягкоцветкового (*Poa malacantha*), у трищетинника колосистого (*Trisetum spicatum*) K значительно меньше (9,2). Однако зимой злаки практически выпадают из потребления. На долю осоковых и ситниковых в летнем питании оленя приходится 11%, осенью и зимой – всего 4–5%. При этом K колеблется в пределах 1,4–3,3. Разнотравье включает виды, хорошо поедаемые во все сезоны. Их доля в рационе меняется в пределах 12–17%, при этом наибольшим участием в питании отличается лапчатка гипоарктическая (*Potentilla hyparctica*), коэффициент избирательности которой колеблется в пределах 8,9–37,8. Участие мха в питании оленей в разные сезоны составляет 7–18%, а коэффициент K колеблется в пределах 0,1–0,6 и в среднем составляет 0,3 (табл. 3).

У овцебыка, как и у оленя, основу рациона в настоящее время во все сезоны года формируют представители семейства ивовых (28–46%), коэффициент избирательности колеблется в пределах 1,7–2,9. Из наиболее поедаемых видов выделяются ива поляр-

ная (*Salix polaris*, $K = 8,6$) и ползучая (*S. reptans*, $K = 2,5$). Злаки в зимнем и летнем питании овцебыка занимают 12–16%, а предпочтение отдается мятлику мягкоцветковому (*Poa malacantha*), коэффициент избирательности которого составляет 105. На долю осоковых и ситниковых в летнее время в составе рациона овцебыка приходится 11%, зимой их доля возрастает до 27%, при этом коэффициент K колеблется в пределах 3,4–8,1. Бобовые в летних и зимних кормах составляют 8,4–9,3%, причем летом предпочтение отдается астрагалу зонтичному (*Astragalus umbellatus*, $K = 6,1$). Представители разнотравья в рационе овцебыка занимают 9,2% с наибольшим коэффициентом избирательности ($K = 15$) у лапчатки гипоарктической (*Potentilla hyparctica*). Участие мхов в летнем рационе достигает 8,3%, зимой составляет 7,0%, т.е. остается практически неизменным в разные сезоны, коэффициент избирательности колеблется в пределах 0,2–0,3 (табл. 3).

Обращает на себя внимание отсутствие лишайников в летнем и зимнем питании как оленей, так и овцебыков. Хотя надземная масса лишайников в отдельных местах достигает 77 г/м², но в среднем составляет 27 г/м² (табл. 1, 3). Известно, что лишайники относятся к основным кормам и могут использоваться в питании северными оленями и овцебыками в разной мере (Семенов-Тянь-Шанский, 1977; Сыроечковский, 1986; Якушкин, 1998; и др.). Высокий уровень лишайников в кормовом рационе северных оленей (до 40%) был отмечен зимой 1984 г. в восточном районе о. Врангеля (Железнов, 1990). Причина исключения лишайников из рациона в нашем случае, возможно, объясняется сравнительно высоким уровнем кормовых запасов сосудистых растений и снижением массы предпочитаемых лишайников (Андреев, 1980; Холод, 2007). Известно, что при обилии более питательных сосудистых растений северный олень отдает им предпочтение (Уткин, 1974).

Уровень использования растительных кормов копытными животными. На основании учета отложенных экскрементов и полученных данных по переваримости корма проведена оценка пастбищной нагрузки животных, определен годовой уровень потребляемой животными кормовой растительной массы (табл. 2). Предельные величины запаса кормов на учетных площадках в Северном и Южном ландшафтно-климатических районах примерно одинаковы (593–1299 и 592–1342 кг/га соответственно), в Центральном районе этот показатель выше (642–2626 кг/га). Средняя плотность северных оленей на о. Врангеля в 2003 г. достигала

1,3 особей/км². Максимальная величина наблюдавшейся плотности (9 особей/км²) зарегистрирована зимой 2004/05 г. в Центральном районе. Высокая плотность овцебыков (1,5–2 особи/км²) была отмечена в Южном районе в зимние периоды 2004–2007 гг. (табл. 2). Годы исследований пришлись на период усложнения условий добывания корма и падения численности северных оленей, происшедшего в зимы 2003/04 и 2004/05 гг. Зимой 2004/05 г. лишь на отдельных участках Южного района уровень годичного потребления растительности достигал 11% надземной растительной массы. В снежный период 2005/06 г. наиболее доступными территориями оказались верхние участки горных склонов в Центральном районе, и здесь зарегистрировано потребление кормов порядка 10%. В 2006/07 г. доступной для кормежки была небольшая территория у подножия гор Южного района, а уровень годового потребления кормов достигал здесь 14%. Интересно, что в 2008 г. корма на этом участке были практически недоступны, и потребление составило лишь 0,3–1,6% (табл. 2, Казьмин, Абатуров, 2009). Падение численности северных оленей отразилось на снижении уровня потребления кормов (до 0,1% запаса) на северной приморской равнине (табл. 2).

Особенность о. Врангеля – наличие, по меньшей мере, пяти ландшафтно-климатических районов, которые отражают природное разнообразие острова (Сватков, 1961, 1970; Петровский, 1985), что позволяет животным находить приемлемые условия обитания. Характерно, что у овцебыков о. Врангеля наблюдается большая экологическая приспособленность к изменениям механических свойств снежного покрова и доступности подснежных растительных кормов в условиях изменения климата, по сравнению с адаптивными возможностями северных оленей.

Заключение

Растительная и лишайниковая масса разных районов о. Врангеля (115–210 г/м²) соответствует южному варианту подзоны арктических тундр. В августе средняя надземная масса высших сосудистых растений, лишайников и мхов составляет соответственно 85±6, 37±8 и 27±8 г/м². В Северном, Центральном и Южном ландшафтно-климатических районах о. Врангеля на площадках 50×50 см отмечено от 14,3±0,8 до 14,5±1,0 видов высших сосудистых растений и от 5,1±0,5 до 5,7±0,5 видов лишайников. В Восточном районе эти показатели отличаются: высшие сосудистые растения насчитывают 8,6±0,7 видов, лишайники – 8,0±0,5 видов. Значительную долю общей массы используемых

кормов формируют мхи (31%). Среди сосудистых кормовых растений преобладают злаки (18%), листья и молодые побеги представителей семейства ивовых (16%) и разнотравье (15%). Доля остальных групп сосудистых (осоковые, ситниковые, бобовые) составляет 3–7%.

Состав рациона и избирательность потребления кормовых растений северного оленя и овцебыка сходны. Наиболее предпочитаемы у северных оленей и овцебыков осоковые, ситниковые ($K = 1,4–8,1$), а также ивовые ($K = 1,7–3,1$) и бобовые ($K = 1,2–3,4$); несколько меньше избирательность разнотравья ($K = 0,1–1,6$) и злаковых ($K = 0,1–0,9$). Наименее предпочитаемы мхи ($K = 0,1–0,6$).

Из высших сосудистых растений наибольшую трофическую нагрузку испытывают виды с высоким коэффициентом избирательности: мятлик мягкоцветковый (*Poa malacantha*, $K = 105$), ситник двухчешуйчатый (*Juncus biglumis*, $K = 90$), лапчатка гипоарктическая (*Potentilla hyparctica*, $K = 38$), трищетиный колосистый (*Trisetum spicatum*, $K = 22$), ива полярная (*Salix polaris*, $K = 17$), астрагал зонтичный (*Astragalus umbellatus*, $K = 6$). У бобовых, не определенных до вида, $K = 7$, а у ивовых $K = 3,5$. Чрезвычайно высок у оленей коэффициент избирательности ивы арктической (*Salix arctica*), в летнее время колеблющийся в пределах 400–650. Причина исключения лишайников из рациона животных в нашем случае объясняется высоким уровнем кормовых запасов сосудистых растений и снижением массы предпочитаемых лишайников.

Наибольший уровень годичного потребления растительности лишь на отдельных участках Южного ландшафтно-климатического района достигает 11–14% надземной растительной массы. В Центральном районе зарегистрировано потребления кормов порядка 10%.

Постоянная смена кормовых угодий вольнопасущимися копытными – основа функционирования экосистем о. Врангеля, как в настоящее время, так и в ранние эпохи голоцена, когда на острове обитали представители мамонтовой фауны. Возможность таких смен, в ходе которых происходит восстановление растительности на потравленных участках, определяется исключительным экотопическим и биологическим разнообразием территории о. Врангеля.

Авторы выражают благодарность Б.Д. Абатурову за научно-методическую постановку исследований, С.А. Баландину, В.В. Петровскому и Н.А. Секретаревой за определение видового состава растений укусов, Н.Ю. Задорожной, А.Н. и А.В. Казьминым, выполнившим большой объем лаборантской работы.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 06-04-48019), Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов» и Программы ОБН РАН «Биологические ресурсы России: фундаментальные основы рационального использования».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абатуров Б.Д. Кормовые ресурсы, обеспеченность пищей и жизнеспособность популяций растительноядных млекопитающих // Зоол. журн. 2005. Т. 84. № 10. С. 1251–1271.
- Абатуров Б.Д. Пастбищный тип функционирования степных и пустынных экосистем // Усп. совр. биол. 2006. Т. 126. № 5. С. 435–447.
- Абатуров Б.Д., Колесников М.П., Никонова О.А., Позднякова М.К. Опыт количественной оценки питания свободнопасущихся млекопитающих в естественной среде обитания // Зоол. журн. 2003. Т. 82. № 1. С. 104–114.
- Александрова В.Д. Надземная и подземная масса растений полярной пустыни острова Земля Александры (Земля Франца-Иосифа) // Проблемы ботаники. XI. Л., 1969. С. 47–60.
- Алфимов А.В. Температурный статус внутренних районов острова Врангеля // Природа острова Врангеля: современные исследования. СПб., 2007. С. 237–253.
- Андреев В.Н. Некоторые данные о делихенизации тундры // Растительность и почвы субарктической тундры. Новосибирск, 1980. С. 201–205.
- Базилевич Н.И. Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. М., 1993. 294 с.
- Вартамян С.Л. Палеогеография позднего неоплейстоцена и голоцена территории острова Врангеля // Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. СПб., 2004.
- Городков Б.Н. Почвенно-растительный покров острова Врангеля // Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. М.; Л. 1958. Вып. 3. С. 5–58.
- Городков Б.Н. О возможности оленеводства на острове Врангеля // Проблемы Арктики. 1939. Вып. 2. С. 81–85.
- Груздев А.Р., Сипко Т.П. Состояние популяции копытных на острове Врангеля / Териофауна России и сопредельных территорий. Мат-лы междунар. совещ. М., 2007а. С. 108.
- Груздев А.Р., Сипко Т.П. Северный олень (*Rangifer tarandus* L.) острова Врангеля: динамика популяции и современное состояние // А.Р. Груздев (ред.). Природа острова Врангеля: современные исследования. Сб. науч. тр. СПб., 2007б. С. 117–135.
- Железнов Н.К. Дикие копытные Северо-Востока СССР. Владивосток, 1990. 480 с.
- Игнатенко И.В., Оганесян А.Ш. Растительная масса некоторых типов тундры острова Врангеля // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 12. С. 1636–1649.
- Казьмин В.Д. Северный олень (*Rangifer tarandus* L.) на острове Врангеля // Животный мир острова Врангеля. Владивосток, 1986. С. 114–126.
- Казьмин В.Д. Пастбищная стратегия овцебыков и северных оленей при гололедице на острове Врангеля // Проблемы популяционной экологии животных. Томск, 2006а. С. 128–130.
- Казьмин В.Д. О надземной фитомассе растительного покрова острова Врангеля // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока. Чтения памяти Л.М. Черепнина. Красноярск, 2006б. Т. 2. С. 36–41.
- Казьмин В.Д. Отчет 2004–2008 гг. // Слежение за ходом естественных процессов эталонных арктических экосистем заповедника Остров Врангеля. Певек, 2008. Архив. 55 с.
- Казьмин В.Д., Абатуров Б.Д. Механические свойства снежного покрова и доступность подснежных кормов для северного оленя (*Rangifer tarandus*) и овцебыка (*Ovibos moschatus*) на пастбищах острова Врангеля // Зоол. журн. 2009. Т. 88. № 8. С. 990–1000.
- Казьмин В.Д., Абатуров Б.Д. Количественная характеристика питания вольноживущих северного оленя (*Rangifer tarandus*) и овцебыка (*Ovibos moschatus*) на острове Врангеля // Зоол. журн. 2011. Т. 90. № 5. С. 616–623.
- Казьмин В.Д., Холод С.С. Материалы по надземной фитомассе растительного покрова на острове Врангеля // Природа острова Врангеля: современные исследования. СПб., 2007. С. 182–209.
- Казьмин В.Д., Холод С.С., Розенфельд С.Б., Абатуров Б.Д. Современное состояние кормовых ресурсов и питание северного оленя (*Rangifer tarandus*) и овцебыка (*Ovibos moschatus*) в арктических тундрах острова Врангеля // Зоол. журн. 2011. Т. 90. № 3. С. 377–384.
- Корочкина Л.Н., Буневич А.Н. Значение биотехнических рубок в питании копытных Беловежской пуши // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва: тез. докл. Т. 1. М., 1986. С. 168–169.
- Марков К.К. Геоморфологический очерк острова Врангеля // Крайний Северо-Восток Союза ССР. Т. 1. Остров Врангеля. М., 1952. С. 25–46.
- Петровский В.В. Очерк растительности о. Врангеля // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 6. С. 742–752.
- Петровский В.В. Очерк растительных сообществ центральной части острова Врангеля // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 3. С. 332–343.
- Петровский В.В. Географические связи флоры острова Врангеля // Бот. журн. 1973. Т. 58, № 5. С. 637–648.
- Петровский В.В. Сосудистые растения о. Врангеля. (Конспект флоры). Препринт. Магадан, 1988. 49 с.
- Пуляев А.И. Флора заповедника Остров Врангеля (аннотированный список сосудистых растений). Флора и фауна заповедников СССР. М., 1988. 49 с.
- Розенфельд С.Б., Груздев А.Р., Сипко Т.П., Тихонов А.Н. Трофические связи овцебыка (*Ovibos moschatus*) и северного оленя (*Rangifer tarandus*) на острове Врангеля // Зоол. журн. 2012. Т. 91. № 4. С. 503–512.
- Сватков Н.М. Природа острова Врангеля // Проблемы Севера. М., 1961. Т. 4. С. 117–141.
- Сватков Н.М. Остров Врангеля // Советская Арктика. М., 1970. С. 453–481.
- Семенов-Тянь-Шанский О.И. Северный олень. М., 1977. 93 с.
- Семенов-Тянь-Шанский О.И. Изменение экологии дикого оленя по фазам цикла колебаний численности // Копытные фауны СССР. 1980. М., С. 42–43.
- Скрыльчик Г.П. Климат и рельеф острова Врангеля. Климатическая геоморфология Дальнего Востока. Владивосток, 1976. С. 20–43.

- Сипко Т.П., Груздев А.Р., Украинцева В.В., Егоров С.С. К изучению питания копытных острова Врангеля // Вестник охотоведения. 2006. Т. 2. № 3. С. 231–240.
- СТИШОВ М.С. Остров Врангеля – эталон природы и природная аномалия. Йошкар-Ола, 2004. 596 с.
- Сыроечковский Е.Е. Северный олень. М., 1986. 255 с.
- Уткин В.В. Многолетние изменения оленьих пастбищ на пещерском севере под влиянием выпаса // Зоологические исследования Сибири и Дальнего Востока. Владивосток, 1974. С. 68–94.
- Холод С.С. Классификация растительности острова Врангеля // Растительность России. Спб., 2007. № 11. С. 3–135.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.
- Чернов Ю.И., Матвеева Н.В. Закономерности зонального распределения сообществ на Таймыре // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра (ред. В.Д. Александрова, Н.В. Матвеева). Л., 1979. С. 166–200.
- Чернявский Ф.Б., Вовченко В.Е., Домнич В.И. Об акклиматизации овцебыков (*Ovibos moschatus* Zimmermann, 1778) // Экология млекопитающих и птиц острова Врангеля. Владивосток, 1981. С. 123–136.
- Юргенсон П.Б. Биологические основы охотничьего хозяйства в лесах. М., 1973. 172 с.
- Юрцев Б.А. Роль исторического фактора в освоении растениями экстремальных условий подзоны арктических тундр (на примере острова Врангеля) // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 11. С. 1436–1447.
- Якушкин Г.Д. Овцебыки на Таймыре. Новосибирск, 1998. 236 с.

Поступила в редакцию 15.01.13

VEGETATIVE PRODUCTION OF THE ARCTIC TUNDRA OF WRANGEL ISLAND AND ITS USE BY A REINDEER (*RANGIFER TARANDUS*) AND THE MUSK OX (*OVIPOS MOSCHATUS*)

V.D. Kazmin, S.S. Kholod

In 2004–2007 sizes of elevated weight of separate types of plants and lichens in various landscape-climatic areas of island, seasonal parameters of selectivity of the basic fodder plants, as well as dynamics of a level annual consumption of vegetative forages by reindeers and musk oxes in the Arctic tundra of Wrangel island are investigated. Vegetative and lichen weight of different areas of Wrangel island (115–210 g/m²) conform to a southern version of a subzone of the Arctic tundra. The average elevated weight of the maximum vascular plants in August makes 85±6 g/m², mosses – 37±8 g/m², lichens – 27±8 g/m². The structure of a diet and selectivity of consumption of fodder plants of a reindeer and the musk ox are similar. The highest factor of selectivity of a feed (*K*) at reindeers and musk oxes is characteristic for sedgy, sitnikovy, reaching size 8,1; at willow and bean (*K*) below – up to 3,1–3,4; it is a little bit less parameter (*K*) at cereals and kinds of herbs – 0,9–1,6. Mosses – (*K*) 0,6 are least preferred. Lichens in a trophic load are not fixed. The greatest level of year consumption of elevated vegetative weight in Southern landscape-climatic area reached 11–14 %, in the Central area – 10 %.

Key words: reindeer, musk ox, Arctic tundra, pasture, selectivity of a food, level of year consumption, Wrangel Island.

Сведения об авторах: Казьмин Владимир Дмитриевич – вед. науч. сотр. Государственного природного биосферного заповедника Ростовский, канд. биол. наук (gzi@orlovsky.donpac.ru; vladimir-kazmin@mail.ru); Холод Сергей Серафимович – ст. науч. сотр. Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН, канд. биол. наук (sergeikhholod@yandex.ru).

**БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ
ВОСТОЧНОЙ ДРОЗДОВИДНОЙ КАМЫШЕВКИ
ACROCEPHALUS ORIENTALIS (SYLVIIDAE)
В ЮЖНОМ ПРИМОРЬЕ**

И.М. Марова, О.П. Вальчук, А.С. Опаев, П.В. Квартальнов, В.В. Иваницкий

В мае–августе 2004 и 2005 гг. на юге Приморского края изучали биологию размножения и особенности популяционной структуры индивидуально меченных восточных камышевок, обитающих в агрокультурном ландшафте среди зарослей тростника, жесткостебельного высокотравья и кустарников на участке 3 км². Найдено 57 гнезд, судьбы 63 самцов и 47 гнезд прослежены вплоть до вылета птенцов. Обобщены данные за 2000–2010 гг. по фенологии, гнездовому консерватизму и линьке для 410 особей на этом же участке. Общая плотность популяции около 10 территориальных самцов на 1 км², однако в оптимальных местообитаниях (хорошо развитые тростниковые заросли вдоль опушек пойменных лесов) локальная плотность достигает 8 территорий на 1 га. Прилет начинается во второй декаде мая, самцы-первогодки прилетают на 5–7 дней позже взрослых. Восточная камышевка проявляет выраженную склонность к групповому гнездованию: первые прибывшие самцы «основатели» занимают наиболее качественные территории в центре тростника, на периферии поселяются другие самцы. Одиночно поселяются только самцы, поздно занявшие территорию и/или не сумевшие утвердиться в уже сформированном поселении. Не более 25% всех территорий расположены одиночно. Доля холостых самцов в популяции составляет около 30%, доля полигамных самцов – 21 и 29% в 2004 и в 2005 г. соответственно. Гаремами (по 2–3 самки) обзаводятся раньше прилетевшие, более старшие самцы. Расстояние между гнездами самок полигамного самца от 8 до 32 м, агрессии между самками не наблюдали. Полигамные самцы участвуют в выкармливании выводков эпизодически, совмещая прилеты к первым гнездам с уходом за следующей самкой. Самое раннее начало кладки 3 мая, самое позднее – 5 июля, т.е. продолжительность периода откладки яиц составляет 36 дней. Второй цикл размножения не отмечен. Самцы оставляют территории к концу июля. Большинство птиц заканчивает линьку в последней декаде августа – первой декаде сентября. Последние стадии линьки совмещены с началом сезонных перемещений. Отлет начинается в конце августа, пик осеннего пролета – 10–20 сентября. Успех размножения не зависит от погодных условий сезона, но связан положительной корреляцией с высотой расположения гнезд и особенно плотностью их размещения (86,2 и 26,6% в плотных поселениях и в одиночно расположенных гнездах соответственно). Полученные данные свидетельствуют о высоком репродуктивном успехе (70% в 2004 г., 82% в 2005 г.) и хорошо выраженном гнездовом консерватизме (33%), что позволяет сделать вывод о значительной устойчивости и процветании изученной популяции восточной камышевки. Сведение лесов и становление агрокультурных ландшафтов, в которые по ирригационным каналам проникает тростник, не только не оказывают негативного влияния на восточную камышевку в Южном Приморье, но напротив, способствуют ее успешному расселению. Несмотря на отчетливую экологическую специфику восточных камышевок, обитающих в агроландшафтах Южного Приморья, ключевые черты их популяционной структуры практически ни в чем не отличаются от соответствующих особенностей, выявленных для других регионов, где этот вид гнездится преимущественно в затопленных зарослях надводных макрофитов – тростника и рогоза. К числу этих особенностей мы относим четко выраженное территориальное поведение, склонность к полукOLONIALному гнездованию, широкое распространение полигинии.

Ключевые слова: восточная дроздовидная камышевка, *Acrocephalus orientalis*, структура популяции, полигиния, Южное Приморье.

Ареал восточной, или восточной дроздовидной, камышевки (*Acrocephalus orientalis*) простирается от оз. Байкал до Приморья, о. Сахалин и Японских островов. В обширном роде *Acrocephalus* восточная

камышевка входит в состав номинативного подрода, куда относят крупных однотонно окрашенных камышевок, имеющих широкое и почти исключительно аллопатрическое распространение в Палеарктике, Ин-

до-Малайской и Австралийской областях. По внешним признакам и основным биологическим особенностям все они весьма схожи, и прежде их считали подвидами *A. arundinaceus* sensu lato (Птушенко, 1954). Но в настоящее время восточную камышевку рассматривают как самостоятельный вид, состоящий в близком родстве с другими представителями этого подрода: дроздовидной (*A. arundinaceus*), туркестанской (*A. stentoreus*), австралийской (*A. australis*) и полинезийской (*A. vaughani*) камышевками (Leisler et al., 1997; Helbig, Seibold, 1999; del Hoyo et al., 2006).

Большинство названных видов известны как специализированные обитатели зарослей надводных макрофитов. Повсеместно эти камышевки предпочитают гнездиться в затопленных насаждениях высокорослого и толстостебельного тростника (*Phragmites* sp.) или же в хорошо развитых зарослях рогоза (*Typha* sp.) (Маркитан, 2002; Музаев, 1990; Иваницкий и др., 2002, 2007, 2008; Marova et al., 2003; Leisler, Schulze-Nagen, 2011). Лишь у восточной камышевки спектр местообитаний значительно шире. Пожалуй, это единственный материковый представитель подрода, сочетающий надводное и околоводное гнездование с гнездованием в чисто наземных сухопутных условиях. Последнее нередко наблюдается в Южном Приморье в условиях коренной антропогенной трансформации природных ландшафтов (Панов, 1973; Назаренко, 1999; Иваницкий и др., 2005). В этой связи

изучение экологии и структуры популяции восточной камышевки представляет особый интерес. Между тем этому предмету посвящено лишь несколько работ, причем выполненных в типичных для всех дроздовидных камышевок надводных и околоводных местообитаниях (Поливанова, 1971; Панов, 1973; Saitou, 1976; Ezaki, 1988, 1990, 1992; Haneda, Teranishi, 1968a, 1968b).

Предлагаемая статья посвящена биологии размножения и особенностям популяционной структуры восточных дроздовидных камышевок, хотя и сохраняющих тесную связь с тростниками, но обитающих в репродуктивный период поодаль от водоемов вместе с другими видами восточноазиатских камышевок: чернобровой (*A. bistrigiceps*) и толстоклювой (*Phragmaticola aedon*). Морфология, вокализация и поведение восточной камышевки, подробно рассмотрены нами в других работах (Опаев и др., 2009; Опаев, Иваницкий, 2009).

Материалы и методы

Основной материал был собран в мае–августе 2004 и 2005 гг. на орнитологическом стационаре Амуро-Уссурийского центра биоразнообразия птиц в долине р. Литовка в Партизанском р-не на юге Приморского края (42°57' с.ш., 132°53' в.д.) на участке площадью около 3 км² (рис. 1). На этой территории найдено 57 гнезд и прослежены судьбы 63 самцов и 47 гнезд –

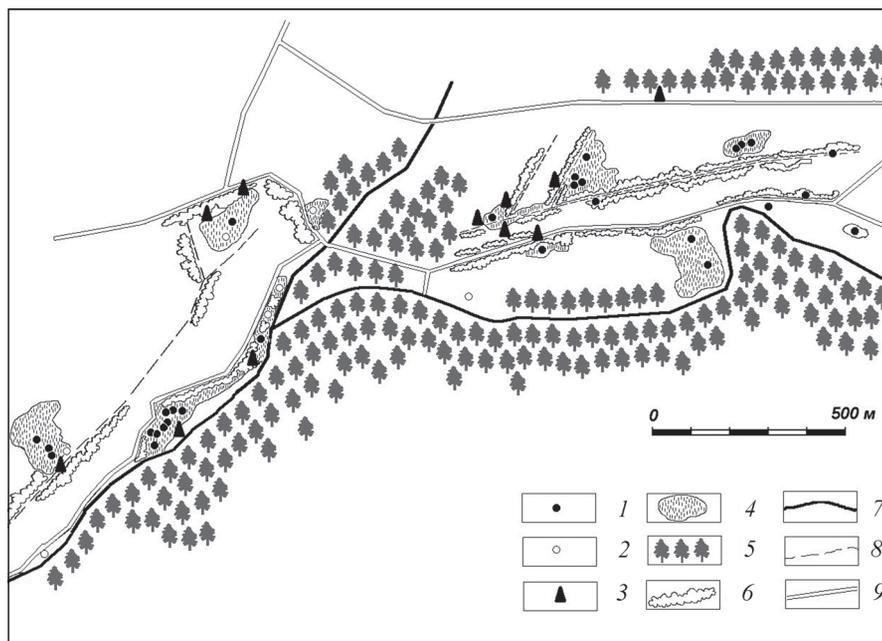


Рис. 1. Площадка наблюдений с гнездами восточной и толстоклювой камышевок, 2004 г. Обозначения: 1 – гнездо восточной камышевки; 2 – территория холостого самца восточной камышевки; 3 – гнездо или центр активности самцов толстоклювой камышевки; 4 – заросли тростника; 5 – лес; 6 – кустарники; 7 – река; 8 – ирригационные каналы; 9 – дороги

вплоть до вылета птенцов. Наблюдения вели за индивидуально мечеными птицами, отловленными паутинными сетями. Использованы данные по фенологии, гнездовому консерватизму и линьке для 410 особей, полученные на стационаре в ходе массового кольцевания птиц весной и осенью 2000–2010 гг., и материалы по гнездованию восточной камышевки в Хабаровском крае, собранные в 1985–1990 гг. Статистическую обработку проводили в программе Statistica 8.0. Средние значения приведены со стандартным отклонением.

Результаты и обсуждение

Местообитания и взаимоотношения с близкими видами

В долине р. Литовка преобладает типичный для современного Приморья агрокультурный ландшафт, метко названный А.А. Назаренко (1999) «антропогенной саванной». Он представляет собой мозаику из возделываемых полей (соя, кукуруза, хлебные злаки), лугов и заросших бурьяном пустошей, разделенных полосами кустарников, произрастающих вдоль старых ирригационных каналов, и фрагментов пойменных лесов (рис. 2). Сплошные пойменные леса почти полностью сведены в результате многовековой хозяйственной деятельности человека, а в настоящее время ежегодные палы и распашка сохранившихся полей препятствуют зарастанию образовавшихся открытых пространств. Подобные ландшафты привлекательны для многих видов камышевок, избегающих сплошных лесных массивов. Все отмеченные на

этой территории восточные камышевки гнездились на суше, главным образом в зарослях тростника и в меньшей степени среди жесткостебельного высоко-травья и кустарников. Лучше всего в этих условиях тростник развивается на заброшенных ирригационных каналах, зачастую проложенных вдоль лесных опушек. Поэтому многие гнездовые участки дроздовидных камышевок непосредственно примыкают к лесу, при этом существенная доля активности восточных камышевок (в особенности самцов) приурочена к кронам высоких деревьев. Подчеркнем, что на изученной территории тростник не образует обширных сплошных массивов. Он встречается в виде отдельных островов вдоль русла реки и оросительных каналов среди полей, часто формируя смешанные ассоциации с другими травянистыми растениями: крапивой узколистной (*Urtica angustifolia*), какалией копьевидной (*Cacalia hastata*), лабазником гладчайшим (*Filipendula glaberrima*), луносемянником даурским (*Menispermum dahuricum*), полынями (*Artemisia* sp.) и др. Среди тростников нередко разрастаются и невысокие кустарники, в первую очередь рябинник рябинолистный (*Sorbaria sorbifolia*), тонкостолбиковая ива (*Salix gracilistyla*), шиповники (*Rosa* sp.) и клены (*Acer* sp.). Площадь, занятая сплошными зарослями тростника, обычно не превышает 1 га.

В широкой долине р. Литовка и ее многочисленных притоков восточные камышевки заселяют практически все участки тростника, но в боковых, более узких ответвлениях долины (отроги хребтов Чандолаз, Лозовый и Ливадийский), где пойменный лес



Рис. 2. Местообитания восточных камышевок – агрокультурный ландшафт в долине р. Литовка (Южное Приморье)



Рис. 3. Территория восточной камышевки высокого качества: песенные посты и гнезда одного из тригамных самцов. 1, 2 – песенные посты на деревьях; 3–5 – гнезда в тростнике (фото В.В. Иваницкого)

более сомкнутый, не гнездятся, несмотря на встречающиеся там массивы очень хорошо развитого тростника. Оптимальные местообитания для восточной камышевки – поля высокого густого тростника без примеси другой травянистой и кустарниковой растительности, примыкающие к опушке пойменного леса. Здесь раньше всего формируются самые плотные поселения; основные песенные и наблюдательные посты самцов располагаются на деревьях (чозения, амурский бархат, ольха) на высоте до 5–7 м над землей (рис. 3). Позже восточные камышевки заселяют и другие участки тростника, в первую очередь с примесью подроста кленов, а затем и чахлый редкий тростник, густо заросший крапивой, лабазником и другими травами. Эти местообитания так же, как и узкие бордюры кустарников и разнотравья лишь с отдельными фрагментами тростника, можно считать пессимальными. Как правило, в них поселяются лишь одиночные, поздно прибывшие самцы. Максимальная плотность в оптимальных местообитаниях достигает 8 территорий на 1 га. Что же касается общей плотности изученной популяции, то она составляет примерно 10 территориальных самцов на 1 км².

Помимо восточной камышевки в долине р. Литовка в значительном числе гнездятся чернобровая и толстоклювая камышевки. Наиболее высокую численность и почти повсеместное распространение имеет чернобровая камышевка. На обследованной нами территории (около 3 км²) совокупное население чернобровой камышевки составляло в каждый из сезонов не менее сотни гнездящихся пар. Плотность поселений этого

вида максимальна на суходольных лугах с густым покровом из полыни и сопутствующих жесткостебельных растений, образующих к началу июля травостой высотой до 1,5–2,0 м. В таких местах в состав травостоя часто входит тростник, причем чернобровые камышевки охотно гнездятся на участках с преобладанием тростника, а иногда и в чистых тростниковых зарослях. Небольшие массивы тростника, растущего на суше, чернобровые камышевки занимают сплошь, а в обширные массивы проникают преимущественно с периферии, образуя здесь смешанные поселения с восточными камышевками. Чернобровые камышевки часто гнездятся в траве среди кустарников, в кронах которых охотно кормятся и поют, но облигатных связей с кустарниковой растительностью не имеют. Они более других видов камышевок мирятся с затенением и нередко гнездятся в траве даже под сплошным лесным пологом невдалеке от опушек.

Толстоклювые камышевки – типичные дендрофилы. Их общая численность в долине Литовки несколько ниже, чем восточной камышевки (рис. 1). Они избегают сплошных загущенных массивов кустарниковой растительности и селятся обычно вблизи хорошо освещенных мест вдоль лесных опушек, дорог, ирригационных каналов и на зарастающих гарях, где наряду с кустарниками и отдельно стоящими деревьями имеются и достаточно обширные открытые пространства с высоким травостоем. Таким образом, хотя для каждого из представленных на стационаре видов камышевок была установлена вполне отчетливая биотопическая специфика, в условиях

высокой мозаичности ландшафта места их обитания в значительной мере совпадают, и участки обитания разных видов нередко перекрываются. Это открывает возможности для непосредственных поведенческих взаимодействий между особями разных видов. Нами отмечены многочисленные эпизоды жесткой односторонней межвидовой агрессивности восточных камышевок по отношению к чернобровым при полном отсутствии такой агрессивности в отношении толстоклювых камышевок. Парадоксально, что чернобровая камышевка, как по своему размеру, так и по особенностям окраски оперения заметно отличается от восточных камышевок, в то время как толстоклювые камышевки, напротив, внешне с трудом отличаются от последних. Лояльность высоко агрессивных восточных камышевок к толстоклювым камышевкам скорее всего объясняется резкими различиями в их повседневном поведении, которые оказываются более важными, нежели сходство во внешнем облике. Как справедливо указывает И.А. Нейфельдт (Neufeldt, 1967), манерой поведения толстоклювая камышевка скорее напоминает крупную славку.

