

БЮЛЛЕТЕНЬ
МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА
ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

Основан в 1829 году

ОТДЕЛ БИОЛОГИЧЕСКИЙ

Том 119, вып. 4 2014 Июль – Август
Выходит 6 раз в год

BULLETIN
OF MOSCOW SOCIETY
OF NATURALISTS

Published since 1829

BIOLOGICAL SERIES

Volume 119, part 4 2014 July – August
There are six issues a year

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Чикурова Е.А.</i> Исчезнувшие островные популяции одичавшего крупного рогатого скота	3
<i>Гашев С.Н., Сазонова Н.А.</i> Буферная емкость сообществ животных как показатель их резистентной устойчивости	12
<i>Бондаренко Д.А., Эргашев У.Х., Нажмудинов Т.А.</i> Результаты оценки состояния популяций среднеазиатской черепахи <i>Agrionemys horsfieldii</i> (Gray, 1844) в Южном Таджикистане	19
<i>Бенедиктов А.А., Михайленко А.П.</i> Звуковая и вибрационная сигнализация самцов саранчового <i>Chorthippus macrocerus purpuratus</i> (Vorontsovsky, 1928) (Orthoptera, Acrididae, Gomphocerinae)	30
<i>Тоскина И.Н.</i> Новые и редкие виды жуков-точильщиков из Удмуртии (Coleoptera: Ptinidae: Ernobiinae, Xyletininae)	37
<i>Пчелкин А.В., Пчелкина Т.А.</i> Криоконсервация – перспективный метод сохранения биоразнообразия лишайников для трансплантации	43
<i>Егоров А.В., Онинченко В.Г.</i> Распределение видов высокогорных растений Тебердинского заповедника вдоль градиентов трех орографических факторов	47
<i>Научные сообщения</i>	
<i>Цуриков М.Н.</i> Некоторые особенности сезонной динамики имаго Coleoptera (Insecta) заповедника Галичья гора	65
<i>Шишконокова Е.А., Аветов Н.А., Алексеев Ю.Е., Шведчикова Н.К.</i> Экология представителей семейства Осоковые (Сурегасеае) в нарушенных местообитаниях нефтяных месторождений Среднего Приобья	70
<i>Казанцева М.Н.</i> Плодоношение брусники в загрязненных нефтью сосняках средней тайги Западной Сибири	81
<i>Хроника</i>	
<i>Савинов И.А.</i> Успехи в изучении флоры Юго-Восточной Азии: IX Международный симпозиум «Flora Malesiana»	86

УДК 57.022, 575, 837

ИСЧЕЗНУВШИЕ ОСТРОВНЫЕ ПОПУЛЯЦИИ ОДИЧАВШЕГО КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА

Е.А. Чикурова

Приведен обзор исчезнувших мировых островных популяций одичавшего крупного рогатого скота. Рассмотрены популяции островов Атлантического океана: Камберленд; Гаити, Солт (Большие Антильские); Св. Елены; Восточного Фолклендского (Фолклендские). Сообщается о судьбе популяций островов Индийского океана: Фелисите (Сейшельские); Св. Павла; Кергелен (Кергелен). Упомянуты популяции островов Тихого океана: Шумагина, Семенова, Катон (Алеутские); Ванкувер; Ланаи (Гавайские); Сайпан, Рота (Марианские); Сьерра-Негра, Санта-Крус, Флореана, Сан-Кристоваль (Галапагосские); Антиподов; Эндерби, Роза (Оклендские); Кэмпбелл; Капити; Чатем, Стьюарт, Питт; Маккуори. Исчезнувшие островные популяции одичавшего крупного рогатого скота относятся в основном к виду *Bos taurus* (домашняя корова). Основная причина появления коров на островах – завоз человеком. Основная причина исчезновения популяций – истребление человеком. Уничтожение коров не всегда бывает успешным, например, на островах Молокаи, Тиниан и Эндерби. Сильная деградация растительных сообществ наблюдается на островах, где живут не только одичавшие коровы, но и другие виды одичавших (овцы, козы, свиньи) и инвазивных (*Sus scrofa*) копытных. В таких условиях невозможно оценить ущерб, нанесенный одичавшими коровами. Однако отмечается, что после исчезновения одичавших копытных на островах восстанавливается растительность и увеличивается численность некоторых млекопитающих.

Ключевые слова: одичавший крупный рогатый скот, коровы, островные популяции, сохранение биоразнообразия, инвазивные виды, чужеродные виды, *Bos taurus*, управление одичавшими популяциями.

Популяции одичавших домашних животных создают экологические проблемы практически во всем мире. По сравнению с большинством диких инвазивных видов одичавшие представляют большую угрозу из-за унаследованной ими от домашних животных высокой стрессоустойчивости (Зорина и др., 1999) и, как следствие, способности к сохранению значительной скорости размножения при высокой плотности популяции (Grange et al., 2009). Островные популяции одичавших копытных способны так радикально преобразовать островные биотопы, что вред от них сравнивают с ущербами от пожаров (Turner, Bratton, 1987). Такое преобразование может оборачиваться против самих одичавших животных – уничтожив все доступные ресурсы острова, популяция вымирает. Одичавший скот в островных популяциях подвергается специфическим факторам отбора (Дарвин, 1991). Результат этого отбора представляет практический интерес для формирования новых пород.

Некоторые известные популяции одичавшего скота к настоящему моменту исчезли, но данные по ним представляют интерес для экологов и эволюционистов. Другие популяции интересны тем, что с ними проводятся работы по сохранению и использованию одичавших животных для создания новых пород. Све-

дения об исчезнувших к настоящему времени островных популяциях одичавшего скота и их особенностях могут быть полезны для успешного контроля и использования одичавших популяций в дальнейшем. Мы постарались собрать сведения обо всех исчезнувших островных популяциях одичавшего крупного рогатого скота. Имеющийся в нашем распоряжении материал неоднороден, поскольку не во всех работах проблемы одичавшего скота были основной целью исследования.

Цель нашей работы – анализ причин и последствий возникновения и исчезновения островных популяций одичавшего крупного рогатого скота по всему миру. Перед нами стояли следующие задачи:

собрать сведения обо всех исчезнувших к настоящему времени островных популяциях, их видовом составе;

уточнить время и причины появления и исчезновения популяций, описать экологические изменения, происходящие на острове при появлении и исчезновении популяции.

Материалы и методы

Для анализа мы использовали данные книг, статей, отчеты о работе островных национальных парков и

сведения, полученные из переписки с учеными, которые занимались одичавшими популяциями. В описании острова рассматриваются по принадлежности к океанам и архипелагам, а перечисление островов дано с севера на юг. Нам удалось получить данные по 28 островам, как одиночным, так и принадлежащим к 10 архипелагам. Крупные острова (например, Новую Зеландию) мы исключили из обзора, потому что условия существования на ней приближаются к материковым.

Обзор литературы

Острова Атлантического океана

На о. **Камберленд**, расположенный неподалеку от побережья штата Джорджия (США), были завезены разные виды диких и домашних животных. Время завоза неизвестно, но очевидно, что это произошло, когда остров начали осваивать европейцы, т.е. не раньше 1730-х годов. Время одичания животных также неизвестно. Под воздействием инвазивных видов сократились площади лесов, были нарушены растительные сообщества болот и песчаных пляжей. Одичавшие коровы (*Bos taurus*) в 1974 г. были уничтожены, одичавшие лошади встречаются до сих пор. После удаления с острова коров и инвазивного кабана (*Sus scrofa*) выросла численность популяции местного белохвостого оленя (*Odocoileus virginianus*) (Turner, Bratton, 1987).

Большие Антильские острова, о. Гаити. На о. Гаити (Эспаньола) многочисленны стада одичавшего скота (*B. taurus*) были отмечены еще в 1526 г. (Parmentier, Marmentier, 1883 – цит. по: Long, 2003). Коровы, вероятно, были завезены из Испании. Испанцы устроили на острове огромные ранчо для разведения мясного скота. Коровы были практически предоставлены сами себе и неудивительно, что появились одичавшие животные. Испанцы охотились на свой полувольный и одичавший скот ради мяса и шкур. В 1651–1655 гг. поголовье одичавшего скота стало так велико, что многих животных пришлось экспортировать или отстреливать.

Развитие сельского хозяйства после 1697 г. способствовало сильному сокращению численности одичавшего скота. Однако еще в 1703 г. мясо одичавшего скота импортировалось из испанской части острова. В 1725 г. одичавший скот был еще широко распространен, еще существовали охотники, специализирующиеся на добыче одичавшего скота, но уже к 80-м годам XVIII в. поголовье одичавших коров сильно сократилось. К концу XIX в. упоминались отдельные места существования популяций одичавшего скота.

К началу XX в. эти популяции стали редки, в 1920 г. одичавшие коровы отмечены на плато Седжин и в южной части Де ла Сель, однако позже они исчезли (Street, 1962 – цит. по: Long, 2003).

Популяции одичавшего скота на Гаити могут возникнуть снова из-за возможных сильных землетрясений, когда строения повреждаются, хозяева скота гибнут, а коровы в панике убегают и стараются выжить в других местах. Однако такие популяции вряд ли будут долговечными.

Популяция одичавшего скота (предположительно, *B. taurus*) существовала на о. Солт, однако вымерла, поскольку вся растительность острова была уничтожена травоядными животными (кроме коров на острове обитали козы) (Heatwore, 1981 – цит. по: Long, 2003). Время завоза животных и возникновения популяции неизвестно, но очевидно, что это произошло после освоения островов испанцами, т.е. не раньше начала XVI в.

О. Св. Елены. Коровы (предположительно, *B. taurus*) были завезены на остров в начале XV в. Сообщение о дикой популяции было в 1600 г., позже данные о них не поступали (Long, 2003). Время и причина исчезновения неизвестны.

Фолклендские острова. Самое подробное описание одичавших коров (*B. taurus*) с Фолклендских островов составлено в 1834 г. Дарвином (1953). На островах были одичавшие коровы и лошади – потомки завезенных французами в 1764 г. животных. Одичавший скот встречался в южной части **Восточного Фолклендского** острова. Из-за выборочной охоты местных жителей на коров, перевес численности в XIX в. был в сторону быков, которые бродили в одиночестве или по двое-трое, при этом, в отличие от коров, не боялись человека, не убегали, а стояли неподвижно или даже пытались нападать на всадников. Местные жители не только убивали коров для питания, но и приручали одичавших животных (Дарвин, 1953).

«...Они (коровы) разнятся между собой общей формой тела и очертанием рогов гораздо меньше, чем английский скот. Местами же они чрезвычайно разнообразны, и замечательно то обстоятельство, что в различных частях одного этого маленького острова преобладают различные масти. Вокруг горы Асборн в некоторых стадах почти половина животных мышинного или свинцового цвета – масть, редко встречающаяся в других частях острова. У бухты Приятной преобладает темно-коричневая масть, тогда как к югу от залива Шуазёля (который почти делит остров на две части) чаще всего встречаются

белые животные с черной головой и ногами; черный и пестрый скот можно встретить в любой части острова... Стада не смешиваются между собой, и странно, что скот мышинной масти, хотя и живет на высоких местах, телится на месяц раньше, чем животные иных мастей в низменных частях острова.» (Дарвин, 1953).

С первой трети XIX в. одичавший скот становится привлекательным ресурсом – неоднократно предпринимаются попытки его коммерческого использования. Большая часть популяции одичавшего скота была сосредоточена в южной части Восточного Фолклендского острова, в местности, позже получившей название Лафония (по имени британского купца Лафоне, скупившего весь одичавший скот Фолклендских островов в 1846 г.). Для охоты на скот Лафоне нанял индейцев. На острове была построена стена для контроля за перемещением скота, и к 1860 г. одичавший скот был почти уничтожен, а его пастбища заняты овцами. Правительство Фолклендских островов запретило охоту на оставшийся скот (Wigglesworth, 1992). Однако нам не попадалось более поздних сообщений о существовании этой популяции. Вероятно, остатки ее были уничтожены во время Второй мировой войны или Британско-Аргентинского конфликта в 1982 г.

Острова Индийского океана

Сейшельские острова. Выпуск скота (*B. taurus*) на о. **Фелисите** состоялся в 1785 г. (Cheke, 2010). Начало популяции дали, вероятно, французские породы. Большое стадо одичавшего скота было уничтожено в конце 80-х или начале 90-х годов XX в., экспедиция в конце XX в. не обнаружила коров на острове, а разнообразие растительности увеличилось (Hill et al., 2002).

О. Святого Павла. Моряки оставили несколько коров (предположительно, *B. taurus*) на острове в качестве источника пищи (Hesse, 1937 – цит. по: Long, 2003), это случилось не ранее середины XVI в., однако позже одичавший скот не упоминается (Holdgate, Wace, 1961 – цит. по: Long, 2003). Время и причина исчезновения неизвестны.

Архипелаг Кергелен. Популяция одноименного о. **Кергелен** (Гранд-Тер, Безутешности) возникла от завезенных коров (предположительно, *B. taurus*) в 1950 г. Существовала неподалеку от научной станции, позже вымерла (Watson, 1975; Lever 1985 – цит. по: Long, 2003).

Острова Тихого океана

Алеутские острова. Популяции одичавших коров (*B. taurus*) на островах **Шумагина**, **Семенова**

и **Катон** были отстреляны в 1985–1986 гг. Около 60 животных перед отстрелом были вывезены с о. Семенова, их потомки живут на материке. На некоторых Алеутских островах одичавшие коровы сохранены (Чикурова, 2014).

О. Ванкувер (Британская Колумбия). Одичавшие коровы (*B. taurus*) существовали с конца XIX в. на западном берегу о. Ванкувер (Тофино). Популяция существовала около 30 лет и была уничтожена охотниками. Поступали сообщения об одичавших коровах, существующих неподалеку от Эстеван Пойнт и в парке Кейп Скотт, однако сейчас о них нет информации (Shackleton, 1999).

Гавайские острова. Одичавшие коровы (*B. taurus*) появились между 1778 и 1803 гг. (Чикурова, 2014). Одичавший скот планомерно уничтожается, однако сообщения об уничтоженных популяциях на конкретных островах нередко опровергаются более поздними сообщениями о новых встречах на острове одичавших коров. Так уничтожены популяции на островах **Ланаи** и **Молокаи** (Berger, 1972 – цит. по: Long, 2003), однако позже появились сообщения о существовании коров на Молокаи (Atkinson, Atkinson, 2000).

Марианские острова. Популяции одичавшего крупного рогатого скота на Марианских островах начали появляться с XVII в. (Чикурова, 2014). Однако мы не знаем точно, когда появился одичавший крупный рогатый скот (вид неизвестен) на островах **Сайпан** и **Рота**. Предположительно, он появился, как и на острове Тиниан, с XVII в.

Коровы сильно повлияли на растительность островов. В период с начала XX в. и до 1944 г. одичавший скот был уничтожен на островах **Сайпан** и **Рота** (Stinson et al., 1992). В середине XX в. то же самое сообщили про о. Тиниан, однако позже там вновь были обнаружены одичавшие коровы (Atkinson, Atkinson, 2000).

Галапагосские острова. С 70-х годов XX в. по настоящее время одичавшие коровы были уничтожены на островах **Сьерра-Негра**, **Санта-Крус**, **Флореана** и **Сан-Кристоваль**. К настоящему времени одичавшие коровы сохранились только на о. **Исабела** (Чикурова, 2014). Внешне и по поведению галапагосский скот напоминает испанских боевых быков (из письма Dr. M. Almedia Bravo, 2013). От одичавших убитых животных Галапагосских островов получены образцы мужских половых клеток для криоконсервации (Moncayo, 2010).

Острова Антиподов. Одичавший крупный рогатый скот (вероятно, *B. taurus*) встречался на островах архипелага (названия островов не указаны) с 1887 г., однако позже (год не указан) был уничтожен (Atkinson, Bell 1973 – цит. по: Long, 2003).

Оклендские острова. Одичавшие коровы (*B. taurus*) на о. **Роза** существовали с 1895 года и были уничтожены в конце XX в. Популяция одичавших коров (*B. taurus*) на о. **Эндерби** существовала с 1910 до 1993 г. Одичавшие коровы Эндерби также называются одичавшим скотом Оклендских островов. Исследования, касающиеся коров с этого острова, в основном посвящены восстановлению и разведению этих животных на материке и интересны как опыт разведения в чистоте редких животных.

В конце XIX в. поселенцы попытались организовать фермерское хозяйство на о. Эндерби. Свиньи, козы, овцы и кролики существовали в одичавшем состоянии на острове с начала XIX в., а коров завезли в 1894 г. В судовом журнале отмечены девять голов крупного рогатого скота, значившиеся как шортхорны. Впрочем, вряд ли они принадлежали к породе шортхорн, скорее был отмечен их тип, в противовес «лонгхорнам». В 1910 г. поселенцы покинули остров, а коров предоставили самим себе (Baskus, 2006).

Сравнение генетических анализов спермы убитых быков о. Эндерби и быков ангусской, фризской пород, безрогих галовеев, герефордов, джерсейской породы и шортхорнов датской и шетландской селекции показал, что ближе всего представители одичавшей популяции были к джерсейской породе и, возможно, происходили от помесных животных английской селекции (Hundman et al., 2001).

В одичавшей популяции в 1991 г. насчитывалось 47 особей (44 черно-пестрой и 3 красно-пестрой масти). Возможно, вследствие адаптации к суровому климату животные были похожи на домашних коров с Шетландских островов: некрупные коренастые животные с вытянутым туловищем и относительно короткими, крепкими ногами. На момент уничтожения популяции на о. Эндерби жили 48 особей (26 самок и 22 самца) (Baskus, 2006), т.е. соотношение полов в популяции было близким 1:1.

Для Оклендских островов отмечено много видов редких растений, причем по меньшей мере 18 из них являются эндемичными (Godley, 1965). Одичавшие животные на о. Эндерби наносили сильный ущерб растительности и разрушали уникальную островную экосистему. В 1990 г. Новозеландский Департамент сохранения природы (New Zealand Department of Conservation) постановил избавить о. Эндерби от инвазивных видов, и в апреле 1991 г. все обнаруженные на острове коровы были отстреляны. Для сохранения редкого генофонда у убитых взрослых животных были изъяты семенники и яичники. Однако ооциты и сперма были настолько низкого качества, что уникальный генофонд казался утерянным.

В сентябре 1992 г. экспедиция, отправленная на о. Эндерби, обнаружила на побережье коровьи следы. В феврале 1993 г. на остров была снаряжена специальная экспедиция для поимки единственного оставшегося в живых представителя одичавших коров Эндерби, в результате которой были пойманы две самки: взрослая, получившая кличку «Леди», и ее теленок (Matheson, 2002). Леди, хотя и родила на острове теленка, долго не беременела ни в результате экстракорпорального оплодотворения (ЭКО), ни в результате искусственного осеменения. После 35 попыток ЭКО Леди успешно родила бычка Дерби. Из-за малого успеха ЭКО исследователи клонировали Леди. В общей сложности на 2006 г. от Леди и ее клонов были получены 6 телят (Baskus, 2006).

Восстановление генотипа одичавшей популяции Эндерби фактически превратилось в клонирование, поэтому неизбежны сложности в разведении из-за инбридинга. Леди умерла в 2009 г., прожив около 19 лет.

В настоящее время потомков представителей одичавшей популяции выделяют в отдельную породу, получившую название эндербийской островной (Enderby Island Cattle) (Matheson, 2002), иногда называемую просто эндербийской. Поскольку эти животные происходят от одной коровы, а некоторые даже получены с помощью клонирования, внешний вид представителей эндербийской породы может несколько отличаться от того, что имели одичавшие коровы на о. Эндерби. Эндербийские коровы черно-пестрые, с короткими ногами и вытянутым туловищем, с хорошо обмускуленным корпусом. Рога животных короткие, направлены вперед почти параллельно земле, а у двух представителей – вниз. Эндербийская порода, по данным 2009 г., насчитывала 7 особей (A First Lady..., 2009).

С учетом опыта новозеландских исследователей можно сделать вывод, что в дальнейшем при запланированной элиминации неуютной по какой-то причине популяции стоит сначала получить от нее качественный генетический материал и нескольких живых представителей.

На о. **Кемпбелл** около Новой Зеландии с 1902 по 1984 гг. существовала популяция одичавших коров, которая была уничтожена вместе с популяцией одичавших овец, в целях сохранения среды обитания для редких видов птиц. По фотографиям 1976 г. было сделано предположение, что в образовании популяции принимали участие шортхорны. Коровы были завезены на о. Кемпбелл с другими домашними животными в 1902 г., когда была сделана попытка организовать на острове фермерское хозяйство, но в 1931 г. стало

понятно, что заниматься на острове сельским хозяйством не выгодно, и скот был брошен. Небольшое стадо коров (около 20 животных) и около четырех тысяч голов овец сохранялись до 1970-х годов, затем было принято решение об удалении скота с острова, и в 1984 г. популяция была уничтожена. За годы своего существования овцы и коровы существенно изменили растительный состав острова, сократив количество съедобных растений (Dilks, Wilson, 1979). Полное удаление инвазивных видов острова увенчалось успехом – на острове восстанавливается растительность, увеличиваются популяции редких видов птиц, в том числе и после реинтродукции (McClelland, Gummer, 2006).

На о. **Капити** одичавшие коровы встречались с 1837 г. и были уничтожены человеком в 1916–1917 гг. Одичавшие коровы встречались на островах **Чатем**, **Стьюарт** и **Питт** (Long, 2003). Время появления популяций неизвестно, но одичавшие коровы, вероятно, появились не раньше активного освоения Новой Зеландии европейцами, т.е. после середины XVIII в. Известно, что на о. Стюарт животные были уничтожены в 40-е годы XX в., а на других островах их плановое уничтожение началось с 1970 г. (Long, 2003), других данных об этих популяциях найти не удалось.

На о. **Маккуори** коровы (предположительно, *B. taurus*) завозились в XX в., однако популяции там не возникло (Watson, 1975 – цит. по: Long, 2003).

Обсуждение

Таким образом, для двадцати из рассмотренных островов точно известно, что исчезнувшие островные популяции одичавшего крупного рогатого скота относятся к виду *Bos taurus* (домашняя корова). На шести островах этот вид существовал предположительно, и на двух островах вид исчезнувших животных неизвестен (таблица). На трех островах начало популяции дали породы, завезенные русскими поселенцами, на пяти островах – породы, завезенные из Испании, на двух островах – французские породы, на трех островах – английские (шортхорны и герефорды). Про породы, принимавшие участие в формировании популяций на остальных островах сведений нет.

Причины появления коров на островах в 20 случаях из 28 – завоз человеком, в остальных случаях причины неизвестны, но можно предполагать либо завоз (на удаленных островах), либо переход с близлежащих островов. Возникновение одичавших популяций на двадцати островах, про которые точно известно, что коровы завезены туда человеком, про-

исходило так: в трех случаях осуществлялся плановый завоз и плановое же одичание животных (в одном таком случае скот завозился, но не прижился), в двух случаях одичали брошенные человеком домашние животные, в пятнадцати случаях причины одичания неизвестны. Можно предположить, что на вулканических островах животные теряли хозяев в случае природных катастроф. На некоторых островах животных бросали после неудачных попыток организации ферм или ранчо.

Точное время возникновения известно для 14 популяций: 2 случая в XVIII в., 7 случаев в XIX в. и 5 случаев в XX в. Приблизительное время возникновения популяций одичавшего крупного рогатого скота известно для четырех островов: одна популяция появилась в XV в., одна – в XVI в. и две – в XVII в. Про остальные популяции мы можем только сказать, что они возникли после освоения островов европейцами, но время возникновения не можем указать даже приблизительно: на пяти островах это произошло после XVI в. и на пяти островах – после XVIII в.

Основная причина исчезновения островных популяций крупного рогатого скота – уничтожение человеком (23 острова). Из этих популяций 15 были уничтожены по природоохранным соображениям, в 5 случаях причины уничтожения неизвестны, 2 популяции на островах Ванкувер и Гаити исчезли по причине нерегулируемой охоты, на о. Гаити существует и вторая причина – сокращение возможных мест обитания (пастбища заняли овцы). Большая часть популяции Восточного Фолклендского острова была уничтожена по экономическим причинам (скот был продан на мясо), но после массового забоя одичавший крупный рогатый скот предположительно еще существовал на острове, так как известно, что охота на него была запрещена. Вероятно, популяция была окончательно уничтожена во время Второй мировой войны или Британско-Аргентинского конфликта.

От голода вымерла популяция только одного острова (Солт), но там вместе с коровами существовали и козы, поэтому истощение кормовой базы могло наступить по вине последних. Причины исчезновения четырех островных популяций еще неизвестны.

Большая часть островных популяций одичавшего крупного рогатого скота (21 остров) исчезла в XX в. На о. Флореана популяция была истреблена в XXI в. На двух Марианских островах (Сайпан и Рота) популяции исчезали с конца XIX до середины XX в. На Восточном Фолклендском острове массовое уничтожение произошло в XIX в., но судя по тому, что одичавшие коровы затем были взяты под охрану, не-

Исчезнувшие островные популяции крупного рогатого скота (архипелаги и отдельные острова даны в алфавитном порядке)

Архипелаг, остров	Время появления / время исчезновения	Причина появления, одичания / причина исчезновения	Вид, порода	Примечание
Алеутские острова, о. Катон	середина XIX в. / 1985–1986 гг.	завоз, неизвестна / уничтожение человеком	<i>Bos taurus</i> , породы, завезенные русскими поселенцами	
Алеутские острова, о. Семенова	1896 г. / 1985 г.	завоз, неизвестна / уничтожение человеком	<i>Bos taurus</i> , см. Алеутские, Катон	60 голов было вывезено перед уничтожением популяции в 1985 г. Их потомки живут в настоящее время на материке
Алеутские острова, о. Шумагина	середина XIX в. / 1985–1986 гг.	завоз, неизвестна / уничтожение человеком	<i>Bos taurus</i> , см. Алеутские, Катон	–
Острова Антиподов	обнаружена в 1887 г. / XX в.	неизвестна / уничтожена человеком	предположительно <i>Bos taurus</i>	–
Большие Антильские острова, о. Гаити (Эспаньола)	первое упоминание 1526 г. / последние упоминание в 1920 г.	завоз, неизвестна / 1850 г. массовые уничтожения человеком	<i>Bos taurus</i> , породы, завезенные из Испании	–
Большие Антильские острова, о. Солт	после XVI в. / ?	неизвестна / вымерли от голода	предположительно <i>Bos taurus</i>	–
О. Ванкувер	конец XIX в. / начало XX в.	неизвестна / уничтожена человеком	<i>Bos taurus</i>	–
Гавайи, о. Ланаи	1928 г. / 1970 г.	завоз, плановое одичание / уничтожена человеком	<i>Bos taurus</i> , напоминают герефордов красной масти с белой головой, с длинными полукруглыми рогами	–
Галапагосы, о. Санта-Крус	после 1535 г. / конец XX в.	завоз, неизвестна / уничтожена человеком	<i>Bos taurus</i> , внешне напоминают испанских боевых быков	инвазивные виды планово уничтожаются с 60-х годов XX в.
Галапагосы, о. Сан-Кристоваль	после 1535 г. / конец XX в.	завоз, неизвестна / уничтожена человеком	<i>Bos taurus</i> см. Галапагосы, Санта-Крус	получены образцы мужских половых клеток для криоконсервации
Галапагосы, о. Флореана	после 1535 г. / планово уничтожалась с 2006 г.	завоз, неизвестна / уничтожена человеком	<i>Bos taurus</i> см. Галапагосы, Санта-Крус	–
Галапагосы, о. Сьерра-Негра	после 1535 г. / конец XX в.	завоз, неизвестна / уничтожена человеком	<i>Bos taurus</i> см. Галапагосы, Санта-Крус	–
О. Камберленд	после 1730 г. / 1974 г.	завоз, неизвестна / уничтожена человеком	<i>Bos taurus</i>	–

Окончание таблицы

Архипелаг, остров	Время появления / время исчезновения	Причина появления, одичания / причина исчезновения	Вид, порода	Примечание
О. Капити	1837 г. / 1916–1917 гг.	неизвестна / уничтожена человеком	<i>Bos taurus</i>	–
Кергелен, о. Кергелен	1950 г. / 1975 г.	завоз, неизвестна / вымерла	предположительно <i>Bos taurus</i>	–
О. Кэмпбелл	1931 г. / 1984 г.	завоз, брошенные животные / уничтожена человеком	<i>Bos taurus</i> , напоминают шортхорнов	–
О. Маккуори	XX в. / XX в.	завоз, плановое создание / вымерли	предположительно, <i>Bos taurus</i>	скот завозился, однако не прижился
Марианские острова, о. Сайпан	XVII в. / 1898–1944 гг.	завоз, неизвестна / уничтожена человеком	вид неизвестен	–
Марианские острова, о. Рота	XVII в. / 1898–1944 гг.	завоз, неизвестна / уничтожена человеком	вид неизвестен	–
Оклендские острова, о. Роза	1895 г. / конец XX в.	неизвестна / уничтожена человеком	<i>Bos taurus</i>	–
Оклендские острова, о. Эндерби	1910 г. / 1993 г.	завоз, брошенные животные / уничтожена человеком	<i>Bos taurus</i> , записаны как шортхорны, из современных пород генетически оказались ближе всего к джерсейской	одна корова популяции дала начало эндербийской породе
О. Питт	после середины XVIII в. / после 1970 г.	неизвестна / уничтожена человеком	<i>Bos taurus</i>	–
О. Св. Елены	начало XV в. / начало XVII в.	завоз, неизвестна / неизвестна	предположительно <i>Bos taurus</i>	–
О. Св. Павла	после середины XVI в. / ?	завоз, плановое одичание / неизвестна	предположительно <i>Bos taurus</i>	–
О. Стюарт	после середины XVIII в. / 40-е годы XX в.	неизвестна / уничтожена человеком	<i>Bos taurus</i>	–
Сейшелы, о. Фелисите	1785 г. / Большая часть популяции уничтожена в 80–90-е годы XX в.	завоз, неизвестна / уничтожена человеком	<i>Bos taurus</i> , вероятно, французские породы	–
Фолклендские острова, о. Восточный Фолклендский	1764 г. / 1880 г.	завоз, неизвестна / уничтожена человеком	<i>Bos taurus</i> , вероятно, французские породы	–
О. Чатем (НЗ)	после середины XVIII в. / уничтожена в конце XX в.	неизвестна / уничтожена человеком	<i>Bos taurus</i>	–

которое количество животных дожило до XX в. Популяция о. Святой Елены исчезла в XVII в. Время исчезновения популяций на островах Солт и Святого Павла неизвестно.

Появление коров на островах, а также исчезновение их одичавших популяций происходят в основном в результате деятельности человека. Коровы не всегда способны создать устойчивую одичавшую популяцию (например, на о. Маккуори), но если популяция существует, ее не так просто уничтожить. Примером тому может служить обнаружение коров после их, казалось бы, полного уничтожения на трех островах (Молокаи, Тиниан и Эндерби).

Жизнедеятельность одичавших коров становится причиной изменения растительности островов, а следовательно, изменения видового состава и численности птиц, млекопитающих и рептилий. Однако в тех случаях, когда упомянуты полное уничтожение растительности (Солт) или смена лесных биотопов на открытые, травянистые (пять островов), на острове обитали и другие виды одичавших копытных (козы, овцы, свиньи), которые превосходили по численности (иногда значительно) одичавших коров. В этих условиях говорить о влиянии на растительность острова именно коров не совсем верно. Во время существования крупных одичавших популяций нередко устраиваются заборы и трофейные охоты: когда животные отстреливаются, но не утилизируются, это может положительно влиять на численность видов, питающихся падалью, в том числе и редких.

Есть информация о восстановлении растительности островов после плановых уничтожений популяций одичавшего крупного рогатого скота (Atkinson, Atkinson, 2000; Hill et al., 2002; Matheson,

2002). Сообщается также об увеличении численности и разнообразия мелких и гнездящихся на земле птиц (McClelland, Gummer, 2006), но в этом случае с острова были удалены все инвазивные виды, включая серую крысу. Удаление одичавших коров с острова в числе прочих мер способствовало возрастанию численности местного оленя (Turner, Bratton, 1987) – вида, для которого коровы могли быть пищевым конкурентом.

За время своего существования как минимум две островные популяции одичавших коров (о. Гаити и Восточный Фолклендский остров) положительно влияли на экономику: использовались людьми для питания и приносили доход от продажи шкур и мяса. Из уничтоженных популяций появились две породы – алеутская и эндербийская островная, от популяции Галапагосских островов получены мужские половые клетки для криоконсервации. Таким образом, потенциал для использования человеком одичавших популяций коров довольно велик.

Представляется, что появление новых сведений об исчезнувших популяциях крупного рогатого скота будут способствовать лучшему пониманию проблемы одичавших копытных в их взаимодействии с окружающей средой и человеком.

Автор выражает благодарность профессору Леониду Мироновичу Баскину за идею работы с одичавшими популяциями скота; профессору Марчелло Альмедия Браво (Dr. Marcelo Almedia Bravo) из университета Эквадора за информацию по галапагосскому одичавшему скоту; Кристиану Монкайо (Cristian Moncayo) за любезное предоставление своей дипломной работы в университете Эквадора по галапагосскому скоту; канд. биол. наук Софье Леонидовне Баскиной за помощь в подборе материала.

Работа выполнена при финансовой поддержке в рамках государственного соглашения № 8051 между Минобрнауки и ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дарвин Ч.* Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь. Пер. с англ. изд. 1859 г. СПб., 1991. 511 с.
- Дарвин Ч.* Путешествие натуралиста вокруг света на корабле «Бигль» (1831–1836). Пер. с англ. изд. 1853 г. М., 1953. 430 с.
- Зорина З.А., Полетаева И.И., Резникова Ж.И.* Основы этологии и генетики поведения. М., 1999. 383 с.
- Чикурова Е.А.* Островные популяции одичавшего крупного рогатого скота в первое десятилетие XXI в. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2014. Т. 119. № 2. С. 3–13.
- A First Lady... // Notes and News from the Rare Breeds Conservation Society of New Zealand 2009 <http://www.rarebreeds.co.nz/news.html> (дата обращения 28.09.2013).
- 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. Samoa, 2000. P. 19–84.
- Baskus L.* Enderby Island Cattle: A breeding strategy for genetic conservation. Colorado, 2006. 7 p. <http://www.rarebreeds.co.nz/enderbycattle.pdf> (дата обращения 03.02.2013)
- Cheke A.* The timing of arrival of humans and their commensal animals on Western Indian Ocean oceanic islands // *Phelsuma*. 2010. Vol. 18. P. 38–69.
- Dilks P.J., Wilson P.R.* Feral sheep and cattle and royal albatrosses on Campbell Island; population trends and habitat changes. // *New Zealand J. Zool.* 1979. Vol. 6. N 1. P. 127–139.
- Godley E.J.* Notes on the vegetation of Auckland Island //

- Ecology of Subantarctic Islands. Proceedings of the New Zealand Ecological Society. 1965. Vol. 12. P. 57–63. http://www.nzes.org.nz/nzje/free_issues/ProNZES12_57.pdf (дата обращения 05.02.2013)
- Grange S., Duncan P., Gaillard J.-M. Poor horse traders: large mammals trade survival for reproduction during the process of feralization // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 2009. Vol. 276. P. 1911–1919.
- Hill M.J., Currie D.R., Vel T.M., Fanchette R. Felicite // Atoll Res. Bull. 2002. Vol. 495. P. 118–138.
- Hyndman D.L., Littlejohn R.P., Williams J.L., Crawford A.M. Enderby Island cattle: what breed are they derived from? // Proceedings of the Association for the Advancement of Animal Breed Genetics (14th Conference, Queenstown, New Zealand). 2001. Vol. 14. P. 329–331.
- Long J.J. Introduced mammals of the World: their history, distribution and influence. CABI Publishing Wallington. 2003. 591 p.
- Matheson D. Enderby Island Cattle. // A New Zealand Rare Breed Society Rescue project. 2002. <http://www.rarebreeds.co.nz/endcattlepro.html> (дата обращения 30.09.2013)
- McClelland P., Gummer H. Reintroduction of the critically endangered Campbell Island teal *Anas nesiotis* to Campbell Island, New Zealand. // Conserv. Evidence. 2006. Vol. 3. P. 61–63.
- Moncayo C.R. Creación de un banco de germoplasma bovino mediante la criopreservación de semen post-mortem en toros del biotipo Galapagueño // Thesis. Escuela Politécnica del Ejército. Sangolquí. Ecuador. 2010. 152 p.
- Shackleton D.M. Hoofed mammals of British Columbia. UBS Press. 1999. 265 p.
- 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 (23). P. 61–67.
- Turner M.G., Bratton S.P. Fire, Grazing, and the Landscape Heterogeneity of a Georgia Barrier Island // Landscape heterogeneity and disturbance. N.Y., 1987. P. 85–101.
- Wigglesworth A. Falkland people // Peter Owen Limited. 1992. 136 p.

Поступила в редакцию 11.03.13

EXTINCT INSULAR POPULATIONS OF FERAL CATTLE

E.A. Chikurova

The article provides a review of extinct insular populations of feral bovine cattle around the world. There were reviewed the extinct feral cattle populations on the islands of the Atlantic Ocean: Cumberland; Haiti, Solt (Greater Antilles); Saint Helena; East Falkland (Falkland Islands). There were mentioned the extinct populations of feral cattle on the islands of the Indian Ocean: Felicite (Seychelles Islands); St. Paul; Kerguelen (Kerguelen archipelago). There were reviewed extinct feral cattle populations on the islands of the Pacific Ocean: Shumagin, Semenov, Caton (Aleutian Islands); Vancouver; Lanai (Hawaiian Islands); Saipan, Rota (Marianas); Sierra Negra, Santa Cruz, Floreana, San Cristóbal (Galapagos Islands); Antipodes; Enderby, Rose (Auckland Islands); Campbell; Kapiti; Chatham, Stewart, Pitt; Macquarie. The extinct island populations of feral cattle were mostly presented by domestic cow (*Bos taurus*). Artificial introduction was the prevailing cause of their appearance in islands. The principal reason of their extinction was regular elimination. In some cases the systematic elimination did not led success (Molokai, Tinian, Enderby). Significant degradation of vegetation is reported from islands inhabited by cows with another feral hoofed animals (goats, sheep and pigs), or aliens (*Sus scrofa*). Such conditions make exact estimation of the damage caused by feral cows impossible. After extinct of the invasive hoofed in islands the plant associations were restored and populations of some aboriginal mammals were raised.

Key words: feral cattle, feral cow, insular populations, conservation biology, invasive species, alien species, *Bos taurus*, management of cattle population management.

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 599.3/8:591.5

БУФЕРНАЯ ЕМКОСТЬ СООБЩЕСТВ ЖИВОТНЫХ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ ИХ РЕЗИСТЕНТНОЙ УСТОЙЧИВОСТИ

С.Н. Гашев, Н.А. Сазонова

Предложен индекс буферной емкости (C_b), указывающий на способность сообщества выдержать обилие животных на относительно постоянном уровне в течение промежутка времени, когда действует элиминирующий фактор. Индекс может быть вычислен путем отлова мелких млекопитающих с использованием методов безвозвратного изъятия. Показатель рассчитывается как обратная величина доли пойманных в первый тур отловов зверьков (n_1) от общего числа пойманных зверьков в течение всего времени отловов (N): $C_b = 1/(n_1/N)$.

Ключевые слова: устойчивость, буферная емкость, сообщества мелких млекопитающих.

Ранее мы определили устойчивость сообществ как их внутреннее свойство, обеспечивающее стабильность систем при меняющихся условиях среды (Гашев, 1998, 2000, 2001, 2003 и др.). Общая устойчивость складывается из резистентной и упругой составляющих, каждая из которых рассчитывается в конечном счете на основе показателей биоразнообразия сообщества. А все показатели биоразнообразия в свою очередь базируются фактически на двух эмпирических рядах данных: число видов и число особей, представляющих каждый вид. Обилие видов представляет отдельный интерес.

При полевых методах изучения мелких млекопитающих часто оказывается важным оценить способность их сообществ сохранять численность зверьков на относительно постоянном уровне. Для этого мы предлагаем использовать коэффициент буферной емкости сообщества (C_b) (Гашев и др., 2006; Гашев, Сазонова, 2008). Этот показатель характеризует способность сообщества поддерживать относительно постоянную величину обилия особей в течение некоторого времени действия элиминирующего фактора (например, смертности из-за неблагоприятных антропогенных факторов, хищничества и т.д.). Он может быть получен и в ходе отловов мелких млекопитающих методами безвозвратного изъятия.

Фактически этот показатель будет обратно пропорционален ускорению падения обилия животных. На практике его можно вычислить через скорость падения числа пойманных зверьков в каждый i -й суточный тур отловов в течение t суток отловов. Для простоты мы предлагаем представлять этот показатель как обратную величину доли пойманных в первый тур отловов зверьков (n_1) от общего числа пойманных зверьков в течение всего времени отловов (N): $C_b =$

$1/(n_1/N)$. Этот показатель принимает значения от единицы (при минимальной буферной емкости) до плюс бесконечности, но требует одинакового числа суток отлова для сравнения результатов. Ниже (табл. 1) представлены теоретические значения этого показателя при разной длительности отловов (j) с безвозвратным изъятием. Видно, что при увеличении длительности отловов при прочих равных условиях, величина коэффициента буферности сообществ увеличивается (и не достигает какой-либо фиксированной величины), если все зверьки не были выловлены в первый день. В то же время двухдневные туры отловов, демонстрирующие наименьшую его величину, достаточно распространены на практике. На основании вышесказанного именно показатель C_b представляется нам наиболее удобным при дальнейшем анализе. Для этого показателя мы предлагаем три градации величины буферности: низкая, средняя и высокая.

Рассмотрим применение предложенного нами показателя для конкретных полевых исследований в разных экологических условиях (разные биотопы, разные фазы динамики численности, наличие или отсутствие антропогенных факторов и др.) на территории Тюменской обл.

В табл. 2 представлены значения коэффициента буферной емкости для биотопов с минимальной антропогенной нарушенностью (Гашев, 1992 и др.).

На этом материале удобно рассмотреть биотопические особенности данного коэффициента и влияние на него конкретной фазы динамики численности зверьков. Коэффициент корреляции буферной емкости сообществ мелких млекопитающих с богатством биогеоценоза (в баллах), например, по данным 1988 г., составил +0,74 (при $P < 0,05$) в ряду СЗ – СЗБ – С(К)З – КЗ – КЗБ – КОСЗБ, т.е. при повышении богатства

Т а б л и ц а 1

Теоретические значения буферной емкости (C_b) при разной длительности отловов с безвозвратным изъятием

Длительность отловов, туров (сутки)	Все зверьки выловлены в первый тур	На второй день выловлено вдвое меньше зверьков, чем в первый	В каждом туре выловлено равное количество зверьков	Во втором туре зверьков поймано вдвое больше, чем в первом
Два тура – C_{b_2}	1,00	1,49	2,00	3,03
Три тура – C_{b_3}	1,00	–	3,03	–
Четыре тура – C_{b_4}	1,00	–	4,00	–
Пять туров – C_{b_5}	1,00	–	5,00	–
Десять туров – $C_{b_{10}}$	1,00	–	10,00	–

П р и м е ч а н и е. Градации величины буферности: $C_{b_2} = 1,00-1,49$ (низкая); $C_{b_2} = 1,50-1,99$ (средняя); $C_{b_2} = 2,00$ и выше (высокая).

Т а б л и ц а 2

Коэффициент буферной емкости сообществ мелких млекопитающих (C_b) разных биотопов с минимальной антропогенной нарушенностью

Место (год)	Биотоп	Число зверьков по турам отлова	C_{b_2}	C_{b_3}	C_{b_4}	C_{b_5}
Мазурово (1980)	ЛипнякТ	1-2-1-5-1	3,03	4,0	9,09	10,0
Мазурово (1986)	ЛипнякТ	2-14	8,33	–	–	–
Мазурово (1986)	ЛипнякРТ	10-8	1,79	–	–	–
Нижнеюганск (1987)	БОсРТ (поросль)	4-6-7-3	2,50	4,17	5,0	–
Р. Пасол (1987)	С(К)ЗБ	20-22	2,08	–	–	–
Р. Вах (1987)	КЗБ	11-7	1,64	–	–	–
Р. Вах (1987)	КЗ	9-5	1,56	–	–	–
Р. Ватинский Еган (1988)	СЗ	8-3-1-2-2	1,37	1,49	1,61	1,89
Нижневартовск (1988)	С(К)З	22-17-12	1,79	2,33	–	–
Аган (1988)	КЗБ	13-10-3	1,75	2,0	–	–
Аган (1988)	КЗ	11-5-1	1,45	1,54	–	–
Р. Ватинский Еган (1988)	КЗБ	8-6-1-3	1,75	1,89	2,27	–
Р. Ватинский Еган (1988)	СЗБ	12-7-3	1,59	1,82	–	–
Аган (1988)	КОсЗБ	3-3-4	2,00	3,33	–	–
Аган (1988)	КОсЗБ-2	6-6	2,00	–	–	–
Нижневартовск (1989)	С(К)З	6-4-2	1,67	2,00	–	–
Аган (1989)	Факел	6-3-3	1,49	2,0	–	–
Аган (1989)	КОсЗБ	7-4-2	1,56	1,85	–	–
Нижневартовск (1990)	С(К)З	5-10-4	3,03	3,84	–	–
Нижневартовск (1990)	БОс (поросль)	20-18-10-14	1,89	2,38	3,13	–
Мыхпай (1990)	КЗБ	2-6-13-8-6	4,0	10,0	14,29	16,67
Аган (1990)	КОсЗБ-3	12-27-18-18	3,23	4,76	6,25	–
Аган (1990)	КЗБ	22-13-8	1,59	1,96	–	–
Аган (1990)	КЗ-2	18-6-8	1,33	1,79	–	–
Аган (1991)	КЗБ	13-9	1,81	–	–	–
Аган (1991)	КОсЗБ-4	16-11	1,69	–	–	–
Надцы (1994)	Остепненный луг	14-11	1,79	–	–	–
Тюмень (1996)	Суходольный луг	1-7-3	8,0	11,11	–	–
Тюмень (1996)	ТопМал	5-3-5	1,59	2,63	–	–
Тюмень (1996)	СМал	3-5-5	2,63	4,35	–	–

О б о з н а ч е н и я: Б – береза, Ос – осина, С – сосна, К – кедр, З – зеленомошный, ЗБ – зеленомошно-багульниковый, Мал – малиновый, Топ – тополь, РТ – разнотравный, Т – травяной.

П р и м е ч а н и е. Величина и фаза динамики численности ММ в разные годы исследований: 1980 – низкая (депрессия), 1986 – высокая (подъем), 1987 – высокая (пик), 1988 – высокая (спад), 1989 – низкая (депрессия), 1990 – высокая (подъем), 1991 – высокая (пик), 1994 – высокая (подъем), 1996 – низкая (депрессия), 1997 – низкая (подъем).

биогеоценоза растет и буферность сообщества мелких млекопитающих – вполне ожидаемый результат.

Анализ величины показателя буферности сообществ мелких млекопитающих на разных фазах их динамики численности (рис. 1) свидетельствует о ее больших величинах в годы высокой численности (особенно на пике или подъеме) по сравнению с годами снижения численности или депрессии. Это просматривается в различных биотопах.

В табл. 3 представлены значения коэффициента буферной емкости сообществ мелких млекопитающих для биотопов с разной степенью антропогенной нарушенности: от целины к полям (Гашев, Сазонова, 2002).

В некоторых нарушенных сообществах (залежи разного срока давности, поля) может наблюдаться отклонение от отмеченной нами выше закономерности по фазам динамики численности (рис. 2).

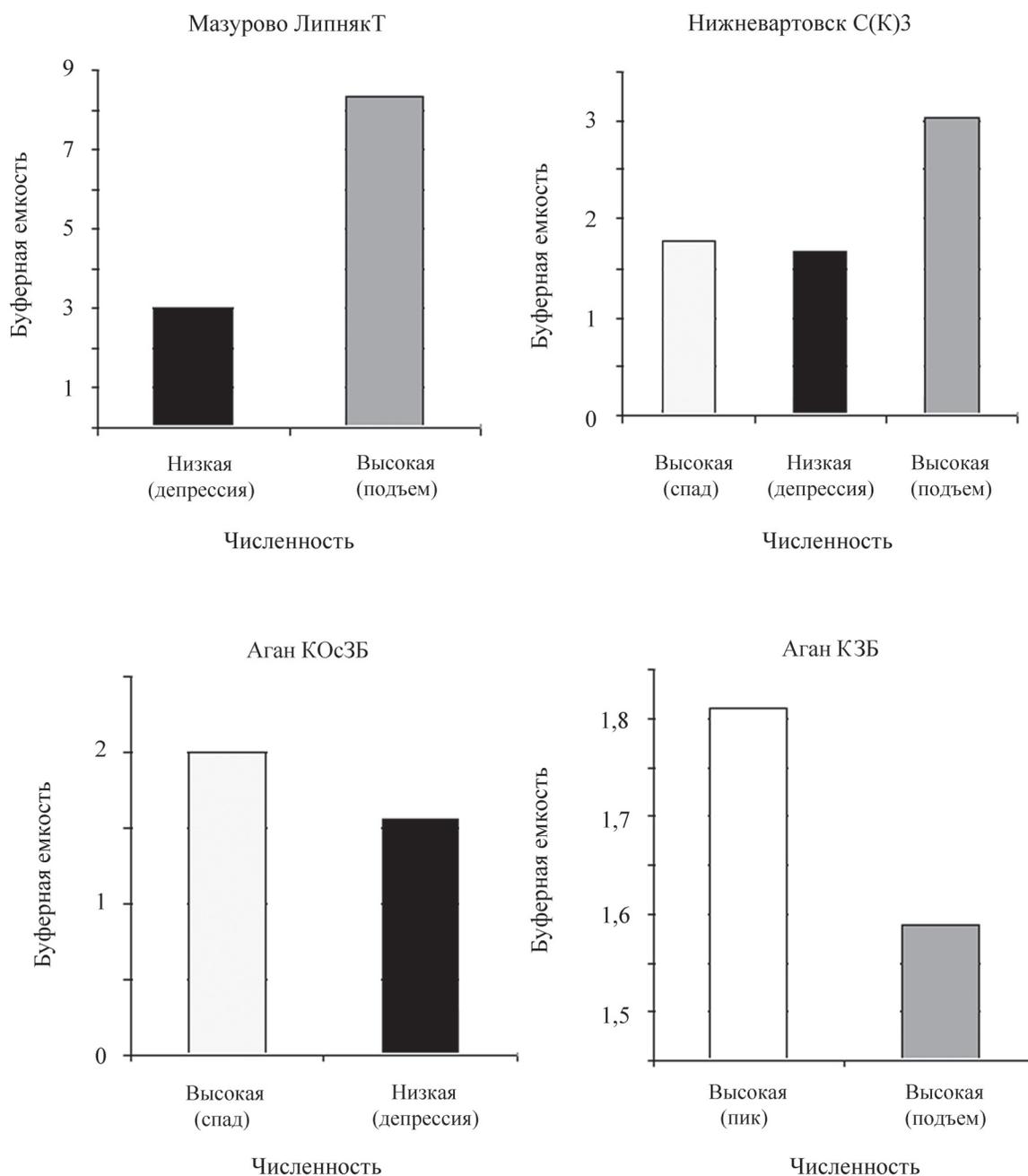


Рис. 1. Соотношение величин буферной емкости на разных фазах динамики численности мелких млекопитающих в ненарушенных условиях среды

Т а б л и ц а 3

Расчет буферной емкости сообществ ММ (Сb_j) разных биотопов (с разной степенью антропогенной нарушенности)

Место (год)	Биотоп	Число зверьков по турам отлова	Cb ₂	Cb ₃	Cb ₄	Cb ₅
Ишим (1998)	М31	5-2	1,41	–	–	–
Ишим (1999)	М31	5-8-12-3-5	2,63	5,00	5,56	6,67
Ишим (2002)	М31	12-5-11	1,41	2,33	–	–
Ишимский бор (1998)	М32	2-3	2,50	–	–	–
Ишимский бор (1999)	М32	2-2-1	2,00	2,5	–	–
Сладково (2001)	М35	3-6	3,03	–	–	–
Сладково (2002)	М35	1-1-2	2,00	4,00	–	–
Сладково (2003)	М35	3-5-8	2,63	5,26	–	–
Ишимский бор (1999)	М38	3-1	1,33	–	–	–
Тюмень, Решетниково (2002)	М39	1-3	4,00	–	–	–
Сладково (2003)	М310	7-8-5	2,13	2,86	–	–
Ишим (2003)	М311	5-2	1,41	–	–	–
Ишим (1998)	С31	5-5-8	2,00	3,57	–	–
Ишим (1999, июнь)	С31	5-9-14-6	2,78	5,56	6,67	–
Ишим (1999, июль)	С31	12-7-11	1,59	2,50	–	–
Ишим (1999, август)	С31	10-13-15	2,33	3,85	–	–
Ишим (2001)	С31	18-24-27	2,33	3,85	–	–
Ишим (2002)	С31	20-13-6	1,64	1,96	–	–
Ишим (2003)	С31	27-26	1,96	–	–	–
Ишим (2002)	С31-1	17-10	1,59	–	–	–
Тюмень (2001)	С35	3-2	1,67	–	–	–
Мяги (2001)	С36	4-1	1,25	–	–	–
Сладково (2001)	С37	2-2	2,00	–	–	–
Сладково (2002)	С37	1-8	9,09	–	–	–
Сладково (2003)	С37	1-8-10	9,09	–	–	–
Сладково (2002)	С38	2-11	20,00	–	–	–
Тюмень, Решетниково (2002)	С39	5-4-5	1,79	2,78	–	–
Мяги (2003)	С310	6-9-12	2,50	2,86	–	–
Ишим (1998)	Ц1	1-4	5,00	–	–	–
Ишим (1999)	Ц1	3-4-5-8-5	2,33	4,00	6,67	8,33
Ишим (2001)	Ц1	5-13-14	3,57	6,25	–	–
Ишим (2002)	Ц1	2-9-8	5,56	9,09	–	–
Ишим (2002)	Ц1-1	9-5-11	1,56	2,78	–	–
Ишимский бор (1998)	Ц3	1-3-5	4,00	9,09	–	–
Ишимский бор (1999)	Ц3	7-12-10-22-13	2,70	4,17	7,14	9,09

Окончание табл. 3

Ишимский бор (1999)	Ц4	1-3	4,00	–	–	–
Ишим, р.Дятел (1999)	Ц5	6-4-6-1	1,67	2,63	2,86	–
Ишимский бор (1999)	Ц5-2	6-11-9-18-13	2,86	4,35	7,14	9,09
Ишимский бор (1999)	Ц6	5-5-7-1-2	2,00	3,45	3,57	4,00
Мяги (2001)	Ц9	1-1	2,00	–	–	–
Сладково (2002)	Ц10	14-14	2,00	–	–	–
Сладково (2003)	Ц10	11-11	2,00	–	–	–
Ишим (1999)	П1	6-6-4-6	2,00	2,63	3,70	–
Ишим (2001)	П1	2-1-1	1,49	2,00	–	–
Ишим (2002)	П1	2-4-7	3,03	6,67	–	–
Журавли (1999)	П7	1-2-1	3,03	4,00	–	–
Сладково (2001)	П8	4-2	1,49	–	–	–
Сладково (2002)	П10	3-1	1,33	–	–	–
Сладково (2003)	П10	2-4	3,03	–	–	–
Тюмень (2002)	П11	4-4-6	2,00	3,45	–	–
Ишим (2003)	П12	10-7	1,69	–	–	–

О б о з н а ч е н и я: МЗ – молодая залежь; СЗ – старая залежь; Ц – целина; П – поле; цифры – порядковые номера пробных площадей.

П р и м е ч а н и е. Величина и фаза динамики численности ММ в разные годы исследований: 1998 – высокая (пик), 1999 – высокая (спад), 2000 – низкая (депрессия), 2001 – низкая (депрессия, на подъем!), 2002 – низкая (подъем), 2003 – высокая (подъем), 2004 – высокая (пик).

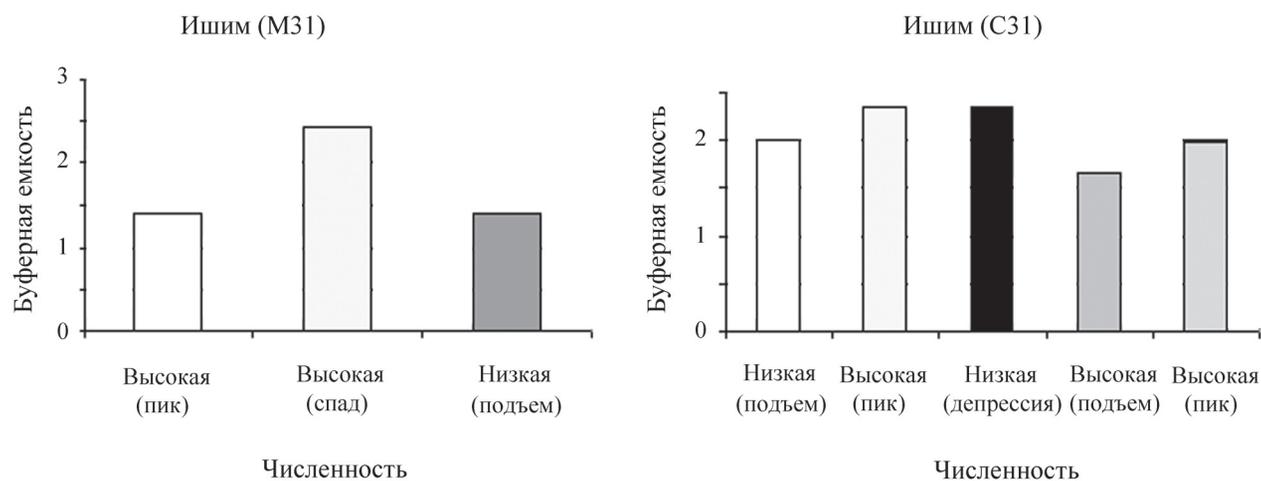


Рис. 2. Соотношение величин буферной емкости на разных фазах динамики численности мелких млекопитающих в нарушенных сообществах

Проведем статистический анализ по средним значениям величины коэффициента буферной емкости сообществ мелких млекопитающих разной степени нарушенности, сравнив их по t -критерию Стьюдена

та (значение по Сладково (2002) – СЗ8, где $Sb_2 = 20$, убрано как артефакт). Результаты расчетов приведены в табл. 4 (порядок групп такой же, как в табл. 3: 1 – МЗ, 2 – СЗ, 3 – Ц, 4 – П).

Т а б л и ц а 4

Основные статистические показатели Sb_2 сообществ мелких млекопитающих с разной степенью антропогенной нарушенности

Номер группы	N	X_{cp}	Ошибка S_x	Дисперсия	Сигма	C_v	C_s	Доверительный интервал
1	12	2,207	0,232	0,646	0,804	36,41	10,51	0,455
2	15	2,907	0,656	6,460	2,542	87,43	22,57	1,286
3	14	2,946	0,342	1,634	1,278	43,38	11,59	0,670
4	9	2,121	0,239	0,514	0,717	33,82	11,27	0,469
Сравнение								
Группы	Среднее		Сигма	Коэффициент вариации	Дисперсия	Уровень достоверности		
	критерий t			критерий F				
1 и 2	0,916		3,532	2,897	10,006	–		
1 и 3	1,730		1,626	0,630	2,530	при $P < 0,10$		
1 и 4	0,253		0,366	0,238	1,255	–		
2 и 3	0,052		2,415	2,455	3,954	–		
2 и 4	0,899		3,694	3,005	12,557	–		
3 и 4	1,758		1,902	0,837	3,176	при $P < 0,10$		

Анализ данных показывает (табл. 4), что статистически значимые различия по Sb_2 отмечаются только между молодой залежью и целиной (на целине показатель выше), а также между полем и целиной (на поле он минимален). Старая залежь по величине средней Sb_2 занимает промежуточное положение и ближе всего к целине.

Подобный анализ, проведенный не по всей сборной группе мелких млекопитающих, а отдельно по насекомоядному (обыкновенная бурозубка *Sorex araneus* L., 1758) и грызунам (а там в свою очередь по разным систематическим группам на примере полевой мыши *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771) и узкочерепной полевки *Microtus gregalis* (Pallas, 1779)), показал те же закономерности.

Мы не приводим здесь специальной оценки половозрастного состава выборок из популяций, изъятых в разные туры отловов, однако следует указать на то, что хорошо известно из литературы, – более 90% сеголеток вылавливается на площадке не в первые, а в последующие сутки. Таким образом, в первые сутки отлова в ловушки попадает лишь небольшая часть из присутствующих в популяции молодых полевок, недавно приступивших к самостоятельной жизни, вне зависимости от типа ловушек и способа их рас-

становки. Это может быть связано как с небольшой массой и меньшей подвижностью таких зверьков, так и с их повышенной осторожностью по отношению к новым предметам, лишенным знакомого запаха. В первые сутки, как в давилки, так и в живоловки, чаще попадают «доминирующие» особи: крупные зрелые зверьки имеют преимущество перед молодыми, недавно вышедшими из гнезда, а территориальные самки с выводками – перед всеми остальными (Бернштейн и др., 1995 и др.). В.С. Смирнов (1998), полемизируя со сторонниками оценки доли мигрантов через «остаток» после длительного безвозвратного изъятия зверьков с исследуемой территории (Щипанов, 1990, 1991; Щипанов и др., 1992 и др., с которыми мы в целом солидаризируемся), также отмечает, что в популяциях мелких млекопитающих разные демографические группировки имеют разную вероятность попадания и убывают с разной интенсивностью. Так, взрослые самки рыжих полевок убывают вдвое интенсивнее, чем молодняк; взрослые самцы занимают промежуточное положение.

Таким образом, дальнейшее изучение структуры популяций и сообществ животных, в том числе и с помощью предлагаемого нами коэффициента буферной емкости сообщества (Sb), представляется

чрезвычайно интересным и перспективным, как с методической (адекватная оценка населения мелких млекопитающих), так и с академической (изучение адаптивных механизмов устойчивости и стабильности сообществ) точек зрения. Предлагается использовать его в системе экологического мониторинга, в том числе и при сравнении импактных сообществ с фоновыми.

Работа выполнена в рамках базовой части государственного задания Министерства образования и науки РФ № 01201460003»

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бернштейн А.Д., Михайлова Т.В., Анекина Н.С.* Эффективность метода ловушко-линий для оценки численности и структуры популяции рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) // Зоол. журн. 1995. Т. 74. Вып. 7. С. 119–127.
- Гашев С.Н.* Влияние нефтяных разливов на фауну и экологию мелких млекопитающих Среднего Приобья // Экология. 1992. № 2. С. 44–48.
- Гашев С.Н.* Устойчивость экологических систем // Региональные проблемы прикладной экологии. Белгород, 1998. С. 132–134.
- Гашев С.Н.* Млекопитающие в системе экологического мониторинга (на примере Тюменской области). Тюмень, 2000. 220 с.
- Гашев С.Н.* Упругая устойчивость экологических систем // Сибирский экологический журнал. 2001. № 5. С. 645.
- Гашев С.Н.* Млекопитающие в системе экологического мониторинга (на примере Тюменской области). Дис. ... докт. биол. наук. Тюмень, 2003. 396 с.
- Гашев С.Н., Жигилева О.Н., Сазонова Н.А. и др.* Зооиндикаторы в системе регионального экологического мониторинга Тюменской области: методика использования. Тюмень, 2006. 132 с.
- Гашев С.Н., Сазонова Н.А.* Интегральные показатели состояния и устойчивости сообществ млекопитающих для оценки степени антропогенного воздействия // Вестн. Тюм. гос. ун-та. 2002. № 4. С. 71–77.
- Гашев С.Н., Сазонова Н.А.* Буферная емкость сообществ мелких млекопитающих // Экология животных и фаунистика. Сб. науч. тр. Вып. 8. Тюмень, 2008. С. 11–19.
- Смирнов В.С.* Ошибка в определении числа мигрантов при отлове мелких млекопитающих линиями давилок // Журн. общ. биол. 1998. Т. 59. № 4. С. 438–447.
- Щипанов Н.А.* Оценка плотности населения оседлых и величины потока нетерриториальных мелких млекопитающих при учетах с безвозвратным изъятием // Зоол. журн. 1990. Т. 69. № 5. С. 113–124.
- Щипанов Н.А.* Оценка состояния и динамика экосистем с использованием данных о структуре популяций мелких млекопитающих // Биоиндикаторы и биомониторинг. Мат-лы. Междунар. симпоз. Загорск, 1991. С. 307–308.
- Щипанов Н.А., Олейниченко В.Ю., Касаткин М.В.* Функции внутривидовых пространственных структур и синантропизм мелких млекопитающих // Синантропия грызунов и ограничение их численности. М., 1992. С. 88–110.

Поступила в редакцию 13.10.13

BUFFER CAPACITY OF COMMUNITIES OF ANIMALS, AS INDICATOR OF THEIR RESISTANT STABILITY

S.N. Gashev, N.F. Sazonova

The authors suggest an index of buffer capacity (Cb), which indicates a community's ability to sustain the abundance of animals on a relatively constant level within a period of time when an eliminating factor is at works. The index can be calculated when capturing small mammals using the methods of permanent removal. It constitutes the reciprocal value of the percentage of the animals captured during the first round of trappings (n_1) in the overall number of animals captured during the whole period of trappings (N): $C_b = 1/(n_1/N)$.

Key words: stability, buffer capacity, communities of small mammals.

Сведения об авторах: *Гашев Сергей Николаевич* – зав. кафедрой зоологии и эволюционной экологии животных Тюменского государственного университета, докт. биол. наук, профессор (gsn-61@mail.ru); *Сазонова Наталья Александровна* – доцент Югорского государственного университета, канд. биол. наук (N_Sazonova@ugrasu.ru).

УДК 598.132(575.3)

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ СРЕДНЕАЗИАТСКОЙ ЧЕРЕПАХИ *AGRIONEMYS HORSFIELDII* (GRAY, 1844) В ЮЖНОМ ТАДЖИКИСТАНЕ

Д.А. Бондаренко, У.Х. Эргашев, Т.А. Нажмудинов

Представлены итоги количественных учетов среднеазиатской черепахи в апреле 2007 г. и апреле–июне 2013 г. в 21 пункте Южного Таджикистана. Всего обследовано 8 природно-территориальных комплексов. Установлено, что черепаха широко распространена на эфемеровых подгорных равнинах и предгорьях (19 пунктов). Вид не отмечен на песчаном массиве Курджалакум в низовьях рек Амударья и Кафирниган и верховьях р. Сурхоб в месте слияния рек Муксу и Кызылсу. Плотность населения *A. horsfieldii* сильно варьировала в отдельных пунктах и в целом по ландшафтам. На лёссовых волнистых равнинах и предгорьях с эфемеровой и фисташково-эфемеровой растительностью плотность населения достигала наибольших значений. На эфемеровых предгорьях средняя плотность черепахи составила 10,0 ос./га, а в фисташково-эфемеровых предгорьях – 20,7 ос./га. Наибольшее среднее значение обилия черепахи в пункте учета отмечено в юго-западных предгорьях Каратау (40,5 ос./га). Освоение и орошение земель в долинах крупных рек и плоских межгорных долинах стало причиной полного или частичного вытеснения черепахи. В обследованных популяциях в соотношении полов отмечена диспропорция. В большинстве выборок (56%) преобладали самки, но обычно они не превышали долю самцов более чем в 2 раза. В некоторых популяциях (33%) наблюдалось преобладание самцов. Равное соотношение полов встречалось редко. Доля неполовозрелых особей (до 10 лет) ни в одной из популяций не превысила 20%, а в большинстве пунктов наблюдений была ниже 7%. Орогенез в четвертичном периоде способствовал изоляции популяций черепахи горными хребтами и реками. Антропогенная деятельность усилила их дальнейшую фрагментацию и обособление. В связи с быстрым приростом сельского населения интенсивно осваиваются плодородные лёссовые предгорья, на которых последние два десятилетия заметно сократилась площадь местообитаний и численность черепахи. Мелкие автономные популяции, такие как в долине р. Сурхоб, оказались наименее устойчивыми перед изменениями среды. На снижение численности среднеазиатской черепахи повлиял также нелегальный вылов.

Ключевые слова: среднеазиатская черепаха, Таджикистан, плотность популяций, экология.

Необходимость оценки состояния популяций среднеазиатской черепахи *Agrionemys horsfieldii* в Таджикистане назрела давно. Этот вид широко распространен в низкогорной части республики (Чернов, 1959; Саид-Алиев, 1979; Сатторов, 1994), а поэтому имеет большое значение в функционировании пустынных биогеоценозов. Кроме того, *A. horsfieldii* представляет значительный коммерческий интерес, поскольку является предметом зоологической торговли. В Таджикистане черепаху неоднократно отлавливали и экспортировали небольшими партиями (UNEP-WCMC, 2010), но еще большее количество животных вывозилось нелегально, главным образом в Россию и на Украину. В ходе освоения целинных земель, которое последние десятилетия было особенно интенсивным, запасам вида нанесен большой ущерб. В результате расширения посевных площадей значительно сокра-

тилась площадь естественных местообитаний и численность *A. horsfieldii* не только на равнинах, но и в предгорьях, где традиционно распространено пастбищное животноводство. В связи с усилением антропогенного пресса среднеазиатскую черепаху предложено включить в Красную книгу республики как уязвимый вид (Саидов, 2012). Вместе с тем для объективного представления природоохранного статуса *A. horsfieldii*, как и перспектив рационального использования, необходимо выяснить реальное состояние ее популяций в природе. Специальных исследований в этом направлении ранее не проводилось. Отрывочные сведения об обилии среднеазиатской черепахи в нескольких пунктах Таджикистана, выраженном количеством особей, встреченных за время экскурсии или на длину маршрута, не дают объективного представления о плотности населения вида (Саид-Алиев,

1979; Сатторов, 1993; Эргашев, Сатторов, 2011; Эргашев и др., 2012). Очевидно, что без знания особенностей пространственного распределения, плотности населения и численности вида невозможно оценить его место в биогеоценозе и влияние антропогенного воздействия.

В данной работе представлены результаты предварительной оценки ландшафтного распределения и плотности населения *A. horsfieldii* в Южном Таджикистане, которые расширяют представление о современном состоянии этого вида пресмыкающихся.

Материал и методы

Материал собирался в середине апреля 2007 г. и в апреле – начале июня 2013 г. в девяти районах Хатлонской обл. (Кубодиён, Пянджский, Пархарский, Шуроободский, Дангаринский, Темурмалик, Бохтарский, Абдурахмона Джоми, Хуросон) и трех районах республиканского подчинения (Рудаки, Джиргатальский, Шахринавский).

Пункты учетов среднеазиатской черепахи выбирались на основании представлений об оптимальных условиях ее обитания (Саид-Алиев, 1979; Атаев, 1985; Кубыкин, 1988; Бондаренко и др., 2001, 2008; Bondarenko, Peregontsev, 2006; 2009; Brushko, Kubikin, 1982;). Изучение карт природы и космических снимков территории позволили выявить потенциально пригодные для обитания черепахи ландшафты: глинистые и лёссовые подгорные равнины и предгорья со сглаженным и слабо волнистым рельефом, аллювиальные песчаные равнины. Почвенный и растительный покров таких природных комплексов представлен преимущественно светлыми или типичными сероземами с эфемеровой растительностью. В некоторых случаях ориентиром в выборе мест учета служили пункты встреч черепахи другими исследователями (Саид-Алиев, 1979). Антропогенные ландшафты (селитебные территории, орошаемые оазисы, богарные поля) не обследовались.

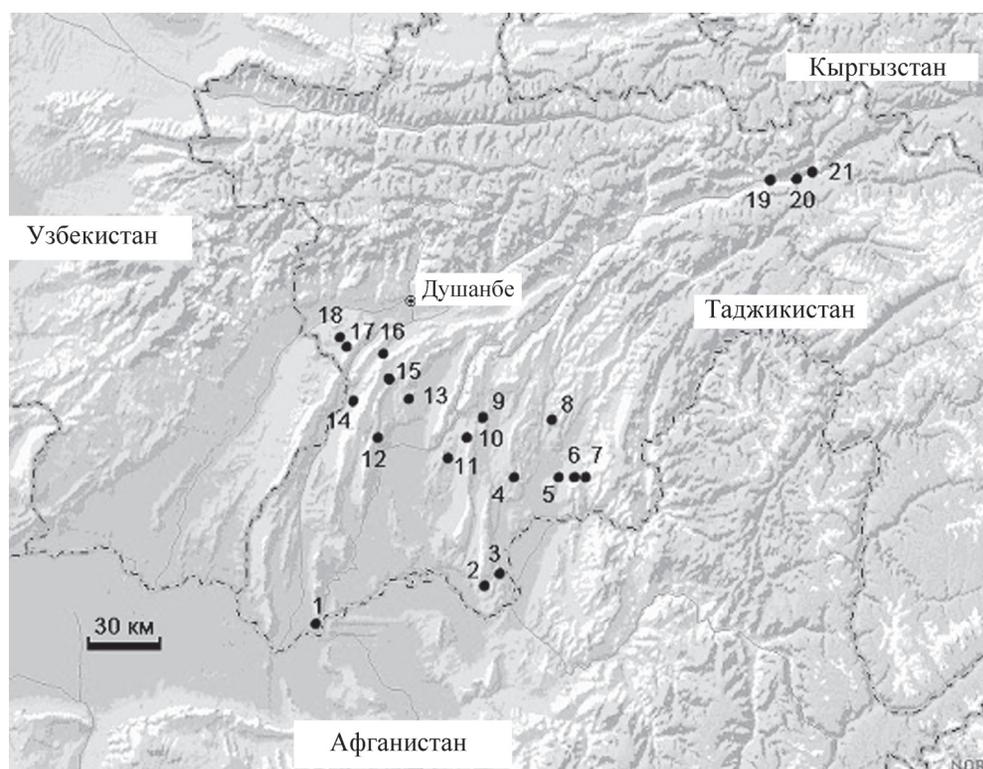
Количественные учеты черепахи проводили маршрутным методом с регистрацией перпендикулярных расстояний обнаружения от каждой особи до линии маршрута (Бондаренко, Челинцев, 1996). Данный метод применялся для оценки численности популяций *A. horsfieldii* в Узбекистане (Бондаренко, 1994; Бондаренко и др., 2001, Бондаренко, Перегонцев, 2006), Казахстане (Бондаренко и др., 2008), Иране (Bondarenko, Peregontsev, 2009) и показал его эффективность. Черепах учитывали в период их максимальной активности, когда животные активно перемещались по территории, питались и спарива-

лись. При первых признаках снижения их массовой активности – уходе в тень или нору, учет прекращали. Перед началом учета и после его окончания измеряли температуру поверхности почвы инфракрасным термометром «PE-1 Infrared Temp Gun». Количественные учеты *A. horsfieldii* проведены в 21 пункте (рисунок). В общей сложности пройдено 114,1 км учетных маршрутов, на которых встречено 1290 ос. *A. horsfieldii*. В большинстве пунктов наблюдений выясняли пол и возраст особей в популяциях. Возраст определяли по количеству годичных колец на роговых щитках карапакса. В популяциях с небольшими выборками (менее 25 особей) половое соотношение и возраст не рассматривали из-за возможной низкой репрезентативности данных. В ходе работ собраны сведения по питанию черепахи в разных районах республики. В ходе полевых работ собран гербарий фоновых видов растений (20 листов) и проведена их фотосъемка для последующего видового уточнения. Написание латинских названий растений уточнено по монографии «Сосудистые растения России и сопредельных государств» (Черепанов, 1995).

Результаты

Сведения об ареале *A. horsfieldii*. Ареал черепахи в Таджикистане разделен на две части высокой горной системой Южного Тянь-Шаня (Туркестанским, Зеравшанским и Гиссарским хребтами). Северная часть ареала расположена к северу от этих хребтов в Согдийской обл., откуда простирается на территорию Кыргызстана и Узбекистана. Южная часть ареала, в которой проводили наблюдения, занимает территорию Таджикской депрессии к югу от центральной части Гиссаро-Алая и к западу от Памира. В Таджикской котловине низкие хребты и холмогорья чередуются с межгорными и предгорными впадинами, а рельеф сложен мощными лёссовыми отложениями. Черепаха населяет преимущественно лёссовые подгорные равнины и предгорья с сообществами из эфемеров и многолетников (*Phlomis bucharica*, *Psoralea drupacea*, *Artemisia* sp., *Lagonychium farctum* и др.), а также фисташково-эфемеровые редколесья. Плоские плодородные равнины в межгорных и речных долинах, некогда населенные черепахой, к настоящему времени почти полностью освоены. Сохранились небольшие участки (заповедник Тигровая Балка, тугай р. Пяндж), где черепаху можно встретить, но численность ее невелика (Эргашев и др., 2012).