Влияние межвидовой агрессивности на пространственную структуру сообщества выглядит следующим образом. Как уже было отмечено выше, и восточная, и чернобровая камышевки регулярно гнездятся в зарослях тростника. Более крупная и агрессивная восточная камышевка занимает доминирующее положение. Чернобровые камышевки образуют плотные групповые поселения как независимо от восточных, так и по периферии их колоний. В небольших по площади массивах тростника чернобровые камышевки поселяются лишь при отсутствии здесь доминанта. В более обширных массивах чернобровые камышевки занимают периферийные участки с хорошо развитым нижним ярусом из разнообразных травянистых растений, где плотность восточных камышевок низка. В центральных участках тростниковых зарослей, густо заселенных восточными камышевками, чернобровые камышевки, как правило, не живут. Но при невысокой плотности вида-доминанта исход межвидовых взаимодействий во многом зависит от плотности субдоминантов: вероятность закрепления самцов чернобровой камышевки на территориях восточных прямо пропорциональна плотности первых.

Совершенно иная ситуация складывается в межвидовых отношениях восточных и толстоклювых камышевок. Отметим, что структура поселений толстоклювых камышевок существенно различается в долине Литовки и на склонах сопки (где восточные камышевки отсутствуют). В леспедцеиновых склоно-

вых дубняках они селятся группами по 4–5 и более пар. В долине толстоклювые камышевки, как правило, гнездились одиночными парами, причем их территории часто примыкали либо к периферии групповых поселений восточных камышевок, либо к территориям одиночных пар, а зачастую были расположены даже внутри поселений (рис. 1) (наименьшее расстояние между гнездами двух видов составило всего 5 м!). Нами впервые зарегистрированы случаи устройства гнезд толстоклювыми камышевками в зарослях тростника и жесткостебельного высокотравья, т.е. в условиях, типичных для восточных камышевок, хотя большинство построек первых располагались в кронах кустарников (особенно часто в рябиннике).

Прилет, формирование и состав поселений восточной камышевки. Постоянство населения и продолжительность жизни особей

Весной первые восточные камышевки прилетают в район наших исследований во 2-й декаде мая, но распределение по территориям происходит существенно позже. В 2004 г. первые особи на площадке были отловлены в стационарно установленные паутинные сети 13 мая, но еще 26 мая в одном из поселений (впоследствии одном из наиболее плотных) были заняты лишь 2 из 12 территорий. Формирование этого поселения шло постепенно, и последний самец заселился сюда лишь 10 июня. В 2005 г. впервые пение восточных камышевок отмечено 20 мая в прибрежных зарослях долины р. Суна у пос. Новолитовск в 5 км от площадки. Только один самец появился и пел в этот день на площадке. Несколько самцов, певших на большом расстоянии один от другого, были отмечены 21 мая примерно в 3 км от площадки (у дер. Михайловка). В 2005 г. один из самцов (впоследствии тригамный) занял первую территорию на площадке 22 мая. Его сосед (впоследствии моногамный) появился только 29 мая. Судя по данным отловов и кольцевания за 2004–2006 гг., самцы-первогодки прилетают на 5–7 дней позже взрослых. Такая последовательность прилета характерна и для других видов камышевок (Glutz von Blotzheim, 1997).

Размещение всех самцов, имевших постоянные территории в пределах контролируемого участка в 2004 г., показано на рис. 1. Отчетливо видна приуроченность камышевок к массивам тростника, лишь некоторые самцы поселяются за их пределами. Тесная связь с тростником обуславливает неравномерность расселения птиц и создает предпосылки для значительных локальных вариаций плотности. Последние

обусловлены еще и тем, что восточная камышевка проявляет отчетливо выраженную склонность к групповому гнездованию, и самцы стремятся занимать территории по соседству друг с другом или, по крайней мере, в пределах акустического контакта. Уже с первых дней после прилета передовых особей можно наблюдать формирование поселений из 2–3 самцов. Формирование ассоциаций происходило сходным образом на всех находившихся под наблюдением участках площадки: первые прибывшие самцы «основатели» занимают наиболее качественные территории в центре зарослей самого высокого и мощного тростника. Они служат центром поселения, на периферии которого поселяются другие самцы. Если «основатели» заняли близко расположенные, но не соприкасающиеся границами территории, то уплотнение поселения происходит за счет освоения новыми самцами «нейтральных зон» между самцами-старожилами. Основателями поселения становятся, как правило, более старые и/или успешно размножившиеся в предыдущем сезоне самцы, которые впоследствии остаются «доминантами», т.е. наиболее активно поют (преимущественно высоко на деревьях, окружающих тростник) и являются полигамными. Одиночно поселяются только самцы, поздно занявшие территорию, не сумевшие утвердиться в уже сформированном поселении или не нашедшие там пригодного биотопа. В общей сложности не более 25% территорий расположены таким образом, что их владельцев можно считать одиночными самцами, не имеющими регулярной акустической или визуальной связи с соседями. Доля одиночных самцов оставалась практически постоянной в течение двух лет наблюдений.

Несмотря на склонность к образованию кластеров территорий, восточной камышевке свойственно выраженное территориальное поведение. Охрана территории сопровождается частыми пограничными конфликтами соседних самцов друг с другом, которые наиболее часто происходят в период массового прилета, когда на местах гнездования появляются самцы-первогодки. Площадь территорий на участках со средней плотностью населения варьирует от 270 до 5200 м², составляя в среднем около 1600 м² ($n = 12$). Достоверной связи между датой занятия территории и ее размерами нами не выявлено ($r = -0,34$, $p > 0,05$), однако существует тенденция, согласно которой территории, занимаемые позже, имеют меньшую площадь. Отсутствие корреляции между сроками установления территорий и их размерами отмечено для восточной камышевки и в Японии (Esaki, 1992).

Интересной особенностью изученной популяции оказалось присутствие в ней контингента «бродячих» самцов. В разгар периода размножения (17–28 июня) в течение двух сезонов мы наблюдали активные перемещения самцов, особенно ярко выраженные в 2004 г. Они заключались в инвазии новых, активно поющих самцов в уже сформированные поселения или на пустующие участки тростника, как правило, весьма ограниченные по площади. Некоторые из этих самцов были помечены нами вскоре после прилета, и их перемещения (на расстояние до 1,5 км) удалось точно проследить в пределах нашей площадки. Наряду с ними появлялись новые самцы, прежняя история которых осталась неизвестной. Некоторые самцы успешно образовали пары и приступили к размножению. Так, 17 июня 2004 г. новый самец внедрился в центр одного из давно сформированных поселений и сумел не только удержать территорию, но и обзавестись двумя самками. Но часть из занявших территории новых самцов (особенно одиночных) остаются холостыми, несмотря на активное пение. Доля холостых самцов в популяции составляет около 30%. В целом совокупный период формирования гнездящейся популяции восточной камышевки в районе наших исследований занимает около месяца.

Сведения о составе изученного нами поселения за два сезона наблюдений представлены в табл. 1. Как общая численность камышевок, обитающих в его пределах, так и основные популяционные показатели в 2004 и 2005 гг. оказались достаточно сходными. Любопытно, что это сходство проявилось, несмотря на резкие климатические различия двух сезонов (сухой и жаркий 2004 г., холодный и влажный 2005 г.), а также несмотря на то что общий характер пространственного размещения камышевок претерпел измене-

Т а б л и ц а 1

Состав поселения восточной камышевки в 2004–2005 гг.

Популяционные и репродуктивные параметры	Годы наблюдений	
	2004	2005
Число территориальных самцов на площадке (всего)	33	31
Число полигамных самцов (3 самки на территории)	2	2
Число полигамных самцов (2 самки на территории)	5	7
Число моногамных самцов	20	15
Число холостых самцов на постоянных участках	6	7
Число холостых самцов без постоянных участков	4	2

ния прежде всего под влиянием годовых изменений в состоянии массивов тростников.

Вопреки ежегодной смене гнездовых участков (чему способствуют и типичные для Южного Приморья весенние пожары, уничтожающие прошлогодний тростник) многие взрослые камышевки проявляют верность территории гнездования. Из 63 взрослых птиц, окольцованных в 2004 г., 21 особь (33,3%) отмечена на площадке следующим летом, что соответствует весьма значительному уровню гнездового консерватизма для мелких певчих птиц (Соколов, 1991). Молодые птицы, напротив, преимущественно расселяются. Летом 2005 г. на всей площадке была зарегистрирована только одна из 69 птиц (1,4%), окольцованных птенцами в предыдущем году. В период с 2000 по 2006 г. на площадке в стационарные паутиновые сети было поймано и окольцовано 410 восточных камышевок, из которых за последующие после меченя годы было вновь поймано 55 (13,4%). Один из самцов был повторно пойман через 4 года после первой поимки на нашей площадке (окольцован 20 мая 2001 г., последняя встреча – 9 июня 2005 г.) и таким образом продолжительность его жизни составила не менее 5 лет. Пять особей были пойманы через 3 года, пять – через 2 года. Судя по этим данным, население восточных камышевок, гнездящихся в долине р. Литовка, проявляет тенденцию к постоянству.

Полигиния в изученной нами популяции распространена широко. Почти на каждой четвертой территории гнездились 2, а иногда и 3 самки, и в общей сложности около половины всех самок выводили птенцов на территориях полигамных самцов, доля которых составила 21% в 2004 г. и 29% в 2005 г. (табл. 1). Мы наблюдали только монотерриториальную полигинию. Гаремами обзаводятся, как правило, раньше прилетевшие самцы из старших (не годоводки). Среди особей, отловленных в 2004 г. сразу после прилета, дальнейшая судьба которых была известна, все самцы, оказавшиеся впоследствии полигамными, были определены как «взрослые», т.е. имели отчетливо выраженный клоакальный выступ, ясные пестрины на груди, коричневый цвет радужины и относительно более длинное крыло. В то же время почти все самцы, определенные как «первогодки» (слабо выраженный клоакальный выступ, блеклые пестрины на груди и сероватый, «ореховый» оттенок радужины – Karlsson et al., 1988), оказались впоследствии моногамными или холостыми. В 2005 г. среди полигамных самцов значительную часть составили особи, уже гнездившиеся на площадке в прошлом году.

У моногамных самцов, образовавших пару, активность пения резко снижается. Склонные к полигинии самцы возобновляют активное пение после того, как их первая самка приступает к насиживанию. Моногамные самцы постоянно держатся возле партнерш. Полигамные самцы осуществляют контроль за своими самками, высматривая их в гуще растительности с какого-либо возвышения, и попеременно спускаются к ним. Расстояние между гнездами самок полигамного самца варьирует от 8 до 32 м. Разница в сроках постройки гнезда (и соответственно откладки яиц) самками полигамных самцов составляет 11–14 дней, что дает возможность бигамным самцам совмещать ухаживание за второй самкой с выкармливанием птенцов в первом гнезде и в конечном итоге участвовать в выкармливании обоих выводков. Такие же данные получены в работах Haneda, Teranishi (1968b) и Urano (1990). Один из находившихся под нашим наблюдением тригамных самцов кормил птенцов во втором и третьем гнездах постоянно, а в первом – эпизодически. Мы не наблюдали случаев агрессии между самками полигамных самцов. В исследованиях Haneda, Teranishi (1968b) и Ezaki (1981) также не обнаружено агрессии между самками в полигамных трио. Самки одного поселения используют всю его территорию как общий кормовой участок. По нашим наблюдениям территориальные самцы, в том числе имеющие пары, регулярно совершают рейды на участки соседей, пытаясь склонить к внебрачным копуляциям чужих самок в период постройки ими гнезда и откладки яиц.

Гнездование и успех размножения

Период размножения у восточных камышевок в районе наших наблюдений сильно растянут. По данным для 11 гнезд с точно установленной датой начала кладки самое раннее ее начало отмечено 31 мая, самое позднее – 5 июля. В среднем откладка первого яйца происходит 14 июня. Таким образом, продолжительность периода, во время которого в популяции идет откладка яиц, составляет 36 дней. Постройка первых гнезд занимает 4–5 дней. В случае разорения гнезда самка всегда немедленно приступает к постройке нового. Повторное гнездо часто располагается поблизости от первого на расстоянии всего 2–10 м. При повторном гнездовании весь цикл ускоряется. По наблюдениям за одной из пар, самка приступила к строительству второго гнезда уже на следующий день после разорения первого и завершила постройку всего через 2 дня. На третий день она уже приступила к откладке яиц, так что задержка размножения составила всего одну неделю. Количество

яиц в повторной кладке часто меньше, чем в первой. В описанном случае в первой кладке было 5 яиц, во второй – 4.

Весной самки появляются на местах гнездования практически одновременно с самцами. Некоторые пары формируются очень быстро. Так, 22 мая 2005 г. самец, только что занявший территорию, уже следовал за самкой. Продолжительность времени от появления самки на территории до начала поиска места для гнезда может быть различной и зависит от сезона размножения. У птиц, поздно занявших территорию, или гнездящихся повторно, формирование пары происходит быстрее. Так, по наблюдениям за несколькими из «поздних» пар самки начали строить гнездо уже через два-три часа после появления на территории, в то время как в большинстве случаев самка приступает к сооружению гнезда только через 1–2 дня после образования пары. Такие же данные приводятся и для Японии (Haneda, Teranishi, 1968a). Самцы не участвуют в постройке гнезд, но между партнерами существует постоянная коммуникация – большую часть времени самцы сопровождают самок, исполняя короткие песни.

В долине р. Литовка восточные камышевки строят гнезда в следующих местах: 1) в чистом тростнике; 2) в тростнике с примесью разнотравья; 3) в разнотравье без участия тростника; 4) на кустарниках (обычно

на рябиннике или приречном клене, растущих среди высокотравья) (рис. 4). Обращает на себя внимание полное игнорирование камышевками хорошо представленных в долине Литовки густых ивовых зарослей (тальников), которые вид охотно заселяет в других районах Южного Приморья, например, на оз. Ханка (Поливанова, 1971). В то же время все найденные в 1986–1991 гг. гнезда на рёлках в долине Амура (окрестности с. Малышево) были построены на кустарниках (спирея, шиповник, в одном случае – яблоня маньчжурская) среди злакового высокотравья на высоте 60–120 см ($81 \pm 17,3$ см, $n = 10$). Конструкция гнезд однотипна: они имеют форму глубокой чаши с толстыми стенками и всегда прикреплены к нескольким вертикальным опорам ($2,81 \pm 0,75$, $n = 16$). В зависимости от субстрата глубина гнезда и его профиль могут несколько различаться: чаша гнезд на кустарниках обычно мельче, а края ее слегка отогнуты наружу (рис. 4). Соотношение гнезд, найденных в разных условиях, сведения о высоте их размещения и успешности размножения представлены в табл. 2.

Большинство гнезд (51%) в долине р. Литовка было построено в чистом тростнике. Возможно, отчасти это связано с тем, что в чистом тростнике обеспечивается оптимальный режим вентиляции и быстрое высыхание гнезда после обильной утренней росы и дождей. В условиях чрезвычайно сырого и



Рис. 4. Конструкция и расположение гнезд восточной камышевки: 1 – в чистом тростнике; 3 – в тростнике с примесью травянистой растительности; 2, 4 – в рябиннике с примесью тростника (фото И.М. Маровой)

Т а б л и ц а 2

Данные по гнездованию и успешности размножения восточной камышевки в 2004–2005 гг.

Место расположения гнезда	Число гнезд	Высота гнезд (см)	Успешность размножения
Чистый тростник	24 (51,1%)	88,3±24,4 (42–137)	85,0±25,8
Тростник с разнотравьем	7 (14,9%)	59,6±11,7 (45–79)	73,3±20,6
Высокотравье	8 (17,0%)	63,6±16,5 (51–100)	49,6±43,3
Кустарники среди высокотравья	8 (17,0%)	86,4±23,2 (52–126)	85,7±9,8
Всего / среднее	47	79,5±24,3	76,0±31,3

прохладного климата Южного Приморья это обстоятельство может быть немаловажным. Присутствие среди тростника в качестве примеси других травянистых растений, в особенности с вьющимися побегами (луносемянник даурский, подмаренники, бобовые), намного замедляет процесс высыхания растительной толщи. При наличии выбора восточные камышевки всегда строят гнезда в молодом тростнике, хотя самые ранние в сезоне гнезда могут быть построены исключительно в прошлогоднем тростнике.

Полная кладка состоит из 5–6 яиц ($n = 48$). В случае повторного гнездования самка откладывает обычно на одной яйцо меньше, чем в первой кладке. Размеры яиц в изученной популяции составили $(21,37 \pm 2,95) \times (15,58 \pm 0,37)$ мм ($n = 51$); в пойме р. Амур этот показатель составил $(22,05 \pm 0,59) \times (15,88 \pm 0,29)$ мм ($n = 26$). Масса ненасиженных яиц $2,91 \pm 0,18$ г ($n = 15$). Взаимоотношения партнеров в период откладки яиц обнаруживают сильную изменчивость. Так, по нашим наблюдениям, в одном из поселений самец, оставшийся моногамным, полностью прекратил пение и почти постоянно находился рядом с самкой. Два других самца, его соседи (впоследствии бигамный и тригамный), напротив, возобновили активное дуэтное пение. Все находившиеся под наблюдением полигамные самцы не теряли связи с первым гнездом и регулярно появлялись около него.

Кладку насиживает только самка. Самцы, которым удалось привлечь новую самку, посещают первую реже, чем моногамные. Но они неизменно появляются у гнезда при возникновении опасности или появлении там самцов-соседей. Насиживание начинается после откладки второго-третьего яйца, но постоянная инкубация начинается со дня завершения кладки. Такие же данные получены в работе Haneda, Teranishi

(1968a); по данным Н.Н. Поливановой (1971), постоянная инкубация начинается с 3–4-го яйца. Встречаются два типа окраски яиц, причем яйца одной кладки, демонстрируя слабую изменчивость, всегда принадлежат к одному типу. Первый тип – фон голубоватый, как у *A. arundinaceus*, второй тип – фон грязно белый или с едва заметным голубоватым оттенком. Яйца обоих типов покрыты густыми темно-бурыми пятнами. Соотношение кладок двух типов приблизительно одинаково. Птенцы вылупляются на 12–13-й день после откладки последнего яйца. Время между вылуплением птенцов из первого и последнего яиц составляет от 10 ч до одних суток. Птенцов обогревает только самка. Бросаются в глаза различия размеров птенцов в одном и том же гнезде, которые не исчезают по мере их роста и развития. К моменту вылета из гнезда часть птенцов (наиболее крупных и активных) уже могут сидеть на краю гнезда, в то время как более мелкие находятся внутри; 1–2 самых мелких птенца могут быть затоптаны остальными – это происходит на 8–10-й день после вылупления или непосредственно перед вылетом. Птенцы покидают гнездо на 12–13-й день. Но наиболее крупные птенцы уже на 10-й день начинают вылезать на стебли, к которым прикреплено гнездо, и могут покинуть его. Покинув гнездо, птенцы туда уже не возвращаются.

Птенцов и слётков в моногамных семьях выкармливают оба партнера. Полигамные самцы, как мы уже упоминали, также участвуют (хотя бы эпизодически) в выкармливании, совмещая прилеты к первым гнездам с уходом за следующей самкой. В состав приносимого птенцам корма входят крупные объекты: стрекозы, гусеницы, куколки и ночные бабочки (в частности бражники).

Мы проанализировали зависимость успеха размножения восточных камышевок от разных факторов. Несмотря на погодные различия двух сезонов (2004 г. – сухой и жаркий, 2005 г. – очень влажный и холодный) успех размножения был высоким и составил 70 и 82% в 2004 и 2005 гг. соответственно. При возможности выбора восточные камышевки предпочитают строить гнезда в новом, зеленом тростнике. В 2005 г. из-за поздней холодной весны к моменту начала размножения камышевок массивы высокого свежего тростника еще отсутствовали, и в большинстве местообитаний на прошлогодней площадке его высота не превышала 40–50 см. Поэтому большинство самок начали строить гнезда в желтом, хорошо просматриваемом прошлогоднем тростнике. Молодой тростник достиг своей нормальной высоты (1,5–2,0 м) значительно позже, когда во многих

гнездах уже были кладки. Тем не менее это обстоятельство не повлияло на успех размножения. Согласно нашим данным тип растительности в месте расположения гнезда непосредственного влияния на успех размножения не оказывает (тест Kruskal-Wallis). Мы не выявили зависимости репродуктивного успеха и от статуса самца: хотя в гнездах самок полигамных самцов успех размножения был несколько выше, различия недостоверны (тест Kruskal-Wallis). Вместе с тем выявлена достоверная положительная корреляция между успешностью размножения и высотой расположения гнезда ($R_{sp} = 0,38$; $P < 0,05$). Достоверная зависимость связывает успешность размножения с социальным окружением гнезд. В 29 гнездах, устроенных в плотных поселениях (в пределах 100 м друг от друга), успешность размножения составила $(86,2 \pm 15,2)\%$, тогда как в шести одиночно расположенных гнездах – $(26,6 \pm 43,2)\%$ (Mann Whitney U -test $Z = 2,7$; $U = 24,5$; $P < 0,01$). Очевидно, в групповых поселениях восточных камышевок обеспечивается наибольшая безопасность гнезд. При возникновении опасности к беспокоящейся особи или паре немедленно присоединяются соседи – как самцы, так и самки. После вылупления птенцов большинство пар, особенно те, которые гнездятся не одиночно, а в поселениях, ведут себя очень агрессивно и шумно при появлении опасности у гнезда, активно защищают его, могут с громкими криками пикировать на наблюдателя и даже клевать его. Важно отметить, что кроме хозяев у гнезда обычно появляются особи соседних пар, тоже принимающих участие в нападениях. Такая коллективная защита гнезд может быть весьма действенной.

Мы не наблюдали случаев непосредственного разорения гнезд восточных камышевок. Большинство их погибло на стадии насиживания. По косвенным данным мы предполагаем, что основными хищниками являются вороны – большешкловая (*Corvus macrorhynchos*) и восточная черная (*C. orientalis*), а также амурский полоз (*Elaphe schrenckii*), неоднократно отмеченный на наших припойменных площадках. Заметим, что именно змеи являются основным врагом восточных камышевок в Японии (Haneda, Teranishi, 1968b, Urano, 1985). Вероятным хищником может быть также бурундук (*Tamias sibiricus*), численность которого в районе нашей площадки была весьма высока. По нашим наблюдениям этот зверек охотно разоряет гнезда птиц, особенно расположенных на небольшой высоте над землей. Несколько раз мы отмечали на наших площадках енотовидную собаку (*Nyctereutes procyonoides*), на

которую восточные камышевки реагировали весьма агрессивно.

В районе исследований многочисленны обыкновенная и глухая кукушки, но случаев их паразитизма на восточной камышевке мы не отмечали. В Японии также не отмечен паразитизм обыкновенной кукушки на восточной камышевке (Haneda, Teranishi, 1968b; Urano, 1985).

Послегнездовой период и линька

Второй цикл размножения не отмечен. По данным Ezaki (1987), линька у самцов начинается в Японии около 10 июля. В это время самцы оставляют территории вне зависимости от того, есть ли у них в этот момент птенцы. Самки линяют позже, но тоже до отлета. Эти данные дополнительно свидетельствуют о малой вероятности второго выводка, тем более, что в Приморье прилет восточных камышевок происходит на 2 недели позже, нежели в Японии. По нашим наблюдениям, оставление самцами территорий происходит к концу июля. В это же время птицы приступают к послебрачной линьке. Из 39 взрослых птиц, отловленных после окончания гнездования (24, 30 июля и 20 августа), 5 еще не приступили к смене оперения, а остальные 34 находились на разных стадиях линьки. Птицы, начавшие линьку, впервые отмечены 29 и 30 июля. Линька начинается со смены контурного оперения на голове и груди и частичного выпадения кроющих маховых, затем в линьку интенсивно включаются остальные птерилии. У самок одновременно с началом линьки происходит заращение брюшных аптерий. Послебрачная линька восточной камышевки в Южном Приморье полная. В отличие от дроздовидной камышевки северо-западных районов России, послебрачная линька которой на местах гнездования не затрагивает полетных перьев (Федоров, 1990), восточная камышевка в районе наших исследований меняет все маховые, рулевые и их кроющие, а также все контурное оперение, причем смена контурного и полетного оперения идет одновременно. Смена первостепенных маховых начинается от проксимального отдела к дистальному, второстепенных – наоборот. Наиболее интенсивно линяющие птицы встречаются в течение всего августа ($n = 13$). Суммарный сезон послебрачной линьки сильно растянут и продолжается до первой декады октября. Однако основное количество местных птиц, по-видимому, заканчивает линьку в последней декаде августа – первой декаде сентября, в это время у отловленных птиц

($n = 11$) дорастали первостепенные (с 1-го по 4-е) и второстепенные (с 3-го по 6-е) маховые, рулевые и все контурное оперение. В первой-второй декадах сентября становится заметным увеличение количества восточных камышевок в отловах, вероятно, птицы могут совмещать последние стадии линьки с началом сезонных перемещений. Самая поздняя, возможно аномальная, встреча интенсивно линяющей взрослой птицы отмечена в долине р. Литовка 8 октября 2010 г.

После вылета из гнезда первые 3–4 дня выводок держится в одном месте, в нижнем и среднем ярусе растительности в нескольких метрах от гнезда. В этот период слётки еще практически не могут летать, но прекрасно лазают по стеблям. В возрасте около 20 дней слётки могут перепархивать на небольшие расстояния и постепенно покидают пределы территории. Если потомство выкармливают оба родителя, то выводок может разделиться: часть слётков остается с одним из партнеров на гнездовой территории, а другие постепенно откочевывают за ее пределы. Покидать гнездовую территорию часть выводка может как с самцом, так и самкой. Молодые птицы после вылета из гнезд еще долгое время держатся вместе. Так, два птенца из одного выводка, окольцованные слётками 5 июля 2004 г., повторно отловлены в одну сеть 23 июля. В это время у них заканчивалось формирование оперения юношеской генерации, дорастали рулевые и маховые, зарастали брюшные аптерии. У птенца из более позднего выводка, окольцованного 25 июля в 6-дневном возрасте, 10 августа 2004 г. отмечено начало постъювенальной линьки, у него интенсивно прорезались пеньки и кисточки на голове, шее, груди и спине и одновременно заканчивалось формирование части оперения юношеской генерации – дорастали нижние кроющие крыла. Таким образом, возраст вступления в постъювенальную линьку у птенцов восточной камышевки составляет около трех недель. Молодые с интенсивной сменой контурного оперения отмечались в районе исследований с первой декады августа по вторую декаду сентября ($n = 6$), у всех молодых птиц хорошо видны темные пятна на языке, отсутствующие у взрослых.

Отлет восточной камышевки из долины Литовки начинается в конце августа, пик осеннего пролета приходится на 10–20 сентября; отдельные особи встречаются еще в октябре. Самые поздние поимки на стационаре – 23 октября 2000 г. и 31 октября 2005 г.

Заключение

Интересные особенности изученной нами популяции восточной камышевки в юго-восточном Приморье – ее обитание в агрокультурном ландшафте и гнездование на суше. В то же время предпочтение тростниковых зарослей сохраняется и в этих условиях. Наши данные, свидетельствующие о высоком репродуктивном успехе и хорошо выраженном гнездовом консерватизме, позволяют сделать вывод о том, что изученная популяция восточной камышевки обладает значительной устойчивостью и процветает. Как справедливо указывает А.А. Назаренко (1999), хозяйственная деятельность человека создает новые экологические среды для целого ряда орнитокомплексов восточной окраины Азии. Приходится признать, что сведение лесов и становление агрокультурных ландшафтов, в которые по ирригационным каналам проникает тростник, не только не оказывают негативного влияния на восточную камышевку (равно как и на другие виды камышевок) в Южном Приморье, а напротив, вызывают ее успешное расселение во вновь возникающих ландшафтах. Несмотря на отчетливую экологическую специфику восточных камышевок, обитающих в агроландшафтах Южного Приморья, ключевые черты их популяционной структуры практически ни в чем не отличаются от соответствующих особенностей, выявленных для других регионов. К числу этих особенностей мы относим четко выраженное территориальное поведение, склонность к полукOLONIALьному гнездованию, широкое распространение полигинии (Поливанова, 1971; Панов, 1973; Ezaki, 1987; Haneda, Teranishi, 1968b). Заметим также, что все перечисленные черты в той же мере присущи популяционным системам прочих представителей комплекса «дроздовидных камышевок»: австралийской, туркестанской и собственно дроздовидной камышевке. Таким образом, даже весьма существенные различия в условиях обитания разных видов или разных популяций одного вида не влекут за собой сколько-нибудь отчетливых различий в их популяционном устройстве.

Авторы выражают благодарность К. Масловскому, И. Ключникову, Ф. Кляйнбубу за помощь в сборе полевого материала, а также А. Мележику и А. Каткову за большую организационную поддержку. Мы глубоко признательны руководителю Амуро-Уссурийского центра по изучению биоразнообразия птиц ДВО РАН С. Сурмачу за всестороннюю помощь и предоставленную возможность проведения исследований на базе центра.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Иваницкий В.В., Марова И.М., Квартальнов П.В. Структура и динамика многовидового сообщества камышевок *Acrocephalus* (Passeriformes, Sylviidae) на степных озерах // Зоол. журн. 2002. Т.81. Вып.7. С.833–840.
- Иваницкий В. В., Калякин М. В., Марова И. М., Квартальнов П. В. Эколого-географический анализ распространения камышевок (*Acrocephalus*, Sylviidae, Aves) и некоторые вопросы их эволюции // Зоол. журн. 2005. Т. 84. Вып. 7. С. 870–884.
- Иваницкий В.В., Квартальнов П.В., Маркитан Л.В., Марова И.М. Камышевки (*Acrocephalus*, Sylviidae) на лиманах восточного Приазовья: механизмы экологической сегрегации и смена стадий в сообществе с высоким видовым разнообразием // Зоол. журн. 2007. Т. 86. Вып.8. С. 966–977.
- Иваницкий В.В., Марова И.М., Квартальнов П.В., Вальчук О.П., Опаев А.С. Многовидовые сообщества и популяционная структура камышевок Южного Приморья // Современная экология – наука XXI века. Междунар. науч.-практ. конф. Рязань, 2008. С. 442–448.
- Музаев В.М. К экологии гнездования дроздовидной камышевки в Калмыкии // Фауна и экология животных в условиях ирригации земель. Элиста, 1990. С. 70–81.
- Маркитан Л.В. Изучение динамики популяций камышевок рода *Acrocephalus* в Восточном Приазовье // Экосистемные исследования Азовского моря и побережья. Т. IV. Апатиты, 2002. С. 334–344.
- Назаренко А.А. Хозяйственная деятельность как фактор роста биоразнообразия фаун и сообществ птиц на восточной окраине Азии: приглашение к дискуссии // Вестн. ДВО РАН. 1999. № 1. С. 22–30.
- Опаев А.С., Марова И.М., Иваницкий В.В. Морфологическая дифференциация и географическая изменчивость дроздовидной (*Acrocephalus arundinaceus*), восточной (*A. orientalis*) и туркестанской (*A. stentoreus*) камышевок (Sylviidae: Passeriformes) // Зоол. журн. 2009. Т. 88. № 7. С. 871–882.
- Опаев А.С., Иваницкий В.В. Рекламная вокализация туркестанской камышевки (*Acrocephalus stentoreus*, Sylviidae, Aves) // Зоол. журн. 2009. Т. 88. № 12. С. 1105–1119.
- Панов Е.Н. Птицы Южного Приморья. Новосибирск, 1973. 376 стр.
- Поливанова Н.Н. К экологии дроздовидной камышевки (*Acrocephalus arundinaceus orientalis* (Temm. et Schleg.) на оз. Ханка // Орнитологические исследования на юге Дальнего Востока. Владивосток, 1971. С. 113–122.
- Птушенко Е.С. Славковые / Птицы Советского Союза. Под ред. Г.П. Дементьева, Н.А. Гладкова. М., 1954. Т. IV. С. 146–330.
- Соколов Л.В. Филопатрия и дисперсия птиц. Тр. ЗИН. 1991. Т. 230. 232 с.
- Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий. М., 2003. 808 с.
- Федоров В.А. Дроздовидная камышевка – *Acrocephalus arundinaceus* (L) // Линька воробьиных птиц Северо-Запада СССР. Л., 1990. С. 81–83.
- del Hoyo J., Elliott A., Christie D.A. Handbook of the birds of the World. Vol. 11. Old World Flycatchers to Old World Warblers. Barcelona, 2006. 798 p.
- Ezaki Y. Female behaviour and pair relation of the polygynous great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus* (Aves: Sylviidae) // Physiol. Ecol. Japan. 1981. Vol. 18. N 7. P. 77–91.
- Ezaki Y. Male time budgets and recovery of singing rate after pairing in polygamous great reed warblers // Japanese J. Ornithol. 1987. Vol. 36. P. 1–11.
- Ezaki Y. Mate desertion by male Great Reed Warblers, *Acrocephalus arundinaceus* at the end of breeding season // Ibis. 1988. Vol. 130. P. 427–437.
- Ezaki Y. Female choice and the causes and adaptiveness of polygyny in Great Reed warblers // J. Anim. Ecol. 1990. Vol. 59. P. 103–119.
- Ezaki Y. Importance of communal foraging grounds outside the reed marsh for breeding great reed warbler // Ecol. Res. 1992. Vol. 7. N 1. P. 63–70.
- Glutz von Blotzheim U., Bauer K. Handbuch der Voegel Mitteleuropas. 1997. Bd. 12/I. Passeriformes (3. Teil. Gattung *Acrocephalus*). S. 209–539.
- Haneda K., Teranishi K. Life history of the Eastern Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus orientalis*. I. Breeding biology // Jap. J. Ecol. 1968a. Vol. 18. P. 100–109.
- Haneda K., Teranishi K. Life history of the Eastern Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus orientalis*. II. Polygyny and territory // Jap. J. Ecol. 1968b. Vol. 18. P. 204–112.
- Helbig A.J., Seibold I. Molecular phylogeny of Palearctic-African *Acrocephalus* and *Hippolais* warbler (Aves: Sylviidae) // Mol. Phyl. Evol. 1999. Vol. 11. N 2. P. 246–260.
- Karlsson L., Persson K., Walinder G. Aldersbestämning av roersangare *Acrocephalus scirpaceus* med hjälp av irisfaerg tarsfaerg och tungflaeckar // Var Fagelvarld. 1988. Vol. 47. P. 141–146
- Leisler B., Heidrich P., Schulze-Hagen K., Wink M. Taxonomy and phylogeny of reed warbler (genus *Acrocephalus*) based on mtDNA sequences and morphology // J. Ornithol. 1997. Vol. 138. P. 469–46.
- Leisler B., Schulze-Hagen K. The Reed Warblers. Diversity in a uniform bird family. 2011. KNNY Publishing. 327 p.
- Marova I., Markitan L., Kvartalynov P., Ivanitskii V. The structure of reed warbler (*Acrocephalus* spp.) community on the estuaries of Southern Russia // Die Vogelwarte. 2003. Bd 42. Hf. 1–2. S. 44.
- Neufeldt I. Studies of less familiar birds. 144. Thick-billed warbler // British Birds. 1967. Vol. 60. P. 239–243.
- Saitou T. Territory and breeding density in the Eastern Great Reed Warbler, *Acrocephalus arundinaceus orientalis* // Misc. Repts. Yamashina Inst. Ornithol. 1976. Vol. 8. N 2. P. 157–173.
- Urano E. Factors affecting the coast of polygynous breeding for female Great reed warblers *Acrocephalus arundinaceus* // Ibis. 1990. Vol. 132. P. 584–594.