Особенности ландшафтного распределения *A. horsfieldii*. На основании геоморфологических, почвенных и растительных характеристик местооби-



Пункты учета среднеазиатской черепахи *Agrionemys horsfieldi* в Южном Таджикистане, в скобках указана абсолютная высота (м над ур. моря): 1 – Пески Курджалакум, 5 км южнее с. Тешикташ, 37°04' N, 68°15' E, (434); 2 – Предгорья гор Каратау, 12 км восточнее г. Пяндж, 37°15' N, 69°14' E, (512); 3 – Склон хребта Каратау, 19 км южнее пос. Пархар, 37°19' N, 69°20' E, (783); 4 – Подгорная равнина, 2 км восточнее с. Алимтай, 37°46' N, 69°25' E (754); 5 – Окрестности горы Ходжамумин, 2 км южнее с. Сулхабад, 37°46' N, 69°40' E (650); 6 – Низкогорье, 1 км северо-западнее с. Чердара, 37°46' N, 69°46' E (810); 7 – 1 км западнее с. Сарычашма, 37°46' N, 69°50' E (1072); 8 – Левобережье р. Кызылсу, урочище Дораэмамбай, 38°02' N, 69°37' E (770); 9 – Подгорная равнина хребта Сарсарак, 1 км северо-западнее с. Лохур, 38°02' N, 69°12' E (750); 10 – Предгорья гор Чолтау, 5,6 км западнее с. Торбулок, 37°56' N, 69°07' E (819); 11 – 7 км восточнее г. Сарбанд, 37°51' N, 69°00' E (800); 12 – Предгорья гор Актау, урочище Ганджина, 37°56' N, 68°35' E (636); 13 – 5 км восточнее с. Мехнат, 38°07' N, 68°45' E (640); 14 – Предгорья гор Актау, 2,5 км северо-восточнее с. Эсамбай, 38°06' N, 68°25' E (700); 15 – Окрестности с. Доганакиик, 38°13' N, 68°39' E (840); 16 – Долина между хребтом Каршитау и горами Рангон, 38°20' N, 68°36' E (980); 17 – Предгорья хребта Бабатаг, 0,5 км восточнее с. Умар (Умбар), 38°24' N, 68°20' E (1070); 18 – Предгорья хребта Бабатаг, 1,5 км юго-восточнее с. Умар (Умбар), 38°23' N, 68°20' E (1040); 19 – Долина р. Сурхоб, западные окрестности с. Сайрон, 39°10' N, 70°56' E (1680); 20 – Долина р. Сурхоб, восточные окрестности с. Пилдони Боло, 39°10' N, 71°05' E (1810); 21 – Долина р. Сурхоб в месте слияния рек Кызылсу и Муксу, 39°16' N, 71°23' E (1840).

тания типизированы по восьми ландшафтам: I – закрепленные бугристые пески с кустарниково-эфемеровыми сообществами; II – пологая подгорная каменисто-суглинистая равнина с эфемеровыми сообществами; III – подгорная лёссовая волнистая равнина с эфемеровыми сообществами; IV – лёссовые предгорья с эфемеровыми сообществами; V – лёссовые предгорья с фисташково-эфемеровыми сообществами; VI – межгорная каменисто-лёссовая долина с эфемеровыми сообществами; VII – лёссово-суглинистые низкогорья с разнотравно-крупнозлаковыми сообще-

ствами; VIII – каменисто-суглинистая терраса р. Сурхоб с кустарниково-разнотравными сообществами. По нашим данным среднеазиатская черепаха широко распространена в низкогорных ландшафтах Южного Таджикистана (встречена в 19 пунктах учета). Однако плотность ее населения в пунктах учета и в целом по ландшафтам сильно варьирует (табл. 1). На закрепленных бугристых песках Куржалакум (I), расположенных в низовьях р. Кафирниган, *A. horsfieldii* не встречена. Не удалось также обнаружить какие-либо следы ее обитания, в том числе норы и останки панцирей.

Таблица 1

Плотность населения среднеазиатской черепахи *Agriemys horsfieldii* в ландшафтах Южного Таджикистана по данным маршрутного учета (номера ландшафтов даны в тексте, номера пунктов учета соответствуют легенде карты на рис. 1)

Ландшафт	номер пункта	Пункт учета		Дата	Длина маршрута, км	Встречено особей, ос.	Плотность населения, особей/га
		природные условия					
I	1	Бугристые пески Курджалакум с кандымом (<i>Calligonum</i> sp.), белым сакасулом (<i>Haloxylon persicum</i>) и эфемерами (<i>Carex physodes</i> , <i>Anisantha tectorum</i> , <i>Eremopyrum bonaerpartis</i> , <i>Hordeum</i> sp., <i>Erodium cicutarium</i> , <i>Trigonella arcuata</i>).		17.04.13	9,13	0	0
	9	Пологая каменисто-суглинистая равнина хребта Сарсарак с сообществом из <i>Poa bulbosa</i> , <i>Hordeum bulbosum</i> , <i>Astragalus filicaulis</i> , <i>Trigonella arcuata</i> , <i>Anisantha tectorum</i> , <i>Cousinia</i> sp., <i>Strigosella trichocarpa</i> , <i>Carduus arabicus</i> , <i>Centaurea iberica</i> .		21.04.13	5,20	16	3,83±0,6
III	4	Волнистая подгорная равнина хребта Джилангау с сообществом из <i>Carex pachystylis</i> , <i>Anisantha tectorum</i> , <i>Hordeum bulbosum</i> , <i>Trigonella arcuata</i> , <i>Galium aparine</i> , <i>Aphanopleura capillifolia</i> , <i>Erodium cicutarium</i> , <i>Taraxacum</i> sp., <i>Lagonychium farctum</i> , <i>Phlomis bucharica</i> , <i>Psoralea drupacea</i> .		20.04.13	9,70	225	25,48±9,0
	12	Слабо волнистая равнина урочища Ганджина с сообществом из <i>Poa bulbosa</i> , <i>Hordeum bulbosum</i> , <i>Strigosella trichocarpa</i> , <i>Trigonella arcuata</i> , <i>Astragalus filicaulis</i> , <i>Holosteum umbellatum</i> .		12.04.07	3,80	18	2,60±0,9
	13	Волнистая подгорная равнина гор Джегымтау с сообществом из <i>Hordeum bulbosum</i> , <i>Anisantha tectorum</i> , <i>Poa bulbosa</i> , <i>Carex pachystylis</i> , <i>Holosteum umbellatum</i> , <i>Trigonella arcuata</i> , <i>Cousinia</i> sp., <i>Phlomis bucharica</i> .		22.04.13	5,60	25	8,54±4,0
	13	То же		13.04.07	3,00	58	8,21±0,8
	14	Предгорья хребта Актау, долина сая с сообществом <i>Carex pachystylis</i> , <i>Poa bulbosa</i> , <i>Trigonella arcuata</i> , <i>Astragalus filicaulis</i> , <i>Erodium cicutarium</i> , <i>Vulpia</i> sp., <i>Taraxacum</i> sp., <i>Papaver pavoninum</i> , <i>Strigosella trichocarpa</i> , <i>Alchemilla</i> sp., <i>Hordeum</i> sp., <i>Alyssum desertorum</i> , <i>Ceratocephalus falcatus</i> , <i>Heterocaryum rigidum</i> , <i>Gentiana olivieri</i> , <i>Euclidium syriacum</i> , <i>Parentucellia flaviflora</i> , <i>Shinacia turkesnica</i> , <i>Lallemantia royleana</i> , <i>Ziziphora clinodoides</i> , <i>Phlomis bucharica</i> .		24.04.13	6,60	178	17,61±4,3
	15	Долина сая хребта Актау с сообществом из <i>Carex pachystylis</i> , <i>Poa bulbosa</i> , <i>Trigonella arcuata</i> , <i>Erodium cicutarium</i> , <i>Taraxacum</i> sp., <i>Strigosella trichocarpa</i> , <i>Hordeum</i> sp., <i>Alyssum desertorum</i> , <i>Ceratocephalus falcatus</i> , <i>Heterocaryum rigidum</i> , <i>Vulpia</i> sp., <i>Parentucellia flaviflora</i> , <i>Phlomis bucharica</i> .		12.04.07	2,00	79	13,44±0,1
IV	10	Пологие предгорья гор Чолтау с растительным сообществом из <i>Strigosella trichocarpa</i> , <i>Astragalus filicaulis</i> , <i>Hordeum</i> sp., <i>Anisantha tectorum</i> , <i>Papaver pavoninum</i> , <i>Parentucellia flaviflora</i> , <i>Coelipinia macrantha</i> , <i>Pseudohandelia umbellifera</i> .		21.04.13	5,50	72	26,17±5,5
	6	Каменисто-суглинистые предгорья в окрестности с. Чардара с растительным сообществом из <i>Poa bulbosa</i> , <i>Anisantha tectorum</i> , <i>Trigonella arcuata</i> , <i>Parentucellia flaviflora</i> , <i>Strigosella trichocarpa</i> , <i>Holosteum umbellatum</i> , <i>Anagalis foemina</i> , <i>Taraxacum</i> sp., <i>Euclidium syriacum</i> , <i>Astragalus</i> sp., <i>Ixiolirion tataricum</i> , <i>Potentilla multifida</i> , <i>Hypocissium parviflorum</i> , <i>Cousinia</i> sp., <i>Phlomis bucharica</i> , <i>Artemisia</i> sp.		19.04.13	4,55	34	12,38±2,3
	5	Предгорья горы Ходжамумин с потравленным скотом растительным сообществом из <i>Poa bulbosa</i> , <i>Anisantha tectorum</i> , <i>Alyssum desertorum</i> , <i>Trigonella arcuata</i> , <i>Erodium cicutarium</i> , <i>Taraxacum</i> sp., <i>Astragalus filicaulis</i> , <i>Lagonychium farctum</i> , <i>Phlomis bucharica</i> .		19.04.13	5,35	16	5,08±2,1
	17	Предгорья хребта Бабага с растительным сообществом из <i>Hordeum</i> sp., <i>Poa bulbosa</i> , <i>Trigonella arcuata</i> , <i>Erodium cicutarium</i> , <i>Taraxacum</i> sp., <i>Astragalus filicaulis</i> , <i>Prangos bucharica</i> , <i>Phlomis bucharica</i> .		09.05.13	2,16	28	11,78
	18	Предгорья хребта Бабага с растительным сообществом из <i>Hordeum</i> sp., <i>Poa bulbosa</i> , <i>Trigonella arcuata</i> , <i>Erodium cicutarium</i> , <i>Taraxacum</i> sp., <i>Astragalus filicaulis</i> , <i>Prangos bucharica</i> , <i>Phlomis bucharica</i> .		25.04.13	2,15	8	7,37±1,5

Продолжение табл. 1

Ландшафт	Пункт учета		Дата	Длина маршрута, км	Встречено особей	Плотность населения, особей/га
	номер пункта	природные условия				
V	2	Долина сая в предгорьях хребта Каратау с растительным сообществом из <i>Hordeum</i> sp., <i>Anisantha testatorum</i> , <i>Poa bulbosa</i> , <i>Trigonella arcuata</i> , <i>Strigosella trichosarpa</i> , <i>Anagalis foemina</i> , <i>Parentucellia flaviflora</i> , <i>Euchlidium syriacum</i> , <i>Lallemantia rouleana</i> , <i>Heteroscyum rigidum</i> , <i>Cryptospora falcata</i> , <i>Plantago lanceolata</i> , <i>Taraxacum</i> sp., <i>Carduus arabicus</i> , <i>Cousinia</i> sp., <i>Plantago lanceolata</i> , <i>Psoralea drupacea</i> , <i>Phlomis bucharica</i> , <i>Pistacia vera</i> .	18.04.13	4,45	202	40,50±7,6
	3	Предгорья хребта Каратау с растительным сообществом из <i>Hordeum</i> sp., <i>Anisantha testatorum</i> , <i>Poa bulbosa</i> , <i>Ceratosephalus falcatus</i> , <i>Trigonella arcuata</i> , <i>Strigosella trichosarpa</i> , <i>Anagalis foemina</i> , <i>Plantago lanceolata</i> , <i>Anagalis foemina</i> , <i>Taraxacum</i> sp., <i>Phlomis bucharica</i> , <i>Pistacia vera</i> .	18.04.13	4,50	27	5,43±1,8
	11	Пологие предгорья с фисташково-эфемеровым сообществом из <i>Hordeum</i> sp., <i>Anisantha testatorum</i> , <i>Poa bulbosa</i> , <i>Carex pachystylis</i> , <i>Cousinia</i> sp., <i>Koelpinia macrantha</i> , <i>Trigonella arcuata</i> , <i>Astragalus filicaulis</i> , <i>Pravex ravaninum</i> , <i>Strigosella trichosarpa</i> , <i>Taraxacum</i> sp., <i>Carduus arabicus</i> , <i>Eremopyrum orientale</i> , <i>Asantophyllum pungens</i> , <i>Pistacia vera</i> .	22.04.13	12,30	224	16,24±3,1
VI	16	Каменисто-лессовый склон долины с растительным сообществом из <i>Hordeum</i> sp., <i>Trigonella arcuata</i> , <i>Taraxacum</i> sp., <i>Poa bulbosa</i> , <i>Plantago lanceolata</i> , <i>Carduus arabicus</i> , <i>Ixiolirion tataricum</i> , <i>Alyssum desertorum</i> , <i>Parentucellia flaviflora</i> , <i>Potentilla multifida</i> , <i>Astragalus filicaulis</i> , <i>Iris</i> sp., <i>Phlomis bucharica</i> , <i>Euchlidium syriacum</i> , <i>Vulpia ciliata</i> , <i>Matricaria</i> sp., <i>Trichodesma incanum</i> , <i>Ziziphora clinopodioides</i> .	23.04.13	5,40	28	6,18±0,6
	7	Предгорья с растительным сообществом из <i>Hordeum bulbosum</i> , <i>Taeniatherum asperum</i> , <i>Parentucellia flaviflora</i> , <i>Alchemilla</i> sp., <i>Poa bulbosa</i> , <i>Cousinia</i> sp., <i>Ixiolirion tataricum</i> , <i>Artemisia</i> sp., <i>Rheum maximowiczii</i> , <i>Prangos pabularia</i> , <i>Crataegus pontica</i> .	19.04.13	5,70	6	1,45±1,1
VII	8	Предгорья сильно складчатые с растительным сообществом из <i>Hordeum bulbosum</i> , <i>Taeniatherum asperum</i> , <i>Parentucellia flaviflora</i> , <i>Alchemilla</i> sp., <i>Parentucellia flaviflora</i> , <i>Astragalus</i> sp., <i>Trigonella</i> sp., <i>Onosma</i> sp.	21.04.13	12,75	11	2,45±0,7
	19	Каменисто-суглинистый склон с растительным сообществом из <i>Poa bulbosa</i> , <i>Aegilops triuncialis</i> , <i>Hordeum bulbosum</i> , <i>Elytrigia trichophora</i> , <i>Trigonella arcuata</i> , <i>Astragalus</i> sp., <i>Taeniatherum asperum</i> , <i>Artemisia sogdiana</i> , <i>Mentha asiatica</i> , <i>Ziziphora</i> sp., <i>Rosa kokanica</i> , <i>Berberis heteropoda</i> , <i>Prangos pabularia</i> .	6.06.13	1,75	19	13,57
VIII	20	Каменисто-суглинистый склон с растительным сообществом из <i>Poa bulbosa</i> , <i>Aegilops triuncialis</i> , <i>Hordeum bulbosum</i> , <i>Elytrigia trichophora</i> , <i>Trigonella arcuata</i> , <i>Astragalus</i> sp., <i>Taeniatherum asperum</i> , <i>Rheum maximowiczii</i> , <i>Prangos pabularia</i> , <i>Artemisia sogdiana</i> , <i>Acanthophyllum pungens</i> , <i>Rosa kokanica</i> , <i>Berberis heteropoda</i> , <i>Amygdalus bucharica</i> .	7.06.13	1,50	16	13,33
	21	Каменисто-суглинистый склон с растительным сообществом из <i>Poa bulbosa</i> , <i>Aegilops triuncialis</i> , <i>Hordeum bulbosum</i> , <i>Trigonella arcuata</i> , <i>Astragalus</i> sp., <i>Taeniatherum asperum</i> , <i>Rheum maximowiczii</i> , <i>Prangos pabularia</i> , <i>Artemisia sogdiana</i> , <i>Acanthophyllum pungens</i> , <i>Rosa kokanica</i> , <i>Berberis heteropoda</i> , <i>Amygdalus bucharica</i> .	9.06.13	1,0	0	0

Черепаша была ожидаема в этом местообитании, поскольку на песчаных равнинах Турана (Казахстан, Узбекистан, Туркменистан) она является обычным видом (Параскив, 1956; Богданов, 1960; Шаммаков, 1981). Непригодность песков Куржалакум для ее обитания *A. horsfieldii* объясняется, скорее всего, отсутствием полноценной кормовой базы. Закрепленные пески с саксаулом и кандымом имеют чрезвычайно однообразный и сильно угнетенный травянистый покров, представленный в основном песчаной осочкой (*Carex physodes*) и злаками (*Anisantha tectorum*, *Eremopyrum bonaepartis*, *Hordeum* sp.). Уже к середине апреля (в разгар активности черепахи) разреженная эфемеровая растительность песков сильно выгорает на солнце и не годится в пищу. Вместе с тем *A. horsfieldii* вполне может заходить на периферию песков, граничащих с тугаями рек Амударья и Кафирниган, где растительность разнообразнее и дольше сохраняется. По сведениям П.В. Квартальнова (личное сообщение), весной 2011 г. на окраине песков Курджалакум отмечены следы одной особи.

Подгорные равнины Южного Таджикистана имеют выраженный складчато-волнистый рельеф. Особенности рельефа, почв и растительности отразились на плотности населения популяций *A. horsfieldii* в разных пунктах учета. На пологой каменисто-суглинистой равнине (II) с плотным грунтом и разреженной растительностью в окрестностях с. Лохур (пункт 9) она невысока: отмечено всего 4 ос./га.

На волнистой лёссовой равнине с эфемеровыми сообществами (III) в междуречье Кызылсу–Тайрсу (2 км восточнее с. Алимтай) средняя плотность населения значительно выше (25,5 особ./га). Это местообитание представляет собой пустынный массив с задернованными саями, окруженный полями зерновых культур. На обследованной нами территории проводился, главным образом, выпас скота. Следы прежней распашки занимали менее 15% площади местообитания. На участках со следами старой богары плотность населения снижалась до 10 ос./га, а на нетронутых распашкой участках превышала 50 ос./га. Погибшие особи и особи с повреждением панциря не встречались.

В предгорьях плотность населения также сильно изменялась, но в целом была высокая. На лёссовых предгорьях с преобладанием эфемеровых сообществ (IV) в 5 из 7 пунктов учета, среднеазиатская черепаха – многочисленный вид с плотностью населения выше 10,0 ос./га. Наибольшее обилие *A. horsfieldii* для этого типа ландшафта отмечено в западных предгорьях гор Чолтау (пункт 10) – 26,2 ос./га. Высокая плотность

населения вида (17,6 ос./га), отмечена также в предгорьях хребта Актау северо-восточнее с. Эсамбай (пункт 14), где на обследованной территории доля антропогенных преобразований в виде дорог, кошар и пашни составляла не более 3% от обследованной площади.

Северо-западные предгорья хребта Бабатаг обследовались в Шахринавском р-не в окрестностях с. Умар, где в двух близко расположенных пунктах учета отмечено 7,4 и 11,8 ос./га. Различия в плотности населения черепахи можно объяснить разной степенью преобразования предгорий под сельскохозяйственные культуры (пшеницу, горох, лен). На восточном склоне хребта Бабатаг в его срединной части по мере подъема от террасы р. Кафирниган к высоким адырам плотность населения вида увеличивалась с 1,2 до 11,2 ос./га (Второв, Второва, 1983). На участках предгорий, расположенных рядом с крупными селениями, плотность черепахи снижалась из-за сильного антропогенного влияния. Так, в окрестностях горы Ходжамумин (пункт 5) на предгорьях с потравленной скотом растительностью и высоким процентом пахотных земель (40%) обилие черепахи составило 5,1 ос./га. По учетам в семи пунктах средняя для ландшафта плотность населения *A. horsfieldii* составила $10,0 \pm 1,4$ ос./га. На лёссовых предгорьях с фисташково-эфемеровыми сообществами (V), называемых иногда полусаванной, плотность популяций *A. horsfieldii* сильно варьировала. В Пянджском р-не в юго-западных предгорьях Каратау (пункт 2) на участке крупного сая с обильной травянистой растительностью и редко стоящими фисташковыми деревьями плотность населения черепахи составила 40,5 ос./га. Выпас скота, судя по состоянию травостоя, был умеренным. Следов земледелия не отмечено. Дороги занимали в районе обследования ($\sim 4 \text{ км}^2$) менее 3% площади местообитания. Следов земледелия не отмечено.

На юго-восточном склоне гор Каратау (пункт 3) плотность черепахи *A. horsfieldii* оказалась в 7,5 раз ниже (5,4 ос./га). Этот выровненный участок гор располагается выше предыдущего на 270 м. На нем имеются следы старой пашни с разреженной и невысокой травянистой растительностью. Под фисташниками растительность также угнетена.

Следующее местообитание с фисташково-эфемеровым редколесьем располагалось в 7 км восточнее г. Сарбанд (пункт 11). Редколесье покрывает пологие предгорья неравномерно, местами полностью отсутствует. Черепахи чаще встречались на открытых участках по склонам и лощинам, где эфемеровый

покров лучше развит. Под кронами деревьев и на крутых склонах, где обнажаются суглинки, а эфемеры угнетены, они встречались реже. Средняя плотность населения среднеазиатской черепахи в этом местообитании немного ниже, чем в предгорьях Каратау (16,2 ос./га). По трем пунктам учета (2, 3, 11) среднее значение плотности населения черепахи в фисташково-эфемеровых предгорьях составило $20,7 \pm 10,4$ ос./га.

Межгорная каменисто-лессовая долина с эфемерными сообществами (VI) между горами Актау и хребтом Каршитау по природным условиям сходна с лессовыми предгорьями. Пологие склоны Актау распаханы под богарные посевы почти до самого днища, по которому протекал ручей. Маршрут пролегал по нераспаханным неудобьям, а также по склону Каршитау, где проходит путь сезонного прогона скота на отгонные пастбища. Из-за этого растительность открытых местообитаний сильно повреждена, а плотность населения *A. horsfieldii* оказалась невысокой ($6,2 \pm 0,6$ ос./га).

Лессово-суглинистые низкогорья с разнотравно-крупнозлаковыми сообществами (VII) обследованы в двух удаленных друг от друга районах: в районе с. Сарычашма и на левобережье р. Кызылсу (восточнее пос. Темурмалик). Средняя плотность населения черепахи была низкой и не превышала 2,5 ос./га. В районе с. Сарычашма (пункт 7) пологие склоны и плакоры низкогорий почти полностью освоены. В месте проведения учетов площадь пахотных земель занимает более 85% территории. Черепахи встречались на окраинах полей и нераспаханных участках склонов. На низкогорьях левобережья р. Кызылсу (пункт 8) площадь пашни под посевы зерновых ограничивается сильно складчатым рельефом и удаленностью местности от селений. Низкое обилие черепахи можно объяснить большой крутизной склонов глубоко врезанных саев и густым, высоким травостоем по их днищам и основаниям склонов. Травостой препятствует свободному передвижению черепах и прогреву их на солнце. Особенно неблагоприятны эти условия для молодых особей. Ближе к руслу реки, где высота травостоя снижается, число встреч черепах, в том числе молодых, увеличивалось.

Группа местообитаний *A. horsfieldii* в долине р. Сурхоб заслуживает особого внимания. Здесь черепаха обитает на вытянутой вдоль русла полосе каменисто-суглинистых отложений речной террасы, покрытых кустарниково-разнотравными сообществами (VII). Местообитания оказались зажаты между берегом р. Сурхоб и каменистыми склонами Каратегин-

ского и Алайского хребтов. Многочисленные речные притоки и освоенные земли изолируют популяции *A. horsfieldii*. Кроме того, площадь местообитаний постепенно сокращается в результате продолжающегося освоения склонов долины. Это вынуждает черепах концентрироваться на участках, сохранивших естественный облик. По данным учетов в окрестностях сел Пилдони и Сайрон значения обилия вида превысили 13 ос./га. Земли в окрестностях с. Хоит, где *A. horsfieldii* обитала ранее (Саид-Алиев, 1979), к настоящему времени в значительной степени освоены. Не обнаружена среднеазиатская черепаха в районе с. Чаманистон у слияния рек Кызылсу и Муксу (верховья р. Сурхоб). Опросы местных жителей также не подтвердили обитания черепахи на этом участке долины.

Половой и возрастной состав популяций. Подробные сведения по половому и возрастному составу популяций черепах в Таджикистане отсутствуют. Материалы, полученные в девяти местообитаниях, показали, что в среднем соотношение полов *A. horsfieldii* по сумме всех выборок оказалось равным (табл. 2). Однако в отдельно взятых популяциях равное соотношение полов наблюдалось редко.

В большинстве выборок (56%) преобладали самки, но их доля, как правило, не превышала долю самцов более чем в 2 раза, а в 33% выборок преобладали самцы. Наиболее значительное преобладание самцов (1,0♀:1,9♂) наблюдалось в предгорьях северной оконечности хребта Актау в районе с. Доганакиик и на волнистой подгорной равнине в окрестностях с. Алимтай (1♀:1,7♂). Во всех обследованных популяциях резко преобладали половозрелые особи. Доля неполовозрелых особей (до 10 лет) ни в одной из выборок не превысила 20%, а в большинстве обследованных местообитаний – 7%. В двух пунктах учета (предгорья гор Каратау и Актау) неполовозрелые особи не встречены. Ювенильные особи (1–3 года) везде встречались редко.

Особенности питания. Обеспеченность популяций кормом имеет важнейшее значение для ее надежного существования. По данным С.А. Саид-Алиева (1979), в рационе *A. horsfieldii* в Таджикистане отмечено 9 видов растений. По нашим наблюдениям, потреблялось 19 видов, из которых большинство представлено однолетними эфемерами или эфемероидами. Особенности питания черепахи в разных ландшафтах зависят от видового состава растительных сообществ и обилия в них предпочитаемых ею растений. На юге Таджикистана в предгорьях хребта Каратау (Пянджский р-н) в питании черепах, обитающих в фисташково-эфемеровых сообществах, преобладали *Trigonella*

Т а б л и ц а 2

Половой и возрастной состав популяционных группировок среднеазиатской черепахи *Agriemys horsfieldii* в Южном Таджикистане

Местообитание	Дата	Количество особей			Соотношение ♀:♂	Неполовозрелые особи, %
		♀	♂	неполовозрелые (1–9 лет)		
Предгорья гор Каратау (12 км восточнее г. Пяндж)	18.04.13	83	64	0	1:0,8	0,0
Предгорья, 1 км северо-западнее с. Чердара	19.04.13	17	14	2	1:0,8	6,1
Подгорная равнина (2 км восточнее с. Алимтай)	20.04.13	26	44	5	1:1,7	6,7
Предгорья гор Чолтау (5,6 км западнее с. Торбулок)	21.04.13	36	16	8	1:0,4	13,3
Предгорья (7 км восточнее г. Сарбанд)	22.04.13	68	43	1	1:0,6	0,9
Межгорная долина между хребтом Каршитау и горами Рангон	23.04.13	9	12	5	1:1,3	19,2
Предгорья гор Актау (2,5 км северо-восточнее с. Эсамбай)	24.04.13	60	46	0	1:0,8	0,0
Предгорья (окрестности с. Доганакиик)	12.04.07	19	37	3	1:1,9	5,1
Подгорная равнина (5 км восточнее с. Мехнат)	13.04.07	21	20	0	1:1,0	0,0
Сумма и средние значения		339	296	24	1:1,1	3,6

arcuata, *Heterocaryum rigidum*, *Taraxacum* sp., *Carduus arabicus* и *Strigosella trichocarpa*, *Euclidium syriacum*. В меньшей степени черепахи поедали *Leptaleum filifolium*, *Hordeum bulbosum*, *Anisantha tectorum*, *Eminium alberti*. В фисташково-эфемеровых сообществах между горами Чолтау и р. Вахш (Бохтарский р-н) в питании чаще других встречались: *Trigonella arcuata*, *Astragalus filicaulis*, *Koelpinia macrantha*, *Centaurea iberica*, *Heterocaryum rigidum*, *Taraxacum* sp. и *Strigosella trichocarpa*. Реже черепаха потребляла *Papaver pavoninum*, *Anisantha scoparius*, *Carduus arabicus* и *Spinacia turkestanica*. В эфемеровых предгорьях хребта Актау северо-западнее кишлака Эсамбай (район Рудаки) рацион черепахи включал *Trigonella*

arcuata, *Strigosella trichocarpa*, *Papaver pavoninum*, *Astragalus filicaulis*, *Heterocaryum rigidum*, *Koelpinia macrantha*, а также *Cousinia polycephala* (?). На волнистой эфемеровой равнине восточнее пос. Алимтай (Пархарский р-н) питание черепахи помимо упомянутых видов дополняли *Cryptospora falcata (omissa)*, *Galium aparine* и *Cousinia polycephala* (?). Таким образом, большинство кормовых растений представлены видами, относящимися к четырем семействам: Fabaceae, Brassicaceae, Asteraceae и Poaceae.

В питании *A. horsfieldii* животные занимали незначительное место. Однако мы наблюдали намеренное поедание двух видов членистоногих (Arthropoda). В фисташково-эфемеровых предгорьях восточнее

г. Сарбанд черепаха съела мокрицу (*Protracheoniscus* sp.), а в предгорьях Актау в окрестностях кишлака Эсамбай – полевого сверчка (*Gryllus campestris*). В последнем случае черепаха активно преследовала бегущее насекомое и, делая выпады, пыталась схватить. Это удалось ей сделать только с третьей попытки. Ранее эти животные в питании черепахи не встречались (Бондаренко, Перегонцев, 2012).

Заключение

Преобладание горных ландшафтов оказало влияние на пространственное распределение *A. horsfieldii* в Таджикистане. Черепаха встречалась в диапазоне высот от 512 до 1810 м над ур. моря. Последняя отметка на 400 м над ур. моря превышает указанную ранее максимальную высоту обитания вида в Таджикистане (Саид-Алиев, 1979). Есть основание полагать, что черепаха может подняться по горным долинам значительно выше – до 2000 м над ур. моря. Более 60% всех местообитаний располагалось на высотах от 640 до 840 м над ур. моря. Черепаха населяет преимущественно лёссовые низкогорья с хорошо развитой эфемерово-растительностью и рыхлым грунтом, в котором легко копать убежища, в связи с чем здесь отмечена наибольшая плотность населения вида. Но поскольку лёсс обладает исключительной плодородностью, в районах его залегания оказалось сосредоточено основное сельское население республики, которое быстро увеличивалось последние годы. За 10 лет (2000–2010 гг.) сельское население Хатлонской обл. увеличилось на 20%, а районов административного подчинения – на 22% (Об изменении численности ..., 2012). Рост населения привел к обширному освоению целинных земель под сельскохозяйственные культуры. Из-за нехватки земли под богарные посевы распахиваются даже крутые склоны с уклоном 30–40 град. По нашим наблюдениям сильно сократилась площадь местообитаний черепахи в восточных предгорьях хребта Бабага (Турсунзадевский и Шахринавский районы) и на нижних склонах Гиссарского хребта. Распаханы большие массивы подгорной лёссово-равнины в районе с. Алимтай (Пархарский р-н), низкогорья в районе с. Сарычашма (Шуроободский р-н) и низкогорья в районах Дангаринский и Темурмалик. Сокращение площади естественных местообитаний *A. horsfieldii* в Юго-Западном Таджикистане, очевидно, будет продолжаться и дальше. Несмотря на сильное антропогенное воздействие, сохранились крупные массивы предгорий с эфемеровыми и фишашково-эфемеровыми сообществами, на которых

это влияние человека ограничивается в основном выпасом домашнего скота. В таких природных комплексах отмечена высокая плотность населения *A. horsfieldii*, превышающая 15 ос./га. К ним относятся предгорья гор Актау (район Рудаки), юго-западные предгорья хребта Каратау (Пянджский р-н) и предгорья западнее г. Сарбанд (Бохтарский и Сарбандский районы). Малопригодные для обитания каменисто-суглинистые равнины с угнетенной растительностью имели низкую плотность населения (3,8 ос./га). Низкая плотность (2,5 ос./га) отмечена также в сильно складчатых предгорьях с крутыми склонами (р-н Темурмалик). На узких вершинах складок из-за низкого травостоя молодые черепахи легко доступны хищникам, а на склонах и по днищам саев густая растительность затрудняет им свободное передвижение.

В Южном Таджикистане популяционные группировки *A. horsfieldii* оказались сильно разобщенными сложным рельефом. Представляется, что обособление и изоляция популяций происходили постепенно на фоне подъема горных хребтов Тянь-Шаня и изменения ландшафтного облика территории. Активное горообразование в Таджикской депрессии начало происходить с плиоцена (Ранцман, 1975). Вероятно, в эту эпоху среднеазиатская черепаха была распространена значительно шире на территории Южного Таджикистана, чем в наше время. Известны ископаемые останки *A. horsfieldii* из верхнего плиоцена, найденные в Яккабеде (Шарапов и др., 1989). В процессе орогенеза и подъема горных хребтов происходили постепенное изменение условий и сокращение ареала. Этот процесс в конечном итоге привел к образованию в горных долинах по периферии Таджикской котловины изолированных популяций. Их образование, таким образом, было вызвано не расселением черепахи в горы по долинам, а стало результатом сокращения площади палеоместообитаний на холмогорьях, испытавших тектоническое поднятие. Примером «реликтовых» популяций *A. horsfieldii*, образованных таким образом, может служить автономная группировка из небольших популяций в долине р. Сурхоб. На современное изменение ареала *A. horsfieldii* сильно повлияло антропогенное изменение среды, которое усилилось за последние 20 лет. Освоение плодородных равнин вытеснило черепаху в предгорья. Распашка предгорий в условиях естественной раздробленности территории горным рельефом и реками усилила, в свою очередь, фрагментацию популяций черепахи. Другой важный аспект антропогенного влияния на состояние вида – его вылов с коммерческой целью.

В 2007–2009 гг. республике была выделена квота на вылов 51 тыс. особей (UNEP-WCMC, 2010), согласно которой был реализован вылов 16 тыс. особей (Саидов А.С., личное сообщение). В настоящее время добыча черепахи в Таджикистане запрещена. Несмотря на это, ее вылов продолжается нелегально (Эргашев и др., 2012). В связи с этим, а также из-за сокращения площади естественных местообитаний, предложение о включении *A. horsfieldii* в Красную книгу Таджикистана в категории «уязвимые виды» не лишено основания (Саидов, 2012). Но так как черепаха широко распространена и имеет высокую плотность в некоторых районах республики, вопрос о ее природоохранном статусе требует тщательного изучения. Нет сомнений в необходимости создания кадастра удаленных островных популяций, таких как в долине р. Сурхоб, в целях сохранения их от элиминации. Освоение речной террасы и склонов гор сокращает и без того небольшую площадь этих местообитаний. Известны случаи отлова черепах в долине местными жителями для продажи. Важным направлением остается изучение влияния освоения территории Таджикистана на численность среднеазиатской черепахи. Следует выяснить состояние

популяций *A. horsfieldii* в Северном Таджикистане, так как из-за сильного антропогенного воздействия на природные ландшафты численность вида в этой части республики сильно сократилась (Сатторов, 1993, 1994). Продолжением углубленного изучения состояния *A. horsfieldii* в Таджикистане должно стать расширение площади обследования с охватом количественными учетами всех ландшафтов, в которых обитает вид. На основании данных по плотности населения черепахи в них можно будет приступить к оценке численности вида в регионах и республике в целом.

Благодарности. Авторы глубоко признательны директору ИЗИП им. Е.Н. Павловского АН Таджикистана А.С. Саидову за помощь в организации и проведении полевых работ, а также Д.Ф. Лыскову (Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова) и А.Д. Газиеву (Узбекистан, Ташкент) за определение некоторых видов растений, Е.А. Дунаеву (Зоомузей МГУ имени М.В. Ломоносова) за уточнение видов членистоногих, В.Ф. Орловой (Зоомузей МГУ имени М.В. Ломоносова) за некоторые резонные замечания по тексту рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атаев Ч. Пресмыкающиеся гор Туркменистана. Ашхабад, 1985. 344 с.
- Богданов О.П. Фауна Узбекской ССР. Земноводные и пресмыкающиеся. Ташкент, 1960. Т. 1. 260 с.
- Бондаренко Д.А. Распределение и плотность населения среднеазиатской черепахи в Центральном Кызылкумах (Узбекистан) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 1. С. 22–27.
- Бондаренко Д.А., Божанский А.Т., Перегонцев Е.А. Среднеазиатская черепаха (*Agrionemys horsfieldi*): современное состояние популяций в Узбекистане // Вопросы герпетологии. Пушино, Москва, 2001. С. 38–41.
- Бондаренко Д.А., Перегонцев Е.А. Распределение среднеазиатской черепахи (*Agrionemys horsfieldi* Gray, 1844) в естественных и антропогенных ландшафтах Южного Узбекистана // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2006. Т. 111. Вып. 2. С. 10–17.
- Бондаренко Д.А., Перегонцев Е.А. Итоги изучения питания среднеазиатской черепахи (*Agrionemys horsfieldi*) // Зоол. журн. 2012. Т. 91. № 11. С. 1397–1410.
- Бондаренко Д.А., Перегонцев Е.А., Мухтар Г.Б. Оценка современного состояния популяций среднеазиатской черепахи (*Agrionemys horsfieldi* Gray, 1844) в ландшафтах Южного Казахстана // Экология. 2008. № 3. С. 222–226.
- Бондаренко Д.А., Челинцев Н.Г. Сравнительная оценка различных способов маршрутного учета пустынных пресмыкающихся // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1996. Т. 101. Вып. 3. С. 26–35.
- Второв П.П., Второва В.Н. Эталон природы (Проблемы выбора и охраны). М., 1983. 205 с.
- Кубыкин Р.А. Плотность населения среднеазиатской черепахи в некоторых районах Алма-Атинской и Талды-Курганской областей // Экология. 1988. № 1. С. 80–83.
- Об изменении численности и размещения населения Республики Таджикистан между переписями населения 2000 и 2010 годов / Под ред. Б.З. Мухаммадиевой. Душанбе, 2012. 56 с.
- Параскив К.П. Пресмыкающиеся Казахстана. Алма-Ата. 1956. 228 с.
- Ранцман Е.Я. Горы Средней Азии // Равнины и горы Средней Азии и Казахстана. М., 1975. С. 93–199.
- Саид-Алиев С.А. Земноводные и пресмыкающиеся Таджикистана. Душанбе, 1979. 146 с.
- Саидов А.С. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды и подвиды животных, рекомендуемые для включения во второе издание Красной книги Республики Таджикистан // Известия АН РТ. Отд. биол. и мед. наук. 2012. № 2 (179). С. 22–36.
- Сатторов Т.С. Пресмыкающиеся Северного Таджикистана. Душанбе, 1993. 276+14 ил. с.
- Сатторов Т.С. Пресмыкающиеся юго-востока Средней Азии. Автореф. дис. ... док. биол. наук. Ташкент, 1994. 57 с.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (В пределах бывшего СССР) СПб., 1995. 992 с.
- Чернов С.А. Пресмыкающиеся. Фауна Таджикской ССР. Т. 18 / Сталинабад, 1959. 205 с. (Тр. Ин-та зоол. и паразитол. АН ТаджССР. Т. 98)

- Шаммаков С. Пресмыкающиеся равнинного Туркменистана. Ашхабад, 1981. 312 с.
- Шарапов Ш., Амиранашвили Н.Г., Чхиквадзе В.М. Среднеазиатская черепаха – *Agrionemys horsfieldi* (Gray 1844) из позднепалеолитической стоянки Огзи-Кичик (южный Таджикистан) // Изв. АН Тадж. ССР. Отд. биол. наук. 1989. № 1 (114). С. 10–13.
- Эргашев У., Сатторов Т. К истории изучения и таксономии степной черепахи (*Agrionemys horsfieldi* Gray 1884) в Таджикистане // Сб. тез. докл. междунар. науч.-практ. конф. «Образование в развитии рыночных отношений», посвященной 80-летию ТГПУ им. С. Айни г. Душанбе, 15–16 ноября 2011г. Душанбе. 2011. С. 207–209.
- Эргашев У., Сатторов Т., Нажмудинов Т. Современное состояние среднеазиатской черепахи (*Agrionemys horsfieldi* Gray 1884) в Таджикистане. Мат.-лы. Междунар. науч. конф. «Животный мир Казахстана и сопредельных стран», посвященной 80-летию Ин-та зоологии Республики Казахстан 22–23 ноября 2012 г. Алматы. 2012. С. 336–337.
- Bondarenko D. A., Peregotsev E.A. Perspectives of Study and Protection of Steppe Tortoise in Uzbekistan // *Chelonii*. Vol. 4, mars 2006. Second Congress International sur la Conservation des Cheloniens. P. 278–284.
- Bondarenko D.A., Peregotsev E.A. Peculiarities of landscape distribution of the Central Asian Tortoise, *Agrionemys horsfieldii*, in Iran (Reptilia: Testudines) // *Zool. in the Middle East*. 2009, 48. P. 49–62.
- Brushko Z.K., Kubykin R.A. 1982. Horsfield's tortoise (*Agrionemys horsfieldii* Gray, 1844) and the ways of its rational utilization in Kazakhstan // *Vertebrata Hungarica*. Vol. 21. P. 55–61.
- UNEP-WCMC. Review of Significant Trade: Species selected by the CITES Animals Committee following CoP14. CITES Secretariat. 2010. United Nations Environment Programme – World Conservation Monitoring Centre [Electronic Source]. Cambridge. Mode of access: <http://www.unep-wcmc.org/medialibrary/2011/06/30/86c20ee6/E25-09-04A.pdf> (дата обращения: 01.08.2013).

Поступила в редакцию 14.11.13

CONTEMPORARY STATE OF THE CENTRAL ASIAN TORTOISE *AGRIONEMYS HORSFIELDII* (GRAY, 1844) POPULATIONS, IN SOUTHERN TAJIKISTAN

D.A. Bondarenko, U.H. Ergashev, T.A. Najmudinov

The article presents results of quantitative census of the Central Asian tortoise in April 2007 and April–June 2013 in 21 localities (point of census) in Southern Tajikistan. In total 8 natural territorial complex (landscapes) were observed. It was ascertained that the tortoise is widespread on the ephemeral piedmont plains and foothills (in 19 localities). The species was not found on the sandy plain Kurdzhalakum in the lower reaches of rivers the Amudarya and the Kafirnigan and upper Surkhob river at the confluence of the Muksu and Kyzylsu rivers. The density of *A. horsfieldii* population highly varied between localities and the whole landscape. On the loess wave's plains and foothills with ephemeral and pistachio-ephemeral vegetation population density of the tortoise reached the highest value. On the ephemeral foothills the mean density of the tortoise was 10.0 ind./ha, and on the foothills of the pistachio-ephemeral vegetation – 20.7 ind./ha. The highest average population density of the tortoise in the points of census was noted in the southwestern foothills of Karatau mountain – 40.5 ind./ha. Development and irrigation in the of large rivers valleys and flat valleys between intermountain plain completely ousted *A. horsfieldii* or it has become rare. Among the population of *A. horsfieldii* the sex ratio imbalance was noted. In most samples (56%) females prevailed, but they usually did not exceed the percentage of males more than twice. In some populations (33%) the males predominance was noted. Equal sex ratio in samples was rare. The percentage of immature individuals (under 10 years) in all populations did not exceed 20%, and in most population was below 7%. Orogenesis of Tien-Shan in the Quaternary period contributed to population *A. horsfieldii* isolation by mountain ranges and rivers. Human activities have also increased their succeeding fragmentation and isolation. During the last two decades due to the rapid growth of the rural population fertile loess foothills are intensively mastered and the area of tortoises' habitat as well as their population size have decreased significantly. Small autonomous tortoise populations such as in the Surkhob river valley proved less resistant to changes of the environment. The decrease in the number of tortoise is also influenced by illegal catching.

Key words: Central Asian tortoise, Tajikistan, population density, ecology.

Сведения об авторах: Бондаренко Дмитрий Анатольевич – сотр. ФГБУЗ Головной центр гигиены и эпидемиологии Федерального медико-биологического агентства, канд. биол. наук (dmbonda@list.ru), Эргашев Усмонали – аспирант Таджикского государственного педагогического университета им. С. Айни (usmonalie@mail.ru), Нажмудинов Тоджиддин Абдуллаевич – зам. директора Института зоологии и паразитологии им. Е.Н. Павловского АН Таджикистана (tojiddin.65@mail.ru).

УДК 595.727: 591.582.2

ЗВУКОВАЯ И ВИБРАЦИОННАЯ СИГНАЛИЗАЦИЯ САМЦОВ САРАНЧОВОГО *CHORTHIPPUS MACROCERUS PURPURATUS* (VORONTSOVSKY, 1928) (ORTHOPTERA, ACRIDIDAE, GOMPHOCERINAE)

А.А. Бенедиктов, А.П. Михайленко

Проанализирован внутривидовой акустический репертуар самца *Chorthippus macrocerus purpuratus* (Vorontsovsky, 1928) из Московской обл. Впервые зарегистрированы и проанализированы территориальные сигналы, а также смешанные вибро-акустические сигналы ухаживания. Приведены осциллограммы.

Ключевые слова: Orthoptera, Acrididae, Gomphocerinae, *Chorthippus macrocerus*, стридуляция, тремуляция, вибросигналы.

Конек усатый *Chorthippus macrocerus* (Fischer-Waldheim, 1846) (Orthoptera, Acrididae, Gomphocerinae) – политипический вид, распространенный от Малой Азии, северного Ирана и Ирака на юге, проникающий через всю Среднюю Азию и Казахстан на Черноморское побережье Кавказа и известный на севере в Курской обл. России. В настоящее время более или менее хорошо изучены звуковые сигналы только его северного подвида *Ch. macrocerus purpuratus* (Vorontsovsky, 1928) из Молдавии, Украины, а также из Северной Осетии, Курской, Ростовской, Волгоградской и Астраханской областей России (Веденина, Жантиев, 1990; Бухвалова, Жантиев, 1993; Vedenina, Bukhvalova, 2001; Савицкий, Лекарев, 2007). Описаны призывные звуки, сигналы агрессии самцов, а также короткие сигналы ухаживания самца за самкой.

В сентябре 2013 г. в Московской обл. А. Михайленко были найдены и собраны самцы и самка *Ch. macrocerus purpuratus* (рис. 1). Наблюдая за поведением насекомых в садке, мы впервые зарегистрировали у самцов территориальный сигнал, а также описали сложный вибрационно-акустический сигнал ухаживания. Вибрационные сигналы для саранчовых из подсемейства Gomphocerinae описываются впервые.

Материалы и методы

Изучали сигналы и поведение пяти самцов и самки из Московской обл.: Серебряно-Прудский р-н, 2 км западнее с. Подхожее, 13.IX 2013 (А. Михайленко).

Звуки и вибрации оцифровывали синхронно на два разных канала минидиск-рекордера «Sony Hi-MD Walkman MZ-RH910» (20–20000 Гц). Звук

стридуляции регистрировали через электретный конденсаторный микрофон «Creative MC-1000» (100–16000 Гц), а вибросигналы – с помощью пьезокерамического адаптера ГЗП-308 (50–12500 Гц), подведенного к картонной пластине (54×85 мм), на которой сидели насекомые. То, что насекомые после ухаживания на искусственном субстрате успешно вступали в копуляцию, говорит о его пригодности в данном случае для регистрации и анализа вибросигналов. Температура во время записи составляла +28–30°C. Обработку сигналов проводили на компьютере. При описании осциллограмм использовали традиционную терминологию, предложенную Р.Д. Жантиевым (1981).

Результаты и обсуждение

Призывный и территориальный сигналы. Стридуляционные звуковые сигналы издавал одиночный самец. Он продуцировал сигналы двух вариантов: продолжительные фразы призывного сигнала (рис. 2, 4–9) и более короткие фразы территориального сигнала (рис. 2, 11–14), часто чередуя их между собой. Период повторения серий в начале фразы обоих сигналов больше, чем в ее конце (таблица). Паузы между отдельными фразами были нестабильны и могли составлять от одной до нескольких минут, в процессе которых самец обычно менял место стридуляции. Иногда самец начинал издавать призыв, но резко замолкал, а после небольшой паузы заканчивал его территориальным сигналом, в результате чего получался смешанный сигнал (рис. 2, 10).

Призывный и территориальный сигналы хорошо различаются не только по длительности и числу серий во фразе (таблица), но и по амплитудной

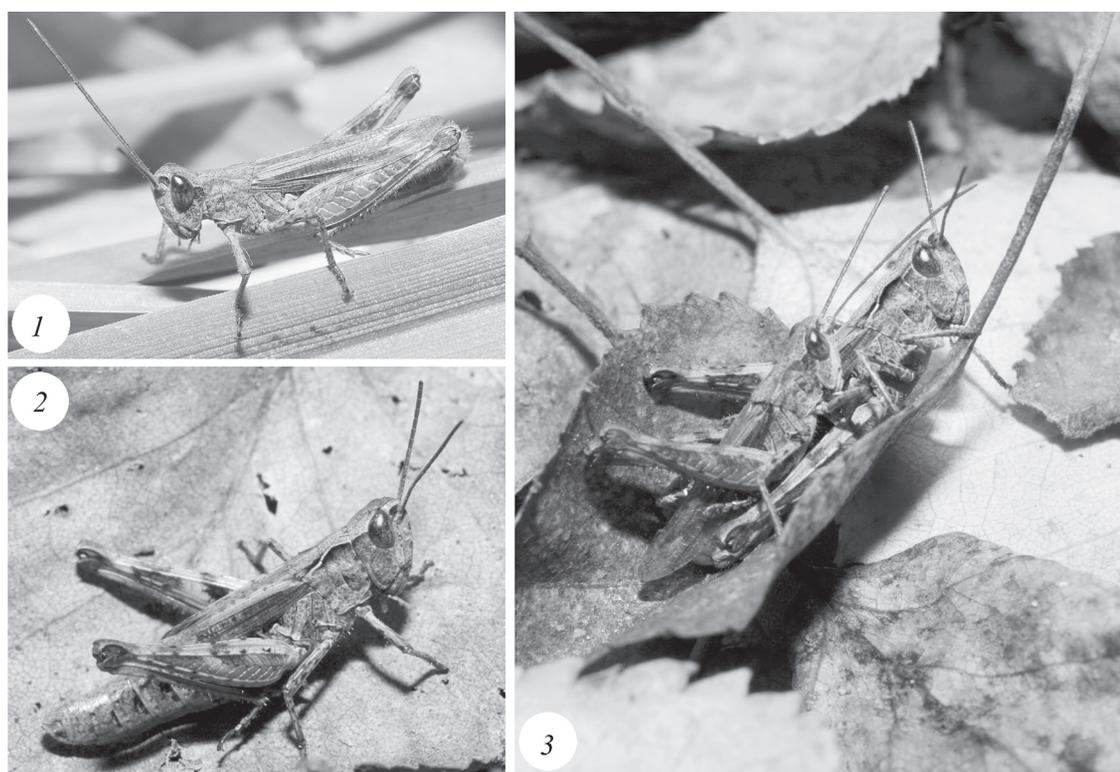


Рис. 1. Внешний вид *Ch. macrocerus purpuratus* из Московской обл.: 1 – самец, 2 – самка, 3 – спаривание (фото А. Бенедиктова)

Характеристики звуковых сигналов самцов *Ch. macrocerus purpuratus*

Тип сигнала (фразы)	Длительность фразы (серии), с	Число серий во фразах (пульсов в серии)	Период повторения серий во фразах (пульсов в серии), мс	Число изученных сигналов
Призывный сигнал	3,43–8,89	20–52	123–200	16
Территориальный сигнал	1,31–1,77	11–14	113–171	6
Короткие фразы ухаживания	0,29–1,00	2–8	51–142	24
Продолжительная фраза ухаживания	13,76–17,01	58–78	175–271	8
Переключка (серия из пульсов)	2,73–3,67	2–7	457–1277	7
Переключка (фраза из серий)	0,32–1,23	2–6	110–159	8

модуляции всей фразы. Так, амплитуда призыва нарастает постепенно, максимально увеличиваясь к середине, а чаще к концу фразы. При этом внутренняя структура более половины его серий различима. Напротив, амплитуда территориального сигнала нарастает резко в самом начале. При этом менее половины или половина самых первых серий имеют четкую различимую внутреннюю структуру, а внутрен-

няя структура заключительных серий неразличима (рис. 11–14).

По нашим наблюдениям, самцы *Ch. macrocerus purpuratus* издают призыв чаще в полном одиночестве, не слыша звуковые сигналы других насекомых. Территориальный сигнал начинает появляться у самцов при звуковом фоне пения других самцов, а также при вибрации субстрата от передвижения особей вне

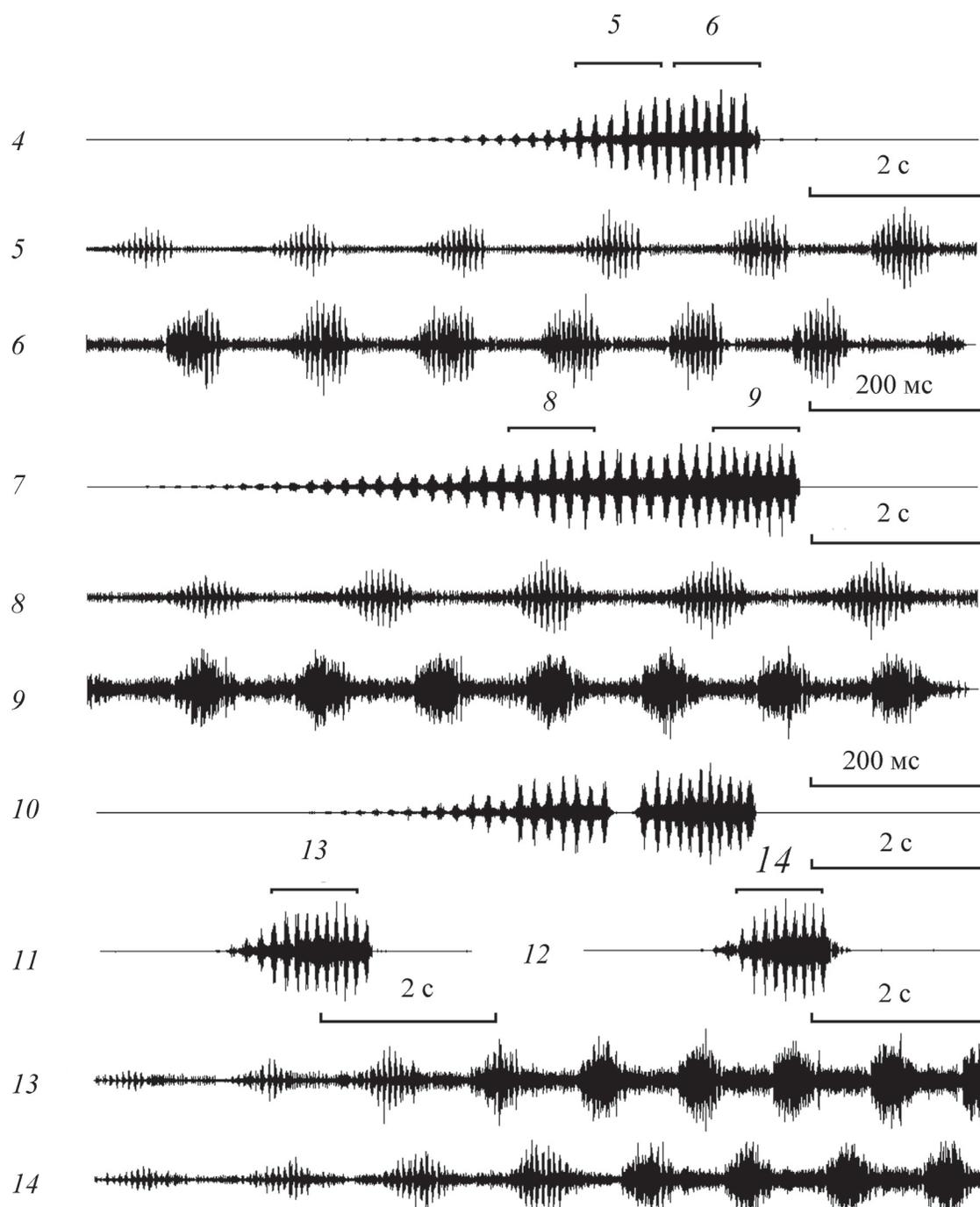


Рис. 2. Осциллограммы призывных и территориальных сигналов самцов *Ch. macrocerus purpuratus*. (4–9) – призыв; 10 – смешанный сигнал; (11–14) – территориальный сигнал

поля зрения насекомого, хотя полностью изолированные самцы изредка способны издавать такой сигнал.

Сигналы ухаживания. Сначала самцу была предложена нерцептивная самка, готовая к откладке кубышки. Такая самка постоянно отвергала партнера, избегала его присутствия, активно уползая от него. Однако самец следовал за ней, останавливаясь для эмиссии серий из 1–5 коротких фраз (рис. 3, 15–26, таблица). После этого самец обычно запрыгивал на самку и пытался вступить с ней в спаривание, од-

нако спустя 3–5 с слезал с нее и отходил в сторону. Иногда перед попыткой копуляции самец продуцировал продолжительную фразу, напоминающую продолжительный призывный сигнал, однако это случалось редко. Описание похожего сигнала ухаживания, иногда даже с успешной последующей копуляцией, отмечено также для особей из Досанга (Савицкий, Лекарев, 2007). Внутренняя структура почти всех серий, кроме самого начала этого сигнала, на осциллограммах неразличима.

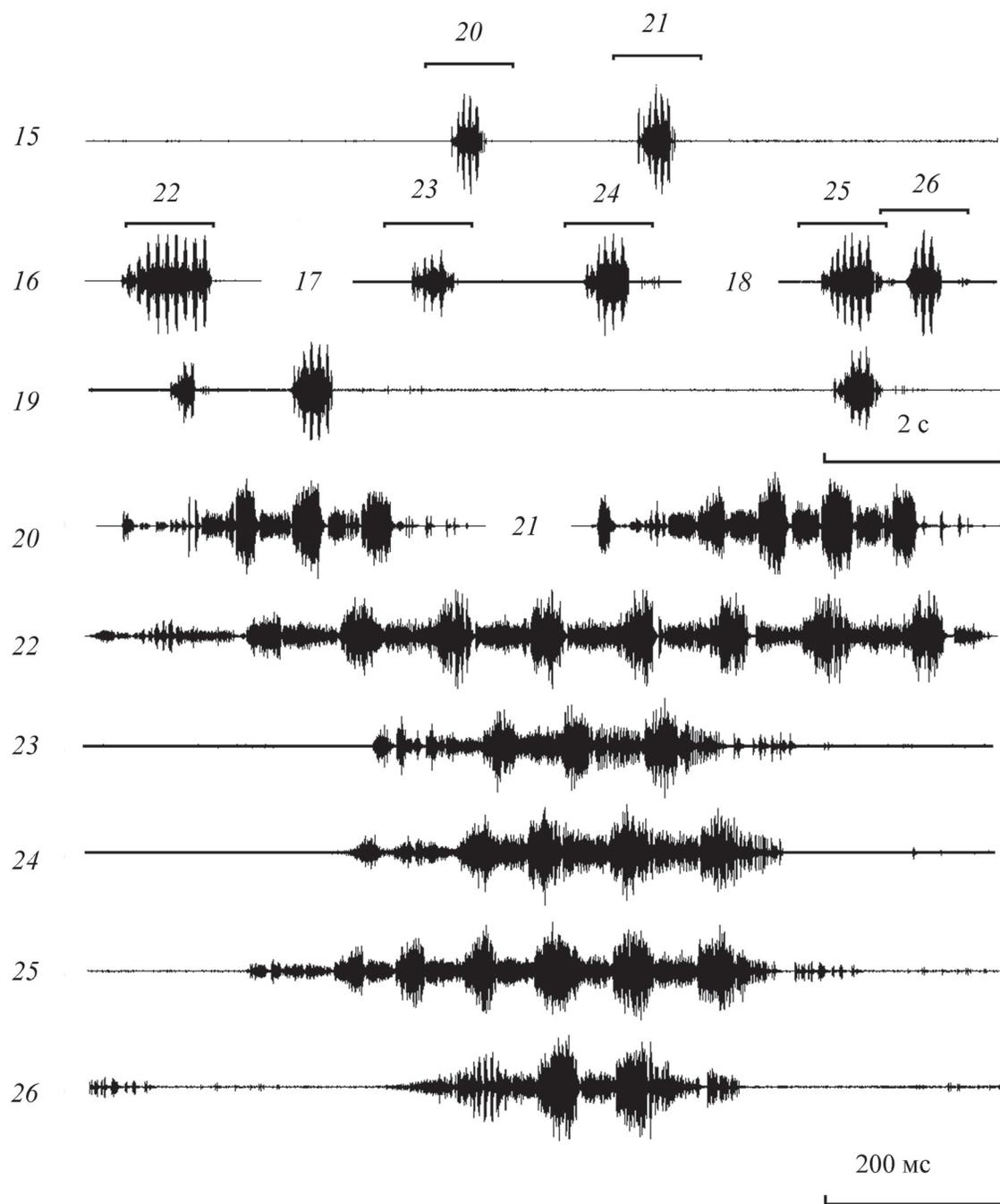


Рис. 3. Осциллограммы коротких фраз сигнала ухаживания самца *Ch. macrocerus purpuratus*

После откладки кубышки самка стала рецептивной. Ее поведение изменилось: она уже не отвергала самца, а при его приближении замирала на одном месте. При этом изменилось и поведение самца: издав последовательность коротких фраз, которые могли и отсутствовать, он подсаживался к самке на расстоянии 1,0–1,5 см и начинал беззвучно поднимать и опускать задние конечности с очень низкой амплитудой. Такая тремюляция длилась от 2 до 7 мин, после чего амплитуда движения ног увеличивалась, самец прижимал их к элитрам и издавал продолжительный звуковой сигнал

(рис. 4, 27a, 29a, 30a, 31a), похожий на продолжительный призыв. После этого сигнала самец вступал в копуляцию, при этом самка его не отвергала. Длительность копуляции составляла не менее 40 мин. Посткопуляционных акустических сигналов не отмечено.

Сходная картина наблюдалась, когда нерцептивная самка не проявляла двигательной активности, а спокойно сидела возле самца. Тогда самец после нескольких коротких звуковых фраз начинал продолжительное ухаживание низкоамплитудными взмахами задних ног, после которого издавал продолжитель-

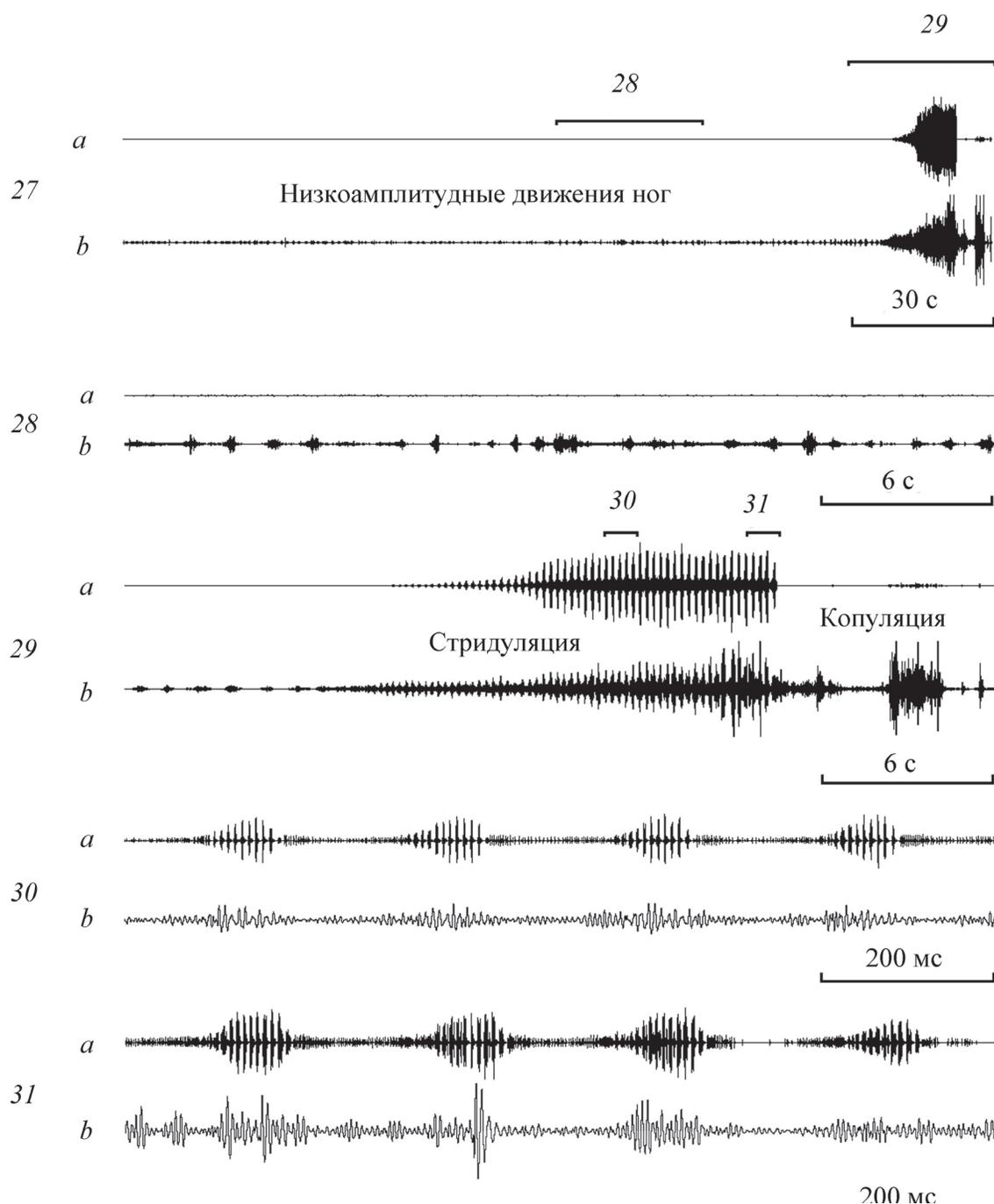


Рис. 4. Осциллограммы вибро-акустического сигнала ухаживания самца *Ch. macrocerus purpuratus*; *a* – звуковой сигнал, *b* – вибрационный сигнал

ную стридуляционную фразу и пытался спариться с самкой, но та отбрасывала его в сторону задними ногами. Если самка продолжала сидеть на месте, то все повторялось сначала: эмиссия коротких фраз – продолжительные низкоамплитудные взмахи задних ног – издавание продолжительной фразы – попытка копуляции. Если самка переползала на новое место и останавливалась, самец следовал за ней и вновь повторял весь полный сигнал ухаживания. В опытах во

время продолжительных низкоамплитудных взмахов задних ног самца нерцептивная самка периодически взмахивала задними ногами и разводила створки яйцевода.

Синхронная регистрация вибрационного и звукового каналов показала, что расположенный на расстоянии 1 см от самца микрофон совершенно не регистрирует звук от поднятия и опускания задних конечностей, а вся энергия от этих движений ухо-

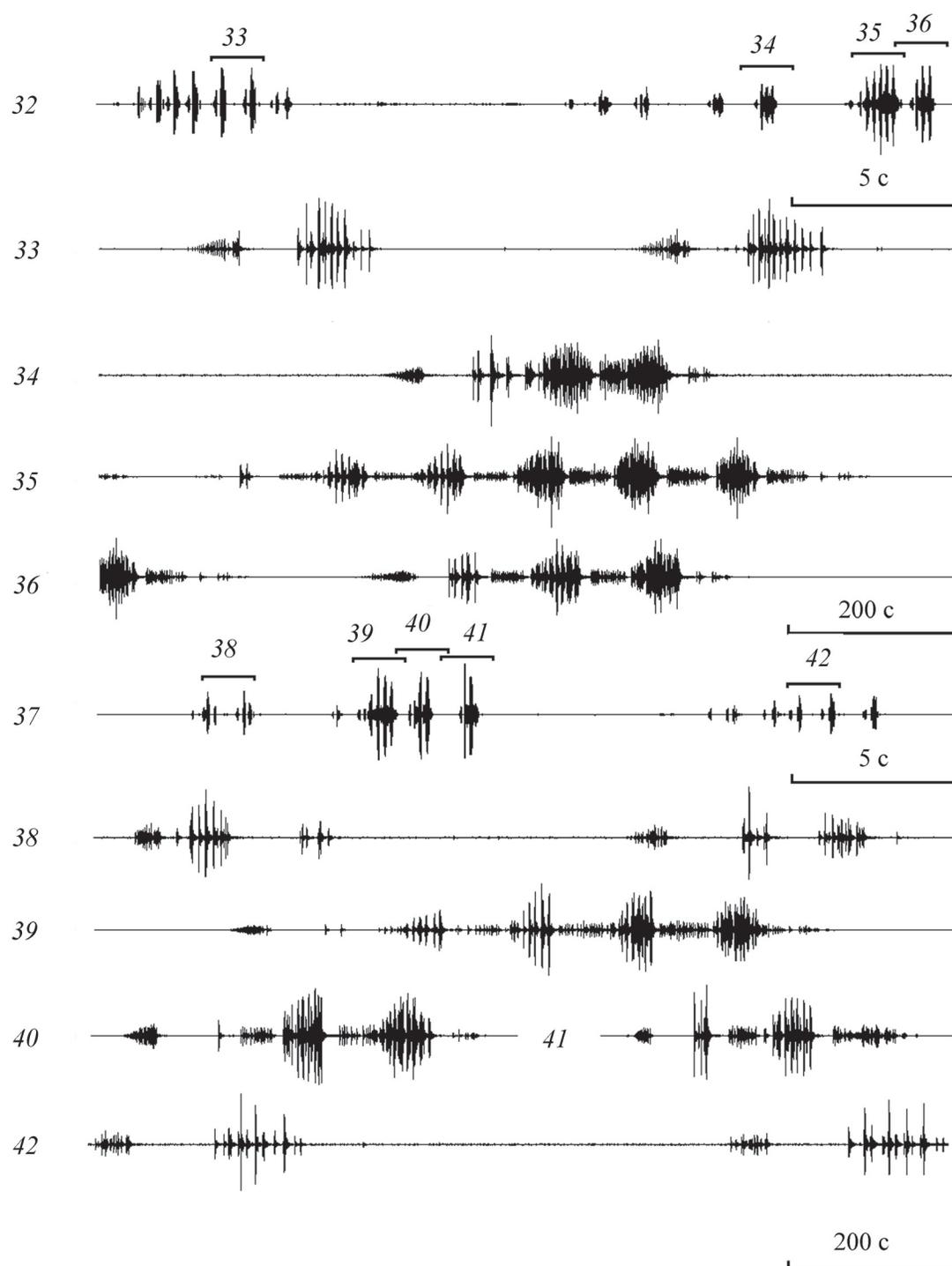


Рис. 5. Осциллограммы сигналов переключки самцов *Ch. macrocerus purpuratus*

дит в субстрат, на котором находились насекомые (рис. 4, 27b, 28b). Вибрационный сигнал в частотном диапазоне до 400 Гц возникал при поднятии ног; во время их опускания в исходное положение вибрации не регистрировались. Отсутствие звука и хорошая регистрация вибросигналов от беззвучных движений задних конечностей при близком контакте особей во время ухаживания самца за самкой по-

зволяют сделать вывод о наличии у *Ch. macrocerus purpuratus* смешанной акустическо-вибрационной коммуникации. Отметим, что вибрационная реплика звуковой стридуляции также хорошо регистрировалась вибродатчиком (рис. 4, 27b, 29b, 30b, 31b).

В природе самцы *Ch. macrocerus purpuratus* издают свои акустические сигналы, располагаясь на разнообразном субстрате: различная по механическому

составу и увлажненности почва, опавшие и сухие листья, пни, коряги, а также лежащие на земле ветки. В любом случае наблюдается успешное начало копуляции, свидетельствующее о том, что выбор субстрата не имеет большого значения. Успешная замена естественного субстрата в лабораторных опытах на картонную пластину подтверждает это умозаключение.

Сигнал агрессии. Когда двух самцов поместили рядом друг с другом, они начали издавать два разных сигнала по амплитудно-временному рисунку. Первый сигнал – серии из дискретных низко и высоко амплитудных пульсов с хорошо различимой вну-

тренней структурой (рис. 5, 33, 38, 42). Другой – более короткие фразы из серий, внутренняя структура заключительных серий которых могла быть неразличима (рис. 5, 34–36, 39–41). Часто во время переключки один самец издавал фразы, а другой, отвечал ему дискретными пульсами (рис. 5, 32, 37). После такой переключки самцы поспешно расходились в разные стороны, и продолжительная альтернация самцов, сидящих рядом, не наблюдалась. Никакими агрессивными действиями особей по отношению друг к другу (нападение, драка и т.п.) сигналы не были подкреплены.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Веденина В.Ю., Жантиев Р.Д. Распознавание звуковых сигналов у симпатрических видов саранчовых // Зоол. журн. 1990. Т. 69. Вып. 2. С. 36–44.
- Бухвалова М.А., Жантиев Р.Д. Акустические сигналы в сообществах саранчовых (Orthoptera, Acrididae, Gomphocerinae) // Зоол. журн. 1993. Т. 72. Вып. 9. С. 47–62.
- Жантиев Р.Д. Биоакустика насекомых. М., 1981. 256 с.
- Савицкий В.Ю., Лекарев А.Ю. Новые данные по акустической коммуникации и половому поведению саранчовых полупустынь и пустынь России и сопредельных стран // Russian Entomol. J. 2007. Vol. 16. N 1. P. 1–38.
- Vedenina V.Yu., Bukhvalova M.A. Contributions to the study of acoustic signals of grasshoppers (Orthoptera: Acrididae: Gomphocerinae) from Russia and adjacent countries. 2. Calling songs of widespread species recorded in different localities // Russian Entomol. J. 2001. Vol. 10. N 2. P. 93–123.

Поступила в редакцию 23.12.13

SOUND AND VIBRATIONAL SIGNALIZATION OF THE GRASSHOPPER'S MALES *CHORTHIPPUS MACROCERUS PURPURATUS* (VORONTSOVSKY, 1928) (ORTHOPTERA, ACRIDIDAE, GOMPHOCERINAE)

A.A. Benediktov, A.P. Mikhailenko

Species-specific acoustical repertoire of the male *Chorthippus macrocerus purpuratus* (Vorontsovsky, 1928) from Moscow province is analyzed. Territorial signals and mixing vibro-acoustical courtship signal are described at the first time. Oscillogramms are presented.

Key words: Orthoptera, Acrididae, Gomphocerinae, *Chorthippus macrocerus*, stridulation, tremulation, vibrational signals.

Сведения об авторе: Бенедиктов Александр Александрович – мл. науч. сотр. кафедры энтомологии биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова (entomology@yandex.ru); Михайленко Андрей Петрович – вед. инженер по защите растений Ботанического сада биологического факультета МГУ (caelifera@yandex.ru).

УДК 595. 766. 44

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ ЖУКОВ-ТОЧИЛЬЩИКОВ ИЗ УДМУРТИИ (COLEOPTERA: PTINIDAE: ERNOBIINAE, XYLETININAE)

И.Н. Тоскина

Описаны два новых вида жуков-точильщиков из Удмуртии: *Hyperisus varipilosus* sp.n. (подсем. Ernobiinae) и *Lasioderma dedyukhini* sp.n. (подсем. Xyletininae). Отмечены находки в Удмуртии *Xyletinus stepposus* Toskina, 2006, ранее известного только из Волгоградской обл., и *Ptinus pusillus* Sturm, 1837, до этого не отмечавшегося в России. Дана дополнительная характеристика вида *X. stepposus* и в связи с этим предложены поправки в определительную таблицу рода *Xyletinus* s. str. (Toskina, 2006).

Ключевые слова: *Hyperisus*, *Xyletinus*, *Lasioderma*, *Ptinus*, Ernobiinae, Xyletininae, Ptininae, Ptinidae, Coleoptera, новые виды, Удмуртия, Палеарктика.

Большое ландшафтное разнообразие Удмуртии (от темнохвойных лесов до лесостепных и степных участков и даже песчаных дюн (Дедюхин, 2004)) определяет и довольно большое видовое разнообразие жуков: около 2400 видов из 89 семейств (Дедюхин, Никитский, 2009), в том числе точильщиков. Нами уже были описаны два вида точильщиков из рода *Xyletinus* s. str.: *X. pseudosareptanus* Toskina, 2006 и *X. udmurtianus* Toskina, 2006. Дальнейшее изучение коллекционных сборов С.В. Дедюхина выявило еще два новых для науки вида жуков-точильщиков из подсемейств Ernobiinae и Xyletininae, а также редкий вид *X. stepposus* Toskina, 2006, описанный из Волгоградской обл. Ниже мы даем описания новых видов жуков-точильщиков и дополнительные данные к характеристике *X. stepposus*.

Материалы и методика измерений

В нашем распоряжении были энтомологические материалы, собранные в Удмуртии С.В. Дедюхиным и переданные им в Зоологический музей Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (ЗММУ).

При описаниях видов длину переднеспинки измеряли в профиль, так как измерения сверху дают искаженный результат вследствие выпуклости переднеспинки. Длину члеников усиков и лапок измеряли между точками их соединения, ширину – по апикальному краю. Длину надкрылий измеряли от базального края щитка, ширину – чуть ниже плеч. При описании 1-го брюшного стернита имелся в виду 1-й видимый брюшной стернит. Слово «видимый» из-за экономии места не повторяется. Рисунки эдеагусов

даны с дорсальной стороны, рисунок деталей ложного яйцеклада – с брюшной. Термин «генитальное кольцо» (в выражении «дистальный конец генитального кольца») заменен на «9-й брюшной сегмент», в соответствии с работой М. Сакаи (Sakai, 2001).

Hyperisus varipilosus sp.n. (рис. 1).

Г о л о т и п: Удмуртия, 25.05.[20]06, Алнашский р-н, урочище Голышурма, склон. С.В. Дедюхин. (Голотип хранится в ЗММУ).