**BREEDING BIOLOGY AND POPULATION STRUCTURE OF THE ORIENTAL
GREAT REED WARBLER *ACROCEPHALUS ORIENTALIS* (SYLVIIDAE) IN
THE SOUTHERN PRIMORYE STRUCTURE**

I.M. Marova, O.P. Valtchuk, A.S. Opaev, P.V. Kvartalynov, V.V. Ivaniitskii

The social organization, breeding biology and population structures of individually marked Eastern Great Reed Warblers were studied in 2004–2005 at the territory of 3 sq. km in an agricultural landscape of the South Primorye (Russian Far East). Data for the years 2000–2010 on phenology, site tenacity and moult for 410 individuals on the same territory were used. The population occurs in the upland habitats and breeds in the small patches of reeds mixed with the tall herbaceous vegetation and bushes along the forest edges, river and irrigation channels. 57 nests were found, life history of 63 males and 47 nestlings were tracked. The population density was about 10 males per 1 sq. km, however in high quality habitats (well developed reedbeds along the forest edges) local density reaches 8 territories on 1 ha. The arrival begins in the second decade of May, first-year males arrive in 5–7 days after adults. Early arrived males established the most qualitative territories in the center of dense reed surrounded with high trees. These territories serve as the centers of group settlements in which other males take over their territories as far as arrival progresses. This earlier males succeeded in being polygamous, while later ones remained monogamous or even bachelor. The majority of nests in both years were placed in clusters including not less than 3 nests. Only about 25% of all nests were placed solitary. The rates of the polygynous males were 21% in 2004 ($n=30$) and 29% ($n = 31$) in 2005. Polygynously mated females bred at a higher nesting density (from 8 up to 32 m), aggression between females did not observe. The earliest beginning of a laying – 3.05, most later – 5.07, i.e. duration of the eggs-laying period in the population is 36 days. Males leave their territories by the end of July. The majority of birds finish a moult at the last decade of August – first decade of September. Last stages of moult are combined with the beginning of seasonal movements. Autumn departure begins in the end of August, with a peak on the mid of September. We have not revealed any clear distinctions in breeding success in different years, despite the weather conditions in the two years were different (the first year was rather dry, while the next one was extremely wet). Height of nest position has a significant positive effect on the reproductive success. Breeding success of the Oriental Reed Warblers was strongly affected by social environments. The success of reproduction in grouped nests was significantly higher, than in solitary nests (86.2% in dense settlements, versus 26.6% – in solitary nests). In the South of Russian Far East the distribution of the Oriental Reed Warbler is closely connected with the spread of agriculture – both historically and in the present time. The studied population shows apparent stability and prospers which are expressed in the large density, high reproductive success (70% in 2004, 82% in 2005) and high level of site tenacity (33%) of the breeding birds.

Key words: Oriental Great Reed Warbler, *Acrocephalus orientalis*, population structure, polygamy, Southern Primorye.

Сведения об авторах: *Марова Ирина Михайловна* – ст. науч. сотр. кафедры зоологии позвоночных биологического факультета МГУ, канд. биол. наук (collybita@yandex.ru); *Вальчук Ольга Павловна* – ст. науч. сотр. Биолого-почвенного института ДВО РАН (vulpes@yandex.ru); *Опаев Алексей Сергеевич* – науч. сотр. Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, канд. биол. наук (opaev@rambler.ru); *Квартальнов Павел Валерьевич* – науч. сотр. биологического факультета МГУ, канд. биол. наук (cettia@yandex.ru); *Иваницкий Владимир Викторович* – вед. науч. сотр. биологического факультета МГУ, докт. биол. наук (vladivanit@yandex.ru).

УДК 595.766.44

ПЯТЬ НОВЫХ ВИДОВ ТОЧИЛЬЩИКОВ РОДА *LASIODERMA* STEPHENS, 1835 ИЗ ИОРДАНИИ (COLEOPTERA: PTINIDAE: XYLETININAE)

И.Н. Тоскина

Описаны пять новых видов точильщиков рода *Lasioderma* Stephens, 1835 (Coleoptera: Ptinidae: Xyletininae), распространенных в Иордании: *L. enode*, *L. exiguum*, *L. iordanicum*, *L. klapperichi*, *L. obnigrum*.

Ключевые слова: *Lasioderma*, Xyletininae, Ptinidae, Coleoptera, новые виды, Иордания.

Изучением фауны жуков-точильщиков из рода *Lasioderma* в странах Восточного Средиземноморья занимались, главным образом, Райтер (Reitter, 1884, 1901), Шильский (Schilsky, 1899), Эспаньол (Español, 1992; Halperin, Español, 1978), Заградник (Zahradník, 1996) и некоторые другие исследователи. Заградник описал новый вид из Турции *Lasioderma anatolica* Zahradník, 1996.

При работе с коллекцией точильщиков из Венгерского музея естественной истории (ВМЕИ – Hungarian Museum of Natural History, HMNH) мы нашли еще более десятка видов точильщиков из рода *Lasioderma*, распространенных в странах Восточного Средиземноморья. Четыре вида были нами описаны из Турции (Тоскина, 2013). В настоящей статье мы даем описание пяти новых видов из Иордании.

Материал и методика измерений

При описании новых видов мы опирались на типовую материал из HMNH (*L. baudii* Schilsky, 1899, *L. bubalus* (Fairmaire, 1860), *L. cyphonoides* Morawitz, 1861=*L. redtenbacheri* Bach, 1852, *L. mulsanti* Schilsky, 1899, *L. bubalus phelipearum* Peyerimhoff, 1926, *L. semirufulum* Reitter, 1897), на коллекционные материалы Зоологического института РАН (С.-Петербург, ЗИН, ZIN) (виды *L. punctulatum* Reitter, 1884, *L. obscurum* (Solsky, 1867)) и Зоологического музея МГУ (Москва, ЗМУМ, ZMUM) (*L. kiesenwetteri* Schilsky, 1899), а также на довольно четкие авторские описания видов *L. corsicum* Schilsky, 1899, *L. impunctatum* Schilsky, 1899, *L. melanocephalum* Schilsky, 1899, которых мы не видели.

Длину переднеспинки измеряли в профиль, так как из-за кривизны переднеспинки ее измерения сверху дают искаженный результат. Длину надкрыльев измеряли от базального края щитка вдоль шва надкрыльев; ширину надкрыльев измеряли чуть ниже плеч.

Длину члеников усиков и лапок измеряли между точками соединения члеников, а ширину члеников – по их апикальному краю. При отсутствии задних лапок использовали соотношения между члениками у средних лапок, подобные таковым у задних лапок. Но в этом случае не брали соотношение размеров голени и лапки, так как средние голени длиннее задних. Длину 1-го видимого брюшного стернита измеряли, как и длину заднегруди, строго посередине. Слово «видимый» в дальнейшем ради экономии места опущено, но подразумевается. Эдегус показан со спинной стороны. Выражение «генитальное кольцо» заменено на «9-й брюшной сегмент» – в соответствии с работой Сакаи (Sakai, 2001). Звездочкой помечены промеры голотипа.

Описание новых видов

Lasioderma enode sp.n. (рис. 1).

Г о л о т и п ♂, О. Jordan, Amman, 800 m, 23.4.1958, J. Klapperich (Голотип хранится во ВМЕИ – Holotype is deposited in HMNH).

О п и с а н и е. **Внешний вид** (рис. 1, 1). Дорсальная поверхность, голова, 1-й членик усиков и ноги коричневые; усики (кроме 1-го членика) желтые; вентральная поверхность темно-коричневая. Опушение коричневато-серое, однородное, прилегающее.

Голова. Лоб слабо выпуклый, резко понижается к наличнику; поверхность в мелкой, однородной пунктировке. Глаза круглые, умеренно выпуклые, разделены расстоянием в 1,8 диаметра глаза. Усики: 3-й членик длиннее 2-го в 1,5 раза, с прямоугольным зубцом; 4-й членик со скошенным апикальным краем и прямым латеральным; 5–10-й членики с почти прямым апикальным краем и выпуклым латеральным; 10-й членик короче 9-го. Все членики продольные. (11-й членик утерян) (рис. 1, 2).

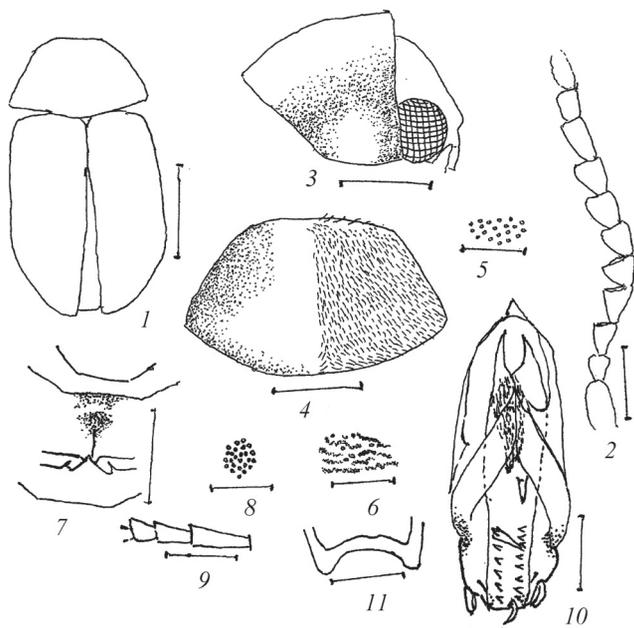


Рис. 1. *Lasioderma enode* sp.n., male: 1 – общий контур тела; 2 – усик; 3 – передняя часть тела, вид сбоку; 4 – переднеспинка (с рисунком опушения); 5 – пунктировка на диске переднеспинки; 6 – структура поверхности диска надкрылий; 7 – середина заднегруди и 1-го брюшного стернита; 8 – пунктировка на середине заднегруди; 9 – часть средней лапки; 10 – эдеагус; 11 – дистальный конец 9-го брюшного сегмента. Масштаб: 0,1 мм (5, 6, 8); 0,2 мм (2, 9–11); 0,5 мм (3, 4, 7); 1,0 мм (1)

Переднеспинка в 1,46 раза шире своей длины; передние углы прямые, чуть подогнуты, задние углы выражены, закруглены. Бока вздуты (рис. 1, 3). Опушение не расчесано на 2 стороны (рис. 1, 4). Поверхность в очень мелкой, однородной пунктировке (рис. 1, 5).

Щиток вытянуто треугольный. Надкрылья в 1,4 раза длиннее своей ширины и в 2,2 раза длиннее переднеспинки. Поверхность морщинистая со следами мелкой пунктировки (рис. 1, 6).

Заднегрудь примерно в 1,7 раза длиннее 1-го брюшного стернита. Передние кантики сближены и выпрямлены в середине. Дистальная срединная бороздка не достигает середины заднегруди, впереди нее – дугообразная выпуклость (рис. 1, 7). Поверхность в мелкой, плотной пунктировке (рис. 1, 8).

Ноги. Передние голени не расширяются к вершинам. Средняя лапка: 1-й членик длиннее 2-го в 1,6 раза; 2-й членик длиннее 3-го примерно в 1,5 раза (концы лапок утеряны) (рис. 1, 9).

Эдеагус. Пенис слабо сужается к вершине, в 6,7 раза длиннее своей ширины близ вершины. Эндофаллус в апикальной половине с двумя рядами (6+8) мелких крючьев, двумя крупными крючками и с 1

довольно большим крючком на вершине пениса. Базальная половина с небольшой сдвоенной «щеткой». Концы парамер коротко раздвоены, боковые отростки парамер достигают их вершин (рис. 1, 10). Дистальный конец 9-го брюшного сегмента узко лентовидный, слабо расширяется к бокам, с выемкой в центре (рис. 1, 11).

Длина 2,75 мм, ширина 1,4 мм.

Э т и м о л о г и я. Новый вид получил свое название из-за гладкой, ровной поверхности жука (лат. «enodus» значит «гладкий»).

Д и ф ф е р е н ц а л ь н ы й д и а г н о з

L. enode относится к группе восточно-средиземноморских видов рода *Lasioderma* без черных участков тела, с не расчесанным на две стороны опушением переднеспинки и с не расширенными у вершин передними голеними. Помимо *L. enode*, это *L. haemorrhoidale* (Illiger, 1807), *L. hreblayi* Toskina, 2013, *L. iordanicum* sp.n., *L. kiesenwetteri*, *L. punctulatum*. От *L. iordanicum*, *L. kiesenwetteri*, *L. punctulatum* новый вид отличается явственным присутствием задних углов у переднеспинки (у перечисленных видов задние углы слабо или совсем не выражены: при осмотре сбоку боковая линия переднеспинки прямая (Логвиновский, 1977, рис. 1; 1985, рис. 200)). От последнего новый вид отличается еще мелкой пунктировкой поверхности (у *L. punctulatum* пунктировка видна уже при увеличении $\times 10$). От *L. haemorrhoidale* новый вид еще отличается более крупными глазами и выпрямленными в середине передними заднегрудными кантиками (у *L. haemorrhoidale* глаза расположены на расстоянии в 2,6 диаметра глаза, передние кантики заднегруди в середине сближены и выгнуты вперед). От *L. kiesenwetteri* и *L. hreblayi* новый вид отличается еще усиками, где все членики продольные и 5–10-й членики с выпуклым латеральным краем (у *L. kiesenwetteri* 5–6-й членики поперечные (Lohse, 1969), а у *L. hreblayi* 6–10-й членики продольные, но с вогнутыми латеральными краями) и формой передних заднегрудных кантиков (у *L. hreblayi* передние кантики заднегруди в середине слабо сближены). От *L. iordanicum* новый вид отличается более коротким телом (у нового вида тело в 2 раза длиннее своей ширины, а у *L. iordanicum* – в 2,6 раза) и конфигурацией передних кантиков заднегруди, которые у *L. iordanicum* сильно сближены, и 2-й кантик выгнут вперед. Все виды различаются вооружением эндофаллуса (у *L. haemorrhoidale* эндофаллус с 14 мелкими, 2 средних размеров и 2 крупными крючками (Español, 1992, Fig. 58E); у *L. hreblayi* эндофаллус с 4 разными крючками (Тоскина, 2013, рис. 2,11); у *L. iordanicum* – с 2 рядами (7+7) мелких

крючьев, 1 небольшим и 2 большими крючками; у *L. kiesewetteri* 2(3) ряда (5+(5)+14) мелких крючьев и 2 больших крючка (Логвиновский, 1977, рис. 29); у *L. punctulatum* 2 ряда (8+10) мелких крючьев и 4 больших крючка (Логвиновский, 1977, рис. 34)).

Lasioderma exiguum sp.n. (рис. 2).

Г о л о т и п ♂, О. Jordan, Deh Been 700 m b. Jerash, 3.VII.1956, von *Quercus egilops*, J. Klapperich (Голотип хранится во ВМЕИ – Holotype is deposited in HMNH).

О п и с а н и е. **Внешний вид** (рис. 2, 1). Жук в основном рыжий, концы надкрылий желтые; заднегрудь коричневая; усики (кроме коричневых 1-го и 2-го члеников) и ноги светло-желтые. Опушение желтоватое, однородное, прилегающее. Переднеспинка сильно опущена вниз.

Голова. Лоб плоский. Глаза круглые, умеренно выпуклые, разделены расстоянием в 1,6 диаметра глаза. Усики: 3-й членик с прямоугольным зубцом, равен длине 2-го членика; 4-й членик со скошенным прямым апикальным краем, 5–7-й членики с вогнутым апикальным краем; 4–7-й членики с выпуклым латеральным краем; 6–7-й членики поперечные (8–11-й членики утеряны) (рис. 2, 2).

Переднеспинка в 1,6 раза шире своей длины; передние углы острые, задние углы не выражены. Бока не вздуты (рис. 2, 3). Опушение расчесано на 2 стороны (рис. 2, 4). Поверхность в однородной, очень мелкой пунктировке (рис. 2, 5).

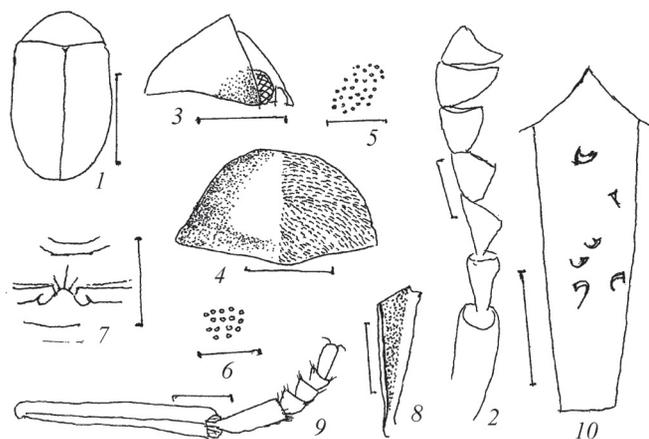


Рис. 2. *Lasioderma exiguum* sp.n., male: 1 – общий контур тела; 2 – усик; 3 – передняя часть тела, вид сбоку; 4 – переднеспинка (с рисунком опушения); 5 – пунктировка на диске переднеспинки; 6 – пунктировка на диске надкрылий; 7 – середина заднегруды и 1-го брюшного стернита; 8 – передняя голень; 9 – задние голень и лапка; 10 – апикальная половина пениса. Масштаб: 0,05 мм (10); 0,1 мм (2, 5, 6, 9); 0,2 мм (8); 0,5 мм (3, 4, 7); 1,0 мм (1)

Щиток треугольный. Надкрылья в 1,4 раза длиннее своей ширины и в 2,2 раза длиннее переднеспинки. Пунктировка однородная, точки немного крупнее точек на переднеспинке (рис. 2, 6).

Заднегрудь в 1,2 раза длиннее 1-го брюшного стернита; 2-й из двух передних кантиков заднегруды выпрямлен в середине. Дистальная срединная бороздка немного заходит за середину заднегруды. Над дистальным краем по обе стороны от центра идет тонкая горизонтальная складочка, центр дистального края с морщинками (рис. 2, 7).

Ноги. Передние голени расширяются к вершинам (рис. 2, 8). Задняя лапка равна 0,75 длины ее голени; 1-й членик длиннее 2-го в 3,5 раза; 2-й членик длиннее 3-го в 1,1 раза; 3-й членик длиннее 4-го в 1,3 раза; 5-й членик длиннее 2-го в 1,8 раза (рис. 2, 9).

Эдегус. Пенис сужается к вершине. Эндофаллус вооружен 6 небольшими крючками (рис. 2, 10).

Длина 1,9 мм, ширина 1,1 мм.

Э т и м о л о г и я. Новый вид получил свое название из-за малых размеров (лат. «*exiguus*» значит «маленький»).

Д и ф ф е р е н ц и а л ь н ы й д и а г н о з

L. exiguum относится к группе жуков рода *Lasioderma* без черных участков тела, с опушением переднеспинки, расчесанным на 2 стороны, с передними голеними, расширяющимися к вершинам, и распространенных в Восточном Средиземноморье. Кроме *L. exiguum*, сюда относятся *L. klapperichi* sp.n., *L. ronkayi* Toskina, 2013, *L. szalokii* Toskina, 2013, *L. thoracicum* Morawitz, 1861. *L. exiguum* отличается от *L. klapperichi* усиками (у нового вида 4–7-й членики с выпуклым латеральным краем, средние членики поперечные, а у *L. klapperichi* 4–7-й членики усиков с прямым латеральным краем); от *L. klapperichi* новый вид отличается еще короткими надкрыльями (длина больше ширины в 1,4 раза против 1,6 раза у *L. klapperichi*), выпрямленным в середине 2-м передним кантиком заднегруды (у *L. klapperichi* выгнут вперед 1-й кантик), большими глазами. *L. exiguum* отличается от *L. ronkayi* короткими надкрыльями, однородной пунктировкой поверхности, короткой заднегрудью с выпрямленным 2-м передним кантиком (у *L. ronkayi* надкрылья длиннее своей ширины в 1,6 раза, пунктировка поверхности двойная, заднегрудь длиннее 1-го брюшного стернита в 1,8 раза, передние кантики заднегруды равномерно закруглены). От *L. szalokii* новый вид отличается отсутствием задних углов у переднеспинки (у *L. szalokii* они выражены), выпрямленным в середине 2-м кантиком заднегруды (у *L. szalokii* оба передних кантика равномерно закруглены), од-

нородным, прилегающим опушением (у *L. szalokii* опушение разнородное, приподнятое), поперечными средними члениками усиков (у *L. szalokii* все членики усиков продольные). От *L. thoracicum* новый вид отличается равномерной окраской (рыжей) дорсальной стороны (у *L. thoracicum* только переднеспинка рыжая), большими глазами (у *L. thoracicum* глаза расположены на расстоянии трех диаметров глаза), короткой заднегрудью и равномерно закругленным 1-м передним кантиком заднегруды (у *L. thoracicum* оба кантика выпрямлены в середине), однородной пунктировкой поверхности тела (у *L. thoracicum* пунктировка двойная). Новый вид от всех перечисленных видов (кроме самки *L. szalokii*) отличается также вооружением эндофаллуса (у *L. klapperichi* эндофаллус с 1 рядом из 6 маленьких крючьев + 1 большого и 2 небольших крючьев, у *L. ronkayi* эндофаллус с 3 рядами (7+7+3) маленьких крючьев, 4 средними и 1 большим крючком (Тоскина, 2013, рис. 4, 5), у *L. thoracicum* эндофаллус с 2 рядами (5+3) небольших крючьев (Логвиновский, 1977, рис. 31)).

***Lasioderma iordanicum* sp.n. (рис. 3)**

Г о л о т и п ♂, O. Jordan, Amman, 800 m, 23.4.1958, J. Klapperich. 32 paratypes: 6 spec. from the same place, J. Klapperich (1 spec. 6.6.1958; 1 spec. 12.6.1958, 2 spec. 5.4.1958, 1 spec. 18.4.1958, 2 spec. 23.4.1958), 14 spec.: from the same place, Lichtfang, J. Klapperich (4 spec. 25.3.1958, 5 spec. 13.4.1958, 5 spec. 18.4.1958); 11 spec.: Fuches, N. Amm., 1000 m, 27.4.1958, J. Klapperich; 1 spec.: O. Jordan, Wild b. Jerash 700 m, 25.8.[19]58, J. Klapperich; 1 spec.: O. Jordan, Wadi Sir, b. Amm. 600 m, 8.6.[19]56, J. Klapperich. (Голотип и 21 паратип хранятся во ВМЕИ, 11 паратипов – в ЗМУМ – Holotype and 21 paratypes are deposited in HMNH; 11 paratypes are deposited in ZMUM).

О п и с а н и е. **Внешний вид** (рис. 3, 1). Дорсальная поверхность буровато-желтая или коричневая; концы надкрылий, усики (кроме 1-го членика), голени и лапки желтые; голова, 1-й членик усиков, заднегрудь и брюшко коричневые; иногда заднегрудь почти черная, брюшко черноватое, а ноги целиком желтые. Опушение желтовато-серое, довольно длинное, однородное, прилегающее.

Голова. Лоб слабо выпуклый. Глаза круглые, выпуклые, разделены расстоянием в 1,4(♂)*–1,7(♀) диаметра глаза. Усики: 3-й членик длиннее 2-го в 1,5 раза, с тупым зубцом; 3–5-й членики с прямым скошенным апикальным и прямым латеральным краями; 6–10-й членики с прямым апикальным краем и выпуклым латеральным. 11-й членик (♂) в 3,5 раза длиннее сво-

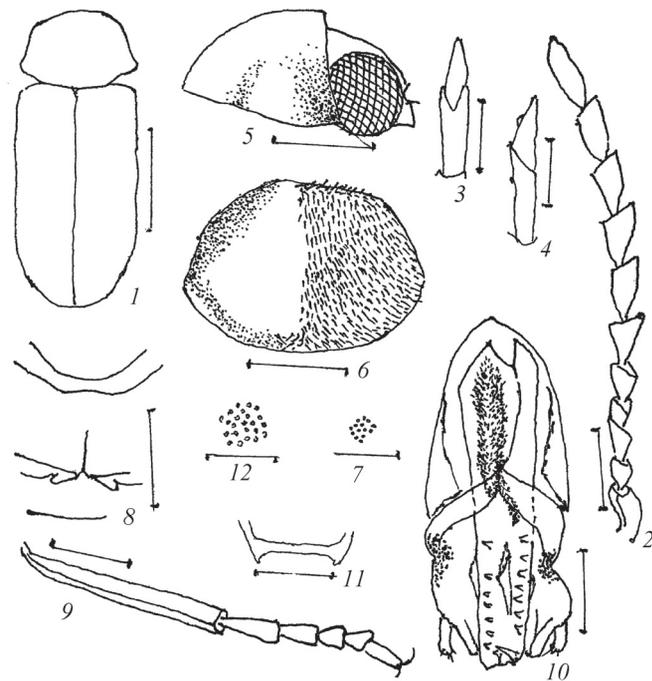


Рис. 3. *Lasioderma iordanicum* sp.n., male: 1 – общий контур тела; 2 – усик; 3 – последний членик челюстного щупика, вид сверху; 4 – то же, вид сбоку; 5 – передняя часть тела, вид сбоку; 6 – переднеспинка (с рисунком опушения); 7 – пунктировка на диске переднеспинки; 8 – середина заднегруды и 1-го брюшного стернита; 9 – задние голень и лапка; 10 – эдеагус; 11 – дистальный конец 9-го брюшного сегмента; 12 – пунктировка на диске надкрылий – вариант (Амман, 1000 м). Масштаб: 0,1 мм (3, 4, 7, 12); 0,2 мм (2, 9 – 11); 0,5 мм (5, 6, 8); 1,0 мм (1)

ей ширины и в 1,4 раза длиннее 10-го членика; все членики продольные (рис. 3, 2). Последний членик челюстных щупиков примерно в 5 раз длиннее своей толщины и состоит из двух частей: вершинная часть блестящая, косо усеченная, с бугорком на середине среза (рис. 3, 3, 4).

Переднеспинка в 1,5 раза шире своей длины, передние углы прямые, задние не выражены. Бока не вздуты (рис. 3, 5). Боковые края уплощенные. Опушение на диске не расчесано на 2 стороны (рис. 3, 6). Поверхность в очень мелкой, однородной пунктировке (рис. 3, 7).

Щиток треугольный. Надкрылья в 1,6–1,85* раза длиннее своей ширины и в 2,7–2,8 раза длиннее переднеспинки. Структура поверхности неопределенная.

Заднегрудь в 2 раза длиннее 1-го брюшного стернита. Передние кантики в середине сближены, 2-й кантик немного выгнут вперед. Дистальная срединная бороздка доходит до середины заднегруды (рис. 3, 8). Структура поверхности нечеткая.

Ноги. Передние голени не расширяются к вершинам, немного искривлены. Задняя лапка равна 0,9

длины задней голени; 1-й членик длиннее 2-го в 1,6 раза; 2-й членик длиннее 3-го в 1,4 раза; 3-й членик длиннее 4-го в 1,3 раза; 5-й членик по длине равен 2-му (рис. 3, 9).

Эдеагус немного изогнут дорсо-вентрально; penis сужается к немного закругленной вершине, примерно в 7,6 раза длиннее своей ширины близ вершины. Эндофаллус в апикальных двух пятых с 2 продольными рядами (7+7) мелких крючьев, 2 небольшими крючками на вершине и 1 большим крючком между рядами; базальные две пятых пениса – со сдвоенной «щеткой». Концы парамер не очень глубоко раздвоены, боковые отростки парамер не достигают их вершин (рис. 3, 10). Дистальный конец 9-го брюшного сегмента лентовидный, по бокам с довольно острыми концами (рис. 3, 11).

Имеются следующие внутривидовые формы.

1. Внешний вид некоторых жуков из Северного Аммана, Фухес (высота 1000 м) отличается от типовых экземпляров из Аммана (высота 800 м) следующими признаками: глаза разделены расстоянием в 1,5 (♂)–1,8 (♀) диаметра глаза; тело более короткое: надкрылья длиннее своей ширины в 1,5–1,6 раза и длиннее переднеспинки в 2,4–2,5 раза; поверхность надкрылий в четкой, однородной пунктировке (рис. 5, 12); 2-й кантик заднегруди в середине может быть только выпрямлен, а не выгнут вперед (♂). Но эдеагус у этих экземпляров идентичен голотипу.

2. Другая часть жуков из Северного Аммана, Фухес (высота 1000 м) имеет такие же внешние данные, как у голотипа, за исключением выпрямленного 2-го кантика заднегруди, но эндофаллус эдеагуса имеет два ряда (6+9) мелких крючьев и 1 большой крючок.

Длина 2,85–5,0 мм, ширина 1,1–1,9 мм.

Э т и м о л о г и я. Новый вид получил свое название по названию страны, где жуки были собраны.

Д и ф ф е р е н ц и а л ь н ы й д и а г н о з

Новый вид относится к группе видов рода *Lasioderma* без черных участков тела, с опушением переднеспинки, не расчесанным на 2 стороны, с передними голеними, не расширяющимися к вершинам, и распространенных в странах Восточного Средиземноморья. Кроме *L. iordanicum*, в эту группу входят *L. enode*, *L. haemorrhoidale*, *L. hreblayi*, *L. kiesenwetteri*, *L. punctulatum*. От последнего новый вид отличается «обычной» мелкой пунктировкой (т.е. видимой при увеличении не менее чем в $\times 20$ (пунктировка у *L. punctulatum* различима при увеличении $\times 10$ (Reitter, 1884)). От *L. enode*, *L. haemorrhoidale*, *L. hreblayi* новый вид отличается отсутствием у переднеспинки задних углов (у названных видов задние углы у

переднеспинки имеются). От *L. kiesenwetteri* новый вид отличается формой переднеспинки с уплощенными боковыми краями, усиками с 3–5-м члениками со скошенным апикальным краем, все членики продольные (у *L. kiesenwetteri* 3–4-й членики со скошенным апикальным краем, 5–6-й членики поперечные (Lohse, 1969)); у нового вида выгнут вперед только 2-й кантик заднегруди (у *L. kiesenwetteri* оба кантика в середине выпрямленные); вооружением эндофаллуса (у *L. kiesenwetteri* эндофаллус с 3 рядами (5+5+14) мелких крючьев и 2 большими крючьями).

Lasioderma klapperichi sp.n. (рис. 4)

Г о л о т и п ♂, O. Jordan, Wadi Sir, b.Am., 600 m, 8.6.[19]56, von Distalblüte, J. Klapperich. Paratype: Jordan Ost, Wadi Ra'tam bey Asrak, 1.V.1956, J. Klapperich. (Голотип и паратип хранятся во ВМЕИ – Holotype and paratype are deposited in HMNH).

О п и с а н и е. **Внешний вид** (рис. 4, 1). Дорсальная поверхность коричневая; вершины надкрылий слег-

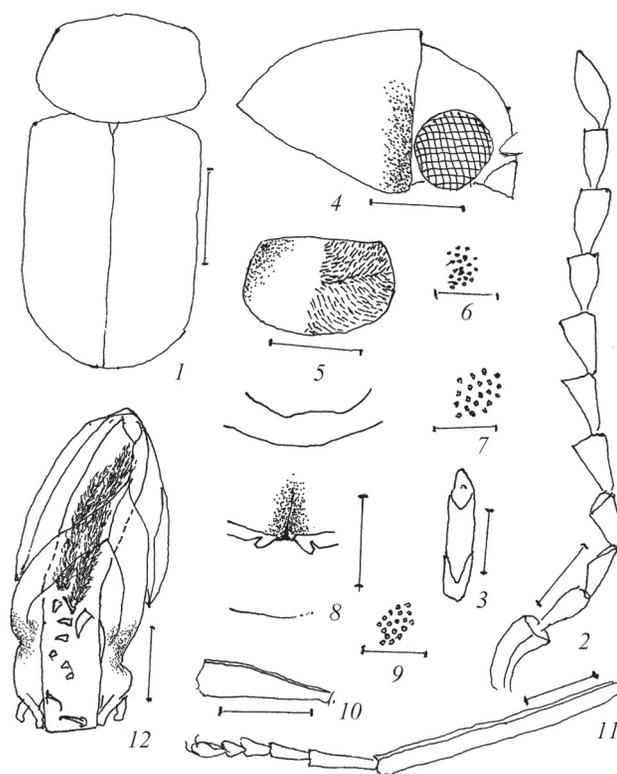


Рис. 4. *Lasioderma klapperichi* sp.n., male: 1 – общий контур тела; 2 – усик; 3 – последний членик челюстного щупика; 4 – передняя часть тела, вид сбоку; 5 – переднеспинка (с рисунком опушения); 6 – пунктировка на диске переднеспинки; 7 – пунктировка на диске надкрылий; 8 – середина заднегруди и 1-го брюшного стернита; 9 – пунктировка на середине заднегруди; 10 – передняя голень; 11 – задние голень и лапка; 12 – эдеагус. Масштаб: 0,1 мм (3, 6, 7, 9); 0,2 мм (2, 11, 12); 0,5 мм (4, 8, 10); 1,0 мм (1, 5)

ка желтоватые; усики (кроме 1-го членика) желтые; 1-й членик усиков, голова и брюшко коричневые; заднегрудь черно-коричневая; ноги светло-коричневые. Опушение серое, однородное, прилегающее, не очень мелкое, светлее фона.

Голова. Лоб не сильно выпуклый; поверхность в однородной пунктировке. Глаза круглые, выпуклые, разделены расстоянием в $2,0^* - 2,1$ диаметра глаза. Усики: 3-й членик равен длине 2-го, с тупым зубцом; 4-й членик со скошенным прямым апикальным краем; 5–10-й членики с прямым апикальным краем; 3–7-й членики с прямым, 8–10-й членики с выпуклым латеральным краем. 11-й членик в 3 раза длиннее своей ширины и примерно в 1,25 раза длиннее 10-го членика. Все членики продольные (рис. 4, 2). Последний членик челюстных щупиков палочковидный, с косо усеченной вершиной, состоит из 2–3 сегментов (рис. 4, 3).

Переднеспинка в 1,5 раза шире своей длины; передние углы прямые, задние не выражены. Бока не вздуты (рис. 4, 4). Опушение расчесано на 2 стороны на апикальной половине диска (рис. 4, 5). Пунктировка однородная (рис. 4, 6).

Щиток – вытянутый треугольник. Надкрылья в 1,6 раза длиннее своей ширины и в 2,4 раза длиннее переднеспинки; поверхность в однородной пунктировке; точки немного крупнее точек на переднеспинке (рис. 4, 7).

Заднегрудь длиннее 1-го брюшного стернита в 1,5 раза. Передние кантики немного сближены в середине, 1-й кантик слабо выгнут вперед. Дистальная срединная бороздка достигает середины заднегруды (рис. 4, 8). Поверхность в однородной, плотной пунктировке (рис. 4, 9).

Ноги. Передние голени расширяются к вершинам (рис. 4, 10). Ноги очень тонкие. Задняя лапка равна 0,7 длины задней голени; 1-й членик длиннее 2-го в 1,7 раза; 2-й членик длиннее 3-го в 1,5 раза; 3-й членик длиннее 4-го в 1,4 раза; 5-й членик немного короче 2-го (рис. 4, 11).

Эдеагус изогнут дорсо-вентрально; пенис не сужается к вершине, примерно в 6,5 раза длиннее своей ширины на вершине, его апикальная половина прямая. Эндофаллус в апикальных двух пятых пениса с неровным продольным рядом из 6 мелких крючьев (3+3), 1 большим крючком близ середины пениса, а также 2 небольшими крючками близ вершины пениса. Базальные три пятых пениса – с двумя большими «щетками». Парамеры коротко раздвоены на конце, боковые отростки не достигают вершин парамер (рис. 4, 12).

Длина 4,0–4,25* мм, ширина 1,85–1,90* мм.

Э т и м о л о г и я. Новый вид назван в честь Й. Клаппериха, собравшего этих жуков.

Д и ф ф е р е н ц и а л ь н ы й д и а г н о з

Этот новый вид относится к группе видов рода *Lasioderma* без черных участков тела, с опушением на переднеспинке, расчесанным на 2 стороны хотя бы на её апикальной половине или трети, с расширенными у вершин передними голеними и распространенных в странах Восточного Средиземноморья. Кроме *L. klapperichi*, это *L. exiguum* sp.n., *L. ronkayi*, *L. szalokii*, *L. thoracicum*. От *L. exiguum* новый вид отличается усиками (у *L. klapperichi* 4–7-й членики с прямым латеральным краем, а у *L. exiguum* 5–7-й членики – с выпуклым), длинными надкрыльями (у *L. exiguum* надкрылья длиннее своей ширины в 1,4 раза), формой передних кантиков заднегруды (у *L. exiguum* 2-й кантик выпрямлен в середине, а у *L. klapperichi* 1-й кантик выгнут вперед), вооружением эндофаллуса (у *L. exiguum* эндофаллус с 6 маленькими крючками). От *L. ronkayi* новый вид отличается усиками (у *L. ronkayi* 3-й членик в 1,5 раза длиннее 2-го, 5–10-й членики с выпуклым латеральным краем), однородной пунктировкой поверхности тела (у *L. ronkayi* пунктировка двойная), выгнутым в середине вперед первым передним кантиком заднегруды (у *L. ronkayi* оба кантика равномерно закруглены), вооружением эндофаллуса (у *L. ronkayi* эндофаллус с 2 рядами (7+7) мелких крючьев, 1 крупным и 3 средних размеров крючьями плюс рядом из 3 очень мелких крючьев). От *L. szalokii* новый вид отличается формой переднеспинки – без задних углов (у *L. szalokii* переднеспинка с развитыми задними углами), усиками (у *L. szalokii* 5–10-й членики с выпуклыми латеральными краями), видом передних кантиков заднегруды (у *L. szalokii* оба кантика равномерно закруглены). *L. klapperichi* отличается от *L. thoracicum* однородной коричневой окраской тела (у *L. thoracicum* переднеспинка рыжая), однородной пунктировкой поверхности (у *L. thoracicum* пунктировка двойная), передними кантиками заднегруды (у *L. thoracicum* оба кантика в середине выпрямлены), вооружением эндофаллуса (у *L. thoracicum* эндофаллус с 2 рядами (5+3) крючьев (Логвиновский, 1977, рис. 31)).

Lasioderma obnigrum sp.n. (рис. 5).

Г о л о т и п ♂, O. Jordan, Fuhes, N. Amm., 1000 m, 27.4.[19]58, J. Klapperich. Paratype: O. Jordan, Amman, 800 m, 18.4.1958, Lichtfang, J. Klapperich. (Типовой материал хранится во ВМЕИ – Type material is deposited in HMNH)

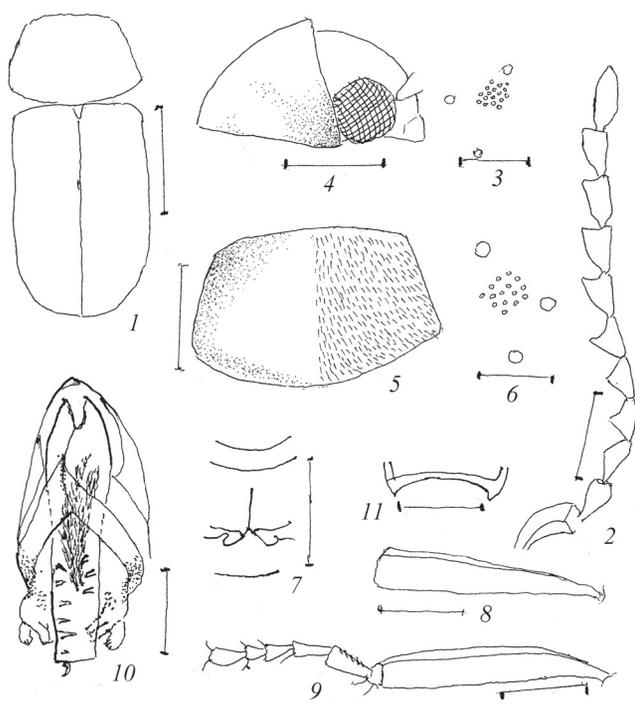


Рис. 5. *Lasioderma obnigrum* sp.n., male: 1 – общий контур тела; 2 – усик; 3 – пунктировка на диске переднеспинки; 4 – передняя часть тела, вид сбоку; 5 – переднеспинка (с рисунком опушения); 6 – пунктировка на диске надкрылий; 7 – середина заднегруди и 1-го брюшного стернита; 8 – передняя голень; 9 – задние голень и лапка; 10 – эдеагус; 11 – дистальный конец 9-го брюшного сегмента. Масштаб: 0,1 мм (3, 6); 0,2 мм (2, 8–11); 0,5 мм (4, 5, 7); 1,0 мм (1)

О п и с а н и е. Внешний вид (рис. 5, 1). Надкрылья черноватые или черные; голова, переднеспинка, 1-й членик усиков и ноги коричневые, усики (кроме 1-го членика) темно-желтые; вентральная поверхность черная. Опушение серое, однородное, на диске надкрылий прилегающее, на боках приподнятое. Верх немного блестящий.

Голова. Лоб выпуклый. Глаза круглые, умеренно выпуклые, разделены расстоянием в 2,2–2,4 диаметра глаза. Усики: 3-й членик равен по длине 2-му, с тупым зубцом; 4–6-й членики со скошенными вогнутыми апикальными краями и прямыми латеральными; 7–10-й членики со слабо вогнутыми апикальными краями и выпуклыми латеральными. 11-й членик в 3 раза длиннее своей ширины и в 1,5 раза длиннее 10-го членика. Все членики продольные (рис. 5, 2).

Переднеспинка в 1,5 раза шире своей длины; передние углы слабо острые, задние углы не выражены. Поверхность в двойной пунктировке (рис. 5, 3). Бока не вздуты (рис. 5, 4). Опушение не расчесано на 2 стороны (рис. 5, 5).

Щиток удлинненно-треугольный. Надкрылья в 1,6 раза длиннее своей ширины и в 2,6 раза длиннее переднеспинки. Поверхность в двойной пунктировке, немного морщинистая. Точки немного крупнее, чем на переднеспинке, и мелкие точки расположены менее плотно, чем на переднеспинке (рис. 5, 6).

Заднегрудь в 1,6 раза длиннее 1-го брюшного стернита; передние кантики правильно закруглены. Дистальная срединная бороздка заходит за середину заднегруди (рис. 5, 7).

Ноги. Передние голени расширяются к вершинам (рис. 5, 8); все голени уплощенные. Задняя лапка равна 0,7 длины ее голени; 1-й членик длиннее 2-го в 1,25 раза; 2-й членик длиннее 3-го в 1,3 раза; 3-й членик длиннее 4-го в 1,5 раза; 5-й членик примерно равен длине 2-го (рис. 5, 9).

Эдеагус изогнут дорсо-вентрально; пенис сужается к вершине слабо и неравномерно (в базальной половине и близ вершины), в 7 раз длиннее своей ширины на вершине. Эндофаллус с 2 продольными рядами (6+3) мелких крючьев в апикальных двух пятых пениса и 1 более крупным крючком на вершине. Базальные три пятых пениса – с 2 «щетками». Парамеры коротко раздвоены на конце, с толстым боковым отростком, почти достигающим вершины парамеры (рис. 5, 10). Дистальный конец 9-го брюшного сегмента выглядит как узкая лента, которая немного расширяется к бокам с заостренными вершинами (рис. 5, 11).

Длина 2,75*–3,0 мм, ширина 1,2 мм.

Э т и м о л о г и я. Новый вид получил свое название из-за черноватой окраски спинной поверхности жуков (лат. «obniger» означает «черноватый»).

Д и ф ф е р е н ц и а л ь н ы й д и а г н о з

Новый вид относится к группе видов рода *Lasioderma* с черными частями тела, с опушением переднеспинки, не расчесанным на 2 стороны, с передними голеними, расширяющимися к вершинам, и распространенных в странах Восточного Средиземноморья. Помимо *L. obnigrum*, под эту характеристику подходит *L. anatolica*. От *L. anatolica* новый вид отличается одноцветным верхом (у *L. anatolica* верх двуцветный), двойной пунктировкой поверхности, коротким (не длиннее 2-го) 3-м члеником усиков (у *L. anatolica* 3-й членик длиннее 2-го (Zahradník, 1996)), вооружением эндофаллуса и видом дистального конца 9-го брюшного сегмента (у *L. anatolica* эндофаллус вооружен 2 крючками, конец брюшного сегмента другой конфигурации (Zahradník, 1966)).

Автор сердечно благодарит О. Меркла (Венгерский музей естественной истории, Будапешт) за присланный типовой материал, Э.П. Нарчук (Зоологический

ин-т РАН, С.-Петербург), А.В. Свиридова (Зоологический музей МГУ, Москва), А.С. Украинского и Н.Л. Клепикову (Москва) за большую помощь в работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Логвиновский В.Д. Обзор жуков-точильщиков рода *Lasioderma* Stephens (Coleoptera, Anobiidae) фауны СССР и Монголии // Насекомые Монголии. Вып. 5. Л., 1977. С. 278–289.
- Логвиновский В.Д. Точильщики – семейство Anobiidae // Фауна СССР. Насекомые Жесткокрылые. Т. 14. Вып. 2. Л., 1985. С. 1–175.
- Тоскина И.Н. Новые виды точильщиков рода *Lasioderma* Stephens, 1835 из Турции (Coleoptera: Ptinidae: Xyletininae) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2013. Т. 118. Вып. 6. С. 27–35.
- Español F. Fauna Iberica. Vol. 2. Coleoptera, Anobiidae. Madrid. Museo Nacional de Ciencias Naturales CSIC. 1992. 195 p.
- Halperin J., Español F. The Anobiidae (Coleoptera) of Israel and Near East // Israel J. Entomol. 1978. Vol. 12. P. 5–18.
- Lohse G.A. Fam. Anobiidae // Freude H., Harde K.W., Lohse G.A. Die Käfer Mitteleuropas. Bd 8. Terebrantia, Heteromera, Lamellicornia. Krefeld. 1969. S. 27–59.
- Reitter E. Neue Coleopteren aus Syrien und Marocco // Deutsche Entomologische Zeitschrift. 1884. Bd 28. Hf 2. S. 253–254.
- Reitter E. Bestimmungs-Tabellen der europäischen Coleopteren. Brünn, 1901. Bd 47. S. 31–36.
- Sakai M. *Hyperisus* as a distinct genus, with description of a new species from Japan (Coleoptera, Anobiidae) // Japanese J. of Systematic Entomol. 2001. Vol. 7. N 2. P. 327–332.
- Schilsky J. Die Käfer Europa's. Nürnberg. 1899. Bd 36. S. 1–100a, 36a–36ddd.
- Zahradnik P. Four new species of Anobiidae (Coleoptera) from Turkey and Rhodes Island // Folia Heyrovskyana. 1996. Vol. 4. N 3. P. 93–101.

Поступила в редакцию 05.09.13

**FIVE NEW SPECIES OF WOOD-BORING BEETLES OF THE
GENUS *LASIODERMA* STEPHENS, 1835 (COLEOPTERA: PTINIDAE:
XYLETININAE) FROM JORDAN**

I.N. Toskina

In the present paper there are described 5 new species of wood-boring beetles of the genus *Lasioderma* Stephens, 1835 (Coleoptera: Ptinidae: Xyletininae):

L. enode sp.n. Beetle brown, antennae yellow. Antennae: 3–4th segments with oblique anterior margin and straight lateral one; 5–10th segments with convex lateral margin. Pronotum 1.5 times as wide as long, with posterior angles. Elytra 1.4 times as long as wide, their surface wrinkled. Anterior rims of metasternum are approximated in the middle and straightened. Aedeagus: internal penial sac with 2 rows (6+8) of small spines, 2 large and 1 rather small spine. Length 2.75 mm. The new species differs from similar species by posterior angles of pronotum (from *L. iordanicum*, *L. kiesenwetteri*), by large eyes (from *L. haemorrhoidale*), by 5–10th antennal segments with convex lateral margin (from *L. hreblayi*).

L. exiguum sp.n. Beetle rufous, antennae and legs yellow. Antennae: 3rd segment is as long as the 2nd one; 3–4th segments with oblique anterior margin; 4–7th segments with convex lateral one. Pronotum 1.6 times as wide as long, without posterior angles; pubescence parted to two sides on pronotal disc. Elytra 1.4 times as long as wide, punctures of the punctation are larger than they are on pronotum. Anterior rims of metasternum are not approximated, the 2nd rim is straightened in the middle. Fore tibiae dilate towards their apices. First segment of hind tarsus is 3.5 times as long as the 2nd one. Aedeagus: internal penial sac with 6 rather small spines. Length 1.9 mm. The new species differs from similar species by short 2nd segment of tarsi (from *L. klapperichi*, *L. ronkayi*, *L. szalokii*), by unicoloured dorsal surface and large eyes (from *L. thoracicum*).

L. iordanicum sp.n. Beetles brown, antennae and legs yellow or also dorsal surface yellow. 3–5th antennal segments with oblique anterior margin and straight lateral one; 6–10th segments with convex lateral margin. Pronotum 1.5 times as wide as long, without posterior angles, lateral margins are flattened. Elytra 1.60–1.85 times as long as wide. Anterior rims of metasternum are approximated in the middle, 2nd rim curved forwards. Aedeagus: internal penial sac with 2 rows (7+7) of small spines, 1

large and 2 rather small spines. Length 2.85–5.0 mm. The new species differs from similar species by missing of posterior angles of pronotum (from *L. enode*, *L. haemorrhoidale*, *L. hreblayi*), by flattened lateral margins of pronotum (from *L. kiesenwetteri*).

L. klapperichi sp.n. Beetles brown, antennae yellow. Antennae: 3rd segment is as long as the 2nd one; 3–4th segments with oblique anterior margin, 3–7th segments with straight lateral margin, 8–10th segments with convex lateral one. Pronotum 1.5 times as wide as long, pubescence parted to two sides on apical half of pronotal disc. Elytra 1.6 times as long as wide. First rim of metasternum is curved forwards. Fore tibiae dilate towards their apices. Aedeagus: internal penial sac with 1 row of 6 small spines, 1 large and 2 rather small spines. Length 4.0–4.25 mm. The new species differs from similar species by uniform punctation of body surface (from *L. ronkayi*, *L. thoracicum*), by missing of posterior angles of pronotum (from *L. szalokii*), by 3–7th antennal segments with straight lateral margins (from *L. exiguum*).

L. obnigrum sp.n. Elytra blackish; pronotum, head, legs brown; ventral surface black; antennae dark yellow. Pubescence suberect on sides. Surface with dual punctation. Antennae: 3rd segment is as long as the 2nd one. 3–6th segments with oblique anterior margin and straight lateral one, 7–10th segments with convex lateral margin. Pronotum without posterior angles. Elytra 1.6 times as long as wide; small punctures are sparser than they are on pronotum. Anterior rims of metasternum are evenly rounded. Aedeagus: internal penial sac with 2 rows (6+3) of small spines plus 1 spine of median size. Length 2.75–3.0. The new species differs from closely related *L. anatolica* by unicoloured dorsal surface with dual punctation and short 3rd antennal segment.

Some non individual characters were not mentioned: pubescence appressed, surface with uniform punctation, eyes round, 3rd antennomere rather long (1.5 times and more as long as the 2nd one), pronotum with pubescence not parted to two sides on disc, not dilated fore tibiae, 2nd tarsimere long.

Key words: *Lasioderma*, Xyletininae, Ptinidae, Coleoptera, new species, Jordan.

Сведения об авторе: Тоскина Ирина Николаевна – канд. биол. наук (irina_11235813@mail.ru).

УДК 582.6.9

К СИСТЕМАТИКЕ РОДА *POPULUS* L. I. ЗНАЧЕНИЕ ПРИЗНАКОВ ГЕНЕРАТИВНОЙ СФЕРЫ ДЛЯ РАЗГРАНИЧЕНИЯ СЕКЦИЙ, ВИДОВ И ГИБРИДОВ

М.В. Костина, И.А. Шанцер

Число створок, которыми вскрываются коробочки, а также размеры, форма коробочек, длина плодоножек и особенности строения генеративных побегов позволяют четко очертить границы секций *Populus* и *Turanga*. Однако эти параметры практически непригодны для различения отдельных видов. Коробочки тополей секций *Aigeiros* и *Tacamahaca* вскрываются разным числом (двумя или тремя-четырьмя) створок. Использование этого признака в сочетании с другими признаками генеративной и вегетативной сферы может оказаться эффективным для установления видовой принадлежности отдельных растений и для определения их возможной гибридной природы. Однако при неполном вскрытии коробочек число створок не соответствует числу плодolistиков, и эту особенность тополей следует учитывать при проведении систематических исследований.

Ключевые слова: *Populus*, коробочки, створки, плодolistики, гибриды.

Внутриродовая систематика тополей строится прежде всего на признаках вегетативной сферы, связанных с характером листьев, черешков и коры, со способностью к формированию верхушечной почки, наличию или отсутствию укороченных побегов. Учитываются также размеры и форма почек, степень их смолистости, а также цвет и число почечных чешуй (Комаров, 1936; Соколов и др., 1951; Цвелев, 2001; Скворцов, 2008; Schneider, 1916; Rehder, 1949).

При описании таксонов в роде *Populus* L. принимаются во внимание также число тычинок, форма и надрезанность прицветных чешуй, длина мужских и женских соцветий во время цветения и плодоношения, длина плодоножек, форма, размеры и опушение коробочек, количество створок, которыми они раскрываются (Комаров, 1936; Schneider, 1916; Rehder, 1949). Однако это делается не всегда последовательно и не всеми исследователями. Такая недооценка признаков репродуктивной сферы обусловлена, по нашему мнению, краткосрочностью периода цветения и плодоношения тополей.

Изученные виды

Секция *Turanga*. А.К. Скворцов (2010) признавал два вида – *P. euphratica* Olivier. (= *P. diversifolia* Dode, *P. ariana* Dode, *P. litwinowiana* Dode) и *P. pruinosa* Schrenk. Оба вида произрастают преимущественно в Средней Азии.

Секция *Populus*. Евразийские виды *P. tremula* L. (= *P. villosa* Láng, *P. sieboldii* Miq., *P. davidiana* Dode) и *P. alba* L. (= *P. nivea* (Ait.) Willd., *P. bolleana* Lauche,

P. hybrida Bieb., *P. bachofenii* Wierzb. ex Rochel, *P. hircana* Grossh.) мы понимаем в том же объеме, что и А.К. Скворцов (2010). Кроме того изучались признаки репродуктивной сферы у североамериканских видов – *P. tremuloides* Michx. и *P. grandidentata* Michx.

Секция *Aigeiros*. Виды этой секции произрастают в Северной Америке, а также в Европе и Азии. В Восточной Европе, Северной и Средней Азии встречаются два вида, которые мы понимаем в том же объеме, что и А.К. Скворцов (2008) – *Populus nigra* L. (= *P. italica* (Du Roi) Moench, *P. pyramidalis* Rozier, *P. dilatata* Aiton, *P. pannonica* Kit., ex Bess, *P. gracilis* Grossh., *P. afghanica* (Aitch. et Hemsley) Schneider и *P. usbekistanica* Kom. (= *P. tadshikistanica* Kom., *P. cataractii* Kom., *P. tianschanica* Tkaczenko).

Кроме того, мы изучали и североамериканские виды. *P. deltoides* Bartram ex Marshall. Систематические отношения этого вида с другими североамериканскими видами весьма неопределенны. Так, С.К. Schneider (1916) сближал *P. deltoides* с другим североамериканским видом – *P. monilifera* Ait. *Populus fremontii* Wats и *P. wislizenii* Sarg. он считал самостоятельными видами, обращая внимание на крупные коробочки (до 1,3 см длиной) и на длинную плодоножку у последнего.

Rehder (1949) и G. Krüssmann (1977) *P. monilifera* Ait. за самостоятельный вид не признавали и приводили это название как синоним *P. deltoides* Marsh.

Populus wislizenii (S. Wats) Sarg. A. Rehder (1949), как и С.К. Schneider (1916), придавал статус самостоятельного вида, а *Populus fremontii* Wats. и *P.*

arizonica Sarg. рассматривал как виды, близкородственные к *P. wislizenii* (S. Wats) Sarg. G. Krüssmann (1977) приводит *P. wislizenii* S. Wats. и *P. arizonica* (Sarg.) Jeps. как разновидности *P. fremontii* S. Wats. Оба исследователя признают самостоятельность *P. sargentii* Dode.

Мы, вслед за J.E. Eckenwalder (1977), понимаем *P. deltoides* широко, рассматривая *P. monilifera* и *P. wislizenii* как подвиды *P. deltoides*.

P. fremontii S. Watson. Североамериканский вид, самостоятельность которого признавал J.E. Eckenwalder (1977).

Секция Тасаманаса. Виды этой секции, также как и предыдущей, произрастают в Северной Америке и Азии. Изучены три азиатских вида: *P. suaveolens* Fisch. (= *P. maximowiczii* A. Henry., *P. koreana* Rehd., *P. ussuriensis* Kom., *P. komarovii* Ja. Vassil. ex Worosch, *P. baicalensis* Kom.), *P. laurifolia* Ledeb. (= *P. pilosa* Rehder., *P. amurensis* Kom.) и *P. macrocarpa* (Schrenk) N. Pavl. et Lipsch. (= *P. talassica* Kom., *P. densa* Kom., *P. pamirica* Kom.), которые мы понимаем в том же объеме, что и А.К. Скворцов (2010).

P. balsamifera L. Североамериканский вид, произрастающий в Канаде, на Аляске.

P. angustifolia James. Встречается на западе США.

P. trichocarpa Носк. Североамериканский вид, произрастающий от Аляски до южной Калифорнии.

P. tristis Fisch. (= *P. longifolia* Fisch., *P. trichocarpa* Torr. et Gray ex Hook, *P. balsamifera* ubp. *trichocarpa* Brayshaw). Происхождение этого вида не известно. Понимаем в том же объеме, как и А.К. Скворцов (2010).

P. simonii Carrière. Родом из Китая.

Внутрисекционные гибриды

P. × canadensis Moench. Многие исследователи (Комаров, 1936; Соколов и др., 1951; Скворцов, 2006, 2008; Schneider, 1916; Rehder, 1949; Krüssmann, 1977) считают *P. × canadensis* гибридом между *P. nigra* и *P. deltoides*.

P. × moskoviensis Schroeder, по мнению ряда исследователей (Комаров, 1936; Соколов и др., 1951; Цвелев, 2001; Скворцов, 2006, 2008), представляет собой гибрид *P. suaveolens* и *P. laurifolia*.

P. balsamifera L. × *P. trichocarpa* Носк. встречается в тех частях Северной Америки, где пересекаются ареалы родительских видов (Скворцов, 2008).

P. × acuminata Rydb. Гибрид *P. angustifolia* James. × *P. trichocarpa* Носк. встречается в Северной Америке в зоне пересечения ареалов.

Межсекционные гибриды

P. × jackii Sarg. (= *P. candicans* auctt. non Aiton, *P. balsamifera* var. *candicans* A. Gray). По мнению А.К. Скворцова (2010), гибрид *P. balsamifera* L. и *P. deltoides* Bartram ex Marsh.

P. × sibirica G. Kryl. et Grig. ex Skvortsov. По мнению А.К. Скворцова (2007, 2010), возник при гибридизации *P. balsamifera* и *P. nigra*.

P. × berolinensis K. Koch. Рассматривается как гибрид *P. laurifolia* и *P. nigra* var. *italica* (Комаров, 1936; Соколов и др., 1951; Цвелев, 2001, Скворцов, 2010; Rehder, 1949; Krüssmann, 1977).

P. usbekistanica Kom. × *P. macrocarpa* (Schrenk) N. Pavl. et Lipsch. Гибрид образуется в природе в зоне пересечения ареалов (Скворцов, 2010).

P. acuminata Rydb. – гибрид между *P. angustifolia* James. и *P. sargentii* Dode. Встречается в зоне перекрытия ареалов родительских видов (Rehder, 1949).

Цель данного исследования состояла в выявлении особенностей строения генеративных побегов и коробочек у видов рода *Populus* и их значения для его систематики.

Материал и методы

В работе были использованы гербарные материалы Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина в Москве (МНА) и Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН в С.-Петербурге (LE). Кроме того, в 2011–2012 гг. в Москве и Московской обл. во время плодоношения мы целенаправленно собирали гербарий с женскими генеративными побегами. Общее число изученных образцов видов разных секций по регионам приведено в табл. 1.

Определяли следующие признаки: длину генеративных побегов и плодоножек, длину и ширину коробочек, отношение длины к ширине коробочки и число створок, которыми раскрываются коробочки. Число измерений, проводившихся для каждого образца, варьировало в зависимости от сохранности генеративных органов. Для каждого образца фиксировали значение, приблизительно соответствующее модальному (единично встречавшиеся аномально большие и маленькие значения признаков не учитывали). Кроме того, отмечалось наличие или отсутствие листьев срединной формации в основании генеративных побегов.

Обработку данных проводили с помощью программы Statistica ver. 6.0 (StatSoft Inc., 2001). Для каждого вида, включая известные гибриды и культивары, и суммарно для секций (в данном случае гибриды и культивары были исключены из анализа) по каждому

Т а б л и ц а 1

Число изученных образцов по видам и секциям

Вид в узком смысле	Вид по А.К. Скворцову	Секция	Европа	Кавказ	Сибирь	Средняя Азия	Российский Дальний Восток	Китай и Япония	Северная Америка
<i>Deltooides</i>	<i>deltooides</i>	Aigeiros	8	-	-	-	-	-	12
<i>Sargentii</i>	<i>deltooides</i>	Aigeiros	-	-	-	-	-	-	5
<i>Fremontii</i>	<i>fremontii</i>	Aigeiros	-	-	-	-	-	-	4
<i>Nigra</i>	<i>nigra</i>	Aigeiros	48	1	-	-	-	2	-
<i>Usbekistanica</i>	<i>usbekistanica</i>	Aigeiros	-	-	-	24	-	-	-
<i>Alba</i>	<i>alba</i>	Populus	8	12	-	11	-	-	1
<i>Grandidentata</i>	<i>grandidentata</i>	Populus	-	-	-	-	-	-	5
<i>Davidiana</i>	<i>tremula</i>	Populus	-	-	-	-	-	5	-
<i>Sieboldii</i>	<i>tremula</i>	Populus	-	-	-	-	-	6	-
<i>Tremula</i>	<i>tremula</i>	Populus	17	-	6	-	-	-	-
<i>Tremuloides</i>	<i>tremuloides</i>	Populus	-	-	-	-	-	-	7
<i>Angustifolia</i>	<i>angustifolia</i>	Tacamahaca	-	-	-	-	-	-	6
<i>Balsamifera</i>	<i>balsamifera</i>	Tacamahaca	5	-	-	-	-	-	17
<i>Balsamifera</i> × <i>Trichocarpa</i>	<i>balsamifera</i> × <i>trichocarpa</i>	Tacamahaca	-	-	-	-	-	-	15
<i>Laurifolia</i>	<i>laurifolia</i>	Tacamahaca	-	-	4	1	1	5	-
<i>Pilosa</i>	<i>laurifolia</i>	Tacamahaca	-	-	-	3	-	4	-
<i>Macrocarpa</i>	<i>macrocarpa</i>	Tacamahaca	-	-	9	13	-	-	-
<i>Moskoviensis</i>	<i>moskoviensis</i>	Tacamahaca	7	-	-	-	-	-	-
<i>Simonii</i>	<i>simonii</i>	Tacamahaca	-	-	-	-	-	19	-
<i>Komarovii</i>	<i>suaveolens</i>	Tacamahaca	-	-	-	-	4	-	-
<i>Koreana</i>	<i>suaveolens</i>	Tacamahaca	-	-	-	-	2	-	-
<i>Maximowiczii</i>	<i>suaveolens</i>	Tacamahaca	-	-	-	-	22	7	-
<i>Suaveolens</i>	<i>suaveolens</i>	Tacamahaca	-	-	-	-	7	-	-
<i>Ussuriensis</i>	<i>suaveolens</i>	Tacamahaca	-	-	-	-	2	-	-
<i>Tichocarpa</i>	<i>trichocarpa</i>	Tacamahaca	-	-	-	-	-	-	6
<i>Tristis</i>	<i>tristis</i>	Tacamahaca	4	-	-	-	-	-	-
<i>Jackii</i>	<i>× jackii</i>	Tacamahaca × Aigeiros	5	2	-	3	-	-	-
<i>× sibirica</i>	<i>× sibirica</i>	Tacamahaca × Aigeiros	8	-	-	-	-	-	-
<i>Ariana</i>	<i>euphratica</i>	Turanga	-	-	-	16	-	-	-
<i>Diversifolia</i>	<i>euphratica</i>	Turanga	-	-	5	11	-	3	-
<i>Euphratica</i>	<i>euphratica</i>	Turanga	-	1	-	43	-	-	-
<i>Pruinosa</i>	<i>pruinosa</i>	Turanga	-	-	8	20	-	-	-

признаку рассчитывали среднее арифметическое значение, среднее квадратичное отклонение, минимальное и максимальное значения признака. Сравнение выборок и оценку достоверности различий проводили с помощью дисперсионного анализа с группировкой (nested design ANOVA). Вид и секция, к которым был отнесен каждый образец, использовались в качестве независимых факторов для каждого изученного количественного морфологического признака, причем фактор «вид» иерархически включался в фактор «секция». Дальнейшее сравнение средних значений признаков для каждого вида и секции проводили с помощью модифицированного теста Тьюки для неравных групп (unequal N HSD). Для оценки возможности использования изученных признаков генеративной сферы для разграничения подродов и секций был использован дискриминантный анализ по четырем количественным признакам: длине генеративных побегов, длине плодоножек, длине и ширине коробочек. Признак числа створок изучали только у образцов с полностью вскрывшимися коробочками.

Представителей секции *Leucoides* Sprach мы не рассматривали из-за недостаточного объема доступных для изучения гербарных материалов. В понимании объема большинства видов мы следовали А.К. Скворцову (2008, 2010).

Результаты

Результаты морфометрического исследования для каждого вида, гибрида или культивара, а также суммарно для секций представлены в табл. 2. Дисперсионный анализ с группировкой для пяти использованных в нашем исследовании количественных признаков показал, что средние значения достоверно ($p < 0,001$) различаются как между секциями, так и между видами в пределах секций. Однако попарное сравнение средних значений для видов (тест Тьюки для неравных групп) показало, что такие различия наблюдаются не всегда. В пределах секций *Populus* и *Turanga* по изученным признакам достоверных ($p < 0,05$) различий между видами нами не обнаружено, а в секциях *Aigeiros* и *Tacamahaca* между видами могут быть достоверные различия, которые обсуждаются ниже. Тем не менее основная масса различий наблюдается между видами разных секций. Достоверность различий между секциями (без учета гибридов и культиваров) по результатам теста Тьюки показана в табл. 3. Как видно из таблицы, все секции различаются между собой по длине коробочки, по остальным признакам различия наблюдаются между всеми секциями, кроме одной пары в каждом случае. Различия между

средними значениями признаков в секциях показаны на рис. 1. Из диаграмм видно, что средние значения в большинстве случаев достоверно различаются между секциями, хотя по абсолютным максимальным и минимальным значениям между ними наблюдается перекрытие.