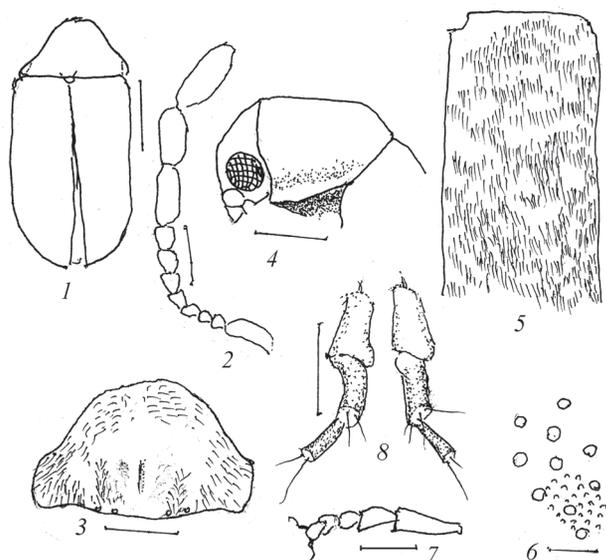


Рис. 1. *Hyperisus varipilosus* ♀, sp.n.: 1 – общий контур тела; 2 – усик; 3 – переднеспинка, вид сверху (с рисунком опушения); 4 – передняя часть тела, вид сбоку; 5 – половина правого надкрылья с рисунком опушения; 6 – пунктировка на диске надкрылий; 7 – задняя лапка; 8 – конечные детали ложного яйцеклада. Масштаб: 0,05 мм (8); 0,1 мм (6); 0,2 мм (2, 7); 0,5 мм (3–5); 1,0 мм (1)

Описание. Внешний вид (рис. 1, 1). Жук весь темно-коричневый. Опушение дорсальной стороны состоит из неравномерно расположенных, приподнятых, блестящих, золотистых волосков.

Голова. Лоб с продольной выпуклостью. Глаза коротко овальные, выпуклые, расположены на расстоянии друг от друга в 2,5 продольных диаметра глаза. Усики с четкой булавой из трех члеников; членики от 2-го к 8-му увеличиваются в размерах. Булава примерно в 1,7 раза длиннее 2–8-го члеников, вместе взятых. Членики продольные, кроме 2-го (рис. 1, 2).

Переднеспинка в 1,45 раза шире своей длины, не шире надкрыльев, с продольным килем у базального края, с продольными вдавлениями, выделяющими киль. Передние углы прямые, задние прямые, закругленные, бока широко уплощенные у базального края и узко – у апикального. Вдоль базального края есть несколько довольно крупных точек. Опушение неравномерное. Поверхность мелкозернистая (рис. 1, 3; 1, 4).

Щиток полуовальный.

Надкрылья в 1,84 раза длиннее своей ширины и в 2,67 раза длиннее переднеспинки. Опушение неравномерное, состоит из довольно длинных, приподнятых волосков (рис. 1, 5). Поверхность мелкобугристая, с неравномерно распределенной пунктировкой, где точки расположены на расстояниях 1,5–4,0 диаметра точки (рис. 1, 6).

Ноги. Голени без шпор. Задняя лапка составляет 0,74 длины задней голени. 1-й членик задней лапки примерно в 1,5 раза длиннее 2-го, 2-й членик в 1,5 раза длиннее 3-го, 3-й членик почти в 2 раза длиннее 4-го, выемчатого на дорсальной стороне, 5-й членик светлый, полупрозрачный, тонкий, с длинными коготками, почти равен длине 3-го членика (рис. 1, 7).

Ложный яйцеклад. Стили немного утолщаются к вершинам, примерно в 3 раза длиннее своей толщины у вершины. Кокситы имеют вид изогнутых цилиндров, почти в 3 раза длиннее своей толщины в середине, примерно в 1,5 раза длиннее и в 1,5 раза толще стилей. Парапрокты почти равны кокситам по длине, но толще их, немного суживаются к основанию (рис. 1, 8).

Длина 3,50 мм, ширина 1,45 мм.

Этимология. Вид получил свое название из-за пестро расположенного опушения (лат. «varius» – пестрый, «pilosus» – опушенный).

Дифференциальный диагноз

Согласно Каталогу 2007 г. (Zahradník, 2007), к палеарктическим европейским и азиатским ви-

дам рода *Hyperisus* (исключая Канарские острова со своеобразной фауной) относятся *H. caucasicus* (Logvinovskij, 1977), *H. declive* (Dufour, 1843), *H. plumbeus* (Illiger, 1801). От всех этих видов новый вид отличается неравномерным опушением и усиками с булавой длиннее 2–8-го члеников, вместе взятых, и 2–8-м члениками, увеличивающимися от 2-го к 8-му; а также от *H. plumbeus* (судя по Lohse, 1969, Fig. 5:1; Español, 1992, Fig. 29) – не очень четко уплощенными латеральными краями переднеспинки, а от *H. declive* – строением лапок (у *H. declive* 2-, 3- и 4-й членики примерно равной величины, короткие).

Lasioderma dedyukhini sp.n. (рис. 2).

Голотип ♂: Удмуртия, Малопургинский р-н, с. М[алая] Пурга, 06.2004, Дедюхин С.В. (Голотип хранится в ЗММУ).

Описание. Внешний вид (2, 1). Жук почти весь черный, переднеспинка и надкрылья без осветленных краев; усики (с 4-го членика) и лапки светло-коричневые. Опушение темно-серое, очень мелкое, прилегающее, расположенное слабыми поперечными лентами. Тело длиннее своей ширины в 1,9 раза.

Голова. Лоб слабо выпуклый. Глаза круглые, слабо выпуклые, расположены на расстоянии примерно

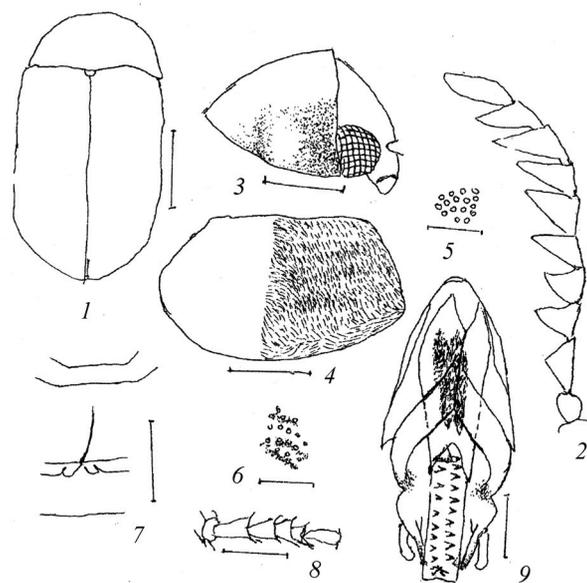


Рис. 2. *Lasioderma dedyukhini* ♂, sp.n.: 1 – общий контур тела; 2 – усик; 3 – передняя часть тела, вид сбоку; 4 – переднеспинка, вид сверху (с рисунком опушения); 5 – пунктировка на диске переднеспинки; 6 – пунктировка на диске надкрылий; 7 – середина заднегруди и 1-го брюшного стернита; 8 – передняя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

в три диаметра глаза. Усики: 3-й членик длиннее 2-го примерно в 1,8 раза; 4–5-й членики меньше следующих, со слабо скошенным апикальным и слабо выпуклым латеральным краями; 6–10-й членики с прямыми апикальным и латеральным краями. 11-й членик в 3 раза длиннее своей ширины и примерно в 1,8 раза длиннее 10-го членика; 4–10-й членики поперечные (рис. 2, 2).

Переднеспинка в 1,64 раза шире своей длины; передние углы прямые, задние углы едва выражены, сильно закруглены. Переднеспинка слабо выпуклая, боковые края не уплощенные, бока слабо вздуты (рис. 2, 3). Опушение расчесано на две стороны на середине диска переднеспинки (рис. 2, 4). Пунктировка поверхности однородная, расстояние между точками равно 0,5–1,0 диаметра точки (2, 5).

Щиток полуовальный.

Надкрылья в 1,55 раза длиннее своей ширины и почти в три раза длиннее переднеспинки. Пунктировка поверхности однородная, точки мельче, чем на переднеспинке, расстояние между точками равно 1–2 диаметрам точки (рис. 2, 6). Кроме пунктировки, имеется слабая морщинистость, более четкая на апикальной трети надкрылий.

Заднегрудь в 1,9 раза длиннее 1-го брюшного стернита; передние кантики в середине сближены и широко выпрямлены (рис. 2, 7). Дистальная срединная бороздка заходит за середину заднегруды.

Ноги. Передние голени не расширяются к вершинам, не уплощенные. (Средние и задние лапки утрачены). Первый членик передней лапки длиннее 2-го в 1,3 раза, 2-й членик длиннее 3-го в 1,6 раза, 3-й членик длиннее 4-го в 1,3 раза, 5-й членик по длине почти равен 2-му членику (рис. 2, 8).

Эдегус. Пенис в 9 раз длиннее своей ширины на вершине, расширяется от середины к базальному концу; апикальная половина пениса слабо изогнута дорсовентрально. Эндофаллус с 2 рядами (8+10) мелких крючьев, 2 крючками покрупнее на вершине пениса и 1 большим крючком в середине пениса. Базальные две пятых пениса заняты двойной «щеткой». Парамеры глубоко раздвоены, боковой отросток толстый, длинный, почти достигает вершины парамеры (рис. 2, 9).

Длина 3,4 мм, ширина 1,8 мм.

Этимология. Новый вид получил свое название в честь энтомолога С.В. Дедюхина, собравшего этого жука.

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

От целиком черных жуков рода *Lasioderma* новый вид отличается следующими основными признака-

ми. От *L. aterrimum* Roubal, 1916 – не колокольчатой формой переднеспинки: без уплощенных краев; усиками, где 4–5-й членики с выпуклым латеральным краем заметно отличаются от последующих члеников с прямым нижним краем; эндофаллусом с двойным рядом мелких крючьев (у *L. aterrimum* переднеспинка слабо колокольчатая (Roubal, 1916), членики усиков более однородные, со слабо выпуклым латеральным краем (Яблоков-Хнзорян, 1976, рис. 10), по-видимому, эндофаллус с 1 рядом мелких крючьев (там же, рис. 5)). Новый вид отличается от *L. obscurum* (Solsky, 1867) круглыми глазами, 6–10-м члениками усиков с прямым латеральным краем, вторым прямым передним кантиком заднегруды, эндофаллусом пениса с двойным рядом (8+10) мелких крючьев (у *L. obscurum* глаза коротко овальные, членики усиков, начиная с 4-го, с выпуклым латеральным краем, второй передний кантик заднегруды выгнут вперед, эндофаллус пениса с тремя рядами (6+5+11) мелких крючьев).

Xyletinus stepposus Toskina, 2006 (рис. 3).

X. stepposus был описан по единственному экземпляру из Волгоградской обл. и больше там не встречался. Однако, судя по сборам С.В. Дедюхина, в Уд-

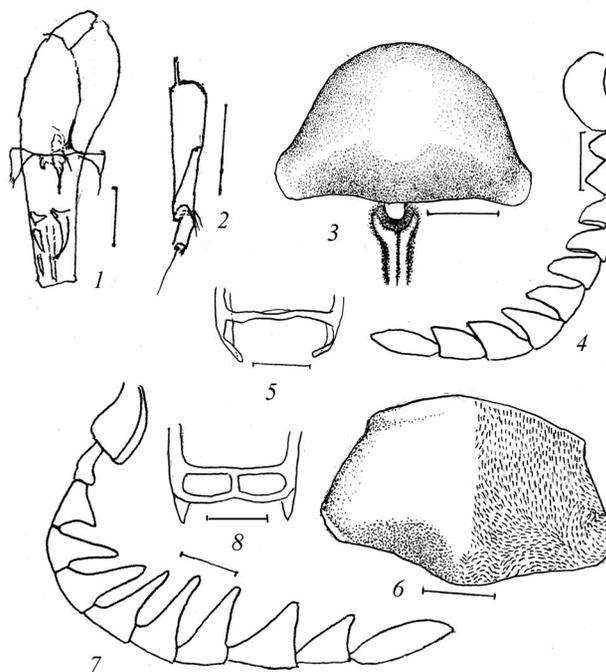


Рис. 3. *Xyletinus stepposus* Toskina, 2006, ♂, ♀: 1 – пенис; 2 – конец ложного яйцеклада (левая половина); 3 – переднеспинка; 4 – усик; 5 – дистальный конец 9-го брюшного стернита. *X. ruficollis* Gebler, 1833, ♂: 6 – переднеспинка; 7 – усик; 8 – дистальный конец 9-го брюшного стернита. Масштаб: 0,05 мм (2); 0,2 мм (1, 4, 5, 7, 8); 0,5 мм (3, 6)

муртии этот вид не является редким, но собранные экземпляры имеют некоторые отличия в структуре поверхности и окраске тела, по сравнению с голотипом. Во-первых, пунктировка поверхности немного крупнее, чем у голотипа; во-вторых, окраска тела и конечностей жуков варьирует от идентичной голотипу (черный, с коричневыми коленями и лапками) до экземпляров с красными или рыжеватыми участками тела (переднеспинка и голени темно-красные, лапки желтые; или плечевые бугры и апикальные края надкрылий рыжеватые, 1-й членик усиков и ноги рыжие; или все тело коричневатое, с красноватым оттенком, 1-й членик усиков, апикальные края переднеспинки и надкрылий, шов, ноги красно-коричневые).

Вид был описан по экземпляру с вывернутым эндофаллусом. Поэтому мы даем новый рисунок пениса с невывернутым эндофаллусом (рис. 3, 1). Остальные части эдеагуса и дистальный конец 9-го брюшного стернита идентичны голотипу. Также даем рисунок левого конца ложного яйцеклада: стили почти цилиндрические, примерно в 3 раза с лишним длиннее толщины стилия в его средней части; базальная треть стилия слегка утолщена; вершина с длинной щетинкой. Коксит почти в 2 раза длиннее стилия, вершина с группой щетинок; коксит косо приращен к наружной стороне парапрокта. Парапрокт слабо расширяется к основанию, в 2 раза длиннее коксита и в 4 раза длиннее своей толщины у основания (рис. 3, 2).

Для определения экземпляров *X. stepposus* с красной переднеспинкой мы внесли следующие изменения в нашу определительную таблицу рода *Xyletinus* s. str. (Toskina, 2006):

- | | |
|---|---|
| 3. Переднеспинка красная | 4 |
| – Переднеспинка черная | 9 |
| 4. Только переднеспинка красная (не считая конечностей) | 5 |
| – Не только переднеспинка, но также и надкрылья или пятна на апикальной части надкрылий красные | 8 |
| 5. Длина жуков не менее 3 мм | 6 |
| – Длина жуков менее 3 мм. Пунктировка поверхности двойная. Переднеспинка в 1,7 раза шире своей длины, боковые края узко уплощенные, | |

бока выпуклые. Усики: 5–8-й членики поперечные, 7-й и 8-й членики сильно и резко расширены *X. komarovi* Toskina, 2006.

- | | |
|---|----|
| 6. Пунктировка поверхности однородная | 7 |
| – Пунктировка поверхности двойная | ба |
| ба. Переднеспинка в 1,5 раза шире своей длины, колокольчатой формы (при взгляде сверху) (рис. 3, 3). Усики: 4–8-й членики поперечные, с выпуклым нижним краем, 7-й членик в 1,44 раза шире своей длины (рис. 3, 4). Надкрылья в 1,5 раза длиннее своей ширины и в 2,3 раза длиннее переднеспинки. Угловые выступы дистального края 9-го брюшного стернита пальцевидные, загнуты внутрь, их длина равна 0,4 ширины стернита («перемычки») (рис. 3, 5). Удмуртия <i>X. stepposus</i> Toskina, 2006. | |
| – Переднеспинка в 1,6 раза шире своей длины, трапецевидная, задние углы уплощенные (рис. 3, 6). Усики: 4–8-й членики поперечные, 7-й членик в 1,7 раза шире своей длины. 4–10-й членики с вогнутыми верхним и нижним краями (рис. 3, 7). Надкрылья в 1,5 раза длиннее своей ширины и в 2,6 раза длиннее переднеспинки. Междурядья выпуклые. Выступы по углам дистального края 9-го брюшного стернита короткие, прямые, клиновидные (рис. 3, 8) <i>X. ruficollis</i> Gebler, 1833. | |
| – З а м е ч а н и е. Очень широкое распространение <i>X. ruficollis</i> , указанное Геблером (Gebler, 1833) и Логвиновским (Логвиновский, 1985), возможно, относится к двум видам: <i>X. ruficollis</i> и <i>X. stepposus</i> . | |

***Ptinus* (s. str.) *pusillus* Sturm, 1837**, широко распространенный в Западной Европе (Zahradník, 2007), на территории России пока не отмечался. В коллекционных сборах С.В. Дедюхина жуков Удмуртии имеются 2 экземпляра этого вида жуков-притворяшек (этикетки: «Удмуртия, Кизнерский р-н, с. Крым. Слудка. 7–19.06.1999. Дедюхин С. В.»).

Автор сердечно благодарит С.В. Дедюхина (Удмуртия) за предоставление материала, А.В. Свиридова (Зоомузей МГУ, Москва), а также А.С. Украинского и Н.Л. Клепикову (Москва) за большую помощь в работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дедюхин С.В. Эколого-фаунистический анализ жесткокрылых (Coleoptera) Удмуртии: разнообразие, распространение, распределение. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ижевск, 2004. 20 с.
- Дедюхин С. В., Никитский Н.Б. Материалы по некоторым редким видам ксилофильных жесткокрылых (Insecta, Coleoptera) Удмуртии // Евразийский энтомологический журнал. 2009. Т. 8. № 2. С. 217–225.
- Логвиновский В.Д. К фауне и систематике жуков-точильщиков подсем. Ernobiiinae (Coleoptera, Anobiidae) СССР // Энтомологическое обозрение. 1977. Т. 56. Вып. 1. С. 121–131.
- Логвиновский В.Д. Точильщики – семейство Anobiidae // Фауна СССР. Насекомые Жесткокрылые. Л. 1985. Т. 14. Вып. 2. С. 1–175.
- Яблоков-Хнзорян С.М. Новый вид жука-точильщика из Дарваза (Coleoptera, Anobiidae) // Докл. АН АрмССР. 1976. Т. 63. С. 124–127.
- Español F. Coleoptera, Anobiidae // Fauna Iberica. T. 2. Madrid. 1992. 195 pp.
- Gebler F. Notae et additiamenta ad catalogum Sibiriae occidentalis et confinis Tatariae oberis // Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. 1833. T. 6. P.262–309.
- Lohse G. A. Anobiidae. In: H. Freude, K.W. Harde, G.A. Lohse. Die Käfer Mitteleuropas. Krefeld. 1969. Bd. 8. S. 27–59.
- Roubal J. Neue palaearktischen Coleopteren // Coleopterologische Rundschau. Wien. 1916. Bd. 5. No 4/6. S. 45–48.
- Sakai M. *Hyperisus* as a distinct genus, with description of a new species from Japan (Coleoptera, Anobiidae) // Japanese Journal of Systematic Entomology. 2001. Vol. 7. No 2. P. 327–332.
- Toskina I.N. Some new species and key to palaeartic species of the genus *Xyletinus* Latreille, 1809, *Xyletinus* s. str. (Coleoptera: Anobiidae) // Elytron. 2006. T. 20. P. 55–98.
- Zahradník P. Subfamily Ptininae. In: Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Eds. I. Löbl, A. Smetana. Stenstrup. 2007. Vol. 4. P. 329–339.

Поступила в редакцию 25.12.13

NEW AND RARE SPECIES OF WOOD-BORER BEETLES (COLEOPTERA: PTINIDAE: ERNOBIINAE, XYLETININAE) FROM UDMURTIA

I.N. Toskina

Two new species are described from Udmurtia: *Hyperisus varipilosus* (subfamily Ernobiiinae) and *Lasioderma dedyukhini* (subfamily Xyletininae) spp. nov. *H. varipilosus* differs from other palaeartic species of this genus by suberect pubescence (arranged unevenly) and by antennae (the club is longer than 2–8th segments combined together, and segments increase from the 2nd to the 8th). Pronotum 1.45 times as wide as long, lateral margins are flattened. Elytra 1.84 times as long as wide, surface finely granular and with rather sparse punctation. Pseudopositor: styles 3 times as long as wide, coxites cylindrical, about 3 times as long as thick, paraprocts are as long as coxites. Length 3.5 mm.

L. dedyukhini black, antennae and tarsi light brown. Surface with homogeneous punctation. Eyes round. Antennae: 3rd segment 1.8 times as long as the 2nd one, 4–5th segments smaller than the following ones; 6–10th segments with straight apical and lateral margins. Pronotum 1.64 times as wide as long, lateral margins not flattened, pubescence parted to two sides on the middle of the disc. Elytra 1.55 times as long as wide and about 3 times as long as pronotum. Anterior rims of metasternum are approximated and straight in the middle. Fore tibiae not dilated forwards apex. Internal penial sac with two rows (8+10) of small spines, two spines of median size, and one large spine. Length 3.4 mm. *L. dedyukhini* differs from other palaeartic black beetles of the genus *Lasioderma* (*L. aterrimum* Roubal, 1916; *L. obscurum* (Solsky, 1867)) by the following characters: it differs from *L. aterrimum* by the form of pronotum, antennae, aedeagus (pronotum is campaniform, antennomeres with convex lateral margins, penial sac with 1 row of small spines (Iablokoff-Khnzorian, 1976) in *L. aterrimum*). *L. dedyukhini* differs from *L. obscurum* by eyes, antennae, anterior rims of metasternum, aedeagus (eyes shortly oval, antennomeres with convex lateral margin, 2nd anterior rim curved forward, penial sac with 3 rows (6+5+11) of small spines in *L. obscurum*).

Xyletinus (s. str.) *stepposus* Toskina, 2006 (described from Volgograd region) and *Ptinus* (s. str.) *pusillus* Sturm, 1837 (known only from West Europe (Zahradník, 2007)) were found in Udmurtia by S.V. Dedyukhin. The apex of pseudopositor of *X. stepposus* can be described as follows: styles almost cylindrical, 3 times as long as thick in the middle. Coxite almost twice as long as style, with apical group of chaetae, obliquely joined up to outside of paraproct. The latter twice as long as coxite and 4 times as long as its thickness at the base; paraproct slightly widened towards base.

X. stepposus from Udmurtia differs from the holotype by surface with coarser punctation and body's colour varying from black (as in the holotype) to specimens with red or rufous parts of body, specifically specimens with red pronotum and tibiae, tarsi yellow. *X. stepposus* with red pronotum differs from *X. ruficollis* Gebler, 1833 also having red pronotum by the following characters. Pronotum is campaniform, antennal segments with convex lateral margin, 7th antennal segment 1.44 times as wide as long; side processes of distal part of 9th abdominal sternite are finger-shaped, rather long, and curved inside in *X. stepposus*. Pronotum is trapeziform, antennal segments with concave lateral margins, 7th antennal segment 1.7 times as wide as long; side processes of distal part of 9th abdominal sternite are short, cuneiform in *X. ruficollis*.

Key words: *Hyperisus*, *Xyletinus*, *Lasioderma*, *Ptinus*, Ernobiinae, Xyletininae, Ptininae, Ptinidae, Coleoptera, new species, Udmurtia, Palaearctica.

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

УДК 582.29:581.143.4

КРИОКОНСЕРВАЦИЯ – ПЕРСПЕКТИВНЫЙ МЕТОД СОХРАНЕНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ЛИШАЙНИКОВ ДЛЯ ТРАНСПЛАНТАЦИИ

А.В. Пчелкин, Т.А. Пчелкина

Литературные данные и результаты экспериментов показали, что хранение лишайников после нескольких лет при температуре от +20 до +25°C не обеспечивает их успешную трансплантацию. Хранение лишайников при температуре от –18 до –24°C сохраняет их витальность и обеспечивает успешную трансплантацию. Приведена методика сбора лишайников для криобанка. Даны сравнительные результаты трансплантации лишайников различных экологических групп и различных условий хранения. Приведена формула для оценки длительности хранения в криобанке.

Ключевые слова: лишайники, криоконсервация, трансплантация, криобанк, реинтродукция.

В лихенологии издавна используются трансплантационные методы. Первыми, вероятно, можно считать трансплантационные исследования с лишайниками, проведенные в Мюнхене (Arnold, 1892), вскоре после трансплантации лишайники погибли. В 1959 г. эпигейные лишайники из Хибинских гор (*Flavocetraria cucullata*, *Cladonia amaurocraea*, *Cl. estocyna*, *Thamnolia vermicularis*, *Nephroma arcticum*) были посажены в Ботаническом саду Тартуского университета (Трасс, 1985), лишайники также погибли. Трансплантационные эксперименты с переносом лишайников (в основном эпифитных, реже эпигейных) в загрязненные районы проведены рядом исследователей (Бязров, 2009; Brodo, 1961, 1967; LeBlanc, Rao, 1966, 1973, 1975; Ikonen, Karenlampi, 1976; Hornvedt, 1976; LeBlank et al., 1976; Steinnes, Krog, 1977; Farmer et al., 1992). Весьма подробный обзор трансплантационных методов приводит Л.Г. Бязров (2002). Известны удачные эксперименты с трансплантацией талломов широколистоватого эпифитного лишайника *Lobaria pulmonaria* (Истомина, 2006; Denison, 1988) и органов вегетативного размножения этого вида (Scheidegger, 1992, 1995). Сюда же относится и реинтродукция, которую можно рассматривать как пример трансплантационных методов. Во всех этих экспериментах важнейшее значение приобретает качество трансплантируемого материала.

Биологические объекты способны столь длительное время сохранять жизнеспособность после многолетнего хранения в условиях вечной мерзлоты, что они после оттаивания способны воздействовать на современное биоразнообразие (Губин и др., 2003). Поэтому криоконсервация, как способ длительного хранения биологического материала при низкой температуре,

широко используется в мире, особенно для образцов животного происхождения при сохранении генофонда (Багиров и др., 2009; Насибов и др., 2010; Егоров, 2007). С успехом криоконсервацию применяют и для хранения семян растений (Викторов, 2009; Кокшеева, Нестерова, 2011; Воронкова, Холина, 2008, 2010, 2011; Орехова, 2010), грибов (Иванушкина и др., 2010; Шарова, Каменькова, 2012), бактерий (Грачева и др., 2011; Короткая и др., 2010), водорослей (Калинина, 1987). Отмечено, что для некоторых видов растений после криоконсервации увеличивается процент всхожести семян (Воронкова, Холина, 2011), а для микромицета *Aspergillus niger* установлено положительное влияние низкой температуры в процессе хранения на биосинтетическую способность конидий (Шарова, Каменькова, 2012). Другой способ сохранения микроорганизмов – лиофилизация (Охапкина, 2009). Иногда для консервации используют сочетание этих способов (Hamilton, Ashmore, 2008). Лишайники всей своей физиологией приспособлены к длительному существованию при отрицательных температурах и периодическому высушиванию (Kershaw, 1985), причем уменьшение содержания воды в талломах закономерно сопровождается снижением интенсивности дыхания (Вайнштейн, 1972). Поэтому заманчиво использовать для длительного хранения способность лишайников впадать в анабиотическое состояние при низкой температуре без использования криопротекторов, несмотря на то, что дыхание лишайников сохраняется и при отрицательной температуре (Kallio, Heinonnen, 1971). Эксперименты показывают, что длительное хранение лишайников при отрицательной температуре незначительно снижает их жизнеспособность. Так, хранение воздушно-сухих образцов

Alectoria ochroleuca в течение 3,5 лет при температуре -60°C лишь незначительно снижает их физиологические процессы (Larson, 1978). Наиболее интересны эксперименты немецкого лишайнолога Р. Хонеггера (Honegger, 2003), который отметил деструкцию фото- и микобионтов лишайников после трех лет хранения при комнатной температуре и сохранение витальности после 13 лет хранения при температуре -20°C , причем фрагменты таллома *Xanthoria parietina* нормально росли после недельного хранения в жидком азоте. Р. Хонеггер отмечал также безопасное для витальности лишайников перемещение образцов из минусовой (-20°C) температуры в комнатную и обратно.

Материалы и методы

Для проверки сохранности лишайников при разных условиях хранения использованы виды разных экологических групп: эпигейные, эпифитные, а также один эпилитный вид (всего 20 видов, 2397 образцов). Наибольшим числом образцов представлены массовые виды. Эксперимент охватывал период с 1988 по 2008 г. (таблица).

Степень сохранности лишайников проверяли экспериментами по их трансплантации в экологически чистом районе Калужской обл. (большинство образцов трансплантировали в 2001, 2003, 2005 и 2008 гг.). Использовали экспедиционные сборы 2003 и 2001 гг. (Керженский, Печоро-Ильчский и Волжско-Камский заповедники), образцы лишайников, собранных в Норском заповеднике в 2005 г. (температура хранения от $+20^{\circ}\text{C}$ до $+25^{\circ}\text{C}$), а также образцы после 2, 3, 4 и 7 лет хранения в криобанке (температура хранения образцов от -18°C до -24°C). Основы этого метода заложены в 2001 г. в Институте глобального климата и экологии Росгидромета и РАН (Пчелкин, 2009). Некоторые образцы трансплантировали в год сбора. Часть образцов лишайников хранили в условиях чередования светового и темного режимов (цикл день-ночь, температура хранения от $+20$ до $+25^{\circ}\text{C}$). Эпифитные виды (вместе с субстратом) прикрепляли с помощью деревянных фиксаторов к коре березы (наклон ~ 45 град., ориентация на север), некоторые образцы, собранные без субстрата, фиксировали сеткой из бесцветного полиэтилена. Кустистые виды (*Alectoria sarmentosa*, *Bryoria fuscescens*, *Usnea filipendula*) прикрепляли к ветвям засыхающей сливы, что обеспечивало их свободное повисание и максимальное увлажнение во время дождя. Трансплантацию эпигейных видов осуществляли на насыпном песчаном холме, а также в полосе отчуждения ЛЭП на участке с подростом из сосен, с минимальным травяным покровом. Лишайники из экспедиционных сборов хранили в бу-

мажных пакетах, обезвоживание проводили воздушной сушкой. Лишайники для криобанка подвергали воздушной сушке в полевых условиях при обычной температуре окружающей среды (от $+10$ до $+15^{\circ}\text{C}$) с помощью устройства, представляющего собой два гибких металлических обруча с натянутой сеткой из инертного материала. Лишайники помещали между обручами и фиксировали сетками. Такая конструкция, подвешиваемая к дереву, позволяла эффективно высушивать лишайники на воздухе, при сильном ветре лишайники не разлетались, а при необходимости (если начинался дождь) обручи с лишайниками можно было быстро перенести в сухое место. В отличие от подготовки обычных гербарных образцов, повышение температуры сушки для размещения лишайников в криобанке недопустимо, так как наши эксперименты с лишайниками (эпилитный вид *Arctoparmelia centrifuga*), высушенными при температуре от $+70$ до $+80^{\circ}\text{C}$ (для предотвращения повреждения грибами и членистоногими) показали их низкую дальнейшую сохранность. В таблице представлены результаты трансплантации лишайников, собранных в Приокско-террасном заповеднике, в городские условия (г. Москва, Нагатинский Затон). В таблице указан процент приживаемости образцов после трансплантации. Часть трансплантируемых образцов терялась в процессе эксперимента (при повреждении птицами, искавшими пищу под зафиксированными лишайниками, повреждении градом или сильным ветром) – такие образцы исключены из расчета процента приживаемости. Часть образцов эпигейных лишайников *Cetraria islandica* и *Cladonia arbuscula*, высушенных при температуре от $+70$ до $+80^{\circ}\text{C}$, не включены в исходную таблицу, так как они погибли уже через месяц после трансплантации. В таблицу также не включены образцы *Cetraria islandica* со сроком хранения 3 года, так как пробная площадка, на которой были трансплантированы эти образцы, была уничтожена при распашке земли.

Ориентировочная формула для расчета сроков хранения лишайников в криобанке следующая:

$$C_k = V \cdot C \cdot R^{(T_1 - T_2)/10},$$

где C_k – срок хранения лишайников в криобанке; V – индекс витальности со значениями от 0 (полностью погибший образец) до 1 (полностью здоровый образец, без некрозов и повреждений), с промежуточными значениями 0,1; C – срок хранения лишайников вне криобанка при температуре T_1 ; T_2 – температура в криобанке; R – видоспецифический коэффициент. Важными факторами для сохранности лишайников в

Результаты трансплантации лишайников

Вид лишайника, год сбора (число образцов)	Год трансплантации, процент приживаемости					
	1988	1998	2001	2003	2005	2008
<i>Alectoria sarmentosa</i> , 2001, N, (22)	–	–	81	–	0	–
* <i>Anaptychia ciliaris</i> 1985, N, (26)	0	–	–	–	–	–
* <i>Anaptychia ciliaris</i> 1992, N, (27)	–	0	–	–	–	–
<i>Arctoparmelia centrifuga</i> , 2005, N, (9)	–	–	–	–	0	–
<i>Bryoria fuscescens</i> , 2005, N, (50)	–	–	–	–	96	0
<i>Bryoria fuscescens</i> , 2005, C, (50)	–	–	–	–	–	98
<i>Bryoria implexa</i> , 1998, N, (16)	–	–	–	–	0	–
<i>Cetraria islandica</i> , 2001, C, (150)	–	–	–	96	100	100
<i>Cetraria islandica</i> , 2001, N, (150)	–	–	100	8	0	0
<i>Cetraria islandica</i> , 2001, N, d/n (100)	–	–	–	–	0	0
<i>Cladonia arbuscula</i> , 2001, C, (150)	–	–	–	100	96	100
<i>Cladonia arbuscula</i> , 2001, N, (100)	–	–	100	2	0	0
<i>Cladonia stellaris</i> , 2001, C, (150)	–	–	–	100	96	98
<i>Cladonia stellaris</i> , 2001, N, (100)	–	–	94	0	0	0
<i>Cladonia stellaris</i> , 2001, N, d/n (28)	–	–	–	0	–	–
<i>Evernia prunastri</i> , 2001, N, (34)	–	–	100	12	–	0
<i>Evernia prunastri</i> , 2001, C, (62)	–	–	–	97	–	98
<i>Evernia mesomorpha</i> , 2003, N, (43)	–	–	–	95	0	–
<i>Evernia mesomorpha</i> , 2003, C, (62)	–	–	–	–	94	96
<i>Flavoparmelia caperata</i> , 2005, N, (38)	–	–	–	–	95	0
<i>Flavoparmelia caperata</i> , 2005, C, (21)	–	–	–	–	–	100
<i>Hypogymnia physodes</i> , 2001, N, (140)	–	–	100	40	0	0
<i>Hypogymnia physodes</i> , 2001, C, (120)	–	–	–	98	100	100
<i>Hypotrachyna pseudosinuosa</i> , 2005, C, (6)	–	–	–	–	–	100
* <i>Parmelia sulcata</i> , 1985, N, (16)	0	–	–	–	–	–
<i>Parmelia sulcata</i> , 2001, N, (129)	–	–	100	35	6	0
<i>Parmelia sulcata</i> , 2001, C, (108)	–	–	–	100	93	96
<i>Parmelia submontana</i> , 1986, N, (6)	–	0	–	–	–	–
* <i>Phaeophyscia orbicularis</i> , 1985, N, (24)	25	–	–	–	–	–
<i>Phaeophyscia orbicularis</i> , 2001, N, (136)	–	–	100	61	28	0
<i>Phaeophyscia orbicularis</i> , 2001, C, (123)	–	–	–	100	98	100
<i>Stereocaulon paschale</i> , 2005, N, (26)	–	–	–	–	86	0
<i>Stereocaulon paschale</i> , 2005, C, (26)	–	–	–	–	92	100
<i>Stereocaulon tomentosum</i> , 2005, N, (31)	–	–	–	–	87	0
<i>Stereocaulon tomentosum</i> , 2005, C, (28)	–	–	–	–	93	93
* <i>Usnea hirta</i> , 1985, N, (6)	0	–	–	–	–	–
<i>Usnea hirta</i> , 2005, N, (18)	–	–	–	–	100	0
<i>Usnea hirta</i> , 2005, C, (16)	–	–	–	–	100	100
<i>Usnea filipendula</i> , 2005, N, (24)	–	–	–	–	67	0
<i>Usnea filipendula</i> , 2005, C, (25)	–	–	–	–	61	66

О б о з н а ч е н и я. C – хранение в криобанке; N – температура хранения от +20 до +25°C; d/n – хранение при температуре от +20 до +25°C с чередованием режима день/ночь; * – трансплантация в условиях мегаполиса; в скобках указано число трансплантированных образцов.

условиях пониженной температуры являются видоспецифический коэффициент и индекс витальности, что обеспечивает необходимость закладки полностью здоровых образцов для хранения в криобанке. Чем больше индекс витальности и видоспецифический коэффициент, тем дольше возможный срок хранения лишайников.

Результаты и обсуждение

Трансплантация считалась успешной, если витальность образцов сохранялась неизменной по истечении года. В таблице приведены результаты трансплантации лишайников в Тарусском р-не Калужской обл. после хранения в обычных условиях и условиях криобанка, а кроме того, результаты трансплантации образцов эпифитных лишайников в урбанизированном районе (Москва). В таблице значения приживаемости (%) округлены до целых значений.

Из таблицы видно, что хранение при пониженной температуре способствует сохранению витальности собранных лишайников разных видов и экологических групп. Так, по расчетам сборов 2001 г., процент приживаемости лишайников (среднее по всем изученным видам) в криптобиозе и при комнатной температуре составил соответственно 99,7 и 22,6% для 2 лет хранения, 97,2 и 5,6% для 4 лет хранения, 98,8 и 0% для 7 лет хранения. Трансплантация свежесобранного материала (в год сбора образцов), как правило, проходила успешно – средняя по всем изученным видам приживаемость составила 96,8% по расчетам сборов 2001 г. Некоторое исключение составил эпифитный вид *Usnea filipendula*, образцы которого частично некротизировались при трансплантации даже после хранения в криобанке. Возможно, это было связано с тем, что климатические условия Калужской обл. не в полной мере соответствовали экологическим требованиям образцов из Норского заповедника (Амурская обл.). Некоторые лишайники показали устойчивость хранения и при комнатной температуре. Так, при температуре от +20 до +25°C сохранили витальность часть образцов *Hypogymnia physodes* (после 2 лет хранения приживаемость составила 40%) и *Phaeophyscia orbicularis* (после 2 и 4 лет хранения приживаемость составила 61 и 28% соответственно). Наши предыдущие эксперименты по трансплантации лишайников после нескольких лет хранения в обычных условиях (*Parmelia submontana* из Крыма, различные эпифитные виды из Приокско-террасного заповедника) закончились гибелью лишайников, что, возможно, и было связано с условиями хранения.