Дискриминантный анализ по четырем количественным признакам (Wilks' Lambda: 0,0485) позволил правильно отнести образцы к соответствующим секциям в 89,6% случаев. Стандартизованные коэффициенты для канонических переменных приведены в табл. 4, из которой видно, что наибольший вклад в первую переменную вносят длина плодоножки и длина коробочки, а во вторую – индекс (длина/ширина) коробочки. Результаты канонического анализа представлены на рис. 2. Как видно из диаграммы разброса, секция *Populus* отделяется от других секций рода (*Aigeiros*, *Tacamahaca* и *Turanga*) наиболее четко (100% правильной классификации образцов). Наблюдается некоторое перекрытие между секциями *Turanga* и *Aigeiros*, но в большей степени перекрываются между собой секции *Aigeiros* и *Tacamahaca*.

Строение генеративных побегов. У всех представителей рода *Populus* генеративные побеги завершаются открытой брактеозной кистью, которая у женских растений может сильно вытягиваться в период плодоношения. Генеративные побеги тополей не принимают участия в построении многолетней осевой системы растения, поскольку у мужских растений они полностью опадают сразу после цветения, а у женских – после созревания семян.

При изучении гербарного материала было установлено, что у представителей секции *Turanga* на женских растениях в основании генеративных побегов могут образоваться от 1 до 4 листьев срединной формации, на что обращали внимание А.У. Усманов (1971) и J.E. Eckenwalder (1977). Почки возобновления в пазухах таких листьев не формируются, и генеративные побеги полностью отмирают после цветения и плодоношения. Гербарные образцы с облиственными генеративными побегами составляют примерно 8% от всего числа гербарных листов, на которых представлены растения в цветущем и плодоносящем состояниях.

У тополей секции *Turanga* формируются и самые короткие генеративные побеги, которые только по максимальной длине перекрываются с другими секциями рода, что видно из рис. 1.

Размеры коробочек. У всех видов секции *Populus* формируются однотипные коробочки, самые короткие и узкие среди тополей (рис. 1).

Таблица 2

Количественные признаки генеративных побегов и коробочек изученных видов и секций тополей

Вид по А.К. Скворцову	Секция	Длина генеративного побега					Длина плодоножки				
		N	ср.	σ	min	max	N	ср.	σ	min	max
<i>deltoides</i>	Aigeiros	25	12,92	3,39	7,00	21,00	25	4,22	1,23	1,50	7,00
<i>fremontii</i>	Aigeiros	4	9,50	0,58	9,00	10,00	4	3,75	0,50	3,00	4,00
<i>nigra</i>	Aigeiros	49	10,23	3,14	4,00	17,00	48	2,99	0,83	1,50	4,00
<i>usbekistanica</i>	Aigeiros	24	6,69	1,76	4,50	11,00	24	2,44	1,09	1,00	5,00
	Aigeiros	102	10,03	3,59	4,00	21,00	101	3,19	1,18	1,00	7,00
<i>alba</i>	Populus	32	9,16	2,53	5,00	14,00	32	0,67	0,24	0,50	1,00
<i>grandidentata</i>	Populus	3	12,67	5,03	8,00	18,00	5	0,80	0,45	0,50	1,50
<i>tremula</i>	Populus	33	9,85	4,14	4,00	20,00	33	0,97	0,25	0,50	1,50
<i>tremuloides</i>	Populus	7	6,07	2,52	3,00	10,00	7	0,57	0,19	0,50	1,00
	Populus	75	9,31	3,59	3,00	20,00	77	0,80	0,30	0,50	1,50
<i>angustifolia</i>	Tacamahaca	6	6,42	1,50	4,00	8,50	6	1,58	0,80	1,00	3,00
<i>balsamifera</i>	Tacamahaca	22	11,82	3,90	6,00	18,00	20	0,92	0,30	0,50	1,80
<i>laurifolia</i>	Tacamahaca	18	6,17	1,37	4,50	9,00	17	0,58	0,17	0,50	1,00
<i>macrocarpa</i>	Tacamahaca	22	9,11	2,84	4,00	14,00	21	0,71	0,62	0,50	3,00
<i>suaveolens</i>	Tacamahaca	42	15,24	4,41	7,00	23,00	44	0,86	1,35	0,50	9,00
<i>tristis</i>	Tacamahaca	4	14,75	0,96	14,00	16,00	4	0,50	0,00	0,50	0,50
<i>balsamifera</i> × <i>trichocarpa</i>	Tacamahaca x	15	16,00	2,24	13,00	20,00	15	0,50	0,00	0,50	0,50
<i>moskoviensis</i>	Tacamahaca x	7	15,29	0,95	14,00	16,00	7	0,50	0,00	0,50	0,50
<i>simonii</i>	Tacamahaca x	17	7,18	1,21	5,00	10,00	17	0,71	0,36	0,50	1,50
<i>trichocarpa</i>	Tacamahaca x	6	13,17	2,48	10,00	17,00	6	0,50	0,00	0,50	0,50
× <i>jackii</i>	Tacamahaca x	10	14,32	2,49	9,00	17,00	10	2,07	0,44	1,50	3,00
× <i>sibirica</i>	Tacamahaca x	8	14,50	3,28	8,50	19,00	8	1,06	0,18	1,00	1,50
	Tacamahaca	116	11,46	4,90	4,00	23,00	114	0,82	0,93	0,50	9,00
<i>euphratica</i>	Turanga	77	5,34	1,53	3,00	9,00	78	3,57	0,99	1,00	7,00
<i>pruinosa</i>	Turanga	28	5,04	1,51	2,50	10,00	28	3,77	1,12	1,00	5,50
	Turanga	105	5,26	1,52	2,50	10,00	106	3,62	1,02	1,00	7,00
<i>deltoides</i>	Aigeiros	25	8,92	1,29	6,00	11,00	25	5,74	1,19	4,00	9,00
<i>fremontii</i>	Aigeiros	4	11,00	0,82	10,00	12,00	4	6,15	0,60	5,60	7,00
<i>nigra</i>	Aigeiros	51	6,04	0,86	4,00	8,00	51	4,16	0,76	2,50	5,50
<i>usbekistanica</i>	Aigeiros	24	5,50	1,33	3,00	8,00	23	4,24	1,28	2,00	6,50
	Aigeiros	104	6,80	1,90	3,00	12,00	103	4,64	1,23	2,00	9,00
<i>alba</i>	Populus	32	4,27	0,96	2,50	6,00	31	1,35	0,35	1,00	2,00
<i>grandidentata</i>	Populus	5	4,80	1,10	4,00	6,00	5	1,90	0,55	1,50	2,50
<i>tremula</i>	Populus	34	4,35	0,74	3,00	6,00	33	1,36	0,35	1,00	2,00
<i>tremuloides</i>	Populus	7	3,64	0,94	3,00	5,00	7	1,29	0,49	1,00	2,00

Продолжение табл. 2

Вид по А.К. Скворцову	Секция	Длина генеративного побега					Длина плодоножки				
		N	ср.	σ	min	max	N	ср.	σ	min	max
<i>angustifolia</i>	Tacamahaca	6	5,13	0,92	4,00	6,00	6	2,87	0,25	2,50	3,10
<i>balsamifera</i>	Tacamahaca	22	7,11	1,18	5,50	10,00	22	4,30	0,78	3,50	6,50
<i>laurifolia</i>	Tacamahaca	18	7,24	1,00	6,00	9,00	18	5,82	1,18	4,50	8,00
<i>macrocarpa</i>	Tacamahaca	22	7,69	1,73	5,00	11,00	22	6,14	2,11	4,00	12,00
<i>suaveolens</i>	Tacamahaca	44	7,16	1,18	5,00	10,00	42	5,19	0,91	3,50	8,00
<i>tristis</i>	Tacamahaca	4	6,00	0,82	5,00	7,00	4	4,63	0,48	4,00	5,00
<i>balsamifera</i> × <i>trichocarpa</i>	Tacamahaca ×	15	6,63	0,90	6,00	9,00	15	5,17	0,75	4,50	7,00
<i>moskoviensis</i>	Tacamahaca ×	7	6,64	0,48	6,00	7,00	7	5,00	0,65	4,00	6,00
<i>simonii</i>	Tacamahaca ×	19	5,16	0,60	4,00	6,00	19	2,71	0,44	2,00	3,50
<i>trichocarpa</i>	Tacamahaca ×	6	5,67	0,52	5,00	6,00	6	4,42	0,49	4,00	5,00
× <i>jackii</i>	Tacamahaca ×	10	4,93	0,56	4,10	6,00	10	3,16	0,55	2,10	4,00
× <i>sibirica</i>	Tacamahaca ×	8	7,25	1,25	6,00	9,00	8	4,00	0,60	3,00	5,00
	Tacamahaca	118	7,08	1,37	4,00	11,00	116	5,14	1,46	2,50	12,00
<i>euphratica</i>	Turanga	79	10,20	2,29	3,00	14,50	78	3,73	0,65	2,00	5,00
<i>pruinosa</i>	Turanga	28	8,98	2,77	3,00	13,00	28	3,39	1,00	1,50	5,00
	Turanga	107	9,88	2,47	3,00	14,50	106	3,64	0,77	1,50	5,00

Наибольшей длины коробочки достигают у видов секции Turanga (рис. 1). Однако следует отметить, что в разных точках ареала *P. euphratica* и *P. pruinosa* встречаются растения с более плотными соцветиями из мелких и округлых коробочек. Такие растения составляют примерно 30% от числа изученных. На способность *P. pruinosa* формировать как крупные, так и мелкие коробочки обращали внимание П.П. Бессчетнов и Л.М. Грудзинская (1981), изучавшие внутривидовую изменчивость туранговых тополей в Казахстане.

Длина плодоножки. Коробочки у тополей могут быть как с отчетливо выраженной плодоножкой, так и практически сидячими.

Короткие плодоножки формируются у видов секции Populus. Длинные плодоножки характерны для секции Turanga. Хорошо выражены плодоножки и у видов секции Aigeiros (рис. 1).

Практически сидячие коробочки (длина плодоножки 0,5–1,0 мм) характерны для видов секции Tacamahaca *P. suaveolens*, *P. laurifolia* *P. macrocarpa*, *P. trichocarpa*. Однако у *P. suaveolens* попадаются коробочки с плодоножками длиной от 2 до 5 мм, хотя они составляют лишь 6% от всех изученных нами. На возможность формирования длинных плодоножек у

этого вида указывали А.К. Скворцов и Н.Б. Белянина (2006). У других представителей секции Tacamahaca (*P. balsamifera* и *P. angustifolia*) коробочки расположены на небольших, но отчетливо выраженных плодоножках.

Особенности вскрытия коробочек

Гинецей у тополей ценокарпный и может состоять из 2–4 плодолистиков. Число рылец может соответствовать числу плодолистиков, как, например, у тополя черного, а может не соответствовать. Например, у *P. tremuloides* формируются четыре рыльца, а гинецей состоит из двух плодолистиков.

Коробочки у тополей локулицидные, т.е. вскрываются по средней жилке плодолистиков (Комаров, 1936; Соколов и др., 1951; Schneider, 1916; Rehder, 1949). У нераскрывшихся коробочек эти жилки хорошо заметны с наружной стороны.

Обычно число створок, которыми вскрываются коробочки тополей, соответствует числу плодолистиков. В этом случае с внутренней стороны каждой створки хорошо заметен шов по линии срастания плодолистиков, идущий от основания створки к ее верхушке. Створка, таким образом, образована двумя половинками соседних плодолистиков (рис. 3, а–в).

Т а б л и ц а 3

Достоверность различий между секциями тополей по четырем изученным признакам генеративных побегов и плодов по данным теста Тьюки для неравных групп (достоверные значения выделены жирным шрифтом)

Секция	Aigeiros				Populus				Tasamahaca				Turanga			
	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
Aigeiros	-	-	-	-	0,569	-	0,000	0,000	0,000	0,020	0,000	0,644	0,004	0,006	0,000	0,000
Populus	0,569	0,000	0,000	0,000	-	-	-	-	0,000	0,998	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Tasamahaca	0,020	0,000	0,644	0,004	0,000	0,998	0,000	0,000	-	-	-	-	-	0,000	0,000	0,000
Turanga	0,000	0,006	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	-	-	-	-

О б о з н а ч е н и я: 1 – длина генеративного побега; 2 – длина плодоножки; 3 – длина коробочки; 4 – ширина коробочки.

Результаты исследования показали, что в некоторых случаях число створок, которыми вскрывается коробочка, может не соответствовать числу плодолистиков, принимавших участие в образовании завязи. Это обусловлено двумя причинами. Так, у тополей с двумя плодолистиками (например, у *P. alba*) вскрытие коробочки может начаться сначала по одной средней жилке, а только затем по второй. У видов с тремя-четырьмя плодолистиками (например, у *P. euphratica*) коробочки иногда начинают вскрываться сначала по двум жилкам (двумя створками), а затем еще по одной или двум (три и четыре створками соответственно) (рис. 3, г, д). Однако в некоторых случаях вскрытие по третьей или четвертой средней жилке может произойти не полностью. Тогда формируются двустворчатые коробочки, однако при рассмотрении таких коробочек изнутри видно, что в их образовании принимали участие не два, а большее число плодолистиков.

Вторая причина несоответствия числа створок числу плодолистиков обусловлена тем, что коробочки у тополей могут вскрываться не только по средней жилке плодолистика, но также и вдоль мест срастания плодолистиков друг с другом. В этом случае число створок, которыми вскрывается коробочка больше, чем число плодолистиков, как, например, иногда бывает у *P. fremontii* (рис. 3, е).

Наши наблюдения показали, что коробочки тополей вскрываются двумя или тремя створками. Иногда у видов с трехстворчатыми коробочками могут формироваться коробочки с четырьмя створками. Двустворчатые коробочки имеют все представители секции *Populus*; трех-, реже четырехстворчатые коробочки характерны для секции *Turanga*. В секциях

Т а б л и ц а 4

Стандартизованные коэффициенты для первых двух канонических переменных при дискриминантном анализе секций рода *Populus* по четырем количественным признакам строения генеративных побегов и коробочек

Признак	Переменная	
	1	2
Длина генерированного побега	-0,430087	-0,311272
Длина плодоножки	0,796852	0,268593
Длина коробочки	0,451156	-0,414481
Длина/ширина коробочки	-0,334707	0,981041

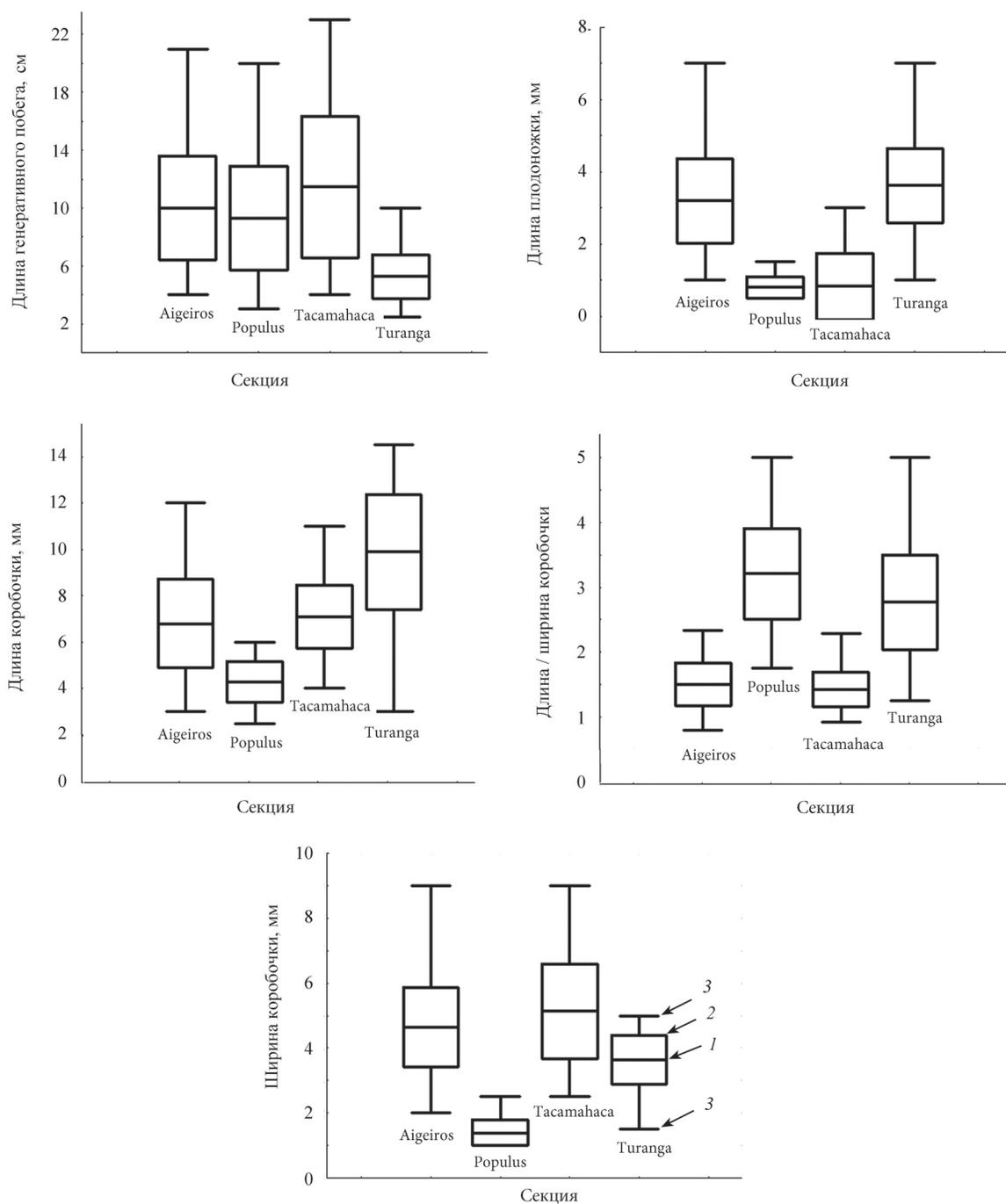


Рис. 1. Различия между секциями тополей по признакам генеративных побегов и плодов. Обозначения на диаграммах: 1 – среднее арифметическое значение признака; 2 – среднее квадратическое отклонение; 3 – максимальное и минимальное значения признака без учета выбросов

Tacamahaca и Aigeiros могут быть виды с коробочками, вскрывающимися как двумя, так и тремя (реже четырьмя) створками (табл. 5).

Результаты исследования показали, что большинство гибридов, родительские виды которых имеют коробочки, вскрывающиеся разным числом створок, такие как *P. × canadensis*, *P. balsamifera* × *P. trichocarpa*,

P. usbekistanica × *P. macrocarpa*, *P. × acuminata*, нередко в пределах даже одной кисти имеют разнообразно вскрывающиеся коробочки. При этом в одних случаях могут преобладать двухстворчатые, а в других – трех- или четырехстворчатые коробочки.

Исключение представляет *P. × jackii*. Этот культивар, по мнению большинства исследователей,

Таблица 5

Число створок, которыми вскрываются коробочки у изученных видов

Секция	Вид	Литературный источник	Число створок (литературные данные)	Число створок (наши данные)
Виды, имеющие естественные ареалы				
Populus	<i>P. tremula</i>	Rehder, 1949; Eckenwalder, 1977; Поляков, 1960	2	2
	<i>P. alba</i>	там же	2	2
	<i>P. tremuloides</i>	там же	2	2
	<i>P. grandidentata</i>	Schneider, 1916; Rehder, 1949; Eckenwalder, 1977	2	2
Turanga	<i>P. euphratica</i>	Schneider, 1916; Koltzenburg, 1999	3, реже 2	3, реже 4
		Комаров 1936; Соколов и др., 1951; Eckenwalder, 1977	3	
		Бессчетнов, Грудзинская, 1981	3–4, реже 2	
		Поляков, 1960	2	
	<i>P. pruinosa</i>	Eckenwalder, 1977	3	3, реже 4
Aigeiros	<i>P. nigra</i>	Schneider, 1916; Rehder, 1949; Поляков, 1960; Krüssmann, 1977; Koltzenburg, 1999; Скворцов, 2006; Цвелев, 2001; Бакулин, 2007	2	2
		<i>P. usbekistanica</i>	Поляков, 1972	2
	<i>P. deltoides</i>	Schneider, 1916	3, реже 2	3–4
		Rehder, 1949; Krüssmann, 1977	3, реже 4	
		Koltzenburg, 1999; Комаров, 1936; Соколов и др., 1951	2–4	
		Lundel, 1961; Eckenwalder, 1977; Цвелев, 2001	3–4	
	<i>P. fremontii</i>	Koltzenburg, 1999	3–4	3–4
		Eckenwalder, 1977	3–4	

Продолжение табл. 5

Секция	Вид	Литературный источник	Число створок (литературные данные)	Число створок (наши данные)
Тасаманаса	<i>P. suaveolens</i>	Rehder, 1949; Соколов и др., 1951; Krüssmann, 1977, Бакулин, 2010	3–4	3, реже 4
		Комаров, 1936; Koltzenburg, 1999	3	
		Коропачинский и др., 2007	обычно 3	
		Скворцов, Белянина, 2006	обычно 3, реже 2 или 4	
	<i>P. laurifolia</i>	Rehder, 1949; Krüssmann, 1977	2–3	3, реже 4
		Бакулин, 2004	3, реже 2	
		Поляков, 1960, 1972; Koltzenburg, 1999	3	
		Коропачинский и др., 2007	обычно 3	
	<i>P. macrocarpa</i>	Поляков, 1972	3	3, реже 4
	<i>P. trichocarpa</i>	Schneider, 1916; Rehder, 1949; Krüssmann, 1977; Eckenwalder, 1977	3	3–4
		Koltzenburg, 1999	3–4	
	<i>P. balsamifera</i>	Schneider, 1916; Rehder, 1949; Krüssmann, 1977; Eckenwalder, 1977; Koltzenburg, 1999; Скворцов 2006	2	2
	<i>P. angustifolia</i>	Schneider, 1916; Rehder, 1949; Lundel, 1961; Krüssmann, 1977; Eckenwalder, 1977; Koltzenburg, 1999		2
	Виды с неопределенным статусом			
Тасаманаса	<i>P. tristis</i>	Данные отсутствуют		2–3
	<i>P. simonii</i>	Комаров, 1936	обычно 2	2
Rehder, 1949; Соколов и др., 1951		2, реже 3		
Внутрисекционные гибриды				
Aigeiros	<i>P. × canadensis</i>	Eckenwalder, 1977	2–4	2–4
		Koltzenburg, 1999	2–3	

Окончание табл. 5

Секция	Вид	Литературный источник	Число створок (литературные данные)	Число створок (наши данные)
Tacamahaca	<i>P. balsamifera</i> × <i>P. trichocarpa</i>	данные отсутствуют		2–4
	<i>P. × acuminata</i>	Rehder, 1949; Lundel, 1961; Krüssmann; 1977	2–3	2–3
	<i>P. × moskoviensis</i>	данные отсутствуют		3
Межсекционные гибриды				
Tacamahaca × Aigeiros	<i>P. × sibirica</i>	Скворцов, 2007	2	2–3
	<i>P. usbekistanica</i> × <i>P. macrocarpa</i>	данные отсутствуют		
	<i>P. × jackii</i>	Schneider, 1916; Комаров, 1936; Rehder, 1949; Скворцов, 2006	2	2
	<i>P. × berlinensis</i>	данные отсутствуют		

произошел от *P. deltoides*, коробочки которого вскрываются тремя створками, и *P. balsamifera*, имеющего двухстворчатые коробочки. Однако коробочки у *P. × jackii* только двухстворчатые, мелкие, как бы недоразвитые, на хорошо выраженной плодоножке. Образцы *P. × jackii* из Ташкента, Литвы, Брянской, Калужской и Московской областей (Каширский р-н,

г. Зеленоград) с такими мелкими коробочками имеются в гербарии МНА.

У гибридов, предполагаемые родительские виды которых имеют коробочки, вскрывающиеся однотипно, ситуация складывается следующим образом. У *P. × moskoviensis*, представляющего собой гибрид видов с трехстворчатыми коробочками (*P. suaveolens* и *P. laurifolia*), коробочки также имеют три створки. А вот коробочки *P. × sibirica*, родительские виды которого (*P. nigra* и *P. balsamifera*) имеют двухстворчатые коробочки, по нашим данным, могут вскрываться как двумя, так и тремя створками, причем доля трехстворчатых коробочек у разных деревьев варьирует от 0 до 78%

Обсуждение

Проведенное исследование показало, что в отличие от ив, среди которых многие виды имеют генеративные побеги с листьями срединной формации в основании, у большинства тополей формируются необлиственные генеративные побеги. Регулярно небольшие листья в основании генеративных побегов развиваются только у женских растений из секции Turanga, так что этот признак следует включить в диагноз секции.

Интересно отметить, что формирование облиственных генеративных побегов в природе мы наблюдали и у *P. tremula*. Но образование таких побегов у этого вида происходит крайне редко, о чем свиде-

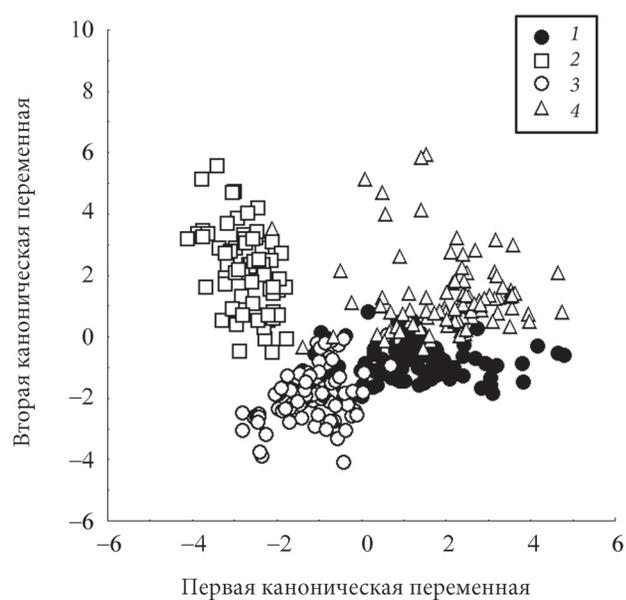


Рис. 2. Результаты дискриминантного анализа секций рода *Populus* по четырем количественным признакам генеративной сферы (1 – Aigeiros, 2 – Populus, 3 – Tacamahaca, 4 – Turanga)

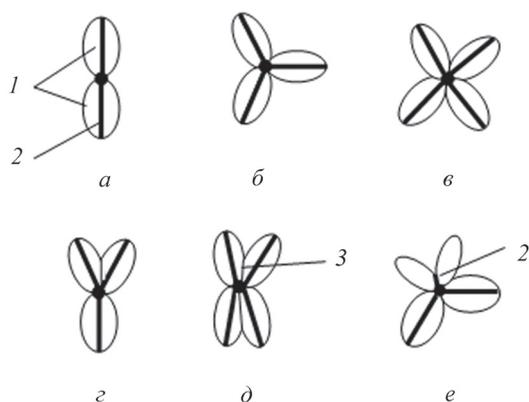


Рис. 3. Особенности вскрывания коробочек тополей: 1 – створки коробочек, 2 – шов, по которому срастаются плодолистки; 3 – средняя жилка плодолистика (а–е см. в тексте)

тельствует и просмотренный нами гербарный материал. Поэтому облиственные генеративные побеги у *P. tremula* можно рассматривать как отклонение от нормы, не выходящее за рамки изменчивости семейства ивовых.

Результаты анализа литературных источников показывают, что для видов, коробочки которых вскрываются двумя створками, между исследователями обычно не возникает разногласий в определении их числа. А для видов с трех-, реже четырехстворчатыми коробочками нередко указывается возможность вскрытия коробочек еще и двумя створками, как для *P. euphratica*, *P. laurifolia*, *P. suaveolens*, *P. deltoides*, что, по всей видимости, может быть обусловлено описанными выше особенностями вскрытия коробочек тополей, при котором число плодолистиков не соответствует числу створок. Такая неопределенность смазывает картину как распределения по этому признаку видов по секциям, так и различия между самими видами. Полученные нами результаты свидетельствуют о том, что и число плодолистиков, и, как правило, число створок, которыми вскрываются коробочки, достаточно четко выдерживаются для каждого вида, это соответствует данным Е. Eckenwalder (1977). Хотя, конечно, нельзя полностью отрицать возможность появления коробочек, в образовании которых принимало участие несвойственное для данного вида число плодолистиков.

Результаты морфометрического исследования, а также анализ распределения по секциям таких признаков, как число створок, которыми вскрываются

коробочки, и наличие или отсутствие листьев срединной формации в основании генеративных побегов, подтверждают точку зрения В.Л. Комарова (1936), С.Я. Соколова и др. (1951) о придании секциям *Populus* и *Turanga* ранга подродов и об объединении секций *Aigeiros* и *Tacamahaca* в один подрод.

Изученные нами признаки строения генеративных побегов и коробочек позволяют четко очертить границы секций *Populus* и *Turanga*, однако практически непригодны для различения отдельных видов в их пределах. В секциях *Aigeiros* и *Tacamahaca* есть виды, коробочки которых вскрываются разным числом (двумя или тремя) створок. Использование этого признака в сочетании с другими признаками генеративной и вегетативной сфер может оказаться эффективным для установления видовой принадлежности отдельных растений и для определения их возможной гибридной природы.

В секции *Aigeiros* виды с двухстворчатыми коробочками распространены в Европе и Азии, а виды с трехстворчатыми – в Северной Америке.

В секции *Tacamahaca* трехстворчатые, округлые и практически сидячие коробочки имеют три азиатских вида (*P. suaveolens*, *P. laurifolia*, *P. macrocarpa*) и один североамериканский (*P. trichocarpa*). Коробочки *P. laurifolia* и *P. trichocarpa* могут быть в разной степени опушенными. У двух других североамериканских видов (*P. balsamifera* и *P. angustifolia*) двухстворчатые коробочки располагаются на небольшой, но отчетливо выраженной плодоножке.

Такой признак, как число створок, которыми вскрываются коробочки у изучаемого образца, может быть использован при разграничении видов и гибридов. Так, наличие у образца коробочек с двумя, тремя и четырьмя створками может свидетельствовать о его гибридогенной природе. Однако нельзя исключить вероятность того, что при доминировании по этому признаку одного из родительских видов коробочки гибридов могут вскрываться однотипно. Вероятно, таким образом можно объяснить наличие двухстворчатых коробочек у *P. × jackii*.

Формирование коробочек, вскрывающихся разным числом створок, у гибрида, предполагаемые родительские виды которого имеют однотипно вскрывающиеся коробочки, может свидетельствовать о том, что родительские виды установлены неправильно. Такая ситуация складывается в настоящее время с *P. × sibirica*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бакулин В.Т. Тополь лавролистный. Новосибирск, 2004. 123 с.
- Бакулин В.Т. Тополь черный в Западной Сибири. Новосибирск, 2007. 121 с.
- Бакулин В.Т. Тополь душистый в Сибири. Новосибирск, 2010. 110 с.
- Бессчетнов П.П., Грудзинская Л.М. Туранговые тополя Казахстана. Алма-Ата, 1981. 152 с.
- Комаров В.Л. Род Тополь // Флора СССР. М.Л., 1936. Т. 5. С. 215–242.
- Коропачинский И.Ю., Артемов И.А. Определитель растений республики Тыва. Новосибирск, 2007. С. 227–228.
- Поляков П.П. Флора Казахстана. Алма-Ата, 1960. С. 38–52.
- Поляков П.П. Род – *Populus* L. Иллюстрированный определитель растений Казахстана. Алма-Ата, 1972. С. 484–486.
- Скворцов А.К., Белянина Н.Б. О бальзамических тополях (*Populus* section *Tacamahaca*, *Salicaceae*) на востоке азиатской России // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 1. С. 1244–1252.
- Скворцов А.К. *Populus* L. – Тополь // П.Ф. Маевский. Флора средней полосы европейской части СССР. М., 2006. С. 179–181.
- Скворцов А.К. О сибирском бальзамическом тополе // Бюл. ГБС. 2007. № 193. С. 41–45.
- Скворцов А.К. О некоторых тополях, описанных Ф.Б. Фишером в 1841 г. // Бюл. ГБС. 2008. № 194. С. 61–67.
- Скворцов А.К. Систематический конспект рода *Populus* в Восточной Европе, Северной и Средней Азии // Бюл. ГБС. 2010. Вып. 196. С. 62–73.
- Соколов С.Я., Шипчинский Н.В., Ярмоленко А.В. *Populus* L. – Тополь // Деревья и кустарники СССР. М.;Л., 1951. Т. 2. С. 174–217.
- Усманов А.У. Тополь. Дендрология Узбекистана. Ташкент, 1971. Т. 3. 263 с.
- Цвелев Н.Н. О тополях Санкт-Петербурга в Ленинградской области // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 2. С. 70–78.
- Eckenwalder J.E. North American cottonwoods (*Populus*, *Salicaceae*) of section *Abaso* and *Aigeiros* // J. Arnold Arbor. 1977. Vol. 58. N 3. P. 193–208.
- Koltzenburg M. Bestimmungsschlüssel für in Mitteleuropa heimische und kultivierte Pappelarten und -sorten (*Populus* sp.) / Floristische Rundbriefe. Beih. 6. 1999. 53 S.
- Krüssmann G. Handbuch der Laubgehölze. Berlin, Hamburg, 1977. Bd 2. 451–466 s.
- Lundell C.L. Flora of Texas. Renner, Texas. 1961. Part VI. Vol. 3. P. 393–407.
- Rehder A. Manual of cultivated trees and shrubs hardy in North America. N.Y., 1949. 996 p.
- Schneider C.K. *Populus* // Sargent Ch.S. Plantae Wilsonianae. 1916. Vol. 3. N 1. P. 16–39.
- StatSoft, Inc. (2001). STATISTICA (data analysis software system), version 6. www.statsoft.com.

Поступила в редакцию 29.04.13

NOTES ON THE TAXONOMY OF THE GENUS *POPULUS* L. I. THE USE OF GENERATIVE CHARACTERS IN DELIMITATION OF SECTIONS, SPECIES AND HYBRIDS

M.V. Kostina, I.A. Schanzer

The limits of *Populus* and *Turanga* sections of the genus *Populus* can be characterized by the number of capsule valves, shape and dimensions of capsules, pedicel length and generative shoot structure. These characters, however, are nearly useless for species delimitation within these sections. Capsules of poplars of *Aigeiros* and *Tacamahaca* sections open with different (two or 3–4) number of valves. This character in combination with other generative and vegetative characters may be used for species identification and assessment of hybrid nature of separate plants. However, in half-opened capsules the number of valves may deviate from the real number of locules. This fact should be taken into consideration in taxonomic studies.

Key words: *Populus*, capsules, valves, locules, hybrids.

Сведения об авторах: Костина Марина Викторовна – профессор кафедры биологии и биотехнологии факультета экологии и естественных наук Московского государственного университета им. М.А. Шолохова, докт. биол. наук (mkostina@list.ru); Шанцер Иван Алексеевич – ст. науч. сотр. Лаборатории Гербарий Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН, докт. биол. наук (ischanzer@mail.ru).

УДК 574.6, 574.522

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ ДИНАМИКА РОСТА КУЛЬТУР
МИКРОВОДОРОСЛЕЙ ВИДОВ *MONORAPHIDIUM ARCUATUM*
(KORSCH.) HIND. И *SCENEDESMUS QUADRICAUDA* (TURP.)
BRÉB.**

Н.Е. Спиркина, В.И. Ипатова, А.Г. Дмитриева, О.Ф. Филенко

В лабораторных условиях исследован рост культуры нового для практики биотестирования вида микроводорослей *Monoraphidium arcuatum* (Chlorococcales). Рост и изменения в структуре популяции *M. arcuatum* происходили сходно с видом *Scenedesmus quadricauda*, который широко используется как тест-объект в оценке качества водной среды. Установлено, что за счет образования большего количества автоспор при меньшем количестве делящихся клеток на протяжении всего эксперимента общая численность клеток в культурах *M. arcuatum* была выше, чем у *S. quadricauda*, что позволяет более оперативно получать свидетельства влияния факторов окружающей среды. С учетом этого культура *M. arcuatum* может быть рекомендована для исследований с целью дальнейшего использования в качестве тест-объекта в контроле качества среды.

Ключевые слова: культуры микроводорослей, *Scenedesmus quadricauda*, *Monoraphidium arcuatum*, скорость роста, структура популяции, биотестирование.

С каждым годом возрастает влияние антропогенной нагрузки на водные экосистемы, что требует постоянного совершенствования методов биотестирования. Для наиболее адекватной оценки степени опасности загрязнения для водных организмов тест-объекты должны быть представительными для своего трофического уровня, чувствительными к токсическим веществам, доступными и удобными для проведения биотестирования, а кроме того, они должны быть специально подготовлены в лабораторных условиях (Крайнюкова, 2009).

При оценке качества водной среды в мировой практике широко применяются микроводоросли, которые благодаря высокой скорости размножения и относительной простоте культивирования являются удобным объектом для экспериментальных исследований. Чаще других используются представители хлорококковых водорослей: *Scenedesmus quadricauda*, *Scenedesmus subspicatus*, *Selenastrum capricornutum*, *Pseudokirchneriella subcapitata* и некоторые другие (ISO-8692, 1989; Hsieh et al., 2006; OECD guidelines for the testing of chemicals ..., 2006). Вид *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Bréb. рекомендован для использования в качестве тест-объекта при проведении стандартной процедуры биотестирования в РФ (Методические рекомендации..., 1986; Методическое руководство..., 1991; Жмур, Орлова, 2001; ГОСТ Р 54496-2011, 2011). На протяжении многих лет на

кафедре гидробиологии биологического факультета МГУ проводилось всестороннее изучение культуры данного вида при разных воздействиях с контролем параметров роста и состояния клеток (морфология, размеры, флюоресценция хлорофилла и др.) (Дмитриева, 1988; Артюхова и др., 2000; Прохоцкая, 2000), а также оценкой физиологической гетерогенности популяции, проводимой с помощью метода микрокультур (Филенко и др., 2004; Марушкина, 2005; Дмитриева и др., 2012). Закономерности развития, установленные для культуры *S. quadricauda*, несмотря на наличие некоторых видовых особенностей, являются универсальными для большинства хлорококковых водорослей.

В настоящее время мы проводим работы по изучению вида *Monoraphidium arcuatum* (Korsch.) Hind., который является родственным для большинства используемых в биотестировании водорослей и обладает сходными с ними морфологическими и экологическими признаками. В имеющейся литературе мы не встретили информации о применении *M. arcuatum* как тест-объекта для оценки качества природной или сточной воды и грунта, а также данных о динамике развития и физиологическом состоянии культуры в длительном эксперименте. Такие сведения могли бы служить основой для дальнейших исследований по внедрению *M. arcuatum* в практику биотестирования.

Цель нашей работы состояла в исследовании особенностей развития и структурных изменений в популяциях *M. arcuatum* в длительных экспериментах. Мы провели также сравнение этих характеристик с аналогичными параметрами культур *S. quadricauda* с перспективой дальнейшего использования *M. arcuatum* для биотестирования.

Материалы и методы

M. arcuatum – одиночная водоросль с дуговидно изогнутыми клетками (осевая длина 26–60 мкм, ширина 0,8–4,4 мкм, расстояние между концами 20–50 мкм), распространена в пресных водоемах Южного и Северного полушария, является важным звеном в пищевых цепях. *M. arcuatum* размножается бесполо, образуя внутри материнской клетки 4–8 автоспор, которые выходят при разрыве ее оболочки (Царенко, 1990). Альгологически чистую культуру данного вида получали с помощью метода, описанного в книге В.М. Андреевой (1998). Для этого суспензию водорослевых клеток из пресноводного аквариума разбавляли питательной средой Успенского № 1 (Успенская, 1966) до получения концентрации не более 1000 клеток в 1 мл. Разбавленную суспензию в объеме 0,1 мл вносили в чашки Петри на поверхность агаризованной питательной среды и равномерно распределяли стерильным шпателем. Закрытые чашки Петри помещали в люминостат до появления видимых невооруженным глазом колоний. Далее стерильной иглой отбирали клетки *M. arcuatum* и переносили в жидкую питательную среду Успенского № 1. Видовую принадлежность определяли с помощью определителя П.М. Царенко (Царенко, 1990). Исследование роста культуры начали через пять месяцев после предварительного культивирования с учетом периода адаптации к лабораторным условиям.

S. quadricauda – ценобиальная хлорококковая водоросль, состоящая из удлиненно-цилиндрических клеток размером (8–36)×(2,1–12) мкм. При размножении в материнской клетке образуются 2–4 автоспоры, которые слагаются в молодую колонию (Царенко, 1990). В природных условиях ценобии *S. quadricauda* обычно состоят из 4, 8 или 16 клеток, в то время как при культивировании в лаборатории на синтетических питательных средах связи между клетками ослабевают и чаще образуются 2–4-клеточные ценобии и одноклеточные формы (Nakamura, 1963). Изменение числа клеток в ценобиях или переход к существованию в виде одноклеточных форм происходит по мере развития культуры в зависимо-

сти от фазы роста и плотности клеточной суспензии (Swale, 1967).

Культуры обоих видов выращивали на среде Успенского № 1, рекомендованной для вод средней загрязненности органическими веществами с соблюдением стандартных условий в люминостате при досвечивании лампами дневного света (12:12 ч) и температуре 22±2°C (Методическое руководство ..., 1991). Для опыта отбирали нормально развивавшиеся культуры водорослей, однократно синхронизированные в темноте в течение 1–3 сут (Успенская, 1966), находившиеся на начальной стадии логарифмического роста (до 10 сут) и содержавшие не менее 95% живых клеток (определение живых клеток осуществляли с помощью люминесцентного микроскопа «Carl Zeiss Axioscop 2 FS Plus»). Испытания проводили в конических колбах с 50 мл среды и в пенициллиновых пузырьках с 10 мл среды одновременно на культурах обоих видов в трехкратной повторности для каждой емкости. Численность клеток определяли в камере Горяева под световым микроскопом. Учитывали изменение численности клеток, структуру популяции и скорость прироста клеток в культурах.

Изменения в структурном составе популяций оценивали с помощью метода микрокультур, который адекватно отражает процессы изменения численности, происходящие в макрокультуре (Филенко и др., 2004). Для этого из культур водорослей (макрокультуры) отбирали единичные клетки или ценобии, которые помещали в несколько камер Горяева для формирования микрокультур, чтобы исходная выборка составляла 30–80 клеток. Наблюдения проводили в течение трех суток. Структуру популяции в микрокультурах оценивали по изменению соотношения размножившихся (давших потомство), покоящихся (не давших потомство в процессе наблюдения) и отмерших (погибших в процессе наблюдения или изначально мертвых) клеток.

Показателем скорости прироста численности клеток в популяции было количество клеточных делений в сутки (v), которое рассчитывали по формуле (Шлегель, 1987):

$$v = (\ln N_{(t+\Delta t)} - \ln N_t) / (\Delta t \times \ln 2),$$

где:

N_t – численность клеток в культуре в момент времени t ,

$N_{(t+\Delta t)}$ – численность клеток в культуре в момент времени $(t+\Delta t)$,

Δt – период изменения численности.

Статистическую обработку результатов проводили в соответствии с «Методикой определения токсичности вод, ...» (Жмур, Орлова, 2001) в программе Excel-2003, доверительный интервал рассчитывали для уровня значимости 0,05.

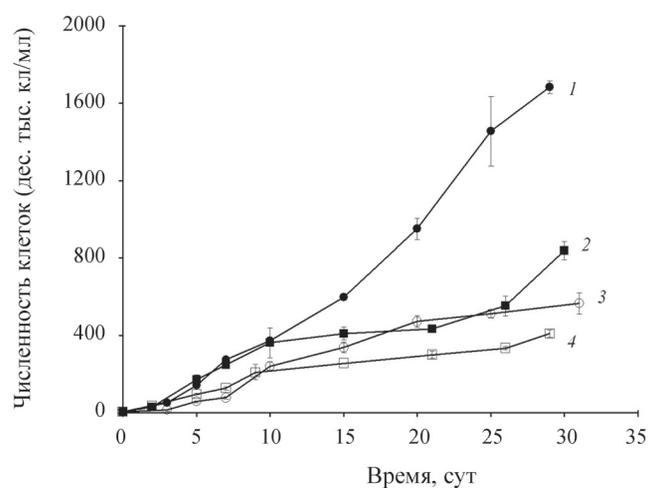
Результаты и обсуждение

В процессе роста культур обоих видов водорослей численность клеток в колбах и в пенициллиновых пузырьках различалась.

В культуре *S. quadricauda* существенных различий численности в разных емкостях отмечено не было вплоть до 10 сут (рисунок, кривые 3, 4). Однако позже численность в пенициллиновых пузырьках стала превышать таковую в колбах и на 30-е сутки эксперимента была уже в 1,3 раза выше.

Максимальная скорость прироста *S. quadricauda* была отмечена в первые 5 сут при культивировании в обоих типах емкостей. Далее она снижалась, причем до 15 сут снижение скорости прироста численности было более быстрым в колбах, где происходило в 1,5–2,0 раза меньше клеточных делений, чем в пенициллиновых пузырьках (табл. 1).

Рост *M. arcuatum* в колбах проходил сходно с ростом *S. quadricauda* в пенициллиновых пузырьках (рисунок, кривые 2, 3). Различия в изменении численности клеток *M. arcuatum* при выращивании в обоих типах емкостей проявлялись подобно изменениям в культуре *S. quadricauda*: после 10 сут численность в пенициллиновых пузырьках интенсивно возрастала и на 30-е сутки вдвое превышала численность клеток в культуре, выращенной в колбах.



Изменение общей численности клеток в культурах *Monoraphidium arcuatum* (1, 2) и *Scenedesmus quadricauda* (3, 4) при выращивании в пенициллиновых пузырьках (1, 3) и в колбах (2, 4) в марте–апреле 2012 г.

Наиболее быстрый прирост численности *M. arcuatum* в колбах и в пенициллиновых пузырьках также наблюдался в первые 5 сут и был в среднем в 1,3 раза интенсивнее, чем прирост *S. quadricauda* в этот же период в соответствующих емкостях (табл. 1). После 5 сут эксперимента темп деления *M. arcuatum* замедлялся и до 10 сут был близким к таковому у *S. quadricauda*.

Снижение скорости прироста обоих видов водорослей происходило достаточно интенсивно до 15 сут и было более значительным в колбах, чем в пенициллиновых пузырьках, а после 15 сут продолжалось с небольшими колебаниями и было более равномерным в пенициллиновых пузырьках, но не приводило к снижению общей численности (табл. 1, рисунок).

Преобладание численности клеток *M. arcuatum* над таковой у *S. quadricauda* при близких значениях числа клеточных делений может быть связано с образованием большего количества автоспор при делении *M. arcuatum*. Тот факт, что численность клеток обеих культур при выращивании в пенициллиновых пузырьках была выше, чем в колбах, отмечался нами ранее. Скорее всего это можно объяснить разной удельной поверхностью этих емкостей: наши расчеты показали, что у пенициллиновых пузырьков она в 2,2 раза выше, чем у конических колб. При более высоком отношении площади поверхности сосуда к его объему обеспечивается лучшее освещение столба жидкости с клетками водорослей.

Структурный состав популяций обоих видов в пенициллиновых пузырьках оценивали методом микрокультур на 1–4-е, 8–11-е, 17–20-е сутки и дополнительно на 22–25-е сутки для *S. quadricauda*.

По данным, полученным с помощью этого метода, в начальный период (1–4-е сутки) популяция *S. quadricauda* на 55% состояла из размножившихся клеток, в сутки происходило около 0,22 клеточных делений (табл. 2). Наиболее активное деление клеток в микрокультуре *S. quadricauda* проходило с 8-е по 11-е сутки эксперимента (0,42 делений/сут), при этом в структуре популяции преобладали размножившиеся клетки (до 80%), скорость деления которых увеличилась почти вдвое. Поэтому в макрокультуре численность клеток в этот период была высокой. После 15 сут, по мере снижения доли размножившихся клеток до 35% (за счет их перехода в состояние покоя), темп деления замедлялся и был близок к темпу деления в 1–4-е сутки роста микрокультуры (табл. 2).

В структурном составе популяции *M. arcuatum* в течение всего срока наблюдения преобладала фрак-

Таблица 1

Количество клеточных делений в сутки (ν) в культурах *Monoraphidium arcuatum* и *Scenedesmus quadricauda* при выращивании в емкостях разного объема в марте-апреле 2012 г.

Культура	Емкость	Количество клеточных делений при продолжительности эксперимента (сут)					
		0–5	5–10	10–15	15–20	20–25	25–30
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	Колбы	0,83±0,06	0,23±0,04	0,06±0,04	0,04±0,03	0,03±0,02	0,07±0,02
	Пенициллиновые пузырьки	0,71±0,08	0,41±0,05	0,10±0,05	0,09±0,04	0,02±0,01	0,03±0,02
<i>Monoraphidium arcuatum</i>	Колбы	1,02±0,07	0,21±0,08	0,04±0,02	0,02±0,01	0,06±0,04	0,12±0,04
	Пенициллиновые пузырьки	0,97±0,05	0,27±0,02	0,14±0,02	0,13±0,03	0,12±0,05	0,04±0,02

Таблица 2

Структурный состав (%) и количество клеточных делений в сутки (ν) в популяциях *Monoraphidium arcuatum* и *Scenedesmus quadricauda* по данным, полученным с помощью метода микрокультур

Культура	Фракция клеток	Продолжительность эксперимента (сут)			
		1–4	8–11	17–20	22–25
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	покоящиеся	43	18	60	65
	размножившиеся	55	80	35	32
	отмершие	2	2	3	3
	ν	0,22	0,42	0,23	0,17
<i>Monoraphidium arcuatum</i>	покоящиеся	67	56	65	–
	размножившиеся	30	40	27	–
	отмершие	3	4	8	–
	ν	0,42	0,43	0,43	–

ция «покоящихся», т.е. не разделившихся в процессе наблюдения клеток (до 65% к 20 сут), в то время как у *S. quadricauda* преобладание покоящихся клеток наблюдалось только при выходе культуры на стационарную фазу роста. Доля размножившихся клеток у *M. arcuatum* была наиболее высокой в фазе логарифмического роста макрокультуры (40%), а по мере приближения стационарной фазы число размножившихся клеток в микрокультуре снизилась до 27%. Доля отмерших клеток колебалась незначительно в процессе роста микрокультур обоих видов. Скорость прироста численности клеток в микрокультурах *M. arcuatum* оставалась практически постоянной в течение всего периода наблюдения.

Таким образом, в периоды 1–4-е и 17–20-е сутки скорость прироста клеток в микрокультурах *M. arcuatum* была вдвое выше, чем у *S. quadricauda* в эти же сроки. Несмотря на то что у *S. quadricauda* в периоды 1–4-е и 8–11-е сутки преобладали размножившиеся клетки, и их содержание почти вдвое превышало таковое в культуре *M. arcuatum*, рост микрокультур

S. quadricauda в целом проходил менее активно (табл. 2). Хотя доля размножившихся клеток в микрокультуре *M. arcuatum* даже в период самого активного роста не превышала 40% (против 80% у *S. quadricauda*), численность клеток в макрокультуре этого вида всегда была выше, чем у *S. quadricauda* за счет образования клетками *M. arcuatum* большего количества автоспор (4–8 против 2–4 у *S. quadricauda*). В процессе наблюдения за микрокультурами было установлено, что большинство клеток *M. arcuatum* (53–84%) образовывали по 4 автоспоры, и только в период 17–20-е сутки преобладали клетки, дававшие по 8 автоспор (68%). На основании этого можно заключить, что в «нормальном» состоянии культуры клетки *M. arcuatum* образуют при делении 4 автоспоры, а образование 8 автоспор является, по-видимому, компенсаторным механизмом в условиях снижения числа делящихся клеток при «старении» культуры, а также может иметь место при наступлении неблагоприятных условий (изменение температуры, освещенности, воздействие токсикантов или экзометаболитов и др.).

В литературе сообщается о влиянии загрязнения природных вод на изменение морфологии ценобиев у видов рода *Scenedesmus* (Trainor et al., 1976). Так, при повышенном уровне эвтрофикации водоема доминировали ценобии, а в воде, загрязненной промышленными стоками, преобладали одноклеточные формы. Сокращение числа клеток в ценобиях и появление одноклеточных форм у *Scenedesmus* может быть связано не только с ослаблением связей между клетками, но и с формированием меньшего количества автоспор, что может являться диагностическим признаком также и при определении состояния культуры *M. arcuatum*.

Таким образом, на основании проведенных исследований существенных различий в росте и структуре популяций микроводорослей *M. arcuatum* и *S. quadricauda* не выявлено. Развитие обеих культур в длительном эксперименте в целом происходило близко к классической логистической кривой как в колбах, так и в пенициллиновых пузырьках.

Более высокая численность *M. arcuatum* по сравнению со *S. quadricauda* была обусловлена способностью *M. arcuatum* к образованию большего количества автоспор (до 8 на отдельных этапах) и более высокому темпу деления клеток в начальный период. Значительное увеличение численности клеток про-

исходило в пенициллиновых пузырьках, что могло быть связано с их большей удельной поверхностью по сравнению с колбами. Благодаря быстрому росту ответ тест-культуры на интоксикацию можно получить в более короткие сроки.

В популяциях *M. arcuatum* на протяжении исследованных периодов роста делилось меньше клеток, чем у *S. quadricauda*, а основная часть популяции была представлена покоящимися клетками. Пул покоящихся клеток, которые не участвовали в делении, составляет резерв популяции для восстановления численности при неблагоприятных условиях среды. Как было установлено нами ранее, культура *M. arcuatum* обладает высокой чувствительностью к эталонному токсиканту бихромату калия, сопоставимой с чувствительностью *S. quadricauda* (Спиркина, 2012).

На основании вышеизложенного можно сделать вывод, что культура вида *M. arcuatum*, который является типичным продуцентом и широко распространен в пресных водоемах обоих полушарий, в связи с высокой скоростью роста на средах, характерных для водоемов средней степени загрязнения органическими веществами, и чувствительностью к эталонному токсиканту может быть перспективной для использования в качестве тест-объекта в практике биотестирования окружающей среды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреева В.М. Почвенные и аэрофильные зеленые водоросли (Chlorophyta: Tetrasporales, Chlorococcales, Chlorosarcinales). СПб., 1998. 351 с.
- Артюхова В.И., Дмитриева А.Г., Филенко О.Ф., Чжао И. Функциональные изменения, происходящие в лабораторной популяции микроводоросли *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Gréb. при различных режимах токсического воздействия // Вестн. Моск. ун-та. 2000. Сер. 16. Биология. № 2. С. 52–59.
- ГОСТ Р 54496-2011: Вода. Определение токсичности с использованием зеленых пресноводных одноклеточных водорослей. М., 2011. 58 с.
- Дмитриева А.Г. Метод биотестирования по определению живых и мертвых клеток водорослей с помощью люминесцентной микроскопии // Методы биотестирования вод. Черноголовка, 1988. С. 85–89.
- Дмитриева А.Г., Филенко О.Ф., Ипатов В.И. Метод микрокультур в исследовании структуры популяции // Альгология: тез. докл. конф. «Актуальные проблемы современной альгологии», 23–25 мая 2012 г. Киев, 2012. С. 98–99.
- Жмур Н.С., Орлова Т.Л. Методика определения токсичности вод, водных вытяжек из почв, осадков сточных вод и отходов по изменению уровня флуоресценции хлорофилла и численности клеток водорослей. М., 2001. 48 с.
- Крайнюкова А.Н. Система интегральной токсикологической оценки природных и сточных вод // Восточно-Европейский журнал передовых технологий. 2009. Т. 1. № 4 (37). С. 30–33.
- Марушкина Е.В. Исследование состояния популяции водоросли *Scenedesmus quadricauda* в норме и при интоксикации методом микрокультур // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2005. 21 с.
- Методические рекомендации по установлению предельно допустимых концентраций загрязняющих веществ для воды рыбохозяйственных водоемов. М., 1986. 88 с.
- Методическое руководство по биотестированию воды РД 118-02-90. М., 1991. 48 с.
- Прохоцкая В.Ю. Структурно-функциональные характеристики популяции *Scenedesmus quadricauda* при интоксикации // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2000. 22 с.
- Спиркина Н.Е. Использование хлорококковой водоросли *Monoraphidium arcuatum* (Korshikov) Hindak в биотестировании // Альгология: тез. докл. конф. «Актуальные проблемы современной альгологии», 23–25 мая 2012 г. Киев, 2012. С. 278–279.
- Успенская В.И. Экология и физиология питания пресноводных водорослей. М., 1966. 124 с.
- Филенко О.Ф., Дмитриева А.Г., Марушкина Е.В. Исследование структуры модельной популяции водоросли *Scenedesmus quadricauda* методом раздельного культивирования клеток // Сб. мат-лов междунар. науч.-

- практ. конф. МГУ-СУНИ «Человечество и окружающая среда», 26–28 октября 2004 г. М., 2004. С. 190–193.
- Царенко П.М. Краткий определитель Хлорококковых водорослей Украинской ССР. Киев, 1990. 198 с.
- Шлегель Г. Общая микробиология. М, 1987. 566 с.
- Hsieh S.H., Tsai K.P., Chen C.Y. The combined toxic effects of nonpolar narcotic chemicals to *Pseudokirchneriella subcapitata* // Water Res. 2006. Vol. 40. N 10. P. 1957–1964.
- ISO-8692: Water quality - Freshwater algal growth inhibition test with *Scenedesmus subspicatus* and *Selenastrum capricornutum*. Geneva, 1989.
- Nakamura H. Biological knowledges on species of *Chlorella* and *Scenedesmus*. Tokyo: Kyoritsu Women's University, 1963. 43 p.
- OECD Guidelines for the testing of chemicals Freshwater («Algae and Cyanobacteria, Growth Inhibition Test»). Paris, 2006. 25 p.
- Swale E.M.F. A clone of *Scenedesmus* with Chodatella-stages // Brit. Phycol. Bull. 1967. Vol. 3. N 2. P. 281–293.
- Trainor F.R., Cain J.R., Shubert L.E. Morphology and nutrition of the colonial green algae *Scenedesmus*: 80 years later // Bot. Rev. 1976. Vol. 42. N 1. P. 5–25.

Поступила в редакцию 12.09.13

**COMPARATIVE GROWTH OF MICROALGAE CULTURES OF SPECIES
MONORAPHIDIUM ARCUATUM (KORSCH.) HIND. AND *SCENEDESMUS
QUADRICAUDA* (TURP.) BRÉB.**

N.E. Spirkina, V.I. Ipatova, A.G. Dmitrieva, O.F. Filenko

The growth of a new for the practice of bioassays culture of microalgae *Monoraphidium arcuatum* (Chlorococcales) was investigated. The growth and changes in the *M. arcuatum* population structure were similar to those in *Scenedesmus quadricauda*, which is widely used as a test - organism to assess the quality of the aquatic environment. It is found that due to the formation of more autospores with fewer dividing cells during the experiment the total number of cells in cultures of *M. arcuatum* was higher than in *S. quadricauda*, enabling more express evidence of the influence of environmental factors. With this culture *M. arcuatum* can be recommended for further studies to be used as a test object in the environment quality control.

Key words: microalgae cultures, *Scenedesmus quadricauda*, *Monoraphidium arcuatum*, growth rate, population structure, bioassay.

Сведения об авторах: Спиркина Наталья Евгеньевна – мл. науч. сотр. кафедры генетики биологического факультета МГУ (natus25@list.ru); Ипатова Валентина Ивановна – ст. науч. сотр. кафедры генетики биологического факультета МГУ, канд. биол. наук (viipatova@hotmail.com); Дмитриева Аида Георгиевна – вед. науч. сотр. кафедры генетики биологического факультета МГУ, канд. биол. наук (aigdai@mail.ru); Филенко Олег Федорович – профессор кафедры генетики биологического факультета МГУ, докт. биол. наук (ofilenko@mail.ru).

УДК 582. 282

КОПРОТРОФНЫЕ ПЕРИТЕЦИОИДНЫЕ АСКОМИЦЕТЫ НА ТЕРРИТОРИИ ЗВЕНИГОРОДСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ СТАНЦИИ И НЕКОТОРЫХ РАЙОНОВ МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

В.П. Прохоров

В образцах помета животных, собранных на территории Московской обл., обнаружено 39 видов копротрофных пиреномицетов и локулоаскомицетов из 44 видов, ранее выявленных в России и принадлежащих к 11 родам, 2 классам (*Ascomycetes*, *Loculoascomycetes*), 2 порядкам (*Sphaeriales*, *Pleosporales*) и 4 семействам (*Microascaceae*, *Coniochaetaceae*, *Sordariaceae*, *Sporogmiaceae*) копротрофных перитециальных и перитециоидных аскомицетов. Наибольшее видовое разнообразие было отмечено на образцах помета лошади, коровы, козы, лося. Не было установлено заметных различий видового состава копротрофов на образцах летнего и зимнего помета животных. Разные виды копротрофных аскомицетов способны одновременно развиваться на одном образце помета.

Ключевые слова: Аскомицеты, копротрофные грибы, распространение, Московская область.

Копротрофная экосистема представляет собой полностью гетеротрофную систему, энергетическую основу которой составляет богатый питательными веществами помет животных. Она формируется из разных в таксономическом отношении организмов. В ее образовании принимают участие как грибы – зигомицеты, аскомицеты, базидиомицеты, дейтеромицеты, а также миксомицеты, простейшие, бактерии и насекомые.

Копротрофные грибы – высоко специализированная экологическая группа, связанная в своем развитии с пометом травоядных животных. Появившиеся в процессе эволюции адаптивные приспособления многообразны, определяют морфологию, физиологию и биохимию копротрофов, обеспечивают стабильность функционирования экосистемы.

Экологическая группа аскомицетов, развивающихся на помете травоядных животных, представляет важный и широко распространенный элемент копротрофных экосистем, хотя некоторые виды копротрофных родов могут обитать также на почве, обугленной органике, гниющих растительных остатках. Копротрофные аскомицеты находятся в многосторонних и сложных взаимоотношениях с другими организмами, развивающимися на том же субстрате. Они выполняют не только деструктивную функцию в экосистеме, но в свою очередь занимают значительное место в пищевых цепях, представляя источник питания для бактерий, микотрофных и микопаразитических грибов,

членистоногих-микофагов и простейших. Прекрасно развиваясь в лабораторных условиях, они представляют очень удобную модель для изучения взаимоотношений организмов в развитии экосистем.

Споры копротрофных грибов обладают высокой степенью устойчивости к физико-химическим факторам, в том числе к температуре от $-(40-45)$ до $+(35-40)^\circ\text{C}$. В сухом состоянии, при хранении образцов помета в лабораторных условиях споры сохраняют жизнеспособность не менее 70 лет. Поэтому для копротрофных грибов дата сбора образцов не имеет значения, поскольку появление плодовых тел при инкубировании образцов во влажной камере зависит в первую очередь от исходной инокуляционной нагрузки копромы и потому в аннотированном списке дата сбора не указана.

В представленном аннотированном списке указаны виды пиреномицетов и локулоаскомицетов, обнаруженные на территории заказника Звенигородской биологической станции им. С.Н. Скадовского (ЗБС) Одинцовского (Одинц.) р-на, а также на территориях Истринского (Истр.), Бронницкого (Бронниц.), Солнечногорского (Солнечногор.), Серпуховского (Серпух.), Можайского (Можайск.), Мытищинского (Мытищ.) районов, Окского государственного заповедника (ОГЗ), Приокско-Тerrasного государственного заповедника (ПТЗ) Московской обл. (МО), г. Москва и г. Серпухов. Отмечено также их распространение на территории России.

Порядок Sphaeriales

Семейство Microascaceae

Kernia nitida (Sacc.) Nieuwland, Am. Midland Natur., 4: 379 (1916). **Syn.:** *Magnusia nitida* Sacc., Michelia, 1 : 123 (1878); *Kernia brachytricha* (Ames) Benj., Aliso, 3 : 334 (1956); *Kernia geniculotricha* Seth, Acta Bot. Nederl., 17: 481 (1968).

Исследованные образцы: Одинц., ЗБС, на помете коровы, лося, лошади, верблюда.

Распространение в России: Калмыкия, Ставропольский край, на помете сайгака, коровы, голубя, гуся.

Семейство Coniochaetaceae

Coniochaeta discospora (Auersw. ex Niessl) Cain, Univ. of Toronto Biol. Studies, 38: 62 (1934). **Syn.:** *Hypocopra discospora* (Auersw. ex Niessl) Fuckel, Jb. pass. V. Naturk. 27–28 :43 (1874) [1873-1874].

Исследованные образцы: Одинц., ЗБС; Истр., Истринское водохранилище, на помете лошади, коровы, зайца.

Распространение в России: Курская, Мурманская области, на помете коровы, зайца.

Coniochaeta leucoplaca (Sacc.) Cain, Univ. of Toronto Biol. Studies, Ser. 38: 61 (1934). **Syn.** *Hypocopra leucoplaca* Sacc., Syll. fung. (Abellini) 1 : 244 (1882); *Hypocopra microspora* (W. Phillips et Plowr.) Sacc., Syll. fung. (Abellini) 1 : 241 (1882).

Исследованные образцы: Одинц., ЗБС, на помете рябчика, лося, зайца.

Распространение в России: Вологодская, Брянская области на помете тетерева, лося.

Coniochaeta scatigena (Berk. et Broome) Cain, Univ. of Toronto Studies, Biol Ser. 38: 62 (1934). **Syn.** *Hypocopra platyspora* (W. Phillips et Plowr.) Sacc., Syll. fung. (Abellini) 1 : 241 (1882); *Sordaria scatigena* Berk. et Br., Ann. Mag. nat. Hist., Ser. 3, 7 : 452 (1861).

Исследованные образцы: Одинц., ЗБС, на помете лося, зайца, лошади.

Распространение в России: Мурманская обл.; Республика Марий Эл, на помете зайца, лося.

Семейство Lasiosphaeriaceae

Arniium cervinum N. Lundq., Symb. Bot. Upsal., 20 (No 1): 337 (1972).

Исследованные образцы: Одинц., ЗБС, поле у окружной железной дороги, берег р. Москва у с. Каринское, на помете коровы.

Arniium olerum (Fr.) Lundq. et J.C. Krug, Symb. Bot. Upsal., 20 : 212-216. (1972). **Syn.:** *Sordaria brassicae* P. Cr. et H. Cr., Fl. Finist. (Paris) : 22 (1867); *Lasio-sphaeria*

brassicae (P. Cr. et H. Cr.) Stev., Mycol. Scot., : 389 (1879); *Coniochaeta brassicae* (P. Cr. et H. Cr.) Cooke, Grevillea, 16 (no. 78) : 38 (1875); *Lasiosordaria brassicae* (P. Cr. et H. Cr.) Chen., Bull. Soc. Myc. Fr., 35 : 78 (1919).

Исследованные образцы: Одинц., ЗБС, выпас на берегу реки у с. Каринское, на помете коровы.

Распространение в России: Рязанская обл., на помете коровы.

Cercophora silvatica Lundq., Symb. Bot. Upsal., 20: 103-104 (1972).

Исследованные образцы: Одинц., ЗБС, пойменный луг, берег р. Москва, на помете лошади.

Распространение в России: Республика Марий Эл, Тверская, Кировская области, на помете лося.

Fimitariella rabenhorstii (Niessl.) Lundq., Bot. Not., 117 : 239 (1964). **Syn.:** *Sordaria rabenhorstii* Niessl, in Rabh., F. Eur. Exs. no. 1528. 1873; *Hypocopra rabenhorstii* (Niessl) Sacc., Syll. fung. (Abellini), 1 : 245. (1882).

Исследованные образцы: Одинц., ЗБС, на помете коровы, лошади, лося, зайца.

Strattonia insignis (E.C. Hansen) N. Lundq., Symb. bot. upsal., 20 (no. 1) : 264 (1972). **Syn.:** *Sordaria insignis* E.C. Hansen, Vidensk. Dansk Meddel. Natur.-hist. Foren. (Kjøbenhavn) : 128 (1876); *Hypocopra insignis* (E.C. Hansen) Sacc., Syll. fung. (Abellini), 1 : 243 (1882); *Podospora insignis* (E.C. Hansen) Niessl, Hedwigia, 22 : 156 (1883).