Антропогенное воздействие на лишайнобиоту может приводить к полному исчезновению локальных

популяций лишайников. Мероприятия по реинтродукции позволяют в таких случаях восстановить или сохранить лишайнобиоту. Восстановление ряда видов в Москве в подходящих биотопах вполне возможно. Однако реинтродукция на урбанизированных и антропогенно-нарушенных территориях имеет свои особенности. Распространение лишайнизированных грибов на таких территориях зависит от нескольких факторов, каждый из которых в отдельности является лимитирующим. Один из основных – общий фоновый уровень загрязнения воздуха, что очень важно для многих видов, наиболее чувствительных к поллютантам. Другим немаловажным фактором является биотопический, включающий субстратный и микроклиматический. Еще один важный фактор – отсутствие в подходящих биотопах аскоспор, соредий или изидий. Это означает, что даже после улучшения экологической ситуации, при уровне загрязнения, не препятствующем развитию лишайников, и благоприятных биотопических условиях, виды все равно могут отсутствовать. Именно в таких случаях возможна их успешная реинтродукция. При реинтродукции лишайнобиоты в условиях многофакторности лимитирующих агентов важнейшее значение приобретает жизнеспособность трансплантируемого материала. В основе криолихенологии лежат физиологическая способность лишайников впадать в анабиотическое состояние при высыхании и общий физико-химический закон уменьшения скорости химических реакций при понижении температуры. В данном случае криолихенология – раздел лишайнологии, предметом изучения которого являются метаболические процессы в лишайниках при минусовой температуре, методы криоконсервации, хранения и использования криоматериала из криобанка лишайников. Нередко лимитирующим фактором являются пожары, во время которых практически полностью уничтожается эпигейная лишайнобиота. Примером может служить ситуация с *Cetraria islandica* в Норском заповеднике. Эпигейные и эпилитные виды лишайников в этом заповеднике приурочены в основном к сопкам, отстоящим друг от друга на расстоянии от нескольких до десятков километров и образующим своеобразную «островную систему». Для восстановления *Cetraria islandica* в 2010 г. в охранной зоне Норского заповедника (Мальцевская сопка) были заложены три реинтродукционные площадки с использованием материала из криобанка лишайнизированных грибов (Пчелкина и др., 2013), а также одна площадка на песчаной косе на территории заповедника.

Время сохранения жизнеспособности лишайников при хранении в криобанке зависит от видовой при-

надлежасти, температуры хранения и состояния исходного материала. По ориентировочным подсчетам, по аналогии с семенами сосудистых растений, пророщенных после извлечения из вечной мерзлоты (Yashina et al., 2012), этот показатель составляет не менее 30 000 лет.

Разница в сроках хранения (при прочих равных условиях) для разных видов лишайников зависит от видоспецифического коэффициента. Для эпифитного вида *Hypogymnia physodes* он равен приблизительно 10 (температура хранения в криобанке -15°C , температура хранения в обычных условиях $+25^{\circ}\text{C}$, индекс витальности 1, критический срок хранения 3 года при $+25^{\circ}\text{C}$). Для видов из аридных и высокогорных районов, этот коэффициент, вероятно, будет несколько большим. Дальнейшие исследования в этой области могут быть направлены на поиск наиболее эффективного метода сохранения лишайников в криобанке (в виде лиофилизированных образцов или в «ледяной глазури»), на изучение влияния криптобиоза на лишайники из разных природных зон, на сохранение генофонда локальных и уязвимых популяций.

Таким образом, эксперименты по реинтродукции эпигейных видов (*Cetraria islandica*, *Cladonia arbuscula*, *Stereocaulon paschale* и др.) в зоне отчуж-

дения ЛЭП в Калужской обл. показали хорошую приживаемость лишайников после хранения в криобанке. Хранение лишайников при пониженной температуре способствует сохранению жизнеспособности образцов и обеспечивает успешную реинтродукцию. Образцы обследованных видов лишайников при температуре хранения $+25^{\circ}\text{C}$ теряли витальность после 3–5 лет. Хранение образцов при комнатной температуре и чередовании цикла день/ночь также не способствовало сохранению витальности. Высушивание лишайников при повышенной температуре резко снижало их витальность, и такие образцы быстро погибли после трансплантации.

Особенно интересны эксперименты с эпифитным видом *Flavoparmelia caperata*, трансплантированным после хранения в криобанке. Этот вид был ранее не отмечен в районе проведения эксперимента, поэтому трудно сказать, имеем ли мы в данном случае интродукцию или реинтродукцию. Тем не менее наблюдение за образцами в течение 5 лет после трансплантации криоматериала показало не только хорошую приживаемость вида, но и рост таллома (последнее наблюдение в августе 2012 г.). Потенциальную опасность интродукции инвазивных видов нужно учитывать при таких экспериментах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Багиров В.А., Эрнст Л.К., Насибов Ш.Н., Кленовицкий П.М., Иолчиев В.С., Зиновьева Н.А. Сохранение биоразнообразия животного мира и использование отдаленной гибридизации в животноводстве // Достижения науки и техники АПК. 2009. № 7. С. 54–56.
- Бязров Л.Г. Лишайники в экологическом мониторинге. М., 2002. 336 с.
- Бязров Л.Г. Лишайники Москвы: современная динамика. М., 2009. 146 с.
- Вайнштейн Е.А. Некоторые вопросы физиологии лишайников. I. Дыхание // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 7. С. 832–840.
- Викторов В.П. Сохранение генофонда видов рода *Sampanula* (Колокольчик) в банках семян // Преподаватель XXI век. 2009. № 2–2. С. 211–218.
- Воронкова Н.М., Холина А.Б. Хранение семян: популяционная изменчивость ответной реакции семян на глубокое замораживание // Вестн. Красноярск. гос. аграрного ун-та. 2008. № 3. С. 125–130.
- Воронкова Н.М., Холина А.Б. Морфология, биология прорастания и криорезистентность семян представителей флоры острова Сахалин // Вестн. Красноярск. гос. аграрного ун-та. 2010. № 4. С. 30–36.
- Воронкова Н.М., Холина А.Б. Биология прорастания и криохранение семян некоторых пищевых и лекарственных видов растений Дальнего Востока России // Вестн. Красноярск. гос. аграрного ун-та. 2011. № 9. С. 55–59.
- Грачева И.В., Валова Т.В., Григорьева Г.В. Традиционные и новые защитные среды для низкотемпературной консервации бактерий // Проблемы особо опасных инфекций. 2011. № 4 (110). С. 36–40.
- Губин С.В., Максимович С.В., Давыдов С.П., Гиличинский Д.А., Шатилович А.В., Спирина Е.В., Яшина С.Г. О возможности участия позднеплейстоценовой биоты в формировании биоразнообразия современной криолитозоны // Журн. общ. биол. 2003. Т. 64. № 2. С. 160–165.
- Егоров М.А. Деятельность Каспийского криобанка // Ветеринарная патология. 2007. № 3. С. 256–258.
- Иванушкина Н.Е., Кочкина Г.А., Еремичева С.С., Озерская С.М. Опыт использования современных методов длительного хранения грибов во Всероссийской коллекции микроорганизмов // Микология и фитопатология. 2010. Т. 44. № 1. С. 19–30.
- Истомина Н.Б. Использование метода трансплантации для восстановления численности лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. (Stictaceae) в европейской части России / Флора лишайников России: состояние и перспективы исследований. Тр. междунар. совещ., посвященного 120-летию со дня рождения Всеволода Павловича Савича. СПб, 24–27 октября 2006. СПб, 2006. С. 112–116.
- Калинина К.В. Криоконсервация низших эукариотических организмов. Одноклеточные водоросли. Пушино, 1987. 29 с.
- Кокшеева И.М., Нестерова С.В. Условия и сроки хранения семян рододендронов // Вестн. Оренбургского гос. ун-та. 2011. № 123. С. 103–109.
- Короткая Е.В., Короткий И.А., Ибрагимова Е.А. Сохранение термофильных молочнокислых микроорганизмов

- методом криоконсервирования / Сб. науч. тр. Sworld по материалам междунар. науч.-практ. конф. 2010. Т. 6. № 4. С. 68–70.
- Насибов Ш.Н., Багиров В.А., Кленовицкий П.М., Иолчиев Б.С., Зиновьева Н.А., Воеводин В.А. Сохранение и рациональное использование генофонда снежного барана // Достижения науки и техники АПК. 2010. № 12. С. 63–65.
- Орехова Т.П. Создание долговременного банка семян древесных видов – реальный способ сохранения их генофонда // Хвойные бореальной зоны. 2010. Т. XXVII. № 1–2. С. 25–31.
- Охапкина В.Ю. Методы поддержания микробных культур. Ч. 2. Лиофилизация // Теоретическая и прикладная экология. 2009. № 4. С. 21–32.
- Пчелкин А.В. Криобанк лишенизированных грибов: использование в лихено-трансплантологии // Иммунология, аллергология, инфектология, М., 2009. Т. 1. С. 47–48.
- Пчелкина Т.А., Кухта А.Е., Пчелкин А.В. Реинтродукция лишенизированных грибов в Норском заповеднике // Сборник статей к 15-летию Норского заповедника. Благовещенск, Февральск, 2013. С. 14–17.
- Трасс Х.Х. Трансплантационные методы лишеноиндикации // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л., 1985. Т. 8. С. 140–144.
- Шарова Н.Ю., Каменькова Н.В. Свойства конидий гриба-кислотообразователя *Aspergillus niger* в процессе хранения при низких температурах // Хранение и переработка сельхозсырья. 2012. № 2. С. 45–46.
- Arnold F. Zur Lichenoflora von München // Berichte Bayer. Bot. Ges. 1892. S. 1–76.
- Brodo I.M. Transplant experiment with corticolous lichens using a new technique // Ecology. 1961. Vol. 42. P. 838–841.
- Brodo I.M. Lichen growth and cities: a study on Long Island, New York. // Bryologist, 1967. Vol. 69. P. 427–449.
- Denison W.C. Culturing the lichens *Lobaria oregana* and *Lobaria pulmonaria* on nylon monofilament // Mycologia. 1988. Vol. 80. N 6. P. 811–814.
- Hamilton K., Ashmore S. Development of conservation technologies for Australia's rainforest and tropical native fruits // Australasian Plant Conservation 17(1) June–July 2008. P. 30–31.
- Honegger R. The Impact of different long-term storage conditions on the viability of lichen-forming ascomycetes and their green algal photobiont, *Trebouxia* spp. // Plant Biology. 2003. Vol. 5, Issue 3. P. 324–330.
- Horntvedt R. Fluoride injuries response of transplanted epiphytic lichens to fluoride air pollution. / XVI International Union of Forest Research Organizations Congress. Forest Pathology Field Guide Excursion. 1976. Vol. 11. № 3. P. 20–25.
- Ikonen S., Karenlampi L. Physiological and structural changes in reindeer lichens transplanted around a sulphite pulp mill / Proceeding of the Kuopio Meeting on Plant Damages Caused by Air Pollution. Kuopio, 1976. P. 37–45.
- Kallio P., Heinonnen S. Influence of short-term low temperature of net photosynthesis in some subarctic lichens / Reports from the Kevo Subarctic Research Station. 1971. N 8. P. 63–72.
- Kershaw K.A. Physiological ecology of lichens. Cambridge, 1985. 293 pp.
- Larson D.W. Patterns of lichen photosynthesis and respiration following prolonged frozen storage // Canad. J. Bot. 1978. Vol. 17. P. 2119–2123.
- LeBlanc F., Rao D.N. Reaction de quelques lichens et mousses épiphytiques a l'anhydride sulfurique dans la région de Sudburg, Ontario // Bryologist. 1966. Vol. 69. P. 338–346.
- LeBlanc F., Rao D.N. Effects of air pollutants on lichens and bryophytes / Responses of Plants to Air Pollution. N.Y., 1975. P. 237–272.
- LeBlanc F., Robitaille G., Rao D.N. Ecophysiological response of lichen transplants to air pollution in the Murdochville Gaspé Copper Mines area, Quebec // Hattori Bot. Lab. 1976. Vol. 40. P. 27–40.
- Scheidegger C. Reproductive strategies of *Lobaria pulmonaria* and *Vezdaea* sp. div. // The Second International Lichenological Symposium. Sweden. 1992. P. 107.
- Scheidegger C. Early development of transplanted isidioid soredia of *Lobaria pulmonaria* in an endangered population // Lichenologist. 1995. Vol. 27. N 5. P. 361–374.
- Steinnes E., Krog H. Mercury, arsenic and selenium fall-out from industrial complex studied by means of lichen transplants // Oikos. 1977. Vol. 28. N 2–3. P. 160–164.
- Yashina S., Gubin S., Maksimovich S., Yashina A., Gakhova E., Gilichinsky D. Regeneration of whole fertile plants from 30,000-y-old fruit tissue buried in Siberian permafrost // PNAS. 2012. Vol. 109. N 10. P. 4008–4013.

Поступила в редакцию 17.05.13

CRYOPRESERVATION – A PROMISING METHOD FOR THE CONSERVATION OF BIODIVERSITY OF LICHENS FOR TRANSPLANTATION

A.V. Pchelkin, T.A. Pchelkina

The literature data and the experimental results showed that the storage of lichens after several years at a temperature from +20 to +25° C does not provide their successful transplantation. Storage of lichens from –18 to –24°C saves their vitality and provides a successful transplant. A technique for the collection of lichens for Cryobank. The comparative results of transplantation of lichens of various environmental groups and various storage conditions are given. The formula for estimating the duration of storage in Cryobank is given.

Key words: lichens, cryopreservation and transplantation, Cryobank, reintroduction.

Сведения об авторах: Пчелкин Алексей Васильевич – вед. науч. сотр. ФГБУ Институт географии РАН, докт. биол. наук (avr1956@yandex.ru); Пчелкина Татьяна Алексеевна – аспирант ФГБУ Институт глобального климата и экологии Росгидромета и РАН (vipera91@yandex.ru).

УДК 581.524

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВИДОВ ВЫСОКОГОРНЫХ РАСТЕНИЙ ТЕБЕРДИНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА ВДОЛЬ ГРАДИЕНТОВ ТРЕХ ОРОГРАФИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

А.В. Егоров, В.Г. Онипченко

На основе 1206 геоботанических описаний, выполненных на территории Тебердинского заповедника и прилегающих ущелий, выявлены экологические предпочтения 475 видов сосудистых растений, мохообразных и лишайников по отношению к трем орографическим факторам (высота, крутизна и экспозиция). Градиенты факторов разделены на градации, для каждой из которых определена встречаемость видов. Выделено пять категорий видов по отношению к действующему фактору (в порядке увеличения специализации): индифферентные, подверженные влиянию фактора, тяготеющие, приуроченные и индикаторы. Фактор высоты оказывает статистически значимое влияние на распределение большинства (82%) исследованных видов; склоны умеренной крутизны (15–44°) имеют наибольшее число (27%) приуроченных видов; фактор экспозиции оказывает наименьшее влияние как по числу подверженных влиянию, так и по числу тяготеющих и приуроченных видов.

Ключевые слова: Северо-Западный Кавказ, Тебердинский заповедник, высокогорные экосистемы, высота, крутизна, экспозиция, сосудистые растения, мохообразные и эпигейные макролишайники, орографические факторы, экологические требования.

Растительность горных стран на уровне верхней границы леса или выше нее представляет собой мелкомозаичный комплекс из растительных сообществ, различающихся структурно и флористически (Ellenberg, 1996; Körner, 2003), что в значительной мере обуславливается влиянием орографических факторов (высота над уровнем моря, крутизна и экспозиция склона). Эти факторы относятся к категории косвенно действующих (Вармингъ, 1903), влияющих на растения через изменение целого комплекса условий произрастания и ресурсов (освещение, увлажнение, температура, количество и доступность элементов минерального питания и др.)

Увеличение высоты в горных странах приводит к уменьшению атмосферного давления и количества CO₂ (Барри, 1984; Körner, 1999), понижению средних температур (Van de Ven et al., 2007; Körner, 1999; Onipchenko, 2002), усилению температурных контрастов (Turner, 1958; Körner, Kochrane, 1983), повышению количества осадков и укорочению вегетационного сезона (Войтковский, 1999; Körner, 1999), снижению парциального давления водяного пара и увеличению относительной влажности воздуха (Барри, 1984), усилению прямого и общего излучения (Кастров, 1956; Pore, 1977) и ультрафиолетовой радиации (Caldwell, 1968; Reiter et al. 1980), уменьшению микробиологической активности почв (Körner, 1999), повышению роли материнской породы в почвообра-

зовании и увеличению скелетности почв (Ковриго и др., 2000).

На фоне высотного градиента, обычно плавно изменяющегося в пространстве, топографические факторы (крутизна и экспозиция склона) определяют значительную изменчивость условий окружающей среды, продуктивности и флористического состава на коротких расстояниях (Onipchenko, 2004), создавая сложную мелкую мозаику распределения видов (Van de Ven et al., 2007). Экспозиция склона влияет на количество поступающей солнечной радиации – в северном полушарии склоны южной ориентации получают на 18–37% больше световой энергии, чем северные (Geiger, 1965; Searcy et al. 2003; Van de Ven et al., 2007), поэтому южные склоны имеют большую температуру грунта и воздуха около поверхности (Turner, 1958; Rosenberg, 1983), в результате чего здесь создается более теплый и сухой микроклимат (Bolstad et al. 1998, Desta et al., 2004). С увеличением крутизны склона температурные контрасты между разными экспозициями становятся все более ощутимыми (Вальтер, 1982; Turner, 1958).

В рамках настоящего исследования на основе базы данных геоботанических описаний Тебердинского государственного природного биосферного заповедника (далее – ТГПБЗ) и прилегающих ущелий мы выявили распределение часто встречающихся видов сосудистых растений, мохообразных и эпигейных

макролишайников вдоль градиентов трех орографических факторов: высоты над уровнем моря (далее – высота), крутизны и экспозиции склона. Для видов, распределение которых оказалось подвержено влиянию (статистически значимо) того или иного фактора, мы определили их экологические предпочтения – градацию каждого фактора, в которой встречаемость данного вида статистически значимо выше.

Характеристика района исследований и методы

Территория исследования располагается на юге Республики Карачаево-Черкессия на северном макросклоне Большого Кавказского хребта на территории Тебердинского государственного природного биосферного заповедника (ТГПБЗ) и прилегающих к нему ущелий. Площадь заповедника составляет 83,2 тыс. га, диапазон высот – от 1280 (долина р. Теберда в северной части заповедника) до 4042 м (вершина горы Домбай-Ульген) (Воробьева, Онипченко, 2001). В заповеднике выделяются 5 высотных поясов: лесостепной, субальпийский, альпийский, субнивальный и нивальный. Детальное описание рельефа, климата, почв, флоры и растительности заповедника приведены в ряде публикаций (Кононов, 1957; Воробьева, 1977, 1981; Воробьева, Кононов, 1991; Воробьева, Онипченко, 2001; Егоров и Онипченко, 2003; Блинкова и др., 2004; Игнатова и др., 2008; Егоров, Онипченко, 2011; Onipchenko 2002, 2004).

В работе использовали геоботанические описания главным образом нелесных сообществ лесостепного, субальпийского, альпийского и субнивального поясов, выполненные участниками комплексной экспедиции МГУ имени М.В. Ломоносова в период с 1980 по 2008 г. Латинские названия сосудистых растений заповедника мы приводим согласно аннотированному списку видов ТГПБЗ (Онипченко и др., 2011), прилегающих ущелий – согласно Флоре Северо-западного Кавказа (Зернов, 2006). Приоритетные названия листовых мхов даны в соответствии с Флорой мхов России (Игнатов, Игнатова, 2008), печеночников – с Флорой мохообразных ТГПБЗ (Игнатова и др., 2008). Видовые названия лишайников соответствуют Аннотированному списку лишайников ТГПБЗ (Блинкова и др., 2004). Всего в анализе использовали 1206 описаний; общее число встреч видов составляет 34758. Подробно методика сбора и камеральной обработки полевого материала описана в предыдущих публикациях (Егоров, Онипченко, 2011; Егоров и др., 2012).

Статистический анализ геоботанических описаний проводили в программной среде для статисти-

ческой обработки данных (R Development Core Team, 2009). Для выявления экологических характеристик отдельных видов использованы значения факторов (высота, крутизна и экспозиция) из заголовков геоботанических описаний. Влияние каждого фактора на распределение видов анализировали независимо (вне связи с другими факторами).

Градиент высоты мы разделили на 4 градации, соответствующие общепринятым на Кавказе (Гроссгейм, 1948; Шифферс, 1953; Кононов, 1957; Onipchenko, 2002) высотным поясам – лесостепной, субальпийский, альпийский, субнивальный; 16 значений экспозиции, регистрируемых в процессе полевых работ, мы объединили в 4 градации: север, запад, восток, юг; отдельную градацию отвели для горизонтальных участков. Для градиента крутизны мы использовали 3 градации: пологие, умеренно крутые и крутые склоны. Градации, их границы и числовые коды приведены в табл. 1.

Для анализа мы отобрали виды, общее число встреч которых составило не менее 10 и исключили таксоны сомнительной принадлежности, определение которых до уровня вида по тем или иным причинам не представлялось возможным. Всего для анализа было отобрано 475 видов.

Для выявления экологических требований видов мы определили число встреч каждого вида в описаниях каждой градации изученных факторов. Сравнение числа встреч между градациями, однако, не дает полного представления о действительном распределении вида вдоль градиента, так как число встреч зависит от размера выборки (Егоров, Онипченко, 2011; Bunge, Fitzpatrick, 1993), т.е. от числа описаний, которое в градациях различается. Поэтому детальный анализ экологических предпочтений видов мы проводили с помощью четырех тестов.

Тест 1. Мы оценили влияние отдельных факторов на распределение каждого вида в целом. Нулевая гипотеза в этом случае состоит в том, что фактор не влияет на встречаемость, т.е. вид равномерно распределен вдоль градиента, а разница в числе встреч в градациях обусловлена разной представленностью градаций описаниями и случайным варьированием. Опровержение нулевой гипотезы означает статистически значимое влияние фактора на распределение вида вдоль градиента. Таким образом, мы выделили категории видов *индифферентных* и *подверженных влиянию* фактора. Однако такой подход не дает представления об экологических предпочтениях видов.

Тест 2. Для видов, на распределение которых влияние фактора в первом тесте оказалось значимым, мы

Т а б л и ц а 1

Градации орографических факторов, их границы, число описаний и коды

Фактор	Градации	Границы	Число описаний	Код
Высота	лесостепной пояс	<1900 м	68	1
	субальпийский пояс	1901-2500 м	388	2
	альпийский пояс	2501-2900 м	577	3
	субнивальный пояс	>2900 м	173	4
Крутизна	пологие склоны	<15°	508	1
	склоны умеренной крутизны	15–44°	550	2
	крутые склоны	≥45°	144	3
Экспозиция	горизонтальные участки	без уклона	84	0
	склоны северного румба	nw, nnw, n, nne	263	1
	склоны западного румба	sw, wsw, w, wnw	235	2
	склоны южного румба	se, sse, s, ssw	338	3
	склоны восточного румба	ne, ene, e, ese	285	4

О б о з н а ч е н и я. n – север; w – запад; e – восток; s – юг.

проводили сравнение числа встреч каждого вида в каждой отдельно взятой градации с числом его встреч во всех остальных градациях вместе взятых. Так, в случае высотного градиента мы определяли значимость различий встречаемости вида в четырех парах (табл. 2). Такой подход позволяет выделить категорию видов, определяемую нами как *тяготеющие* – виды, на распределение которых фактор оказывает статистически значимое влияние, и встречаемость которых в одной из градаций статистически значимо выше, чем его встречаемость во всех остальных градациях вместе взятых.

Тест 3. Для видов, на распределение которых влияние фактора оказалось значимым и которые проявили статистически значимое тяготение к одной из градаций (прошедшие тесты 1 и 2), мы проводили попарные сравнения между каждой парой градаций

фактора. Например, в случае высотного градиента мы сравнивали число встреч вида в 6 парах градаций (табл. 3). Этот подход позволяет выявить виды, *приуроченные* к одной из градаций фактора, т.е. виды, на распределение которых данный фактор оказывает статистически значимое влияние, и встречаемость которых в одной из градаций статистически значимо выше, чем в любой другой отдельно взятой градации данного фактора.

Тест 4. Для каждого градиента мы выделили виды, встреченные только в одной градации и ни разу не отмеченные в других градациях данного фактора. Такие виды мы относим к категории *индикаторов*.

В тестах 1–3 значимость различий встречаемости вида мы определяли с помощью точного теста Фишера (Agresti, 1992), используя факторную таблицу 2×N. Два ряда такой таблицы соответствуют числу встреч

Т а б л и ц а 2

Сравниваемые пары для выявления тяготеющих видов (на примере высотного градиента)

Сравниваемые пары	
Лесостепной	(субальпийский+альпийский+субнивальный)
Субальпийский	(лесостепной+альпийский+субнивальный)
Альпийский	(лесостепной+субальпийский+субнивальный)
Субнивальный	(лесостепной+субальпийский+альпийский)

Т а б л и ц а 3
Сравнимые пары для выявления приуроченных видов (на примере высотного градиента)

Сравнимые пары	
Лесостепной	субальпийский
Лесостепной	альпийский
Лесостепной	субнивальный
Субальпийский	альпийский
Субальпийский	субнивальный
Альпийский	субнивальный

вида и числу описаний в градациях; N колонок представляют градации (тест 3) или объединенные градации (тест 2). Значимое (p -value < 0,05) различие распределений видов и описаний по градациям означает опровержение нулевой гипотезы и статистическое подтверждение влияния фактора на распределение вида (тест 1) или более высокой встречаемости вида в одной из градаций (тесты 2 и 3).

Тесты 1–4 последовательно выявляют виды со все более узкой экологической амплитудой. Виды, не прошедшие тест 1, относятся к категории *индифферентных*, они обладают наиболее широкой амплитудой и в большинстве случаев устойчивы по отношению к действующему фактору. Виды, прошедшие тест 1, но не прошедшие тест 2 относятся к категории *подверженных влиянию* фактора, т.е. они более чувствительны к действию фактора, однако не проявляют статистически значимо более высокую встречаемость в одной из градаций. Виды, прошедшие тест 2 и 3, переходят соответственно в категории *тяготеющих* и *приуроченных*. Это специализированные виды, для которых статистически значимо подтверждена более высокая встречаемость в одной из градаций. Прошедшие тест 4 *индикаторы* представляют собой подмножество *приуроченных* видов.

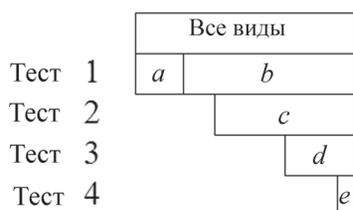


Рис. 1. Соотношение пяти категорий видов по отношению к действующему фактору: a – индифферентные; b – подверженные влиянию; c – тяготеющие; d – приуроченные; e – индикаторы

Графически соотношение четырех категорий изображено на рис. 1.

Принадлежность видов к категории индикаторов зависит как от экологической амплитуды данного вида по данному фактору, так от границ градаций. Некоторые узкоспециализированные виды могут не попасть в эту категорию, поскольку встречаются, хотя и в узком диапазоне, но на границе двух градаций. Чтобы исключить зависимость от границ градаций (многие из которых выбраны произвольно, руководствуясь принципом равномерности представленности описаниями), мы также выявили виды с узким экологическим диапазоном по каждому фактору – стенобионты, т.е. виды, встречающиеся в относительно узком диапазоне значений действующего фактора.

Для определения экологической широты по фактору экспозиции мы использовали значения «ординированного азимута» (рис. 2). Минимальное значение мы присвоили склонам, получающим при прочих равных условиях наименьшее количество солнечной энергии. Безоблачное утро и пасмурное послеполуденное время, характерны для многих горных районов (Кётнер, 1999), в том числе и для ТГПБЗ. Поэтому минимальное значение (0) мы присвоили склонам север-северо-западной экспозиции. Отклонение в любую сторону от север-северо-запада приводит к увеличению значения ординированного азимута, достигая максимума (180) в положении юг-юго-восток, то есть на склонах, которые при прочих равных условиях мы расцениваем, как получающие наибольшее количество солнечной энергии.

Результаты и обсуждение

В рамках настоящей работы мы проанализировали влияние орографических факторов на распределение 349 видов сосудистых растений, 104 вида мохообразных и 22 вида эпигейных макролишайников (соответственно 29, 22 и 5,5%) от общего числа видов, зарегистрированных на территории ТГПБЗ согласно последним инвентаризационным спискам (Онипченко и др., 2011; Игнатова и др., 2008; Блинкова и др., 2004).

Высота. В анализе задействовано 1206 описаний. Фактор высоты оказывает существенное влияние на распределение 388 видов, что составляет 82% от всех видов, отобранных для анализа. Большинство исследованных видов всех систематических групп оказываются значимо подверженными влиянию этого фактора – 57 видов (55%) мохообразных, 17 видов (77%) лишайников и 314 видов (90%) сосудистых растений; 356 видов тяготеют к одной из градаций фактора высоты, из них 157 проявили

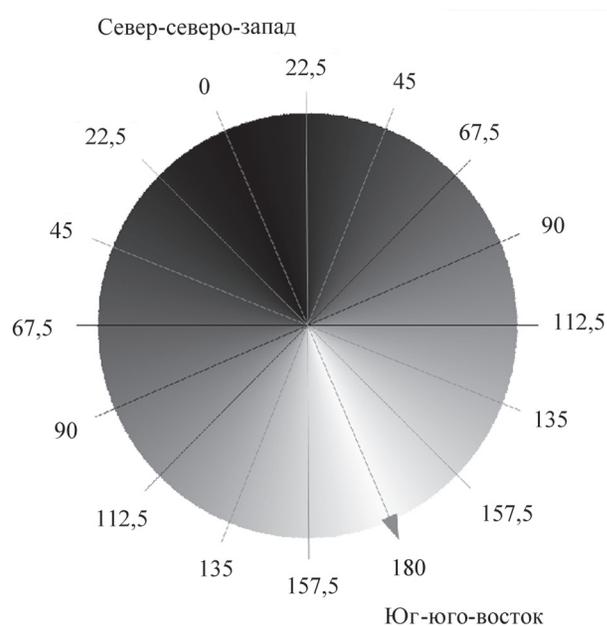


Рисунок 2. Значения «ординированного азимута» по углу отклонения от направления на север-северо-запад

приуроченность. Из 65 видов, приуроченных к лесостепному поясу, 28 не были отмечены выше субальпийского, например: *Abies nordmanniana*, *Acer trautvetteri*, *Allium saxatile*, *Asyneuma campanuloides*, *Bromus riparius*, *Campanula rapunculoides*, *Campanula sarmatica*, *Fragaria vesca*, *Galeopsis tetrahit*, *Galium odoratum*, *Hedwigia ciliata*, *Juniperus sabina*, *Lapsana communis*, *Lathyrus pratensis*, *Myosotis amoena*, *Petasites albus*, *Picea orientalis*, *Pulmonaria mollis*, *Salix caprea*, *Salix purpurea*, *Sedum telephium* и др. (см. полный список видов в табл. 4). Индикатором лесного пояса является 1 вид – *Silene compacta*. Приуроченность к субальпийскому поясу проявил 21 вид, из которых *Festuca djimilensis*, *Kemulariella caucasica* и *Trollius ranunculinus* были встречены только в субальпийском и альпийском поясах. К альпийскому поясу приурочены 42 вида, 26 из которых не были отмечены в лесном поясе, например: *Alchemilla caucasica*, *Antennaria dioica*, *Anthemis cretica*, *Carex pyrenaica*, *Carum meifolium*, *Chamaescadium acaule*, *Cladonia gracilis*, *Cladonia mitis*, *Corydalis conorhiza*, *Draba hispida*, *Erigeron caucasicus*, *Gentiana pyrenaica*, *Gentiana verna*, *Geranium gymnocaulon*, *Helictotrichon versicolor*, *Pedicularis nordmanniana*, *Philonotis fontana*, *Polygonum viviparum*, *Polytrichum juniperinum*, *Potentilla verna*, *Ranunculus brachylobus* и др. Из 29 видов, приуроченных к субнивальному поясу, 11 встречаются только в альпийском и субнивальном поясах – *Allocetraria madreporiformis*, *Alopecurus dasyanthus*, *Chaerophyllum humile*, *Corydalis alpestris*,

Cruciata valentinae, *Delphinium caucasicum*, *Dentaria bipinnata*, *Draba rigida*, *Eunomia rotundifolia*, *Saxifraga flagellaris*, *Senecio karjaginii*.

Крутизна. В анализе задействованы 1202 описания. Фактор оказывает значимое влияние на распределение 340 видов, что составляет 72% от всех видов, отобранных для анализа. Большинство исследованных видов всех систематических групп оказываются подверженными влиянию этого фактора: 71 вид (68%) мохообразных, 12 видов (55%) лишайников и 257 видов (74%) сосудистых растений. К одной из градаций фактора крутизны тяготеют 309 видов, 186 из которых проявили приуроченность (табл. 4). Из 49 видов, приуроченных к пологим склонам и горизонтальным участкам, 15 не были отмечены на крутых склонах (*Agrostis stolonifera*, *Alopecurus pratensis*, *Aulacomnium palustre*, *Carex echinata*, *Carex oreophila*, *Climacium dendroides*, *Epilobium algidum*, *Eriophorum vaginatum*, *Ligularia sibirica*, *Oncophorus virens*, *Parnassia palustris*, *Sphagnum capillifolium*, *Trifolium spadiceum*, *Trifolium rytidosemium*, *Veronica filiformis*); 3 вида могут служить индикаторами (*Agrostis stolonifera*, *Eriophorum vaginatum*, *Sphagnum capillifolium*). К склонам промежуточной крутизны проявили приуроченность 58 видов, 12 из которых не были отмечены на крутых склонах – *Aetheopappus vvedenskii*, *Anemone narcissiflora*, *Anthemis melanoloma*, *Chaerophyllum humile*, *Dentaria bipinnata*, *Draba hispida*, *Festuca djimilensis*, *Lamium tomentosum*, *Oxytropis kubanensis*, *Rumex alpestris*, *Senecio kolenatianus*, *Vulpicida pinastris*. Из 37 видов, приуроченных к крутым склонам, 24 ни разу не были встречены на пологих склонах и горизонтальных участках – *Allium saxatile*, *Amphidium mougeotii*, *Asperula alpina*, *Asplenium trichomanes*, *Blepharostoma trichophyllum*, *Campanula sarmatica*, *Cystopteris fragilis*, *Draba rigida*, *Draba supranivalis*, *Encalypta raptocarpa*, *Grimmia funalis*, *Hedwigia ciliata*, *Homalothecium sericeum*, *Hypericum nummularioides*, *Juniperus sabina*, *Paederota pontica*, *Peltigera venosa*, *Pohlia longicollis*, *Potentilla brachypetala*, *Sedum telephium*, *Silene kubanensis*, *Thalictrum foetidum*, *Thymus daghestanicus*, *Viola biflora*, а 9 видов могут служить индикаторами крутых склонов – *Allium saxatile*, *Asplenium trichomanes*, *Campanula sarmatica*, *Draba supranivalis*, *Juniperus sabina*, *Paederota pontica*, *Potentilla brachypetala*, *Silene kubanensis*, *Viola biflora*.