Исследованные образцы: Одинц., ЗБС, у Шарাপовского болота, на помете лошади, лося.

Распространение в России: Брянская обл., на помете лося.

Семейство Lasiosphaeriaceae

Podospora adelura (Griffiths) Cain, Can. J. Bot., 40 : 459 (1962). **Syn.:** *Pleurage adelura* Griffiths, N. Am. Sordariaceae : 91 (1901).

Исследованные образцы: Одинц., пос. Шихово, на помете козы.

Распространение в России: Краснодарский край, на помете коровы.

Исследованные образцы: Одинц., ЗБС, луг у Нижне-Луцынского болота, 14-й квартал заказника, на помете коровы, козы лося; Мытищ., ст. Луговая, г. Москва, Воробьевы горы, цирк, зоопарк, на помете лошади слона.

Распространение в России: Краснодарский край, Курская, Тверская, Тульская области, Республика Марий Эл, Коми, Сыктывкар, на помете коровы, овцы, козы.

Podospora australis (Speg.) Niessl, Hedwigia, 22 : 156 (1883). **Syn.:** *Sordaria australis* (Speg.) Sacc.,

Syll. fung. (Abellini) 1 : 239 (1882); *Pleurage australis* (Speg.) Kuntze, Rev. gen. pl. (Leipzig), 3, (2) : 505 (1898).

Исследованные образцы: Одинц., ЗБС, берег р. Москва у дер. Луцыно, 14-й квартал заказника, поле у дер. Шарапово, на помете коровы, зайца, лося.

Распространение в России: Краснодарский, Ставропольский край, Курская обл., на помете коровы, лошади.

Podospora communis (Speg.) Niessl, Hedwigia, 22 : 156 (1883). **Syn.:** *Hypocopra communis* Speg., Anal. Soc. cienc. argent., 10 : 14 (1880); *Sordaria vestita* (Zopf) Sacc. et D. Sacc., Syll. fung. (Abellini), 1 : 231 (1882); *Pleurage communis* (Speg.) Kuntze., Rev. Gen. Pl., 3 (3) : 505 (1898).

Исследованные образцы: Одинц., ЗБС, пойма р. Москва, на помете коровы, лошади.

Распространение в России: Курская, Ростовская области, на помете коровы, лошади.

Podospora decipiens (G. Winter ex Fuckel) Niessl, Hedwigia, 22 : 156 (1883). **Syn.:** *Sordaria decipiens* G. Winter, Abh. naturforsch. Ges. Halle 13 (1) : 28, (1873); *Pleurage decipiens* (G. Winter ex Fuckel) Kuntze, Rev. gen. pl. (Leipzig), 3, 2 : 505 (1898).

Исследованные образцы: Одинц., ЗБС, с. Каринское, корова, окр. дер. Луцыно, окр. пос. Верхн. Посад, окр. дер. Волково, на помете коровы, козы, верблюда.

Распространение в России: Брянская, Смоленская, Мурманская., Курская, Орловская, Тверская, Ростовская области, Ставропольский край, Республика Марий Эл, корова, на помете коровы, козы, лошади, зайца.

Podospora fimicola Ces. ex Mussat in Saccardo, Syll. fung. (Abellini), 15 : 299 (1900).

Исследованные образцы: Одинц., ЗБС, луг на берегу р. Москва, окрестности дер. Волково, с. Каринское, на помете коровы, козы, лошади, верблюда.

Распространение в России: Ставропольский край, окрестности г. Кисловодск, пос. Нарзанский, на помете коровы, козы, овцы.

Podospora fimiseda (Ces. et de Not) Niessl, Hedwigia, 22 : 156 (1883). **Syn.:** *Sordaria fimiseda* Ces. et de Not., Comm. Soc. cryttol. Ital. 1 (4) : 226 (1863); *Cercophora fimiseda* (Ces. et de Not.) Fuckel, Jb. Nass. Ver. Naturk., 23–24 : 244 (1870); *Pleurage fimiseda* (Ces. et de Not.) Griffiths, Mem. Torrey Bot. Club, 11 : 69 (1901).

Исследованные образцы: Одинц., ЗБС, луг на берегу р. Москва, дер. Луцыно, пос. Шихово, дер. Волково, на помете коровы, козы, лошади, верблюда, зайца.

Распространение в России: Брянская обл., Краснодарский, Ставропольский край, на помете коровы, козы, лошади.

Podospora immersa (R. Stratton) Cain, Can. J. Bot., 40 : 460 (1962).

Исследованные образцы: Одинц., ЗБС.

Распространение в России: Краснодарский край, Сочи, с. Барановка, на помете коровы.

Podospora longicollis (L. M. Ames) S. H. Mirza et Cain, Can. J. Bot., 47 (12) : 2028 (1969). **Syn.:** *Schizothecium longicolle* L. M. Ames, Sydowia, 5 (1–2) : 121 (1951); *Pleurage longicollis* L. M. Ames, Persoonia, 2 (3) : 312 (1962).

Исследованные образцы: Одинц., ЗБС, поле в окрестностях дер. Волково, в лесу у пионерского лагеря МГУ, на помете козы.

Распространение в России: г. Санкт-Петербург, зоопарк, на помете верблюда.

Podospora myriasporea (M. Cr. et H. Cr.) Niessl, Hedwigia, 22 : 156 (1883). **Syn.:** *Philocopra myriasporea* (M. Cr. et H. Cr.) Sacc., Syll. fung. (Abellini), 1 : 251 (1882); *Pleurage myriasporea* (M. Cr. et H. Cr.) Kuntze, Rev. gen. pl., 3 (3) : 505 (1889).

Исследованные образцы: Одинц., ЗБС, поле у дер. Луцыно, с. Каринское, окрестности дер. Волково, на помете коровы, овцы, козы, лошади.

Распространение в России: Оренбургская обл., на помете коровы.

Podospora pauciseta (Ces.) Traverso, Fl. ital. crypt., Fungi 2 (2) : 43 (1907). **Syn.:** *Podospora anserina* (Rabenh.) Niessl, Hedwigia, 22 : 156 (1883); *Sordaria anserina* (Rabenh.) G. Winter, Abh. Nat. Ges. Halle 13 (1) : 35 (1873); *Sphaeria pauciseta* Ces., Bot. Ztg. 10 : 396 (1852).

Исследованные образцы: Одинц., ЗБС, окрестности дер. Шихово, у ж.-д. моста, дер. Волково, Ландышевая тропа, Шараповское болото, на помете коровы, козы, лося, зайца, верблюда.

Распространение в России: Брянская, Курская, Ростовская, Псковская, Пермская (зоопарк), Рязанская, Тверская, Мурманская области; Краснодарский, Ставропольский край, г. Санкт-Петербург (зоопарк), ББС МГУ, г. Ярославль, Республика Башкортостан, на помете лошади, коровы, овцы, кролика, козы, козла винторогого, лося, зайца, гуся, верблюда, кенгуру.

Podospora pleiospora (G. Winter) Niessl, Hedwigia, 22 : 156 (1883). **Syn.:** *Philocopra pleiospora* (G. Winter) Sacc, Syll. fung. (Abellini), 1 : 249 (1882); *Pleuage pleiospora* (G. Winter) Kuntze, Rev. gen. fung., 3 (3) : 505 (1898).

Исследованные образцы: Одинц., окрестности ЗБС, дер. Луцыно, пойма р. Москва, дер. Волково, в лесу у пионерского лагеря МГУ, Дятлова тропа, обочина шоссе у дач на Волковском поле, Мытищ., пос. Мичури-

нец, на помете козы, коровы, лошади, лося, верюлюда.

Распространение в России: Тульская обл., г. Ростов, на помете козы, коровы, овцы, оленя пятнистого.

Podospora setosa (G. Winter) Niessl, Hedwigia, 22 : 156 (1883). **Syn.:** *Philocopra setosa* (G. Winter) Sacc., Syll. fung. (Abellini), 1 : 249 (1882); *Pleurage setosa* (G. Winter) Kuntze, Rev. gen. pl., 3 (2) : 505 (1898).

Исследованные образцы: Одинц., ЗБС, поле у дер. Шарاپово, Верхние Дачи, дер. Волково, Бронниц., г. Бронницы, ПТЗ, на помете коровы, козы, зайца, курицы, верблюда, черепахи степной.

Распространение в России: Курская, Тульская, Рязанская, Смоленская, Орловская, Пермская (зоопарк), Липецкая, Белгородская области, г. Санкт-Петербург (зоопарк), ОГЗ, Ставропольский, Краснодарский край, Республика Марий Эл, Карачаево-Черкесский АО, г. Ярославль, на помете козули, коровы, козы, овцы, дикобраза, лося, зубра, оленя водяного, лани, кулана, осла, уриала, пони шотландского, гуанако, оленя Давида, жирафа, нильгау, козы камерунской, козла сибирского, серны, тура, кролика.

Schizothecium aloides (Fuckel) N. Lundq. Symb. bot. upsal., 20 (no. 1) : 253 (1972) **Syn.:** *Sordaria aloides* Fuckel, Jb. Nass. Ver. Nat., 27–28 : 43. 1873; *Sordaria curvula* De Bary var. *aloides* (Fuckel) Winter, Abh. Nat. Ges. Halle, 13 (1) : 102. 1873; *Podospora aloides* (Fuckel) Mirza et Cain, Can. J. Bot., 47 : 2004 (1969).

Schizothecium conicum (Fuckel) N. Lundq., Symb. bot. upsal. 20 (no. 1) : 253 (1972). **Syn.:** *Podospora curvula* (de Bary) Niessl, Hedwigia, 22 : 156 (1883); *Sordaria curvula* de Bary var. *coronata* G. Winter, Bot. Ztg., 13 (1) : 102 (1873).

Исследованные образцы: Одинц., ЗБС, с. Каринское, берег р. Москва у дер. Луцыно, окрестности пос. Верхний Посад, Дятлова тропа, поле, окрестности дер. Волково, пос. Шихово, г. Москва, зоопарк, Бронниц., ст. Бронницы, Мытищ., ст. Луговая, на помете коровы, козы, лошади, свинки морской, верблюда, зубра, слона.

Распространение в России: Краснодарский, Ставропольский край, Калмыкия, Брянская, Курская, Смоленская, Ростовская, Тверская, Тульская, Мурманская области, ЦЧЗ, Республика Марий Эл, Коми, Соловки, на помете лошади, коровы, овцы, козы, зайца-толая.

Семейство Sordariaceae

Gelasinospora calospora (Mouton) C. Moreau et Moreau, Rev. Mycol., Paris, 14 (Suppl. Colon. no 2) : 53 (1949). **Syn.:** *Gelasinospora adjuncta* Cain, Can. J. Res., Sect. C 28 (5) : 568 (1950); *Neurospora calospora* (Mouton) Dania Garcia, Stchigel et Guarro in Garcia, Stchigel, Cano et Hawksworth, Mycol. Res. 108 (10) : 1125 (2004).

Исследованные образцы: Одинц., ЗБС, с. Каринское, на помете коровы.

Распространение в России: Калужская обл., на помете лося.

Sordaria alcina N. Lundq., Symb. bot. upsal., 20 (no. 1) : 326 (1972).

Исследованные образцы: Одинц., ЗБС, на помете лося, коровы.

Распространение в России: Республика Марий Эл, на помете лося.

Sordaria fimicola (Roberge ex Desm.) Ces. et de Not., Comm. Soc. cryttog. Ital. 1 (4) : 226 (1863). **Syn.:** *Sphaeria fimicola* Rob. ex Desm., Annals. Sci. Nat., Sér. 3, Bot., 11 (2) : 339 (1849); *Hypocopra fimicola* (Rob.) Sacc., Syll. Fung. (Abellini), 1 : 240 (1882); *Fimetaria fimicola* (Roberge ex Desm.) Griffiths et Seaver, N. Amer. Fl. (New York), 3 (1) : 66 (1910).

Исследованные образцы: Солнечногор., дер. Вельево, Одинц., ЗБС (вольера), дер. Волково, пойма р. Москва, окрестности дер. Шарापово, Серпух. р-н, ПТЗ, на помете коровы, козы, лошади, кабана, кролика, верблюда, рябчика, лося, бурундука, оленя.

Распространение в России: Псковская, Ростовская, Калужская, Смоленская, Кировская, Тверская, Орловская, Липецкая области, Краснодарский край, Карачаево-Черкесский АО, г. Санкт-Петербург (зоопарк), ОГЗ., на помете кабана, лошади, оленя, зубра, медведя.

Sordaria humana (Fuckel) G. Winter, Rabenh., Krypt.-Fl. Ed. 2. (Leipzig) 1.2:166 (1885). **Syn.:** *Hypocopra humana* (Fuckel) Fuckel, Jb. Nass., Ver. Naturk. 23–24 : 241 (1870) [1860–1870]; *Pleurage humana* (Fuckel) Kuntze, Rev. gen. pl., 3, 3 : 505 (1898); *Fimetaria humana* (Fuckel) Griffiths et Seaver, N. Amer. Fl., 3, (1) : 67 (1910).

Исследованные образцы: Одинц., ЗБС, берег р. Москва, поле у дер. Волково, окрестности дер. Шарापово, окрестности дер. Волково, Волковская дорога; Серпухов., ПТЗ, г. Серпухов, на помете коровы, лошади, козы, кролика, свинки морской козули.

Распространение в России: Калужская, Рязанская, Тульская, Пермская, Челябинская области, Краснодарский, Ставропольский край, г. Москва, на помете коровы, лося, козы, свиньи, кулана, свинки морской.

Sordaria lappae Potebnia, Annls Mycol., 5 : 13 (1907) et Trav. Soc. Nzt. Univ. Imp. Kharkov, 41 : 249 (1907). **Syn.:** *Hypocopra fimicola* var. *felina* Spég., Ann. Mus. Nac. Buenos Aires, 19: 341. (1909).

Исследованные образцы: Одинц., ЗБС, дер. Луцыно, 43-й км Старокалужского шоссе, ст. Жаворонки, на помете коровы, лошади, зайца, лося, кролика.

Распространение в России: Псковская, Ростовская, Калужская, Рязанская, Пермская, Тверская области,

Ставропольский, Краснодарский край, Карачаево-Черкесский АО, г. Геленджик, Республика Марий Эл, на помете лося, оленя пятнистого, лошади, козы дикобраза, кабана, волка.

Sordaria macrospora Auersw., Hedwigia, 5 (12) : 192 (1866). **Syn.:** *Pleurage macrospora* (Auersw.) Kuntze, Rev. gen. pl., 3, 3 : 505 (1898); *Fimetaria macrospora* (Auersw.) Griffiths. et Seaver, N. Am. Fl., 3 (1) : 66 (1910).

Исследованные образцы: Одинц., ЗБС, берег р. Москва у с. Каринское, поле у дер. Волково, пос. Шихово, поле у дер. Луцыно, на помете коровы, лошади, козы.

Распространение в России: Ростовская обл., Калмыкия, Ставропольский край, на помете коровы, лошади, зайца, зайца-толая.

Sordaria superba de Not., Comm. Soc. crittog. Ital. 2 (3) : 479 (1867). **Syn.:** *Hypocopa superba* (de Not.) Sacc., Syll. fung. (Abellini), 1 : 241 (1882); *Pleurage superba* (de Not) Kuntze, Rev. gen. pl., 3, 3 505 (1898).

Исследованные образцы: Одинц., ЗБС, луг в пойме р. Москва, с. Каринское, поле у дер. Луцыно, на помете коровы, козы, овцы.

Распространение в России: Пермская обл., биостанция Верхняя Кважва, на помете коровы, лося.

Класс Loculoascomycetes

Порядок Pleosporales

Семейство Sporormiaceae

Sporormiella australis (Speg.) S. I. Ahmed et Cain, Can. J. Bot. 50 (3) : 434 (1972). **Syn.:** *Sporormia australis* Speg., Fungi Patagoniae, no. 141 (1887); *Sporormia intermedia* Auersw. var. *lagopina* Bres., Malpighia, 11 (1-3) : 52 (1897); *Sporormia lagopina* (Bres.) Bisby et E.W.Mason, Trans. Br. mycol. Soc. 24 (2) : 188 (1940).

Исследованные образцы: Одинц., дер. Шарапово; Серпух., ПТЗ, на помете коровы, оленя.

Распространение в России: Курская обл., Ставропольский край, на помете коровы.

Sporormiella cymatomera S. I. Ahmed et Cain, Can. J. Bot., 50 (3) : 438 (1972). **Syn.:** *Preussia cymatomera* (S. I. Ahmed et Cain) Soláns, Bol. Soc. Micol.Castell. 9 : 32 (1985) [1984].

Исследованные образцы: Одинц., ЗБС, луг в пойме р. Москва, пос. Шихово, на помете козы.

Распространение в России: Курская обл., на помете коровы, овцы.

Sporormiella intermedia (Auersw.) S. I. Ahmed et Cain ex Kobayashi in Kobayashi, Hiratsuka, Otani, Tubaki, Udagawa et Soneda, Bull. nat. Sci. Mus. Tokyo,

12 : 339 (1969). **Syn.:** *Sporormia intermedia* Auersw., Hedwigia, 7 : 67 (1868); *Preussia intermedia* Auersw., Hedwigia, 7 : 67 (1868).

Исследованные образцы: Одинц., ЗБС, на помете зайца.

Распространение в России: окрестности г. Ростов, Калужская, Курская, Смоленская области, Калмыкия, Ставропольский край, на помете коровы, зайца, зайца-толая, оленя пятнистого.

Sporormiella lageniformis (Fuckel) S. I. Ahmed et Cain Can. J. Bot., 50 (3) : 446 (1972). **Syn.:** *Preussia lageniformis* (Fuckel) Valldos et Guarro, Boln. Soc. Micol. Madrid, 14 : 92 (1990) [1989]; *Preussia ambigua* (Niessl) S. Ahmad, Monogr. Biol. Soc. Pakistan, 8 : 47 (1979) [1978]; *Sporormia lageniformis* Fuckel, Jb. nassau Verh. Naturk., 23–24 (1870) [1869–1870].

Исследованные образцы: Одинц., ЗБС, Дятлова тропа, окрестности дер. Гигирево, на помете зайца, лошади.

Sporormiella leporina (Fuckel) S. I. Ahmed et Cain, Can. J. Bot., 50 (3) : 447 (1972). **Syn.:** *Preussia leporina* (Niessl) Arx, Proc. K. Ned. Akad. Wet. Ser C, Biol. Med. Sci., 76 (3) : 294 (1973); *Sporormia leporina* Niessl, Öst. bot. Z., 28 : 44 (1878).

Исследованные образцы: Одинц., ЗБС, 14-й и 26-й кварталы заказника, на помете рябчика.

Распространение в России: Мурман., на помете глухаря.

Sporormiella minima (Auersw.) S. I. Ahmed et Cain in Ahmed et Asad, Pakist. scient. ind. Res. 12 (3) : 241 (1970). **Syn.:** *Sporormia minima* Auersw., Hedwigia, 7 : 66 (1868); *Preussia minima* (Auersw.) Arx, Proc. K. Ned. Akad. Wet., Ser. C, Biol. Med. Sci/ 76 (3) : 294 (1973); *Sporormiopsis minima* (Auersw.) Breton et Faurel, Bul. trimestr. Soc. mycol. Fr. 80 : 257 (1964).

Исследованные образцы: Одинц., ЗБС, пос. Шихово, Ландышева тропа, поле у дер. Волково, окрестности дер. Шарапово, 27-й квартал; Можайск., пос. Красновидово, Бронниц., окрестности г. Бронницы, на помете лошади, козы, коровы, козы.

Распространение в России: Смоленская, Тульская, Курская, Тверская, Вологодская, Кировская, Пермская, Ростовская области; Ставропольский, Краснодарский край, Калмыкия, Республика Марий Эл, на помете коровы, лося, глухаря, сайгака, зайца, куницы, рябчика, улара.

Sporormiella muskokensis (Cain) S. I. Ahmed et Cain, Can. J. Bot., 50 (3) : 451 (1972). **Syn.:** *Sporormia muskokensis* Cain, Univ. Toronto Stud., Biol. Ser., No. 38 : 96 (1934).

Исследованные образцы: Одинц., ЗБС, вольера, на помете пищухи даурской.

Семейство Phaeotrichiaceae

Trichodelitschia bisporula (P. Crouan et H. Crouan) Munk, Dansk. Bot. Arkiv, 15, (no. 2) : 109 (1953). **Syn.:** *Hormospora bisporula* P. Crouan et H. Crouan, Florule Finistère : 21 (1867); *Delitschia bisporula* (P. Crouan et H. Crouan) E.C. Hansen, Vidensk. Meddel. nat.-hist. Foren., : 107 (1877); *Sordaria bisporula* (P. Crouan et H. Crouan) Cooke et Plowr., Grevillea, 7 : 86 (1879).

Исследованные материалы: Одинц., ЗБС, луг в пойме р. Москва, дер. Луцыно, с. Каринское, поле у дер. Волково, дер. Гигирево, на помете коровы, верблюда, рябчика, козы, овцы, зайца, лося.

Распространение в России: Курская, Мурманская, Псковская области, Республика Марий Эл, Калмыкия, на помете коровы, тетерева, рябчика, лося, зайца, зайца-толая.

На территории ЗБС МГУ Одинцовского р-на, ее окрестностей и в других районах Московской обл. было выявлено 39 видов, принадлежащих к 11 родам, 2 классам (Ascomycetes, Loculoascomycetes), 2 порядкам (Sphaeriales, Pleosporales) и 4 семействам (Microascaceae, Coniochaetaceae, Sordariaceae,

Sporogmiaceae) копротрофных перитециальных и перитециоидных аскомицетов.

На территории европейской части России к настоящему времени обнаружено 44 вида, 12 родов, 6 семейств копротрофных пиреномицетов и локулоаскомицетов. Все найденные виды, за исключением *Sordaria macrospora* и *Kernia nitida*, отмечены впервые на территории бывшего СССР.

Обнаруженные виды широко распространены в России (Прохоров, Армения, 2001, 2003а, 2003б, 2003в; Прохоров, Сорокина, 2005) и разных странах мира (Lundquist, 1972).

Наибольшее видовое разнообразие было отмечено на образцах помета лошади, коровы, козы, лося. Для 27 видов грибов отмечены животные, на помете которых они ранее не были зарегистрированы. Большинство обнаруженных видов обладают достаточно высокой толерантностью по отношению к другим видам пиреномицетов и локулоаскомицетов за исключением грибов рода *Chaetomium*, которые довольно сильно подавляют рост других копротрофных пиреномицетов. Заметных различий видового состава копротрофов на образцах летнего и зимнего помета животных не установлено.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Прохоров В.П., Армения Н.Л. Перитециоидные копротрофные аскомицеты европейской части России // Бюл. МОИП. 2001. Т. 106. Вып. 2. С. 78–82
- Прохоров В.П., Армения Н.Л. Виды рода *Podospora* Ces. (Sordariales : Pyrenomycetes) в европейской части России. // Бюл. МОИП. 2003а. Т. 108. Вып. 3. С. 51–58.
- Прохоров В.П., Армения Н.Л. Виды р. *Sporormiella*, впервые зарегистрированные в России // Микол. и фитопатол. 2003б. Т. 37. № 2. С. 27–35.

- Прохоров В.П., Армения Н.Л. Род *Sordaria* в России и некоторых сопредельных странах // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. 2003в. С. 47–52.
- Прохоров В.П., Армения Н.Л. Копротрофные перитециоидные аскомицеты на территории заказника ЗБС и его окрестностей // Тр. ЗБС. 2004. Т. 4. С. 55–66.
- Lundquist N. Nordic Sordariaceae s. lat // Symbolae Botanicae Upsallenses XX. 1972. 374 p.

Поступила в редакцию 14.12.12

COPROPHILOUS PERITHECIOIDES ASCOMYCETES FROM ZVENIGOROD BIOLOGICAL STATION AND MOSCOW DISTRICT

V. P. Prokhorov

There are 39 species from 11 genera of coprophilous ascomyceteas, perteneded to 2 class Ascomycetes and Loculoascomecetes, 2 orders (Sphaeriales and Pleosporales and 4 families (Microascaceae, Coniochaetaceae, Sordariaceae, Sporormiaceae) found on specimens of animal dung which were collected at territory of Zvenigorod Biological Station and on Moscow district. More diversity of fungi on dung specimens of cow, horse, goat and elk were found. The differences of species composition between winter and summer specimens no were found. Different species of coprophilous fungi on dung specimen developed simultaneously.

Key words: Ascomycetes, coprophilous fungi, distribution, Moscow district.

Сведения об авторе: Прохоров Владимир Петрович – проф. кафедры микологии и альгологии биологического ф-та МГУ, докт. биол. наук (prokhorovvp@mail.ru).

УДК 581.446.2

РАЗВИТИЕ В ОНТОГЕНЕЗЕ ПОДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ РАСТЕНИЙ *AGRIMONIA EUPATORIA* L. И *AGRIMONIA PILOSA* LEDEB.

Куликова М.В.

Рассмотрено строение корневищ и корневых систем растений двух видов рода *Agrimonia* (семейство Rosaceae): *Agrimonia eupatoria* L. (репешок обыкновенный) и *Agrimonia pilosa* Ledeb. (репешок волосистый). Установлены сроки и типы заложения почек возобновления, проведено сравнение этих параметров у природных экземпляров и выращенных в выровненных условиях культуры. Полученные данные дополняют внутривидовую характеристику растений, а также позволяют учитывать особенности онтогенеза при выращивании в культуре видов, перспективных для получения лекарственного сырья.

Ключевые слова: лекарственные растения, репешок обыкновенный *Agrimonia eupatoria* L., репешок волосистый *Agrimonia pilosa* Ledeb., почки возобновления, онтогенез, корневище.

В последнее время в России и за рубежом возрастает интерес к поиску и введению в культуру новых лекарственных растений. Одной из перспективных групп в целях получения ценного лекарственного сырья является род *Agrimonia*.

Agrimonia eupatoria (репешок обыкновенный) содержит в надземной части флавоноиды, дубильные вещества, эфирное масло, гликозиды, минеральные соли, горечи, следы алкалоидов, витамины (Сагг и др., 1987; Дрозд и др., 1983). Это растение включено в фармакопеи стран Европы и Северной Америки (Duke, 1986; European pharmacopoeia, 1980), в Российской Федерации используется в народной медицине и в качестве биологически активной добавки (Государственный реестр лекарственных средств, 2013). Современные методы анализа показывают, что трава репешка обыкновенного может применяться в медицинской практике в качестве источника желчегонных, гепатопротекторных, антиоксидантных, капилляроукрепляющих, ангиопротекторных, противовоспалительных, диуретических, противоязвенных, спазмолитических и других средств, обнаружено также противоопухолевое действие экстракта (Куркина, 2010; Лесовая, 2010; Ghaima K.K., 2013; Ivanova D. et al., 2011; Copland A. и др., 2003).

Agrimonia pilosa (репешок волосистый), как и весь род в целом, представляет интерес с точки зрения медицины (Skalicky et al., 1968). Надземная часть растения используется в качестве анальгезирующего, противовоспалительного, кардиотонического, про-

тивоопухолевого средства (Miyamoto K. et al., 1987; Jung CH et al., 2010), а также для понижения уровня сахара в крови, как источник фитоэстрогенов (Young Min Lee et al., 2012).

Репешок обыкновенный (*A. eupatoria*) и репешок волосистый (*A. pilosa*) – многолетние травянистые растения. Они имеют короткое гомогенное корневище, которое ветвится с 3-го года жизни растения. Междоузлия на корневище короткие, ежегодные приросты сохраняются несколько сезонов. Почки возобновления закладываются обычно на вершине корневища, в результате чего последнее формируется в восходящем направлении. Корневище располагается у поверхности почвы и со временем обнажается, если не переходит в подстилку (Румянцев, 1980; Серебряков и др., 1965; Kline G.J. et al., 2000, 2008). Ранее в научной литературе был описан онтогенез репешка обыкновенного в природных популяциях (Теренььева и др., 2000). В данной статье проведен анализ изменений подземных органов растений в процессе онтогенеза, как в культуре, так и в природных популяциях.

Цель настоящего исследования – изучение органов вегетативного размножения и способов возобновления; наращивание надземной части растений *A. eupatoria* и *A. pilosa* в природных условиях и при выращивании в культуре. Перекрытие ареалов, сходные морфологические признаки и экологические характеристики позволяют провести сравнительный анализ подземной части растений рассмотренных видов.

Материалы и методы

Исследования проводили в 2009–2011 гг. Место сбора – Московская обл., Истринский р-н, левый берег р. Истра близ дер. Зеленково. Растения взяты из природных биотопов: суходольный разнотравный луг и смешанный лес с преобладанием *Pinus silvestris* L. *Betula pendula* Roth.

Почвы в районе исследования дерново-подзолистые (Почвенная карта Московской области, 1989). Среднегодовая температура 3,8°C, средняя температура января и июля соответственно –10,4 и +17,5°C (СНИП 23-01-99. Средняя месячная и годовая температура воздуха, °С. РФ). Среднегодовое количество осадков 450–650 мм (Минин, 2001).

Экспериментальную работу по выращиванию в культуре проводили на опытном участке Государственного биологического музея им. К.А. Тимирязева в период 1997–2000 гг. Семенной материал *A. eupatoria* получен с делянок Всесоюзного института лекарственных растений, *A. pilosa* – с участка лекарственных растений Государственного ботанического сада Российской академии наук (ГБС РАН). На экспериментальном участке почва супесчаная (рН 6,5), содержание гумуса 7,44% (результаты анализа, проведенного в лаборатории ГБС РАН).

В процессе работы изучены и описаны подземные органы растений репешка обыкновенного и репешка волосистого, находящихся в разных возрастных состояниях. Проведены подсчет и измерение почек возобновления, описана структура корневищ и корневых систем. Данные по строению и развитию подземных органов растений репешка обыкновенного и репешка волосистого при выращивании в культуре (в течение первых трех лет жизни) получены в процессе работы автора над диссертацией (Куликова, 2001).

Для изучения развития в онтогенезе подземных органов растений двух видов рода *Agrimonia* были проанализированы морфологические признаки 70 растений с экспериментального участка и 50 экз. растений каждого вида природных популяций. При этом использовали метод исследования проб (Майсурадзе и др., 1984), выкапывая растения из грунта в три этапа: 1–5 июня, 10–15 июля, 25–30 августа. Выделение онтогенетических состояний было сделано на основе критериев выделения возрастных состояний Т.А. Работнова (1950) с дополнениями Л.А. Жуковой (1995). При описании изменений в процессе онтогенеза морфологии побеговых и корневых систем опирались на методы, разработанные И.Г. Серебряковым (1965), дополненные А.Е. Васильевым и др. (1988), Г.П. Рысиной (1973).

Результаты и их обсуждение

У всходов репешка обыкновенного имеется выраженный главный корень (рис. 1) – белый, тонкий, несущий в верхней своей части 2–4 боковых корня (длина корней приведена в таблице).

Ювенильные растения представлены розеточным побегом. Параллельно с надземной частью идет развитие корневой системы. Наблюдается обильное образование боковых корней II–III порядков (рис. 1).

Подземные органы иматурных и виргинильных растений сходны по строению. Корневая система приобретает коричнево-бурую окраску, характерную для взрослых экземпляров. Главный корень хорошо выделяется в системе корней. Боковые корни в количестве 5–10 хорошо развиты. К концу вегетационного сезона у молодых растений закладывается одна почка возобновления (две почки закладываются не более чем у 2% растений) (рис. 1). При выращивании растений в культуре у виргинильных особей одна почка возобновления закладывается в 70% случаев, две – в 16%, остальные 14% экземпляров имеют три-четыре почки.

У молодого генеративного растения формируется короткое (1–2 см) вертикальное темно-коричневое корневище, на котором образуются 3–5 придаточных

Длина корней (см) у растений *A. eupatoria* и *A. pilosa* в разных возрастных состояниях

Возрастное состояние	<i>A. eupatoria</i>	<i>A. pilosa</i>
Всходы	2,3±0,37	2,5±0,25
j	3,7±0,61	4,1±0,50
im и v	11,3±2,06	12,1±1,94
g ₁ –g ₂	23,6±2,47	28,0±2,55
g ₃	23,6±2,47	28,0±2,55
s–ss	18,5±1,78	23,4±2,20

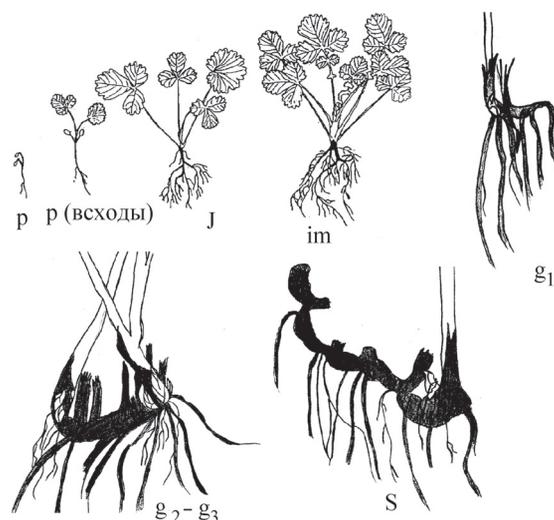


Рис. 1. Развитие в онтогенезе подземных органов у растений *Agrimonia eupatoria*

корней (рис. 1), часть из которых ветвятся до II порядка. Главный корень отмирает. В молодом генеративном состоянии становление короткорневищной биоморфы завершается, и она сохраняется до конца онтогенеза.

В начале июня на вершине корневища у основания побегов текущего года закладываются одна, реже две, почки возобновления.

В культуре на втором году вегетации у молодых генеративных растений репешка обыкновенного закладываются 1–8 (в среднем $4,0 \pm 1,71$) почек возобновления, у репешка волосистого закладываются 1–12 (в среднем $5,3 \pm 2,69$) почек. При этом у обоих видов 66% растений формируют 3–5 почек.

У средневозрастных генеративных растений репешка обыкновенного корневище разрастается в толщину и достигает в диаметре 1,0–1,5 см, ежегодные приросты в длину составляют $1,50 \pm 0,40$ см. У репешка волосистого диаметр корневища 0,8 см, ежегодные приросты в длину составляют $1,15 \pm 0,35$ см. Корневая система состоит из молодых придаточных корней, образованных в текущем вегетационном сезоне, и старых придаточных корней, которые сохраняются на корневище до 5–6 (реже 10) лет. На корневище хорошо заметны границы между ежегодными приростами в виде перетяжек. Сохраняются остатки побегов прошлых лет (рис. 1).

В этом возрастном состоянии у растений обоих видов у основания каждого побега закладываются 1–4 почки возобновления, при этом у 60% побегов закладываются 2 почки.

При сравнении подземных органов средневозрастных генеративных растений двух видов было отмечено, что у репешка обыкновенного корневище крупнее в диаметре; придаточные корни толстые шнуровидные, длиннее в среднем на 5 см. У репешка волосистого придаточные корни образуются в большем количестве, ветвление корней до II–III порядка.

В условиях культуры на третьем году вегетации у средневозрастных растений на корневище формируются почки возобновления: 5–10 (в среднем $7,4 \pm 1,5$) у репешка обыкновенного и 7–14 (в среднем $10,2 \pm 1,91$) у репешка волосистого. Таким образом, у основания каждого побега текущего года закладываются в среднем по 2 почки возобновления.

У старых генеративных растений корневище приобретает темно-бурую, почти черную окраску. Корневище начинает разрушаться, на нем видны приросты лишь 4–5 прошлых лет и остатки надземных побегов. Длина корней остается прежней, как у средневозрастных генеративных побегов. Корневая система представлена в основном старыми придаточными

корнями и тремя-четырьмя неветвящимися корнями текущего года. Почки возобновления закладываются по одной у основания побегов текущего года (рис. 1).

У субсенильных и сенильных растений корневище почти разрушено, легко ломается при незначительном изгибе. На срезе сердцевина корневища имеет коричневый цвет. Оно представлено приростами двух-трех прошлых лет и несет рубцы от побегов и листьев. Корневая система состоит из старых придаточных корней. Почки возобновления закладываются по одной (рис. 1). Отсутствие почек говорит об отмирании растения. Интересен тот факт, что у растений репешка обыкновенного к образованию побегов на следующий год переходят все почки возобновления. Лишь у некоторых экземпляров единичные почки сохраняются на корневище до 3–6 лет (рис. 2). У репешка волосистого почки возобновления на приростах прошлых лет обнаружены не были.

Ветвление корневища у растений рассмотренных видов начинается не ранее 3-го года жизни, в средневозрастном генеративном состоянии. Нами были обнаружены экземпляры, чей возраст был не менее 14 лет, при этом корневище не ветвилось (рис. 2). Такие особи составляют 5% от общего числа изученных нами растений. Определить точный абсолютный возраст отдельных экземпляров рассмотренных видов чрезвычайно трудно. Начиная с возраста 5–6 лет, корневища могут разрушаться. Таким образом, происходит вегетативное размножение растений. При этом группа растений может быть представлена куртиной надземных побегов, которые либо принадлежат одной особи, либо образованы несколькими экземплярами растений, произрастающими рядом. Почка возобновления у растений обоих видов закладывается на корневище у основания побегов текущего года в первых числах июня. У основания почек отрастают молодые придаточные корни белого цвета, темнеющие к концу вегетационного сезона. В конце августа длина почек

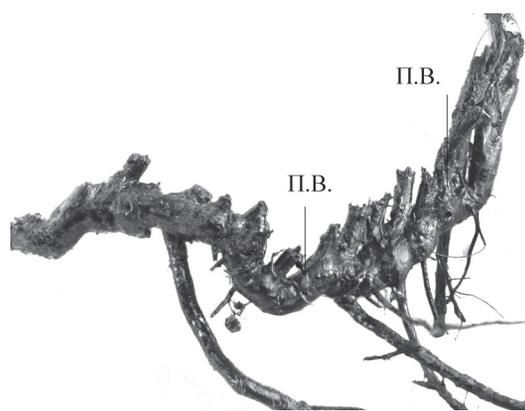


Рис. 2. Почки возобновления на неветвящемся корневище *Agrimonia eupatoria*

достигает 0,3–1,2 см у растений репешка обыкновенного и 0,5–2,5 см у репешка волосистого. Почка возобновления двух видов отличаются не только размерами, но и формой. У репешка обыкновенного форма почек становится каплевидной (рис. 3), почечные чешуи приобретают светло-коричневую окраску. У репешка волосистого выражен прирост корневища текущего года с молодыми придаточными корнями. Эти структуры имеют молочно-белую окраску, так же как и почки. Почки возобновления восходящие, стреловидной формы с заостренной верхушкой (рис. 4).

К концу вегетационного сезона у основания одного побега может быть несколько почек возобновления, заложенных в разное время и отличающихся по размерам. Располагаются они также у основания вегетирующего побега либо на одном уровне с первой более крупной почкой, но с разных сторон, либо на одной стороне, но на разном уровне (рис. 3, 4). Более крупная почка на следующий год дает начало генеративному побегу максимальной высоты и ветвления. Из остальных почек в дальнейшем будут формироваться либо генеративные побеги меньшего размера, либо вегетативные побеги. В конце лета – начале осени при благо-



Рис. 3. Почки возобновления на корневище средневозрастного генеративного растения *A. eupatoria*



Рис. 4. Почки возобновления на корневище средневозрастного генеративного растения *A. pilosa* (п. в. – почки возобновления)

приятных погодных условиях у репешка волосистого можно наблюдать рост почек возобновления с формированием зеленых зачатков листьев.

Растения рассмотренных нами видов отличаются по размерам корневищ и корневых систем, а также по форме и размерам почек возобновления. У репешка волосистого закладывается больше почек возобновления, следовательно, формируется большее число генеративных побегов. Эти данные дополняют характеристику видов и позволяют определять растения в отсутствие надземной части, что важно, например, при вегетативном размножении.

При выращивании в культуре увеличивается число почек возобновления, и как следствие, число надземных побегов, что особенно важно для вида, у которого в медицинских целях используется надземная часть.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильев А.Е., Воронин Н.С., Еленевский А.Г., Серебрякова Т.И. Ботаника, морфология и анатомия растений. М., 1988. 480 с.
 Государственный реестр лекарственных средств. М., 2013. <http://grls.rosminzdrav.ru/GRLS.aspx>
 Дрозд Г.А., Явлинская С.Ф., Иноземцева Т.И. Фитохимические исследования *Agrimonia eupatoria* // Химия природных соединений. 1983. № 1. С. 106.
 Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 224 с.
 Куликова М.В. Лекарственные растения Московской области: интродукционные, экологические и образовательные

аспекты. Дис. ... канд. биол. наук. М., 2001. 175 с.
 Куркина А.В. Методика количественного определения суммы флавоноидов в траве репешка аптечного // Хим.-фарм. журн. 2010. Т. 44. № 12. С. 88–91.
 Лесовая Ж.С. Разработка методики стандартизации травы репешка обыкновенного *Agrimonia eupatoria* по флавоноидам / Ж.С. Лесовая, Д.И. Писарев, О.О. Новиков // Науч. вестн. БелГУ. Сер. Медицина. Фармация. 2010. № 22. Вып. 12/2. С. 150–154.
 Майсурадзе Н.И. и др. Методика исследований при интродукции лекарственных растений // Лекарственное растениеводство. Обзор, информ. М., 1984. № 3. 32 с.

- Минин А.А. Фенология Русской равнины: материалы и обобщения. М., 2000. 160 с.
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. бот. ин-та АН СССР. 1950. Сер. 3. Вып. 6. С. 7–204.
- Румянцев С.Д. Систематика, распространение и внутривидовая изменчивость видов рода *Agrimonia*: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1989. 160 с.
- Рысина Г.П. Ранние этапы онтогенеза лесных травянистых растений Подмосковья. М., 1973. 216 с.
- Серебряков И.Г., Серебрякова Т.И. О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1965. Т. 70. Вып. 2. С. 67–81.
- Серебряков И.Г., Серебрякова Т.И. О двух типах формирования корневищ у травянистых поликарпиков // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1965. Т. 70. Вып. 1. С. 67–81.
- Терентьева Л.И., Илюшечкина Н.В. Онтогенез репешка обыкновенного (*Agrimonia eupatoria* L.) // Онтогенез лекарственных растений. Йошкар-Ола, 2000. С. 195–198.
- Carr A., Cassidy C., Cohen E. Rodale's illustrated encyclopedia of herbs. Emmaus, Pennsylvania, 1987. 545 p.
- Copland A., Nahar L., Tomlinson C.T., Hamilton V. et al. Antibacterial and free radical scavenging activity of the seeds of *Agrimonia eupatoria* // Fitoterapia. 2003. Vol. 74. N 1–2. P. 133–135.
- Duke J. A. Handbook of medicinal herbs. CRC Press, Inc. Boca Raton, Florida, 1986. 677 p. European pharmacopoeia / Publ. under the dir. of the Council of Europe (partial agreement) in accordance with the Convention on the elaboration of a Europ. pharmacopoeia. — Saint-Rulfine: Maisonneuve, 1980. (Europ. treaty ser. № 50). 478 p.
- Ghaima K.K. Antibacterial and Wound Healing Activity of Some *Agrimonia eupatoria* Extracts // Baghdad Sci. J. 1. 2013. Vol. 10. N 1. P. 115–121.
- Ivanova D., Tasinov O., Vankova D., Kiselova-Kaneva Y. Antioxidative potential of *Agrimonia eupatoria* L. // Sci. Technol. 2011. Vol. 1. N 1. P. 20–24.
- Jung C.H., Kim J.H., Park S., Kweon D.H. et al. Inhibitory effect of *Agrimonia pilosa* Ledeb. on inflammation by suppression of iNOS and ROS production // Immunol Invest. 2010. Vol. 39. N 2. P. 159–170.
- Kline G.J., Sorensen P.D. The Genus *Agrimonia* (Rosaceae) in Illinois // Erigenia. 2000. Vol. 18. P. 15–21.
- Kline G.J., Sorensen P.D. A revision of *Agrimonia* (Rosaceae) in North and Central America // Brittonia. 2008. Vol. 60. N 1. P. 11–33.
- Miyamoto K., Kishi N., Koshiura R. Antitumor effect of agrimoniin, a tannin of *Agrimonia pilosa* Ledeb., on transplantable rodent tumors // The Japanese J. Pharmacol. 1987. Vol. 43. N 2. P. 187–195.
- Skalicky V. *Agrimonia* L. // Flora Europaea. Vol. 2. Cambridge, 1968. P. 32–33.
- Young Min Lee, Jung Bong Kim, Ji Hyun Bae, Jong Suk Lee et al. Estrogen-like activity of aqueous extract from *Agrimonia pilosa* Ledeb. in MCF-7 cells // BMC Complementary and Alternative Medicine. 2012. Vol. 12. 8 p. From <http://www.biomedcentral.com/1472-6882/12/260>

Поступила в редакцию 28.01.13

DEVELOPMENT OF UNDERGROUND PLANT ORGANS *AGRIMONIA EUPATORIA* L. AND *AGRIMONIA PILOSA* LEDEB. IN THE ONTOGENY

M.V. Kulikova

The purpose of this work is development study of underground plant organs of two species of the genera *Agrimonia*: *Agrimonia eupatoria* L. and *Agrimonia pilosa* Ledeb. in ontogeny. The structure of rhizomes and root systems of plants of these species and terms and types of foundation of renewal buds have been considered; comparison of these parameters of natural and cultivated specimen have been conducted. The data complements the interspecies characteristic of plants. It would give a new outlook to the ontogeny features in cultivation of species, which are perspective in elaboration medicine primary products.

Key word: herbs, common agrimony *Agrimonia eupatoria* L., hairy agrimony *Agrimonia pilosa* Ledeb., renewal bud, ontogeny, rhizome.

Сведения об авторе: Куликова Марина Владимировна – сотр. Государственного биологического музея им. К.А. Тимирязева, канд. биол. наук (koulikova70@mail.ru).

НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ
SCIENTIFIC COMMUNICATIONS

УДК 582.33 (470.21)

**SCAPANIA CALCICOLA (ARNELL ET J. PERSS.)
INGHAM – НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ ПЕЧЕНОЧНИКОВ
МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ**

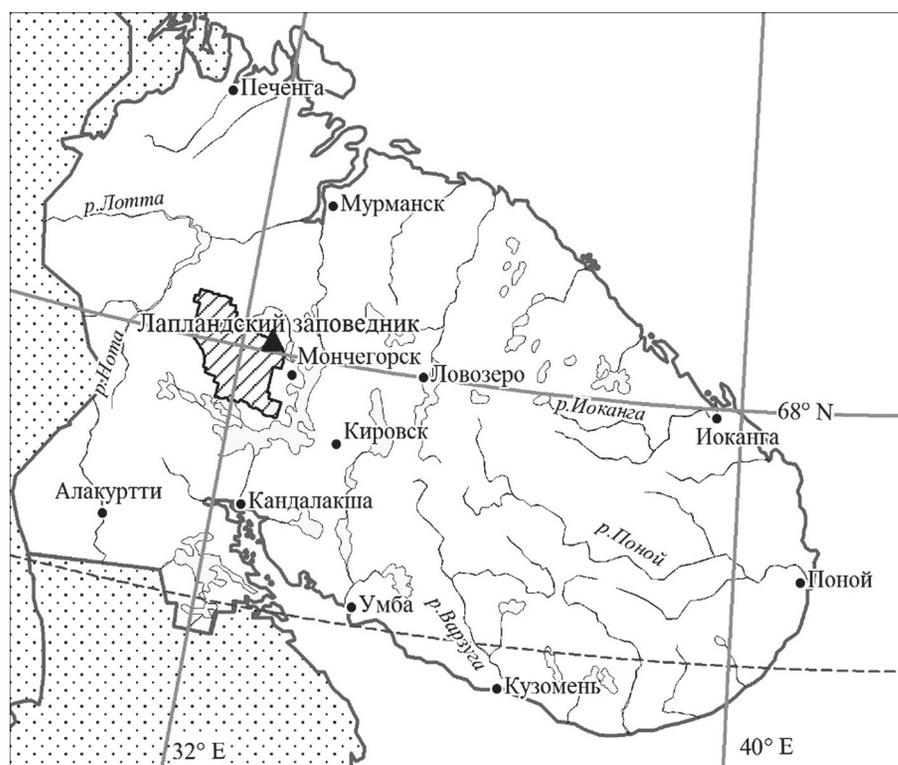
Е.А. Боровичев

Печеночник *Scapania calcicola* (Arnell et J.Perss.) Ingham. впервые обнаружен в Мурманской обл. Приведено местонахождение вида, описываются морфологические особенности, обсуждается распространение.

Ключевые слова: *Scapania calcicola*, печеночники, Мурманская область, Scapaniaceae, Hepaticae.

Мурманская обл. – один из наиболее хорошо изученных регионов России в отношении печеночников. В настоящее время гепатикофлора области включает 201 вид (Константинова и др., 2009; Borovichev, 2011), однако таксономический состав этой группы

растений выявлен далеко еще не полностью. В ходе обработки материалов, собранных на территории, прилегающей к оз. Вайкис – горный массив Мончегорск, Лапландский заповедник (рисунок), был обнаружен новый для Мурманской обл. вид – *Scapania*



Положение Лапландского заповедника на карте Мурманской обл. Треугольником отмечено местонахождение *Scapania calcicola* (Arnell et J.Perss.) Ingham. на территории заповедника

calpicola (Arnell et J. Perss.) Ingham. Это редкий в России печеночник с неясным распространением. Ниже приведено его местонахождение, описываются морфологические особенности, обсуждается распространение в России. Изученные образцы хранятся в гербарии ПАБСИ КНЦ РАН (КРАВГ).

Scapania calpicola (Arnell et J. Perss.) Ingham.: Мончегорский р-н, Лапландский заповедник, северо-западный макросклон Мончетундры, окрестности оз. Вайкис, скальные обнажения вдоль ручья Вайкис, среднее течение, ниже водопада (68°01'28" с.ш. 32°26'92" в.д., 340 м над ур. моря), основание сырой скальной стенки, в небольшом коврике вместе с *Scapania paludicola* Loeske et Müll.Frib. и *S. tundrae* (Arnell) H. Buch. (Собрал Е.А. Боровичев, #БЕ19-8-09, КРАВГ). С многочисленными выводковыми почками.

Растения из Лапландского заповедника имеют нехарактерную для вида бледновато-желто-зеленую окраску и коричневатый стебель. Верхняя лопасть листьев с наружным краем, почти параллельным (на большей части длины) килью; киль к основанию внезапно согнут под слегка закругленным прямым углом; края лопастей зубчатые (иногда довольно грубо) или почти цельнокрайние. Клетки листьев по краю листа (16–22)×(14–22) мкм, в срединной части лопасти ((18–20)–23)×(18–20)–26 мкм, с небольшими треугольными угловыми утолщениями. Изученный образец отличается густо папиллозной кутикулой (папиллы 3–6 мкм), хотя для этого вида указывается гладкая или тонко папиллозная кутикула (Шляков, 1981; Damscholt, 2002). Масляные тела были найдены только в листьях в верхушках стеблей, у основания листа, 2–3 в клетке, шаровидные (5–8 мкм) или эллипсоидальные ((4–6)–8)×(8–10) мкм. В литературе указываются долго сохраняющиеся масляные тела (1–2)–(4–5) в клетке, (8–11)×(10–14) мкм округлые до эллипсоидальных, коричневатые (Damscholt, 2002). Вероятно, эта особенность, как и нехарактерная окраска растений, связана с условиями сушки образца. Выводковые почки 1–2-клеточные эллипсоидальные, коротко эллипсоидальные, грушевидные и округло-треугольные, причем последние встречаются чаще, чем другие, желтовато-зеленые ((12–15)–20)×(18–20)–35) мкм.

Scapania calpicola – критический вид. Ранее в рамках этого таксона различали два подвида – subsp. *calpicola* и subsp. *ligulifolia* (R.M. Schust.) Damsh., D.G. Long (Damsholt, Long, 1979). Подвид subsp.

ligulifolia в последнее время все чаще рассматривается как самостоятельный вид – *Scapania ligulifolia* R.M. Schust. (Schuster, 1974; Konstantinova, Bakalin et al., 2009; Choi et al., 2012) и эта точка зрения кажется нам оправданной.

Scapania calpicola отличается от *S. ligulifolia*:

1) спинные лопасти выпуклые и не обращены на спинную сторону против обычно вогнутых и обращенных на спинную сторону у *S. ligulifolia*;

2) верхушки листьев зубчатые (хотя бы слегка) против почти всегда цельнокрайних;

3) выводковые почки бледноокрашенные, против красноватых до темно-бурых у *S. ligulifolia*;

4) *S. calpicola* характеризуется европейским ареалом (Потемкин, Софронова, 2009), тогда как *S. ligulifolia* – арктический вид (Choi et al., 2012).

Scapania calpicola s. str. имеет европейское распространение и тяготеет к районам с океаническим и субокеаническим климатом. Приводится для многих стран Европы: Великобритания, Исландия, страны Скандинавии, Франция, Швейцария, Австрия, Германия, Испания, Италия (включая о. Сицилия), Греция, Албания, Хорватия, Босния и Герцеговина, Болгария, Румыния, Польша, Чехия, Словакия, Венгрия, Украина (Крым) Латвия, Эстония (Söderström et al., 2002; Damsholt, 2002; Schumacker, Våña, 2005). Как отмечает К. Damsholt (2002), указания вида для Северной Америки и Гренландии, возможно, относятся к *Scapania ligulifolia* или *S. pseudocalpicola* R.M. Schust.

В России вид известен из Карелии (Arnell, 1956; Бакалин, 1999) и Кавказа (Otte, 2001). По мнению А.Д. Потемкина и Е.В. Софроновой (2009), указания этого вида для Сибири (Афоница, Дуда, 1980) являются ошибочными.

Находка *Scapania calpicola* в Мурманской обл. не явилась неожиданностью, поскольку этот вид относительно широко распространен в Фенноскандии (Söderström, 1995; Damsholt, 2002). Вероятно, в дальнейшем в регионе будут выявлены новые местонахождения этого таксона.

Выражаю благодарность Н.А. Константиновой и А.Д. Потемкину за подтверждение правильности определения, администрации Лапландского заповедника за помощь, оказанную при проведении работ на территории заповедника. Особые слова признательности В.А. Бакалину за внесенные правки и конструктивное обсуждение, позволившее улучшить текст статьи.

Работа частично выполнена при финансовой поддержке РФФИ (12-04-01476, 12-04-31506).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афонина О.М., Дуда Й. К флоре печеночных мхов среднего течения р. Индигирка // Новости сист. низш. раст. 1980. Т. 17. С. 211–215.
- Бакалин В. А. Печеночники Карелии // Arctoa. 1999. Vol. 8. P. 17–26.
- Константинова Н.А., Боровичев Е.А., Савченко А.Н. Печеночники // Разнообразие растений, лишайников и цианопрокариот Мурманской области: итоги изучения и перспективы охраны. СПб., 2009. С. 40–49.
- Потёмкин А.Д., Софронова Е.В. Печеночники и антоцеротовые России. СПб., Якутск, 2009. Т. 1. 368 с.
- Шляков Р. Н. Печеночные мхи Севера СССР. Вып. 4. Печеночники Юнгерманниевые–Скапаниевые. Л., 1981. 221 с.
- Arnell S.W. Hepaticae. Illustrated moss flora of Fennoscandia. 1. Lund, 1956. 314 p.
- Borovichev E.A. New liverwort records from Murmansk Province. 3. // Arctoa. 2011. Vol. 20. P. 247.
- Choi S.-S., Bakalin V.A., Sun B.-Y. *Scapania* and *Macrodiplrophyllum* in the Russian Far East // Botanica Pacifica. 2012. Vol. 1. P. 31–95
- Damsholt K. Illustrated Flora of Nordic Liverworts and Hornworts. Odense, 2002. 840 p.
- Damsholt K., Long D. G. The perianth of *Scapania calcicola* (Arn. et Perss.) Ingham (Hepaticae) and the relationship of *Scapania ligulifolia* (Schust.) Schust. // Lindbergia. 1979. Vol. 5. P. 73–76.
- Konstantinova N. A., Bakalin V. A., Andreeva E. N., Bezgodov A. G., Borovichev E. A., Dulin M. V., Mamontov Yu. S. Checklist of liverworts (Marchantiophyta) of Russia // Arctoa. 2009. Vol. 18. P. 1–63.
- Otte V. Flechten und Moose im Gebiet des Bolschoi Tchatsch (NW-Kaukasus) – eine erste Übersicht, ergänzt durch einige von D. Benkert bestimmte Pezizales // Feddes Repert. 2001. Vol. 112. N 7–8. P. 565–582.
- Schuster R.M. The Hepaticae and Anthocerotae of North America east of the hundredth meridian. New-York–London, Vol. 3. 1974. 880 p.
- Söderström L., Urmi E., Våña J. Distribution of Hepaticae and Anthocerotae in Europe and Macaronesia. // Lindbergia. 2002. Vol. 27. P. 3–47.
- Schumacker R., Våña J. Identification keys to the liverworts and hornworts of Europe and Macaronesia (distribution and status). 2-nd edition fully revised and updated. Poznań. 2005. 211 p.

Поступила в редакцию 13.05.13

SCAPANIA CALCICOLA (ARNELL ET J.PERSS.) INGHAM. – THE NEW SPECIES FOR LIVERWORT FLORA OF MURMANSK PROVINCE

E.A. Borovichev

Scapania calcicola (Arnell et J.Perss.) Ingham. is reported for the first time for Murmansk Province. The main characteristics of species, location and distribution are discussed.

Key words: *Scapania calcicola*, liverworts, Murmansk Province, Scapaniaceae, Hepaticae.

Сведения об авторе: Боровичев Евгений Александрович – мл. науч. сотр. лаборатории флоры и растительных ресурсов Полярно-альпийского ботанического сада-института КНЦ РАН; и.о. мл. науч. сотр. лаборатории наземных экосистем Институт Проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН, канд. биол. наук (borovichyok@mail.ru).

УДК 582.282.17 (470.21)

СМОРЧКОВАЯ ШАПОЧКА – *VERPA BOHEMICA* (KROMBH.) SCHROET. (ASCOMYCOTA) В МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ

Н.Г. Берлина, Ю.Р. Химич

Обсуждается первая находка *Verpa bohemica* на территории Мурманской обл. Рассмотрены особенности распространения гриба на севере Европы. Подчеркнута необходимость исследований данного вида в регионе.

Ключевые слова: *Verpa bohemica*, аскомицеты, Мурманская область, городская территория.

Представители семейства Сморчковые (Morchellaceae) – одни из первых весенних грибов, появляющихся после таяния снега. Растут в лесах, на опушках, вдоль дорог, в парках, садах. Считаются в основном сапротрофами, но могут быть и микоризообразователями (Pilz et al., 2007).

Verpa bohemica (Krombh.) Schroet. (= *Ptychoverpa bohemica* (Krombh.) Boud.) – сумчатый гриб из семейства Сморчковые (Morchellaceae), гумусовый сапротроф. В отличие от других сморчков имеет морщинистую буровато-желтую (или бурую) шляпку колокольчатой формы, со свободными, не приросшими к ножке краями и по две (редко три) споры в сумке (Красная книга..., 2007; Granmo et al., 1982). В европейской части России этот гриб произрастает от средней тайги и южнее, в лиственных лесах, чаще всего отмечается в осинниках (Шубин, Предтеченская, 2009). В литературе упоминается как съедобный и условно съедобный, малоизвестный гриб низкого качества (Серганина, Змитрович, 1978; Шубин, Крутов, 1979), некоторые исследователи не рекомендуют использовать его в пищу (Pilz et al., 2007; Anand, Chowdhry, 2013).

Этот вид распространен в Европе, Северной Америке, Азии (Granmo et al., 1982; Anand, Chowdhry, 2013), но в некоторых европейских странах (Болгария, Германия, Дания, Литва, Норвегия, Польша, Румыния) является редким (Benkert, 1992; Official..., 1998; Gyosheva, 2000; Lygis, 2000; Tănase, Pop, 2005; Wojewoda, Ławgynowicz, 2006; Norsk..., 2010). В России *Verpa bohemica* включен в ряд региональных Красных книг: Ульяновская обл. (2008), Республика Карелия (2007), Республика Коми (2009).

В Мурманской обл. сморчковая шапочка обнаружена в центральной части региона, в г. Мончегорск (67°56' с.ш., 32°54' в.д.). Город расположен в пределах северной тайги в нижней части северных склонов

горного массива Мончетундра, в долине оз. Имандра. Территория города примерно на 20% занята лесами и парками (Drugova, 2010).

В городе *Verpa bohemica* отмечен в искусственных насаждениях осины, как в чистых древостоях, так и в древостоях с примесью ивы, березы. Возраст осин примерно 60 лет. За период с 2011 по 2013 г. выявлено четыре местонахождения, общим для всех является разреженный разнотравный покров. Плодоношение гриба зафиксировано во второй половине мая.

В Карелии гриб отмечен исключительно на юге республики (Шубин, Предтеченская, 2009). В Норвегии сморчковая шапочка встречается на севере, в основном, вблизи населенных пунктов. Известно местонахождение *Verpa bohemica* практически на одной широте с г. Мончегорск (Granmo et al., 1982).

Вне города, в природных условиях Мурманской обл., где осинники встречаются куртинами с кустарничково-моховым напочвенным покровом, вид пока не обнаружен. Возможно, это связано с тем,



Сморчковая шапочка *Verpa bohemica*

что на урбанизированных территориях формируется определенный микроклимат, который создает благоприятные условия для развития отдельных редких видов растений и грибов (Шубин, Предтеченская, 2009; Drugova, 2010). Городская теплосеть способствует раннему прогреванию почвы и быстрому снеготаянию. Формирующийся оптимальный температурный режим и достаточное количество влаги соз-

дают условия для прорастания спор и нормального развития сморчковой шапочки *Verpa bohemica*.

Необходимы дальнейшие исследования по встречаемости данного вида на городских территориях и в естественных лиственных лесах региона.

Авторы выражают благодарность за помощь в поисках местонахождений сморчковой шапочки Ю.К. Руденко.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Красная книга Республики Карелия / Под ред. Э.В. Ивантера, О.Л. Кузнецова. Петрозаводск, 2007. 368 с.
- Красная книга Республики Коми / Под ред. А.И. Таскаева. Сыктывкар, 2009. 791 с.
- Красная книга Ульяновской области / Под ред. Е.А. Артемьевой, О.В. Бородина, М.А. Королькова, Н.С. Ракова. Ульяновск, 2008. 508 с.
- Сержанина Г.И., Змитрович И.И. Макромицеты. Иллюстрированное пособие для биологов / Под ред. Н.А. Дорожкина. Минск, 1978. 190 с.
- Шубин В.И., Крутов В.И. Грибы Карелии и Мурманской области (эколого-систематический список). Л., 1979. 107 с.
- Шубин В.И., Предтеченская О.О. Сумчатые и базидиальные напочвенные грибы, включенные в последнее издание Красной книги Республики Карелия // Тр. Карельского научного центра РАН. Сер. Биогеография. 2009. Вып. 8. № 1. С. 38–42.
- Anand N., Chowdhry P.N. Taxonomic and molecular identification of *Verpa bohemica*: A newly explored fungi from Rajouri (J&K), India // Recent Research in Science and Technology. 2013. Vol. 5(1). P. 9–12.
- Benkert D. Rote Liste der gefährdeten Großpilze in Deutschland. Deutsche Gesellschaft für Mykologie e.V., Naturschutzbund Deutschland e.V. IHW-Verlag, Eching. 1992. 144 p.
- Granmo A., Skifte O., Nilssen A.C. *Ptychoverpa bohemica* (Pezizales) in Norway and Finland // Karstenia. 1982. Vol. 22. P. 43–48.
- Gyosheva M., Fakirova V., Denchev C. Red list and threat status of Bulgarian macromycetes // Historia naturalis bulgarica. 2000. Vol. 11. P. 139–145.
- Lygis D. Lietuvos respublikos Aplinkos ministro isakymas del i Lietuvos raudonosios knygos irasytu saugomu gyvunu, augalu ir grybu rusiu saraso patvirtinimo. Valstybes zinios. 2000. P. 76–94.
- Norsk Rødliste for arter. Artsdatabanken. 2010. 480 p.
- Official Red List / Stoltze & Pihl (eds.). Rodliste 1997 over planter og dyr I Danmark. Miljø- og Energiministeriet, Danmarks miljøundersogelser og Skov- og Naturstyrelsen. 1998. 220 p.
- Pilz D., McLain R., Alexander S., Villarreal-Ruiz L., Berch S., Wurtz T.L., Parks C.G., McFarlane E., Baker B., Molina R., Smith J. Ecology and management of morels harvested from the forests of western North America. Gen. Tech. Rep. PNW – GTR-710. Portland, OR: U.S. Department of Agriculture Forest Service, Pacific Northwest Research Station. 2007. 161 p.
- Tănase C., Pop A. Red List of Romanian Macrofungi Species // Bioplatform – Romanian National Platform for Biodiversity, Edit. Acad. Române, București, 2005. P. 101–107.
- Wojewoda W., Ławrynowicz M. 2006. Red list of the macrofungi in Poland // Red list of plants and fungi / Z. Mirek, K. Zakrzycki, W. Wojewoda, Z. Szelaq (eds.). Szafer Inst. of Botany, Polish Academy of Science, Kraków, P. 53–70.

Поступила в редакцию 15.08.13

VERPA BOHEMICA (KROMBH.) SCHROET. (ASCOMYCOTA) IN MURMANSK REGION

N.G. Berlina, Iu.R. Khimich

The first record of *Verpa bohemica* on the territory of the Murmansk Region are discussed in the article. The peculiarities of distribution of the species in the North of Europe are considered. There is a need for research of this species in the Region.

Key words: *Verpa bohemica*, ascomycetes, Murmansk Region, city.

Сведения об авторах: Берлина Наталья Григорьевна – ст. науч. сотр. Федерального государственного бюджетного учреждения Лапландский государственный природный биосферный заповедник (n_berlina@laplandzap.ru); Химич Юлия Ростиславовна – науч. сотр. Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН, канд. биол. наук (ukhim@inbox.ru).

Biological series
Volume 119. Part 2
2014

C O N T E N T S

<i>Chikurova E.A.</i> Insular Populations of Feral Cattle in First Decade of the XXI Age	3
<i>Kazmin V.D., Kholod S.S.</i> Vegetative Production of the Arctic Tundra of Wrangel Island and Its use by a Reindeer (<i>Rangifer tarandus</i>) and the Musk ox (<i>Ovibos moschatus</i>)	14
<i>Marova I.M., Valtchuk O.P., Opaev A.S., Kvartalynov P.V., Ivaniitskii V.V.</i> Breeding Biology and Population Structure of the Oriental Great Reed Warbler <i>Acrocephalus orientalis</i> (Sylviidae) in the Southern Primorye Structure	29
<i>Toskina I.N.</i> Five New Species of Wood-Boring Beetles of the Genus <i>Lasioderma</i> Stephens, 1835 (Coleoptera: Ptinidae: Xyletininae) from Jordan	42
<i>Kostina M.V., Schanzer I.A.</i> Notes on the Taxonomy of the Genus <i>Populus</i> L. I. The use of Generative Characters in Delimitation of Sections, Species and Hybrids	51
<i>Spirkina N.E., Ipatova V.I., Dmitrieva A.G., Filenko O.F.</i> Comparative Growth of Microalgae Cultures of Species <i>Monoraphidium arcuatum</i> (Korsch.) Hind. and <i>Scenedesmus quadricauda</i> (Turp.) Bréb. . .	64
<i>Prokhorov V.P.</i> Coprophilous Perithecioides Ascomycetes from Zvenigorod Biological Station and Moscow District	70
<i>Kulikova M.V.</i> Development of Underground Plant Organs <i>Agrimonia eupatoria</i> L. and <i>Agrimonia pilosa</i> Ledeb. in the Ontogeny	76
<i>Scientific communications</i>	
<i>Borovichev E.A.</i> <i>Scapania calcicola</i> (Arnell et J.Perss.) Ingham. – the New Species for Liverwort Flora of Murmansk Province	81
<i>Berlina N.G., Khimich Iu.R.</i> <i>Verpa bohemica</i> (Krombh.) Schroet. (Ascomycota) in Murmansk Region	84

**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 предоставляется 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. Материалы 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. Предоставленные 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.