Экспозиция. В анализе использовали 1205 описаний. Фактор экспозиции оказывает влияние на распределение 259 видов, что составляет 55% от всех видов, отобранных для анализа. Влиянию этого

Т а б л и ц а 4

Экологическая характеристика видов

Вид	alt	slp	asp	Вид	alt	slp	asp
Лишайники							
<i>Allocetraria madreporiformis</i>	4d	3c	2c	<i>Flavocetraria nivalis</i>	3c	1a	1b
<i>Cetraria aculeata</i>	3c	2a	2a	<i>Parmelia saxatilis</i>	4c	3a	2a
<i>Cetraria islandica</i>	3d	2c	1c	<i>Peltigera aphthosa</i>	3a	2c	1c
<i>Cetraria laevigata</i>	3c	2b	3c	<i>Peltigera canina</i>	1d	3b	2a
<i>Cetraria muricata</i>	4c	3b	2a	<i>Peltigera rufescens</i>	3c	2c	4a
<i>Cladonia furcata</i>	3a	2a	2a	<i>Peltigera venosa</i>	4c	3d	1c
<i>Cladonia gracilis</i>	3d	2d	4c	<i>Solorina crocea</i>	3a	3d	1c
<i>Cladonia mitis</i>	3d	2b	1b	<i>Stereocaulon alpinum</i>	3c	1a	4a
<i>Cladonia pyxidata</i>	3d	2a	4a	<i>Thamnolia vermicularis</i>	3c	2a	2b
<i>Cladonia rangiferina</i>	3a	2a	1a	<i>Vulpicida pinastri</i>	2c	2d	1c
<i>Flavocetraria cucullata</i>	3c	1a	1b	<i>Xanthoparmelia solmoensis</i>	4a	3a	0a
Мохообразные							
<i>Abietinella abietina</i>	3b	1c	2c	<i>Grimmia elatior</i>	1c	3d	3a
<i>Amphidium mougeotii</i>	4a	3d	1a	<i>Grimmia funalis</i>	4d	3d	3a
<i>Aulacomnium palustre</i>	2d	1d	0d	<i>Grimmia ovalis</i>	1d	3d	3c
<i>Barbilophozia barbata</i>	2c	2a	1c	<i>Grimmia reflexidens</i>	4a	3d	4a
<i>Barbilophozia hatcheri</i>	2a	2a	1c	<i>Hedwigia ciliata</i>	1d	3d	3c
<i>Barbilophozia lycopodioides</i>	2b	2a	1c	<i>Homalothecium sericeum</i>	1d	3d	4a
<i>Bartramia ithyphylla</i>	4b	3c	1a	<i>Hylocomiastrum pyrenaicum</i>	2c	2a	1a
<i>Blepharostoma trichophyllum</i>	1a	3d	1c	<i>Hylocomium splendens</i>	2c	2a	1d
<i>Blindia acuta</i>	1a	3d	1a	<i>Hymenoloma crispulum</i>	3a	3d	1c
<i>Brachytheciastrum velutinum</i>	3a	2c	4c	<i>Hypnum cupressiforme</i>	1d	3d	1a
<i>Brachythecium albicans</i>	1a	2c	2a	<i>Isopterygiopsis pulchella</i>	3a	3d	1c
<i>Brachythecium rivulare</i>	1a	1a	4a	<i>Isothecium alopecuroides</i>	1d	3d	1c
<i>Brachythecium salebrosum</i>	2c	2c	1c	<i>Kiaeria starkei</i>	3a	3a	1a
<i>Bryoerythrophyllum recurvirostrum</i>	3a	3d	3a	<i>Lescuraea incurvata</i>	3c	2b	1c
<i>Bryum amblyodon</i>	4b	2c	4c	<i>Lescuraea mutabilis</i>	2c	1a	1a
<i>Bryum argenteum</i>	1d	3d	3c	<i>Lescuraea radicata</i>	2a	2a	1a
<i>Bryum caespiticium</i>	3a	3b	2a	<i>Lescuraea saxicola</i>	2a	3b	1c
<i>Bryum capillare</i>	1a	2c	4a	<i>Leucodon sciuroides</i>	1d	3d	3a
<i>Bryum moravicum</i>	1d	3d	1a	<i>Lophocolea heterophylla</i>	1b	2c	1c
<i>Bryum pseudotriquetrum</i>	2a	1d	0c	<i>Mnium spinosum</i>	2c	3a	1c
<i>Bryum schleicheri</i>	3a	1c	1a	<i>Niphotrichum canescens</i>	1d	1c	1c
<i>Calliergonella lindbergii</i>	2a	1a	0a	<i>Oncophorus virens</i>	3c	1d	0a
<i>Campyliadelphus chrysophyllus</i>	4b	3a	2a	<i>Orthotrichum rupestre</i>	1d	3d	3a

Продолжение табл. 4

Вид	alt	slp	asp	Вид	alt	slp	asp
<i>Campylium stellatum</i>	2a	3b	0c	<i>Oxystegus tenuirostris</i>	1a	3c	2a
<i>Ceratodon purpureus</i>	4c	2c	2a	<i>Palustriella commutata</i>	2a	1c	1a
<i>Climacium dendroides</i>	2a	1d	0d	<i>Paraleucobryum enerve</i>	4a	3d	1c
<i>Cratoneuron filicinum</i>	1c	1a	0a	<i>Philonotis fontana</i>	3d	1c	0d
<i>Dicranum flexicaule</i>	2a	3a	1c	<i>Plagiochila porelloides</i>	1a	3c	1c
<i>Dicranum scoparium</i>	2c	2d	1d	<i>Plagiomnium ellipticum</i>	2a	1c	0c
<i>Dicranum spadiceum</i>	3a	2a	1d	<i>Plagiomnium medium</i>	1c	2a	1c
<i>Distichium capillaceum</i>	4c	3d	1c	<i>Plagiothecium cavifolium</i>	1a	3a	4a
<i>Ditrichum flexicaule</i>	4a	3d	1c	<i>Plagiothecium denticulatum</i>	1a	3c	1d
<i>Encalypta rhaptocarpa</i>	4a	3d	3a	<i>Pleurozium schreberi</i>	2d	2c	1d
<i>Encalypta vulgaris</i>	1a	3d	3a	<i>Pogonatum urnigerum</i>	1a	3a	1c
<i>Eurhynchiastrum pulchellum</i>	3c	2c	4c	<i>Pohlia cruda</i>	4b	3d	1c
<i>Pohlia elongata</i>	4b	2a	3a	<i>Rhytidium rugosum</i>	3d	1a	2a
<i>Pohlia filum</i>	1a	1c	1c	<i>Sanionia uncinata</i>	2b	2a	1d
<i>Pohlia longicollis</i>	4a	3d	1a	<i>Sciuro-hypnum glaciale</i>	3a	3b	1c
<i>Pohlia nutans</i>	4b	1a	2a	<i>Sciuro-hypnum reflexum</i>	2c	2c	0b
<i>Pohlia obtusifolia</i>	4b	1a	0a	<i>Sciuro-hypnum starkei</i>	1a	2d	1d
<i>Polytrichastrum alpinum</i>	4a	3d	1d	<i>Sphagnum capillifolium</i>	2c	1e	0d
<i>Polytrichastrum sexangulare</i>	4c	3b	1c	<i>Sphagnum warnstorffii</i>	2a	1c	0d
<i>Polytrichum commune</i>	2a	1a	0d	<i>Sphenolobus minutus</i>	4a	3c	1d
<i>Polytrichum juniperinum</i>	3d	2d	4a	<i>Stereodon revolutus</i>	4c	3a	1a
<i>Polytrichum piliferum</i>	3c	3a	2a	<i>Straminergon stramineum</i>	2c	1c	0d
<i>Pseudoleskeella nervosa</i>	1c	3a	2a	<i>Syntrichia norvegica</i>	3a	2a	2c
<i>Pterigynandrum filiforme</i>	1d	3c	4a	<i>Syntrichia ruralis</i>	1b	3c	2a
<i>Ptilidium pulcherrimum</i>	3a	1a	1a	<i>Tortella fragilis</i>	4c	3a	4a
<i>Radula complanata</i>	1b	3a	1a	<i>Tortella tortuosa</i>	4a	3d	4c
<i>Rhizomnium punctatum</i>	1d	3a	1a	<i>Tortula hoppeana</i>	3d	2c	2a
<i>Rhodobryum roseum</i>	1b	2a	1c	<i>Tortula subulata</i>	1a	3b	3a
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	1c	2c	1c	<i>Warnstorfia exannulata</i>	2a	1c	0b
Сосудистые							
<i>Abies nordmanniana</i>	1d	2a	0a	<i>Asplenium trichomanes</i>	1d	3e	1a
<i>Acer trautvetteri</i>	1d	2a	1a	<i>Aster alpinus</i>	3c	3b	3d
<i>Achillea millefolium</i>	1c	1a	3a	<i>Astragalus levieri</i>	4b	3d	2c
<i>Aconitum nasutum</i>	2c	2a	2a	<i>Astrantia maxima</i>	2d	2d	2c
<i>Aconitum orientale</i>	1c	1d	3a	<i>Asyneuma campanuloides</i>	1d	2a	2c
<i>Aetheopappus caucasicus</i>	3c	2c	3d	<i>Athyrium distentifolium</i>	2c	2c	1c
<i>Aetheopappus vvedenskii</i>	3a	2d	3c	<i>Athyrium filix-femina</i>	1c	2a	4a

Продолжение табл. 4

Вид	alt	slp	asp	Вид	alt	slp	asp
<i>Agrostis stolonifera</i>	1c	1e	0c	<i>Betonica macrantha</i>	2d	2d	3c
<i>Agrostis vinealis</i>	2b	2c	0a	<i>Betula litwinowii</i>	1c	2c	1c
<i>Ajuga orientalis</i>	3a	2c	3c	<i>Botrychium lunaria</i>	3b	2d	3c
<i>Alchemilla caucasica</i>	3d	2d	2b	<i>Briza marcowiczii</i>	3c	1d	0d
<i>Alchemilla sericea</i>	4c	3d	4c	<i>Bromus riparius</i>	1d	3d	2a
<i>Alchemilla vulgaris</i>	2c	3c	1c	<i>Bromus variegatus</i>	3c	3a	3c
<i>Allium saxatile</i>	1d	3e	3a	<i>Bupleurum falcatum</i>	2d	2d	3c
<i>Alopecurus dasyanthus</i>	4d	3a	0a	<i>Calamagrostis arundinacea</i>	2c	2d	3c
<i>Alopecurus glacialis</i>	4d	3d	3c	<i>Calamagrostis epigeios</i>	1d	1c	0c
<i>Alopecurus ponticus</i>	4d	2a	4a	<i>Campanula bellidifolia</i>	4c	3d	3c
<i>Alopecurus pratensis</i>	1c	1d	2a	<i>Campanula ciliata</i>	4c	2a	4b
<i>Alyssum murale</i>	2a	2c	3c	<i>Campanula collina</i>	3c	2d	3c
<i>Androsace albana</i>	3a	1a	3b	<i>Campanula latifolia</i>	1c	1d	3c
<i>Anemone narcissiflora</i>	2c	2d	4a	<i>Campanula rapunculoides</i>	1d	3c	4a
<i>Anemone speciosa</i>	3c	3a	1b	<i>Campanula sarmatica</i>	1d	3e	3a
<i>Antennaria dioica</i>	3d	2c	3c	<i>Campanula tridentata</i>	4c	2a	4b
<i>Anthemis cretica</i>	3d	2d	3b	<i>Cardamine uliginosa</i>	1b	1d	0d
<i>Anthemis marschalliana</i>	3c	3d	3d	<i>Carduus adpressus</i>	1c	1c	2b
<i>Anthemis melanoloma</i>	2c	2d	2c	<i>Carex atrata</i>	3c	2b	2a
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	3d	2d	2a	<i>Carex canescens</i>	2c	1c	0d
<i>Anthriscus sylvestris</i>	2c	1d	4b	<i>Carex caryophyllea</i>	3b	2c	2a
<i>Anthyllis vulneraria</i>	1b	2c	3c	<i>Carex echinata</i>	2c	1d	0d
<i>Aquilegia olympica</i>	1b	2a	3a	<i>Carex humilis</i>	1c	3d	3a
<i>Arenaria lychnidea</i>	3c	3b	3c	<i>Carex limosa</i>	2c	1c	0d
<i>Arenaria rotundifolia</i>	2a	2a	4a	<i>Carex mingrelica</i>	2c	2c	3c
<i>Arnebia pulchra</i>	2c	2c	2b	<i>Carex nigra</i>	2d	1d	0d
<i>Asperula alpina</i>	3a	3d	3a	<i>Carex oreophila</i>	4b	1d	0c
<i>Asplenium septentrionale</i>	1d	3d	3d	<i>Carex pallescens</i>	1b	1a	0a
<i>Carex pyrenaica</i>	3d	1d	1a	<i>Crepis glabra</i>	2c	1a	0d
<i>Carex rostrata</i>	2c	1c	0d	<i>Crocus scharojanii</i>	3a	1c	0a
<i>Carex sempervirens</i>	4c	3d	3c	<i>Cruciata laevipes</i>	2c	2d	3c
<i>Carex umbrosa</i>	3d	2b	2b	<i>Cruciata valentinae</i>	4d	2a	2a
<i>Carum caucasicum</i>	4c	3a	1c	<i>Cystopteris fragilis</i>	1d	3d	1a
<i>Carum meifolium</i>	3d	1b	4a	<i>Dactylis glomerata</i>	1c	1d	2c
<i>Catabrosella variegata</i>	3c	1d	2a	<i>Dactylorhiza euxina</i>	2c	1d	0d
<i>Centaurea cheiranthifolia</i>	3c	2d	3d	<i>Daphne glomerata</i>	2c	2d	2c
<i>Centaurea dealbata</i>	1d	3d	3c	<i>Delphinium caucasicum</i>	4d	2c	3a

Продолжение табл. 4

Вид	alt	slp	asp	Вид	alt	slp	asp
<i>Centaurea phrygia</i>	1d	1a	3a	<i>Dentaria bipinnata</i>	4d	2d	3c
<i>Cephalaria gigantea</i>	2c	1b	3c	<i>Deschampsia caespitosa</i>	2c	1d	0d
<i>Cerastium arvense</i>	1a	2a	3c	<i>Deschampsia flexuosa</i>	3c	2d	1b
<i>Cerastium cerastoides</i>	4c	1d	0c	<i>Dianthus cretaceus</i>	2c	3b	2a
<i>Cerastium davuricum</i>	1c	1a	2a	<i>Digitalis ciliata</i>	1c	3c	3a
<i>Cerastium fontanum</i>	1c	1c	0a	<i>Doronicum oblongifolium</i>	3a	1c	1c
<i>Cerastium polymorphum</i>	4c	3a	1a	<i>Draba hispida</i>	3d	2d	2c
<i>Cerastium purpurascens</i>	4c	2a	1a	<i>Draba rigida</i>	4d	3d	2a
<i>Chaerophyllum aureum</i>	1c	1c	3c	<i>Draba scabra</i>	4d	3d	1c
<i>Chaerophyllum humile</i>	4d	2d	2c	<i>Draba sibirica</i>	1a	3a	2a
<i>Chaerophyllum roseum</i>	2b	2c	2c	<i>Draba siliquosa</i>	4d	3d	2a
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	2c	2d	1b	<i>Draba supranivalis</i>	3a	3e	1a
<i>Chamaenerion dodonaei</i>	1d	1d	0b	<i>Dryopteris carthusiana</i>	1b	2c	1a
<i>Chamaescidium acaule</i>	3d	3d	3c	<i>Dryopteris filix-mas</i>	1c	2a	4c
<i>Cicerbita racemosa</i>	1c	2a	0a	<i>Eleocharis quinqueflora</i>	2c	1a	0c
<i>Cirsium chlorocomos</i>	2c	2a	3a	<i>Empetrum nigrum</i>	3c	2c	1d
<i>Cirsium obvallatum</i>	2c	2a	1c	<i>Epilobium algidum</i>	1a	1d	1a
<i>Cirsium pugnax</i>	2d	2c	3c	<i>Epilobium alpinum</i>	3a	1c	0d
<i>Cirsium simplex</i>	2d	1d	0d	<i>Equisetum palustre</i>	2c	1c	0d
<i>Clinopodium vulgare</i>	2c	2c	3c	<i>Erigeron alpinus</i>	3c	2d	3c
<i>Coeloglossum viride</i>	3a	2a	4a	<i>Erigeron caucasicus</i>	3d	2d	4c
<i>Coronilla cappadocica</i>	2a	2c	3a	<i>Erigeron uniflorus</i>	3c	2a	3b
<i>Coronilla orientalis</i>	2a	2c	3a	<i>Eriophorum polystachyon</i>	2c	1c	0d
<i>Corydalis alpestris</i>	4d	2c	3a	<i>Eriophorum vaginatum</i>	2a	1e	0d
<i>Corydalis conorrhiza</i>	3d	1d	0a	<i>Eritrichium caucasicum</i>	3c	1a	4b
<i>Cotoneaster integerrimus</i>	2c	1a	4a	<i>Eunomia rotundifolia</i>	4d	2c	2a
<i>Euphorbia oblongifolia</i>	1c	2a	4a	<i>Hieracium prenanthoides</i>	2c	2d	3a
<i>Euphrasia ossica</i>	3d	3b	3c	<i>Hieracium umbellatum</i>	2a	2c	3a
<i>Festuca brunnescens</i>	3d	2c	3c	<i>Huperzia selago</i>	2a	3d	1d
<i>Festuca djimilensis</i>	2d	2d	3c	<i>Hyalopoa pontica</i>	4d	1a	1c
<i>Festuca ovina</i>	3c	3a	2a	<i>Hypericum linarioides</i>	2a	2c	3c
<i>Festuca varia</i>	3c	2d	3c	<i>Hypericum nummularioides</i>	1c	3d	3a
<i>Fragaria vesca</i>	1d	2a	0a	<i>Inula orientalis</i>	2c	2a	4a
<i>Fritillaria collina</i>	3c	1b	3a	<i>Juncus articulatus</i>	2c	1c	0c
<i>Gagea fistulosa</i>	3c	1a	3a	<i>Juniperus communis</i>	2d	2c	2b
<i>Galeopsis tetrahit</i>	1d	1c	2a	<i>Juniperus sabina</i>	1d	3e	3a

Продолжение табл. 4

Вид	alt	slp	asp	Вид	alt	slp	asp
<i>Galium odoratum</i>	1d	2a	4a	<i>Jurinella moschus</i>	4c	2c	3c
<i>Galium verum</i>	1d	2a	3c	<i>Kemulariella caucasica</i>	2d	2c	1a
<i>Gentiana aquatica</i>	3c	2a	3c	<i>Kobresia capillifolia</i>	3a	1d	2b
<i>Gentiana biebersteinii</i>	3d	2d	3c	<i>Kobresia schoenoides</i>	4d	2a	2a
<i>Gentiana pyrenaica</i>	3d	1d	0a	<i>Koeleria eriostachya</i>	4d	3d	4a
<i>Gentiana septemfida</i>	3d	2d	3c	<i>Lamium album</i>	1c	1d	4b
<i>Gentiana verna</i>	3d	2d	3c	<i>Lamium tomentosum</i>	4d	2d	3a
<i>Geranium gymnocaulon</i>	3d	2c	4a	<i>Lapsana communis</i>	1d	1b	4a
<i>Geranium platypetalum</i>	1c	3c	2a	<i>Lathyrus pratensis</i>	1d	1a	0a
<i>Geranium renardii</i>	2d	2d	3c	<i>Leontodon hispidus</i>	3c	2d	3c
<i>Geranium sylvaticum</i>	2d	1b	2a	<i>Ligularia sibirica</i>	2c	1d	0d
<i>Geum rivale</i>	1b	1a	0c	<i>Ligusticum alatum</i>	1c	1d	4b
<i>Gnaphalium supinum</i>	3c	1c	4a	<i>Ligusticum caucasicum</i>	3a	2a	1c
<i>Gnaphalium sylvaticum</i>	1d	1c	0a	<i>Lilium monadelphum</i>	2c	2a	3a
<i>Gymnadenia conopsea</i>	2a	1a	3a	<i>Linum hypericifolium</i>	1c	1a	3a
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	1c	2d	1c	<i>Lloydia serotina</i>	4b	3d	1c
<i>Gypsophila tenuifolia</i>	4a	3d	3c	<i>Lotus corniculatus</i>	1d	2a	2a
<i>Hedysarum caucasicum</i>	3c	2d	2b	<i>Luzula multiflora</i>	3d	1d	0c
<i>Helianthemum nummularium</i>	2c	2a	2a	<i>Luzula spicata</i>	4c	2a	3c
<i>Helictotrichon versicolor</i>	3d	2c	2b	<i>Matricaria caucasica</i>	4d	2b	2a
<i>Heracleum asperum</i>	1d	1d	4a	<i>Milium effusum</i>	2c	1d	3a
<i>Heracleum freynianum</i>	1a	2a	3a	<i>Minuartia aizoides</i>	3c	1c	3a
<i>Hieracium lactucella</i>	3a	2a	3a	<i>Minuartia circassica</i>	3d	2c	3c
<i>Hieracium laevigatum</i>	2c	2c	3a	<i>Minuartia imbricata</i>	4d	3d	1d
<i>Hieracium murorum</i>	1c	2a	4a	<i>Minuartia recurva</i>	3c	2c	3d
<i>Murbeckiella huetii</i>	4a	2c	4a	<i>Potentilla crantzii</i>	3c	2d	2c
<i>Muscari muscarimi</i>	3a	3c	3c	<i>Potentilla oweriniana</i>	4d	3d	3c
<i>Myosotis alpestris</i>	4b	2d	2c	<i>Potentilla erecta</i>	2c	1d	0d
<i>Myosotis amoena</i>	1d	1c	4b	<i>Potentilla gelida</i>	4d	2a	2b
<i>Nardus stricta</i>	3d	1d	0d	<i>Potentilla nivea</i>	3c	2a	3a
<i>Oxalis acetosella</i>	1d	2d	1d	<i>Potentilla verna</i>	3d	1d	2a
<i>Oxyria digyna</i>	1b	1a	4c	<i>Primula algida</i>	3c	2c	3c
<i>Oxytropis kubanensis</i>	3c	2d	3c	<i>Primula amoena</i>	4d	3d	1d
<i>Paederota pontica</i>	1d	3e	4a	<i>Primula auriculata</i>	2c	1d	0d
<i>Parnassia palustris</i>	2c	1d	0d	<i>Primula ruprechtii</i>	3c	2c	2c
<i>Pedicularis caucasica</i>	4c	1a	4a	<i>Primula veris</i>	2c	2d	2a

Продолжение табл. 4

Вид	alt	slp	asp	Вид	alt	slp	asp
<i>Pedicularis comosa</i>	3d	2a	3c	<i>Pulmonaria mollis</i>	1d	2a	4a
<i>Pedicularis condensata</i>	3c	2d	2b	<i>Pulsatilla albana</i>	3a	2c	3d
<i>Pedicularis crassirostris</i>	4c	3d	1a	<i>Pulsatilla aurea</i>	3b	2d	4a
<i>Pedicularis nordmanniana</i>	3d	1d	0d	<i>Pyrethrum coccineum</i>	2c	2c	2a
<i>Petasites albus</i>	1d	2a	1a	<i>Ranunculus brachylobus</i>	3d	1d	2c
<i>Phleum alpinum</i>	3d	1c	0b	<i>Ranunculus caucasicus</i>	2c	2b	1c
<i>Phleum phleoides</i>	1c	3a	3a	<i>Ranunculus oreophilus</i>	3c	2d	3b
<i>Picea orientalis</i>	1d	3a	0d	<i>Ranunculus subtilis</i>	1c	3d	4a
<i>Pimpinella rhodantha</i>	1c	2a	3c	<i>Rhinanthus minor</i>	2c	2c	2a
<i>Pinus sylvestris</i>	1d	3a	0a	<i>Rhododendron caucasicum</i>	2d	2d	1d
<i>Plantago atrata</i>	3d	2c	3c	<i>Rhynchocorys elephas</i>	2c	1a	3c
<i>Poa alpina</i>	3a	3a	1a	<i>Rosa canina</i>	1c	2a	3a
<i>Poa caucasica</i>	4a	2a	2a	<i>Rubus idaeus</i>	1c	2a	3a
<i>Poa longifolia</i>	2d	2b	2a	<i>Rumex acetosella</i>	1d	1a	0d
<i>Poa nemoralis</i>	1d	3d	3a	<i>Rumex alpestris</i>	2c	2d	4a
<i>Polygala alpicola</i>	2d	2c	3c	<i>Rumex alpinus</i>	2d	1d	0a
<i>Polygonatum verticillatum</i>	1d	2a	2a	<i>Sagina saginoides</i>	1c	1a	1a
<i>Polygonum alpinum</i>	2c	2c	3c	<i>Salix caprea</i>	1d	1a	1a
<i>Polygonum bistorta</i>	3b	2b	3c	<i>Salix kazbekensis</i>	3c	2a	1c
<i>Polygonum viviparum</i>	3d	1d	0c	<i>Salix purpurea</i>	1d	1c	0d
<i>Polypodium vulgare</i>	1d	3d	4a	<i>Saxifraga exarata</i>	4d	3d	3a
<i>Polystichum lonchitis</i>	1c	3c	4a	<i>Saxifraga flagellaris</i>	4d	3a	2a
<i>Populus tremula</i>	2c	2c	3a	<i>Saxifraga juniperifolia</i>	4c	3d	1a
<i>Potentilla brachypetala</i>	1c	3e	3c	<i>Saxifraga paniculata</i>	3a	3d	1a
<i>Saxifraga sibirica</i>	4d	3d	1d	<i>Taraxacum porphyranthum</i>	3c	1a	1a
<i>Scabiosa caucasica</i>	3c	2d	3c	<i>Taraxacum stevenii</i>	4c	1c	0a
<i>Scabiosa ochroleuca</i>	2c	2c	3a	<i>Thalictrum alpinum</i>	3a	1a	2a
<i>Scorzonera cana</i>	3d	2d	3c	<i>Thalictrum foetidum</i>	1d	3d	2a
<i>Scrophularia variegata</i>	1c	1d	1b	<i>Thesium alpinum</i>	2c	2c	3a
<i>Sedum spurium</i>	1d	3d	3d	<i>Thymus daghestanicus</i>	1d	3d	3a
<i>Sedum telephium</i>	1d	3d	3a	<i>Thymus nummularius</i>	3c	2c	3c
<i>Sedum tenellum</i>	4d	2a	4b	<i>Tragopogon reticulatus</i>	2c	2c	3c
<i>Selaginella selaginoides</i>	2a	2a	1a	<i>Traunsteinera globosa</i>	2c	2a	3a
<i>Sempervivum caucasicum</i>	1b	2c	3d	<i>Trifolium ambiguum</i>	2c	1b	3a
<i>Sempervivum pumilum</i>	1d	3d	3c	<i>Trifolium canescens</i>	2c	2d	3c
<i>Senecio aurantiacus</i>	3c	2d	3c	<i>Trifolium polyphyllum</i>	3c	3d	3c
<i>Senecio caucasicus</i>	2b	2c	4c	<i>Trifolium rytidosemium</i>	2c	1d	0c

Окончание табл. 4

Вид	alt	slp	asp	Вид	alt	slp	asp
<i>Senecio karjaginii</i>	4d	2c	2a	<i>Trifolium spadiceum</i>	2c	1d	0c
<i>Senecio kolenatianus</i>	3c	2d	4c	<i>Trisetum flavescens</i>	2d	2b	3a
<i>Senecio nemorensis</i>	1d	2a	4a	<i>Trollius ranunculinus</i>	2d	2c	4a
<i>Senecio platyphylloides</i>	2c	1c	0a	<i>Urtica dioica</i>	1c	1d	3a
<i>Senecio renifolius</i>	1d	3c	1c	<i>Vaccinium myrtillus</i>	2d	2d	1d
<i>Senecio taraxacifolius</i>	3d	2c	4c	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	3d	2d	4b
<i>Seseli alpinum</i>	2d	2c	1b	<i>Valeriana alliariifolia</i>	1d	2a	1a
<i>Seseli libanotis</i>	2c	2c	3c	<i>Valeriana alpestris</i>	4b	3d	1c
<i>Seseli petraeum</i>	1d	3d	4a	<i>Valeriana officinalis</i>	1c	3b	0a
<i>Sibbaldia procumbens</i>	3c	1c	4a	<i>Valeriana sisymbriifolia</i>	2c	3a	3a
<i>Silene compacta</i>	1e	3b	0c	<i>Veratrum album</i>	2c	2b	1a
<i>Silene kubanensis</i>	1d	3e	3a	<i>Veronica filiformis</i>	1c	1d	4a
<i>Silene lychnidea</i>	4c	1a	2a	<i>Veronica gentianoides</i>	3d	2d	2c
<i>Silene saxatilis</i>	1d	3d	3a	<i>Veronica minuta</i>	4d	2a	1a
<i>Silene vulgaris</i>	2c	2d	2b	<i>Veronica peduncularis</i>	1c	2c	3c
<i>Solidago virgaurea</i>	2c	2c	1c	<i>Vicia caucasica</i>	1d	1c	0a
<i>Sorbus aucuparia</i>	1c	2d	1a	<i>Vicia sepium</i>	1d	1c	4a
<i>Stachys germanica</i>	2c	2a	2b	<i>Vicia tenuifolia</i>	2c	1c	0b
<i>Swertia iberica</i>	1c	1d	0d	<i>Viola altaica</i>	3d	2c	2b
<i>Symphytum asperum</i>	1c	1a	3a	<i>Viola biflora</i>	1a	3e	1a
<i>Taraxacum confusum</i>	3c	2a	4a	<i>Viola canina</i>	1c	2a	3a
<i>Taraxacum officinale</i>	1d	1c	0c	—	—	—	—

Обозначения: alt – фактор высоты; slp – фактор крутизны; asp – фактор экспозиции. Цифровой код (см. табл. 1) соответствует градации, в которой вид имеет наибольшую встречаемость. Буквенный код (см. рис. 1) означает отношение видов к действующему фактору: а – индифферентные, b – подверженные влиянию фактора, с – тяготеющие, d – приуроченные, e – индикаторы.

фактора подвержены большинство исследованных видов всех систематических групп: 56 (54%) мохообразных, 12 (55%) лишайников и 191 (55%) сосудистых растений. 220 видов проявили тяготение к одной из градаций фактора экспозиции, 58 из которых оказались приуроченными (табл. 4). К северным склонам приурочены 17 видов: *Dicranum scoparium*, *Dicranum spadiceum*, *Empetrum nigrum*, *Huperzia selago*, *Hylocomium splendens*, *Minuartia imbricata*, *Oxalis acetosella*, *Plagiothecium denticulatum*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichastrum alpinum*, *Primula amoena*, *Rhododendron caucasicum*, *Sanionia uncinata*, *Saxifraga sibirica*, *Sciuro-hypnum starkei*, *Sphenobolus minutus*, *Vaccinium myrtillus*. Приуроченность к склонам южного румба проявили 9 видов: *Aetheopappus*

causicus, *Anthemis marschalliana*, *Asplenium septentrionale*, *Aster alpinus*, *Centaurea cheiranthifolia*, *Minuartia recurva*, *Pulsatilla albana*, *Sedum spurium*, *Sempervivum causicum*, 3 из которых ни разу не были встречены на склонах северной направленности — *Aetheopappus causicus*, *Pulsatilla albana* и *Sempervivum causicum*. Из 32 видов, приуроченных к горизонтальным участкам, 3 вида (*Carex canescens*, *Carex rostrata*, *Eriophorum polystachyon*) ни разу не были отмечены на склонах северной, южной и западной экспозиции, они произрастают на горизонтальных участках или на склонах небольшой крутизны восточной ориентации.

Таким образом, из рассматриваемых факторов наибольшее значение имеет фактор высоты, оказыва-

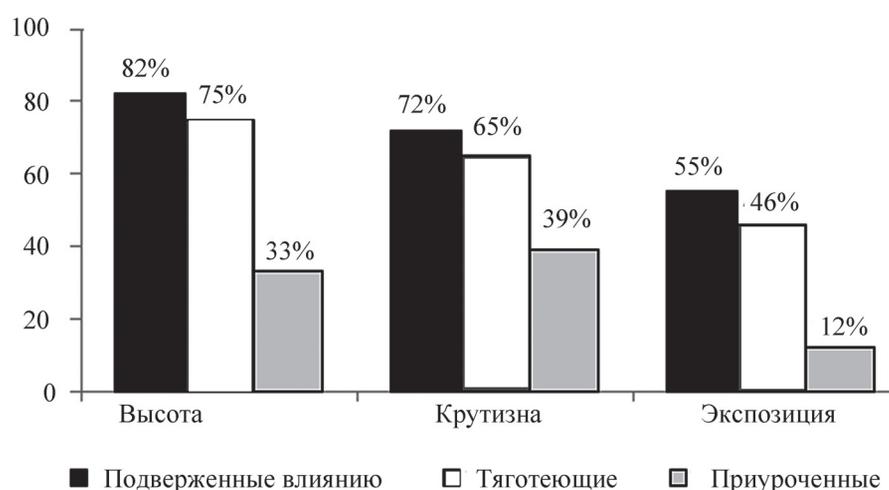


Рис. 3. Процентное соотношение видов, подверженных влиянию фактора, тяготеющих и приуроченных для трех орографических факторов в ТГПБЗ. Все виды, прошедшие тест 1 (в том числе тяготеющие и приуроченные), включены в состав подверженных влиянию фактора. Виды, прошедшие тест 2 (включая приуроченные), включены в состав тяготеющих. Приуроченные – виды, прошедшие тест 3

ющий влияние на распределение 82% исследованных видов, из которых 75% проявили тяготение к грациям этого фактора. Наибольшее число (39%) узкоспециализированных (*приуроченных*) видов наблюдается в градиенте крутизны склона. Фактор экспозиции оказывает влияние на наименьшее число видов как по числу подверженных влиянию, так и по числу тяготеющих и приуроченных видов. Процентное соотношение видов, *подверженных влиянию* факторов, *тяготеющих* и *приуроченных* к одной из граций, отображено на рис. 3.

На основании предположения, что наибольшая встречаемость вида соответствует наиболее оптимальным условиям существования вида в рамках его реализованной ниши, мы рассматриваем грации, в которых вид встречается наиболее часто, как экологические предпочтения данного вида (табл. 4). Грации наибольшей встречаемости мы определили для всех видов, в том числе и категорий *индифферентных* и *подверженных влиянию* фактора, однако следует иметь в виду, что более высокая встречаемость в указанной грации для видов данных категорий статистически не подтверждена. Это может быть связано как с широкой экологической амплитудой этих видов по отношению к действующему фактору, так и с ограничениями, накладываемыми статистическим анализом. Например, *Kobresia capilliformis* и *Doronicum oblongifolium*, отмеченные как индифферентные, встречаются исключительно в субальпийском и альпийском поясах, однако малое

число встреч этих видов и неравномерность представленности граций описаниями (табл. 1) не дает возможности статистически подтвердить влияние фактора и их экологические предпочтения.

Число видов, тяготеющих к той или иной грации фактора, может служить показателем «ценности» местообитаний с данными свойствами для сохранения биоразнообразия. «Число тяготеющих видов» грации какого-либо фактора можно рассматривать как показатель инвентаризационного (γ) разнообразия, в дополнение к традиционному показателю «видовая насыщенность» (или «видового богатства», т.е., простому учету всех видов, встреченных в данных условиях, без принятия во внимание экологических предпочтений отдельных видов). Показатель «число тяготеющих видов» отличаются от традиционного «видового богатства» следующие особенности:

1) число тяготеющих видов грации – это подмножество видового богатства данной грации;

2) тяготеющие виды в грациях фактора представляют собой выборки без замещения из регионального пула видов, т.е. тяготеющие виды относятся только к одной грации, в то время как при простом учете всех видов большинство из них отмечаются в более чем одной грации;

3) тяготеющие виды имеют пик встречаемости в одной из граций; местообитания, относящиеся к данной грации, можно считать критическими для устойчивого существования тяготеющих видов.

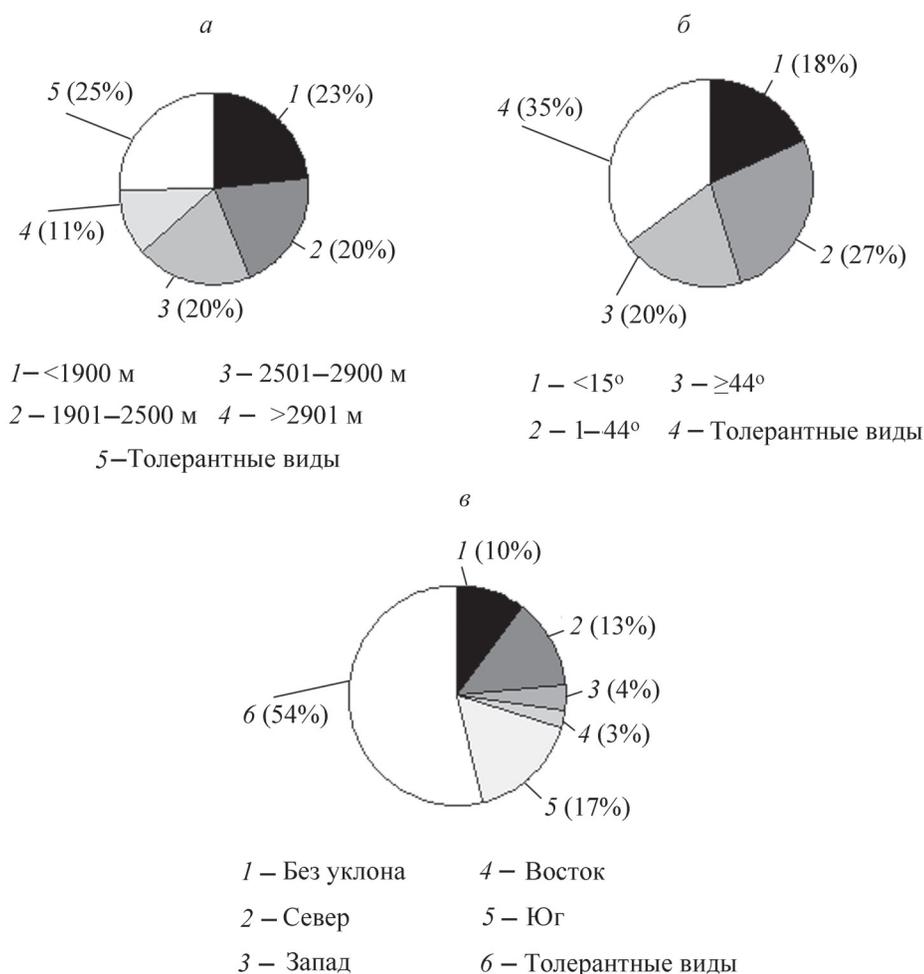


Рис. 4. Процентное соотношение видов, тяготеющих к градациям факторов высоты (а), крутизны (б) и экспозиции склона (в) и индифферентных видов (включая подверженных влиянию фактора, но не имеющих статистически значимо более высокой встречаемости в одной из градаций)

Наибольшее число тяготеющих видов приходится на градацию «умеренно крутые склоны» фактора крутизна (рис. 4). Это соответствует закономерностям, выявленным нами ранее (Егоров, Онипченко, 2011), – из орографических факторов эта градация имеет наибольший видовой пул (846 видов или 71,8% всех видов сосудистых растений, мохообразных и лишайников, встреченных в описаниях, были зарегистрированы на склонах умеренной крутизны). Это также согласуется с гипотезой умеренных нарушений (Hutchinson, 1953; Connell, 1975), предполагающей наибольшее локальное биоразнообразие при умеренном уровне и средней частоте деструктивных воздействий, так как градиент крутизны косвенно отражает интенсивность склоновых процессов и связанных с ними нарушений растительного покрова.

Выводы

Для 475 видов сосудистых растений, мохообразных и эпигейных макролишайников были определены их экологические предпочтения по отношению к трем орографическим факторам: высота, крутизна, экспозиция. Выделены 5 категорий видов: индифферентные, подверженные влиянию фактора, тяготеющие, приуроченные и индикаторные.

Из рассматриваемых факторов наибольшее значение на распределение видов имеет абсолютная высота – 82% исследованных видов оказались подверженными влиянию фактора, а 75% видов проявили тяготение к одной из градаций. Наибольшее число (39%) узкоспециализированных приуроченных видов отмечено в градиенте крутизны склона. Фактор экспозиции в районе исследований оказывает влияние

на распределение наименьшего числа видов как по числу подверженных влиянию, так и по числу тяготеющих и приуроченных.

Авторы выражают глубокую благодарность Е.А. Игнатовой за определение большинства видов мохообразных с участков геоботанических описаний.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проекты № 08-04-00344 и № 14-04-00214).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барри Р. Г. Погода и климат в горах. Л., 1984. 312 с.
- Блинкова О.В., Урбанавичюс Г.П., Урбанавичене И.Н. Аннотированный список лишайников Тебердинского заповедника // Комплексные исследования альпийских экосистем Тебердинского заповедника / Под ред. В.Н. Павлова, В.Г. Онопченко и Т.Г. Елумеевой (Тр. Тебердинского гос. биосферного заповедника. Вып. 21). М., 2004. С. 113–149.
- Вальтер Г. Общая геоботаника. М., 1982. 264 с.
- Вармингъ Е. Распределение растений в зависимости от внешних условий – (оикоэкологическая география растений) / Перевод со 2-го немецкого издания А.Г. Генкеля; с дополнениями, касающимися растительности России, Г.И. Танфильева. СПб., 1903. 474 стр.
- Войтковский К.Ф. Основы гляциологии. М., 1999. 225 с.
- Воробьева Ф.М. Растительность альпийского пояса Тебердинского заповедника // Тр. Тебердинского гос. биосферного заповедника. Вып. IX. Ставрополь, 1977. С. 27–87.
- Воробьева Ф.М. Классификация высокогорной растительности Тебердинского заповедника // Флора и растительность заповедников РСФСР. М., 1981. С. 88–107.
- Воробьева Ф.М., Кононов В.Н. Флора (сосудистые растения) // Тр. Тебердинского гос. биосферного заповедника. Вып. 13. Ставрополь, 1991. 85 с.
- Гроссгейм А.А. Растительный покров Кавказа. М., 1948. 264 с.
- Егоров А.В., Онопченко В.Г. Ревизия субнивальной флоры Тебердинского заповедника // Структурно-функциональная организация альпийских сообществ Тебердинского заповедника / Отв. ред. В.Н. Павлов. (Тр. Тебердинского гос. биосферного заповедника, вып. 20). М., 2004. С. 54–64.
- Егоров А.В., Онопченко В.Г. Структура видового разнообразия высокогорных растительных сообществ Тебердинского заповедника // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2011. Т. 116. Вып. 4. С. 65–75.
- Егоров А.В., Онопченко В.Г., Текеев Д.К. Экологические характеристики высокогорных растений Тебердинского заповедника // Тр. Тебердинского гос. биосферного заповедника. Вып. 52 / Под ред. А.С. Зернова, М.И. Макарова, В.Г. Онопченко, В.Н. Павлова и Д.К. Текеева. Кисловодск, 2012. 256 с.
- Зернов А.С. Флора Северо-Западного Кавказа. М., 2006. 664 с.
- Игнатова Е.А., Игнатов М.С., Константинова Н.А., Золотов В.И., Онопченко В.Г. Флора мохообразных Тебердинского заповедника // Флора и фауна заповедников. Вып. 112. М., 2008. 82 с.
- Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов России. 2008. URL <http://arctoa.ru/Flora/taxonomy-ru/taxonomy-ru.php>
- Кастров В.Г. Солнечная радиация в тропосфере в случае абсолютно чистого воздуха // Тр. ЦАО. Вып. 16. 1956. С. 26–30.
- Ковриго В.П., Кауричев И.С., Бурлакова Л.М. Почвоведение с основами геологии. М., 2000. 416 с.
- Кононов В.Н. Растительность Тебердинского заповедника // Тр. Тебердинского гос. биосферного заповедника. Вып. 1. Ставрополь, 1957. С. 85–112.
- Онопченко В.Г., Зернов А.С., Воробьева Ф.М. Сосудистые растения Тебердинского заповедника (аннотированный список видов) // Флора и фауна заповедников. Вып. М., 2011. 130 с.
- Шуффлерс Е.В. Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья. М.;Л., 1953. 400 с.
- Agresti A. A Survey of Exact Inference for Contingency Tables // Statistical Science. 1992. Vol. 7. N 1. P. 131–153.
- Bolstad P.V., Swift L., Collins F., Regniere J. Measured and predicted air temperatures at basin to regional scales in the southern Appalachian mountains // Agricultural and Forest Meteorology. 1998. Vol. 91. P. 161–176.
- Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie: Grundzüge der vegetationskunde, 3 ed. Wien: Springer, 1964. 865 Seiten.
- Bunge J., Fitzpatrick M. Estimating the number of species: a review // Journal of the American Statistical Association. 1993. Vol. 88. P. 364–373.
- Caldwell M.M. Solar ultraiolet radiation as an ecological factor for alpine plants // Ecological Monographs. 1968. Vol. 38. P. 243–268.
- Desta F., Colbert J.J., Rentch J.S., Gottshalk K.W. Aspect induced differences in vegetation, soil, and microclimatic characteristics of an Appalachian Watershed // Castanea. 2004. Vol. 69. P. 92–108.
- Ellenberg H. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht, 5 Auflage. Stuttgart: Eugen Ulmer Verlag, 1996. 1095 Seiten.
- Geiger R. The climate near the ground. Cambridge: Harvard University Press, 1965. 611 p.
- Hutchinson G.E. The concept of pattern in ecology // The proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. 1953. Vol. 105. P. 1–12.
- Körner C., Cochrane P. Influence of plant physiognomy on leaf temperature on clear midsummer days in the Snowy Mountains, south-eastern Australia // Acta Oecologica, Oecologia Plantarum. 1983. Vol. 4. N 2. P. 117–124.

- Körner C.* Alpine Plant Life. Berlin, Heidelberg, N.Y., 1999. 338 p.
- Körner C.* Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems, 2nd edition. Berlin, 2003. 350 p.
- Onipchenko V.G.* Alpine vegetation of the Teberda Reserve, the Northwest Caucasus // Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidg. Tech. Hochschule, Stiftung Rübél, Zürich. 2002. Hf. 130. 168 p.
- Onipchenko V.G.* (ed.) Alpine ecosystems in the Northwest Caucasus. Dordrecht, 2004. 407 p.
- Pope J.H.* Computations of solar insolation at Boulder, Colorado. NOAA Technical Memorandum. Washington, D.C.: National Environmental Satellite Service. 1977. 13 p.
- R Development Core Team 2009. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Reiter R., Sladkovic R., Munzert K.* Results of several years concurrent recordings of UV in two spectral ranges and at three levels (700, 1800 and 3000 m a.s.l.) // International Radiation Symposium, Extended Abstracts (Fort Collins, Colorado State Univ, 1980) . P. 190–192.
- Rosenberg N.J., Blad B.L., Verma S.B.* Microclimate – the biological environment. N.Y., 1983. 495 p.
- Searcy K.B., Wilson B.F., Fownes J.H.* Influence of bedrock and aspect on soils and plant distribution in the Holyoke Range, Massachusetts // Journal of the Torrey Botanical Society. 2003. Vol. 130. P. 158–169.
- Turner H.* Maximal temperaturen oberflächennacher Bodenschichten an der alpinen Waldgrenze // Wetter und Leben. 1958. Hf. 10. P. 1–12.
- Van de Ven C.M., Weiss S.B., Ernst W.G.* Plant Species Distributions under Present Conditions and Forecasted for Warmer Climates in an Arid Mountain Range // Earth Interactions. 2007. Vol. 11, iss. 9. P. 1–33.
- Walter H.* Vegetation of the Earth and Ecological Systems of the Geo-Biosphere. N.Y., 1984. 318 p.

Поступила в редакцию 12.12.13

SPECIES DISTRIBUTION ALONG 3 OROGRAPHIC GRADIENTS IN THE TEBERDA RESERVE

A.V. Egorov, V.G. Onipchenko

On the basis of 1206 relevés carried out on the area of Teberda Biosphere Reserve and adjacent valleys (Karachaevo-Cherkessian Republic, the North-West Caucasus, Russia) we analyzed the distribution of 475 species vascular plants, bryophytes and lichens along 3 orographic gradients (factors) — elevation, slope and aspect. Gradients were split into gradations, and occurrence of individual species in each gradation was calculated. We determined a response of each species in respect to each factor; 5 species' categories were defined: indifferent, affected, affiliated, associated indicators. Indifferent species are least influenced by a factor. Indicators are high specialized species with most strong environmental requirements. Affected, affiliated and associated species take an intermediate position in terms of response to a factor. Affiliated, associated and indicator species have statistically significantly higher occurrence in one of gradations (maximum occurrence gradation). A category and a maximum occurrence gradation were determined for each of studied species along of each gradient. Elevation affects the distribution overwhelming majority of species (82% of studied species are non-indifferent). Slopes of intermediate steepness (15–44°) have the largest portion (27%) of associated species. Least of all the species distribution is affected by aspect.

Key words: North-West Caucasus, Teberda reserve, high mountain ecosystems, elevation, slope, aspect, vascular plants, mosses, macrolichenes.

Сведения об авторах: *Егоров Алексей Владимирович* – аналитик пространственно распределенных данных Государственного университета Южной Дакоты (alexey.egorov@sdstate.edu); *Онипченко Владимир Гертурдович* – зав. кафедрой геоботаники Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, докт. биол. наук, профессор (vonipchenko@mail.ru).

НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ
SCIENTIFIC COMMUNICATIONS

УДК 595.76. (470.322)

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ СЕЗОННОЙ ДИНАМИКИ
ИМАГО COLEOPTERA (INSECTA) ЗАПОВЕДНИКА ГАЛИЧЬЯ
ГОРА*М.Н. Цуриков*

По богатству видов на территории урочища Морозова гора резко выделяются 4 семейства: Staphylinidae, Curculionidae, Carabidae и Chrysomelidae. Показано, что период от начала активности большинства богатых видами семейств жесткокрылых до достижения максимума активности значительно короче периода от начала снижения до полного завершения активности. Отмечено, что в течение вегетационного периода доля многочисленных видов больше, а период их активности длиннее, чем малочисленных. Указано, что семейства, представители которых не зимуют в стадии имаго, имеют в вегетационный период короткие сроки активности.

Ключевые слова: Coleoptera, сезонная динамика богатства видов, малочисленные виды, многочисленные виды.

Исследование экологических особенностей жесткокрылых на уровне отряда представляется весьма важным как с теоретической, так и с практической точек зрения. В частности, выделение закономерностей сезонной динамики видового богатства групп многочисленных видов жуков, большинство из которых являются потенциальными вредителями или энтомофагами, могут быть востребованы соответствующими специалистами при разработке мероприятий по защите растений.

Цель настоящей работы – изучение особенностей сезонной динамики имаго жесткокрылых топографически сложного урочища Морозова гора (заповедник Галичья гора), типичного для Среднерусской возвышенности. Для достижения поставленной цели необходимо было выполнить следующие задачи: изучить видовой состав имаго жуков; выделить закономерности сезонной динамики видового богатства Coleoptera в целом, а также групп малочисленных и многочисленных видов этого отряда; выяснить характер сезонной динамики видового богатства отдельных семейств жесткокрылых.

Анализ литературных источников показывает, что исследования сезонной динамики жесткокрылых проводили с использованием ограниченного числа методов и, как правило, в масштабах отдельных семейств (например, Carabidae (Грюнталь, 2008; Niemelä et al., 1989) и Staphylinidae (Остафийчук, 1981; Vogel,

1980)) или отдельных экологических комплексов (например, гидробионты (Zalom, Grigarick, 1979; Meyer, Dettner, 1981), герпетобионты (Тихомирова и др., 1973; Цуриков, 2001), копробионты (Псарев, 2003; Wassmer, 1995)). Кроме того, ранее были рассмотрены особенности сезонной динамики Coleoptera, прилетающих на свет (Богущ, 1951; Цуриков, 2011).

В литературе отсутствуют данные о сравнительном изучении жесткокрылых на какой-либо территории в масштабе всего отряда с помощью многих десятков методов. В связи с этим по ряду аспектов экологии отряда жесткокрылых не было возможности проведения обобщений ввиду отсутствия исходных данных. В частности, не были описаны закономерности сезонного хода динамики богатства видов групп малочисленных и многочисленных видов жесткокрылых, а также не был проведен сравнительный анализ сезонной динамики наиболее богатых видами семейств. Полученные нами данные позволяют впервые приблизиться к решению этих вопросов.

Материалы и методы

Заповедник Галичья гора расположен у восточной границы Среднерусской возвышенности (в центральной части Липецкой обл.). Материалы для исследования были собраны на территории урочища Морозова гора, имеющего в своем составе основные биотопы, характерные для данного региона: степь, опушки, ду-

брана, луг, пойменные ивняковые заросли, река. Несмотря на маленькую площадь (100 га) здесь обнаружено 80,5% известной фауны Липецкой обл.

Для сбора материала мы использовали 122 типа (или модификаций) ловушек и методик, подавляющее большинство из которых были разработаны автором (Цуриков, 1997, 2004, 2006а, 2006б; Цуриков М., Цуриков Н., 2001, Голуб и др., 2012). В процессе исследования собирали и определяли имаго представителей всех без исключения семейств жуков. Определение значительной части собранных в процессе работы жесткокрылых было проверено специалистами. При этом часть материала была идентифицирована путем тщательной сверки с видами из фондовой коллекции заповедника Галичья гора и личной коллекции автора. Подавляющее большинство этих видов в разные годы было определено или проверено ведущими специалистами России, Украины и Чехии (Цуриков, 2009). Диаграмма и графики построены с помощью программы Excel 2007.

Результаты и обсуждение

В результате настоящего исследования с 1995 по 2011 г. было отловлено 255 523 экз. имаго жесткокрылых 2000 видов 839 родов из 88 семейств. По богатству видов резко выделяются 4 семейства: Staphylinidae (378 видов), Curculionidae (229 видов), Carabidae (201 вид) и Chrysomelidae (191 вид).

На основе анализа многолетних сборов из разных биотопов была построена гистограмма динамики бо-

гатства видов и семейств имаго жесткокрылых. Наименьшее богатство видов Coleoptera зафиксировано в феврале и январе, а максимальное значение данного показателя отмечено в июне (рис. 1).

Анализ рис. 1 показывает, что в весенние месяцы (март–май) богатство видов жесткокрылых достигает очень высокого уровня (когда в течение одного месяца активны более 1 100 видов), в том числе и за счет массового выхода из мест зимовок новых для сезона видов, а снижение богатства видов идет значительно медленнее. Резкая активизация насекомых весной объясняется тем, что к концу зимы у них собственно диапауза, как правило, уже давно закончена, а остается только состояние простого замедления обмена веществ, т.е. состояние покоя, которое быстро прекращается с повышением температуры (Тишлер, 1971; Hodek, 1978).

Благодаря изучению сезонной динамики видового богатства наиболее богатых видами семейств удалось выявить факт отсутствия активных жесткокрылых в феврале и наличия единичных встреч этих насекомых в январе (Ptinidae и Bruchidae (по 1 виду)). В течение всех прочих месяцев, включая декабрь, число видов жесткокрылых меняется в значительных пределах.

В результате исследования был сделан вывод о самом протяженном периоде активности у имаго представителей семейства Ptinidae, не отмеченных только в феврале. Самый узкий период активности зафиксирован для следующих семейств: Rhynchitidae (апрель–июль), Vuprestidae и Cantharidae (май–ав-

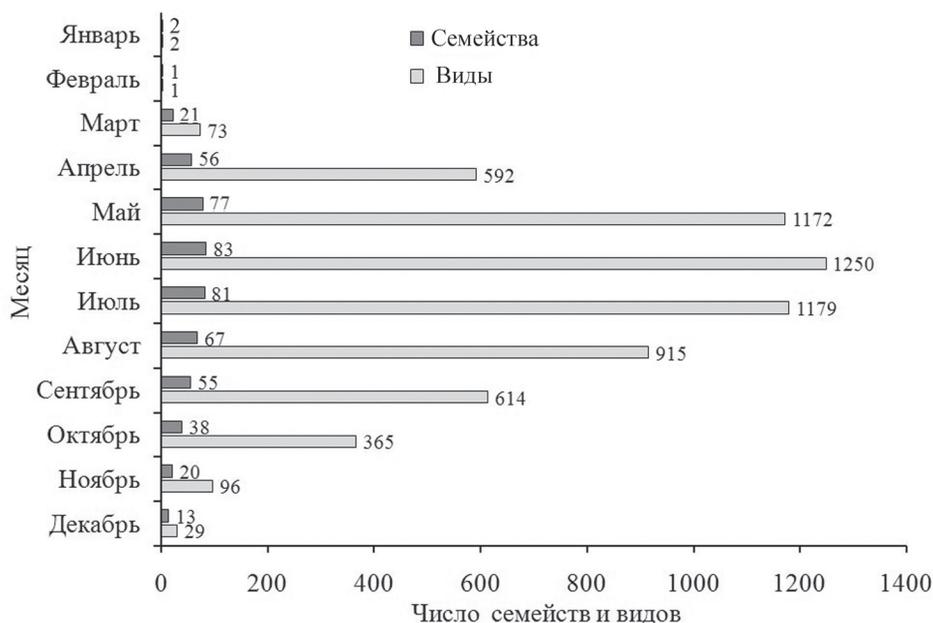


Рис. 1. Сезонная динамика числа семейств и видов Coleoptera на территории урочища Морозова гора (1995–2011 гг.).

густ). Необходимо отметить, что представители самых богатых видами семейств активны с марта по декабрь (исключение составляют виды Curculionidae, которые не были зафиксированы в декабре). При этом оказалось, что семейства, представители которых не были отмечены в стадии имаго на зимовке (или отмечены единично), имеют в вегетационный период короткие сроки активности – не более 6 мес. и только с апреля по сентябрь (Buprestidae, Cantharidae, Mordellidae, Cerambycidae).

Обобщив материалы по динамикам отдельных семейств, удалось выяснить, что периоды максимального видового богатства наблюдаются с мая по август. Период начала активности большинства богатых видами семейств значительно менее растянут по сравнению с периодом завершения активности. В мае максимальное (за весь сезон) богатство видов зафиксировано у 11 семейств, в июне – у 8, в июле – у 9, а в августе – только у 1 (Anthicidae). Кроме того, удалось выделить три основные группы динамик видового богатства семейств: 1) резкое увеличение богатства видов и столь же резкое снижение (Dytiscidae, Cantharidae, Cerambycidae); 2) резкое увеличение видового богатства и постепенное снижение (Histeridae, Elateridae, Nitidulidae и Scolytidae); 3) постепенное повышение с таким же плавным снижением (без острых пиков) (Carabidae, Hydrophilidae, Leiodidae, Staphylinidae, Scarabaeidae, Buprestidae, Cryptophagidae, Coccinellidae, Latridiidae, Tenebrionidae, Chrysomelidae, Apioni-

dae и Curculionidae). Кривые сезонной динамики некоторых наиболее богатых видами семейств показаны на рис. 2, анализ которого показывает, что видовое богатство Curculionidae значительно превышает этот показатель другого семейства фитофагов (Chrysomelidae) в мае и июне, а с июля и до конца сезона отмечается больше видов листоедов. При этом в июле отмечен пик численности третьего семейства фитофагов – Apionidae. Таким образом, снижение видового богатства Curculionidae совпадает с увеличением этого показателя у представителей Chrysomelidae и Apionidae. Сравнение сезонных динамик многочисленных семейств хищных жуков выявило превосходство представителей Staphylinidae в течение всего сезона, однако небольшой спад видового богатства этого семейства в июле совпадает с периодом увеличения богатства видов Carabidae.

Среди всех зафиксированных в процессе исследования жесткокрылых были выделены группы малочисленных и многочисленных видов. К малочисленной относится группа жуков, в которой число отмеченных за все время исследования насекомых составило 1, 2–5 и 6–10 экз., а в многочисленной это число составило 100–500, 501–1000 и более чем по 1000 экз. С целью унификации данных по сезонной динамике для каждого из месяцев года были вычислены доли (в %) числа видов жесткокрылых из малочисленных и многочисленных групп (рис. 3). Анализ рис. 3 показывает, что доля имаго малочис-

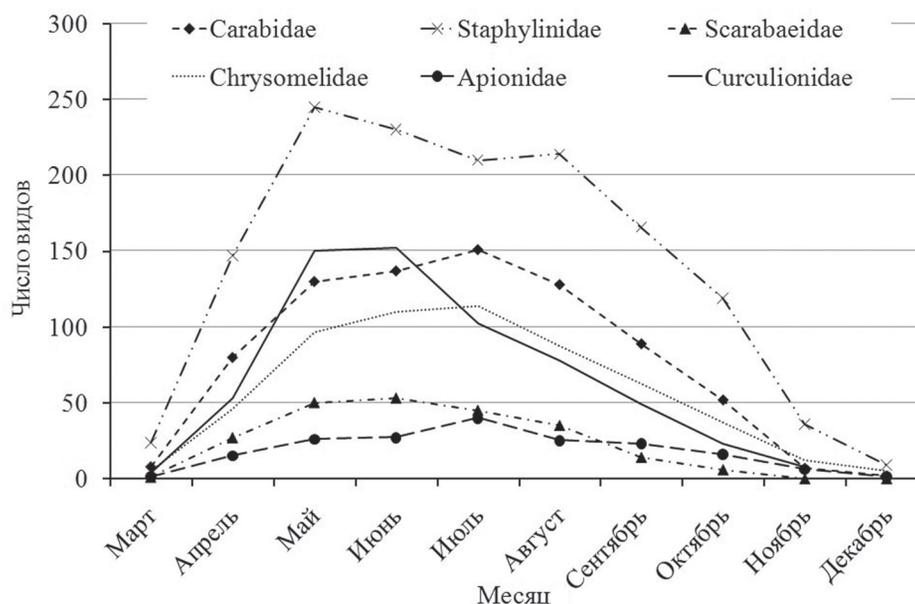


Рис. 2. Сезонная динамика числа видов модельных семейств Coleoptera (урочище Морозова гора, 1995–2011 гг.)

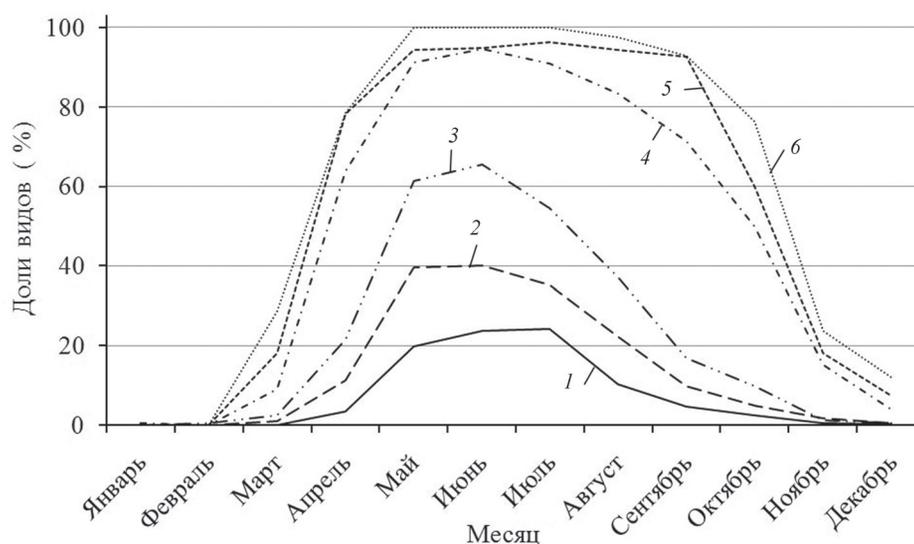


Рис. 3. Сезонная динамика долей (в %) малочисленных и многочисленных видов имаго жесткокрылых (урочище Морозова гора, 1995–2011 гг.), экз.: 1 – 1, 2 – от 2 до 5, 3 – от 6 до 10, 4 – от 100 до 500, 5 – от 501 до 1000, 6 > 1000

ленных видов жесткокрылых (в % от общего числа видов) на протяжении сезона меньше, чем доли многочисленных, причем особенно велико это различие в самый теплый период года (май–сентябрь). Наиболее многочисленные виды активизируются значительно раньше малочисленных, быстро достигают максимального богатства (100%), и этот уровень сохраняется в течение длительного времени (с мая по июль), а поздней осенью наблюдается резкое снижение их видового богатства. У малочисленных видов повышение видового богатства начинается гораздо позже, чем у многочисленных, а снижение богатства – гораздо раньше и идет более плавно по сравнению с самыми многочисленными видами. При этом ранней весной и поздней осенью доли малочисленных видов значительно меньше по сравнению с долями многочисленных видов.

В результате исследования сезонной динамики богатства видов имаго жесткокрылых удалось выяснить, что период от начала активности большинства богатых видами семейств жесткокрылых до достижения максимума значительно менее растянут по сравнению с периодом снижения активности до полного ее завершения. Семейства жесткокрылых, представители которых не были отмечены в стадии имаго на зимовке, имеют в вегетационный период короткие сроки активности – не более 6 мес. и только с апреля по сентябрь. Кроме того, показано, что на протяжении вегетационного периода года доля многочисленных видов больше, а период их активности длиннее, чем у малочисленных видов.

Автор выражает глубокую благодарность В.Б. Чернышеву за ценные советы при подготовке данной работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богущ П.П. Применение световых самоловков как метод изучения динамики численности насекомых // Энтомологический обзор. 1951. Т. 31. Вып. 3–4. С. 605–628.
- Голуб В.Б., Цуриков М.Н., Прокин А.А. Коллекция насекомых: сбор, обработка и хранение материала. М., 2012. 339 с.
- Грюнталь С.Ю. Организация сообществ жуков (Coleoptera, Carabidae) лесов Восточно-Европейской (Русской) равнины. М., 2008. 484 с.
- Остафийчук В.Г. Сезонная динамика численности стафилинид в агроценозах Приднестровской части Молдавии // Труды Всесоюзного энтомологического общества Л., 1981. Т. 63. С. 67–69.
- Псарев А.М. Структура и динамика сообществ копробионтных насекомых горных пастбищ юга Западной Сибири, востока и юго-востока Казахстана: Дис. ... докт. биол. наук. Томск, 2003. 274 с.
- Тихомирова А.Л., Маркушина Л.П., Пронина Т.Я. Сезонность попадания почвенных жуков в канавки в двух типах леса в Южном Зауралье // Экология почвенных беспозвоночных. М., 1973. С. 174–180.
- Тишлер В. Сельскохозяйственная экология. М., 1971. 455 с.
- Цуриков М.Н. Почвенная ловушка нового типа // Проблемы сохранения и оценки состояния природных комплексов и объектов. Тез. докл. Воронеж, 1997. С. 139–140.
- Цуриков М.Н. Об эффективности применения миграционной ловушки для изучения герпетобионтов // Проблемы заповедного дела. Вып. 10. М., 2001. С. 17–22.

- Цуриков М.Н. Гуманные методы исследования беспозвоночных // Запов. справа в Україні. Канів, 2004. Т. 9. Вып. 2. С. 52–57.
- Цуриков М.Н. Три ловушки с приманками для сбора беспозвоночных // Зоол. журн. 2006а. Т. 85. № 5. С. 656–658.
- Цуриков М.Н. Простые ловушки для сбора беспозвоночных // Зоол. журн. 2006б. Т. 85. № 6. С. 760–765.
- Цуриков М.Н. Жуки Липецкой области. Воронеж, 2009. 332 с.
- Цуриков М.Н. Структура комплекса жесткокрылых (Coleoptera, Insecta), прилетающих на источник света в заповеднике Галичья гора // Изв. РАН. Сер. биол. 2011. № 3. С. 308–313.
- Цуриков М.Н., Цуриков С.Н. Природосберегающие методы исследования беспозвоночных животных в заповедниках России // Тр. Ассоциации особо охраняемых природных территорий Центрального Черноземья России. Вып. 4. Тула, 2001. 130 с.
- Hodek I. Role of temperature in diapause of *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera) // Vest. Cs. spol. zool. 1978. Vol. 42. N 3. P. 172–187.
- Meyer W., Dettner K. Untersuchungen zur Ökologie und Bionomie von Wasserkäfern der Drover Heide bei Düren (Rheinland) // Decheniana. 1981. Bd 134. S. 274–291.
- Niemelä I., Hoïla I., Halme E., Pajunen T., Punttila P. The annual activity cycle of carabid beetles in the southern Finnish taiga // Ann. Zool. fenn. 1989. Vol. 26. N 1. P. 35–41.
- Vogel G. Ökofaunistische Beobachtungen an der Staphylinidenfauna des Neißetales bei Ostritz/Oberlausitz // Abh. Ber. Naturkundemus. Görlitz. 1980. Bd 53. N 2–9. S. 1–24.
- Wassmer Th. Selection of the spatial habitat of Coprophagous beetles in the Kaiserstuhl area near Freiburg (Germany) // Acta Oecol. 1995. Vol. 16. N 4. P. 461–478.
- Zalom F.G., Grigarick A.A., Way M.O. Seasonal and diel flight periodicities of rice field Hydrophilidae // Environ. Entomol. 1979. Vol. 8. N 5. P. 938–943.

Поступила в редакцию 29.03.14

SOME PECULIARITIES OF THE IMAGO COLEOPTERA (INSECTA) SEASONAL DYNAMICS IN THE NATURE RESERVE GALYCHYA GORA

M.N. Tsurikov

Of the Coleoptera families found on the territory of “Morozova Gora” 4 families are characterised as having the widest range of species: Staphylinidae, Curculionidae, Carabidae и Chrysomelidae. It was demonstrated that in these families, the time span between the point marking the beginning of their activity and their peak activity is far shorter than the time span between the point marking the reduction of their activity and its complete cessation. It was noted that during the vegetation period the proportion of multitudinous species is larger and the period of their activity is longer than that of numerically insignificant species. It was pointed out that families whose specimens do not overwinter as imago have shorter spans of activity during the vegetation period.

Key words: Coleoptera, seasonal dynamics of species diversity, umerically insignificant species, multitudinous species.

Сведения об авторе: Цуриков Михаил Николаевич – ст. науч. сотр. заповедника Галичья гора, канд. биол. наук (mnsurikov@rambler.ru).

УДК 581.52

ЭКОЛОГИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА ОСОКОВЫЕ (Cyperaceae) В НАРУШЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ НЕФТЯНЫХ МЕСТОРОЖДЕНИЙ СРЕДНЕГО ПРИОБЬЯ

Е.А. Шишконокова, Н.А. Аветов, Ю.Е. Алексеев, Н.К. Шведчикова

Представлены результаты исследований по экологии 38 видов семейства Осоковые на нарушенных территориях нефтяных месторождений Среднего Приобья. Установлена реакция отдельных видов на многообразные нарушения растительности, вызванные загрязнением нефтью и хлоридами, эвтрофикацией, подтоплением, созданием дорог, обваловок, шламовых амбаров. Выявлен ряд представителей семейства, отличающихся высокой способностью к локальным инвазиям. Полученные материалы свидетельствуют о потенциальной возможности расширения экологической амплитуды у видов семейства Cyperaceae.

Ключевые слова: экология видов семейства Cyperaceae, нарушенные местообитания, нефтяные месторождения.

Антропогенное преобразование растительного покрова на нефтяных месторождениях Западной Сибири приводит к формированию множества новых производных сообществ, обусловленных масштабом и многообразием факторов техногенного воздействия. За последние 30 лет накоплен большой объем сведений, касающихся локальных изменений в растительности, связанных с загрязнением нефтью и сопутствующими поллютантами, а также влиянием инфраструктуры нефтяных промыслов этого крупного региона (Шуйцев, 1982; Полкошникова, 1982; Захаров, Шишкин, 1988; Игошева, 1988; Маковский, 1988; Гашева и др., 1990; Королук, 1992; Казанцева, 1994; Экология ХМАО, 1997; Васильев, 1998; Чижов, 1998; Лапшина, Блойтен, 1999; Аветов и др., 2004; Седых, 2005; Маниша, Шишконокова, 2005; Шепелева и др., 2007; Аветов, Шишконокова, 2010; Тюрин, Кукуричкин, 2011). Было установлено, что при самовосстановлении растительности техногенных арен в условиях повышенного гидроморфизма почв ландшафтов региона вообще и нарушенных территорий в особенности, весьма значимо участие осоковых. В частности, М.Н. Гашева с соавторами (1990) относят осоки наравне со злаками и ситниковыми к наиболее устойчивой к нефтезагрязнению группе растений лесных биоценозов региона, отмечая, что с увеличением степени нефтезагрязнения доля этой группы в общем проективном покрытии травяного яруса увеличивается. При этом, по их мнению, слабая (до 10%) и средняя (10–40%) концентрация нефтепродуктов в верхнем почвенном горизонте даже способствует разрастанию злаков, осок и ситниковых (в противо-

положность мхам и лесному разнотравью). М.Н. Казанцева (1994) выделяет сходные группы растений по устойчивости к нефтезагрязнению, подчеркивая особую роль в восстанавливающихся лесных биоценозах осоки шаровидной. Необходимо отметить, что устойчивые к техногенному стрессу виды осоковых имеют «широкую специализацию» по отношению к разным типам антропогенных нарушений, обусловленную, видимо, их широкими экологическими амплитудами. Так, например, *Eriophorum vaginatum*, *E. angustifolium* (*E. polystachion*), *E. russeolum*, *E. scheuchzeri*, *E. gracile*, *Carex rostrata*, *C. lasiocarpa*, *C. canescens*, *C. limosa*, *C. magellanica* (*C. paupercula*), с одной стороны, проявляют устойчивость к солевому загрязнению торфяников (Тюрин, Кукуричкин, 2011), а с другой стороны, способны заселять придорожные сильно обводненные полосы внутрипромысловых дорог (Полкошникова, 1982), наконец, эта же группа видов весьма устойчива к нефтяным загрязнениям болот (Аветов, Шишконокова, 2010).

В зарубежной литературе вопросы о значении видов семейства Cyperaceae в образовании вторичных (нарушенных) сообществ рассматриваются в основном вне непосредственной связи с воздействием нефтедобывающего комплекса. Так, в Северной Америке большое внимание уделяется резкому сокращению площади осоковых сообществ из-за масштабной инвазии *Typha angustifolia* и *T. x glauca* (Wilcox et al., 1985; Woo, Zedler, 2002; Kadlec, Bevis, 2009; Mitchell et al., 2011), причем основными причинами этого явления указываются возрастающая антропогенная эвтрофикация территории (Woo, Zedler, 2002; Kadlec,

Bevis, 2009) и изменение гидрологии болот (Wilcox et al., 1985; Lishawa et al., 2010). Кроме того, серьезную конкуренцию осоковым травостоям в центре континента составляет *Phalaroides arundinacea* (Parry, Galatowitsch, 2004). Как в Европе, так в Америке и Японии широко освещаются проблемы восстановления растительности на механически поврежденных (главным образом выработанных) торфяниках, в том числе с участием видов семейства Cyperaceae (Ashworth, 1997; van der Valk et al., 1999; Lavoie et al., 2005; Sottocornola et al., 2007; Trinder et al., 2008; Poulaine et al., 2011; Koyama, Tzuyuzaki, 2012). В последнее время в Канаде начались исследования по воздействию шламовых сточных вод на осоковые травостои (Crowe et al., 2002; Johnstone, Kokelj, 2008; Mollard et al., 2012; Rezanezhad et al., 2012). Одновременно расширяется база данных по экологии семян и семенных банков видов семейства Cyperaceae и их роли в восстановлении сообществ на нарушенных местообитаниях (Schütz, Rave, 1999; Leck, Schütz, 2005). Заращение осоками обширных площадей бывших разработок битумных песков в Северной Альберте (Канада) расценивается как оптимальный путь ремедиации этих техногенных ландшафтов (Raab, Bayley, 2013). Тем не менее следует признать, что воздействие комплекса факторов в районах нефтяных месторождений не отражено в приведенных выше публикациях. Несмотря на значительную долю в составе как естественной, так и вторичной растительности представителей семейства Cyperaceae, в литературе отсутствуют систематизированные данные по устойчивости видов к различным типам нарушений и их участию в восстановительных сукцессиях или инвазиях в техногенно преобразованные ландшафты.

Цель настоящей работы – расширение информационной базы по экологии видов семейства Cyperaceae в связи с антропогенными преобразованиями растительного покрова на нефтяных месторождениях Среднего Приобья.

Исследования проводили в 1990–2013 гг. на месторождениях в пределах зоны средней тайги в разных ландшафтных условиях: в пойме Оби, Ваха и ряда других рек, на мезо-эвтрофных и олиготрофных болотах, в лесах – хвойно-мелколиственных, сосняках-беломошниках. Составлены геоботанические описания как для нарушенных участков, так и для их фоновых аналогов, проводились маршрутные наблюдения за пределами площадок описания. Всего было обследовано свыше 10 000 га, составлено более 1000 описаний. Кроме того, были проанализированы на-

ходки осоковых на территории ХМАО-Югры по фондам Гербария Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (МГУ). Номенклатура приведена в соответствии с Конспектом флоры Азиатской части России (2012).

На территории месторождений Среднего Приобья исследовались участки, подверженные нефтяному и солевому загрязнению, гидроморфизации вследствие перекрытия стока линейными сооружениями, различного рода механическим воздействиям, а также комплексной рекультивации. По нашим данным, наиболее устойчивые к загрязнениям осоковые произрастают на торфяных почвах верховых болот при концентрации хлоридов до 3–4 г/кг, а углеводов – до 250–300 г/кг. Б.Е. Чижов (1998) указывал в качестве возможного предельного значения содержания солей в торфе для всех травянистых и древесных растений 5 г/кг.

Ряд осоковых растет исключительно в ненарушенных местообитаниях нефтяных месторождений (*Carex loliacea* L., *C. praecox* Schreb., *C. vaginata* Tausch., *Eleocharis acicularis* (L.) Roem. et Schult.). Однако большинство видов (38) заселяют нарушенные местообитания.

Ниже приведены сведения по распространению, устойчивости к техногенным факторам и способности к локальным инвазиям на нарушенных местообитаниях представителей семейства Cyperaceae.

Bolboschoenus maritimus (L.) Palla – Естественные местообитания (далее по тексту – Е.М.): на травяных болотах, старицах, по берегам водоемов, на солонцеватых лугах. Нарушенные местообитания (далее по тексту – Н.М.): собран на обочине внутрипромысловой дороги (Самотлорское месторождение). Е.Д. Лапшиной и В. Блойтеном (1999) зафиксирован случай поселения на разливе бурового раствора.

C. acuta L. – Е.М.: в поймах рек, по берегам озер, на эвтрофных осоковых, осоково-гипновых болотах, нередко. Н.М.: широко распространен на техногенных площадках различных ландшафтов региона. Выдерживает сильные степени загрязнения нефтью (до 250–300 и 150–200 г/кг на верховых и низинных болотах соответственно), способен вегетировать на поверхностях, покрытых мощными битумными корками-кирами. Образует локальные инвазии на торфяных болотах, расположенных в коридорах коммуникаций и испытывающих подтопление, а также по кюветам, в обводненных нефтешламовых амбарах (открытых земляных резервуарах для сбора отходов бурения), часто при этом формируя моноценозы.

Важно отметить, что инвазии на верховых болотах для этого эвтрофного вида сопряжены либо со значительным изменением геохимического фона, либо с близким к поверхности залеганием минеральной породы. В ряде случаев встречается на болотах, засоленных шламовыми и буровыми растворами. Несмотря на высокую устойчивость к нефтезагрязнению, *C. acuta* все же демонстрирует существенное снижение плотности стеблестоя в своих естественных местообитаниях в пойме Оби: в 2 раза при слабом уровне загрязнения и в 8–9 раз при сильном (Игошева, 1988). На отдаленных от долин крупных рек месторождениях встречаемость вида резко падает.

C. appropinquata Schum. – Е.М.: рассеянно на мезотрофных и эвтрофных осоковых, моховых болотах, в сограх, по берегам рек, озер, в заболоченных лесах. Н.М.: изредка сохраняется по периферии разливов, выдерживая слабое загрязнение нефтепродуктами и солями (до 100 и 1 г/кг соответственно). Восстановление этого вида на сильнозагрязненных территориях нами не отмечено.

C. aquatilis Wahlenb. – Е.М.: рассеянно на пойменных осоковых болотах, по берегам озер, мелководьях рек. Н.М.: отмечено поселение этого вида в поймах Оби и Ваха на старых рекультивированных участках в основном по гребням борозд, созданным при вспашке нефтезагрязненного грунта, и микроповышениям. Хорошо восстанавливается по периферии старых нефтяных разливов, где проявляет способность прорасти через плотные битумные корки, выдерживая концентрацию нефтепродуктов в поверхностном торфяном горизонте до 240 г/кг, хлоридов – до 1,6 г/кг, однако в таких условиях *C. aquatilis* обычно угнетена. Нередко поселяется по окраинам насыпей дорог, кустовых оснований. На большой потенциал этого вида как заростателя нарушенных ландшафтов указывает ряд зарубежных авторов. Д. Рааб и С. Бейлей (Raab, Beyley, 2013) отмечают, что *C. aquatilis* доминирует при восстановлении болот (маршей), возникающих на участках карьеров добычи нефтяных песков в Альберте (Канада). Успешное развитие *C. aquatilis* по сравнению с другими осоками они объясняют меньшей потребностью в элементах питания, причем вторичные сообщества с доминированием *C. aquatilis* в целом имеют сходное с первичными сообществами из *C. atherodes* Spreng. проективное покрытие, но меньшую продуктивность. По данным Ф. Резанежада с соавторами (Rezanezhad et al., 2012) и Ф. Молларда с соавторами (Mollard et al., 2012), *C. aquatilis* относится к перспективным видам для восстановления болот после добычи нефтяных песков в силу ее

способности к вегетации под действием солевых и других токсических компонентов шламовых вод. При этом подчеркивается возможность роста осоки как на органических, так и на минеральных субстратах.

C. bohemica Schreb. – вне территорий месторождений встречается на отмелях, у дорог (Кукуричкин, 2008), а также на таежных просеках. Нами отмечался несколько раз на механически нарушенных участках – на влажных местах насыпей и обваловок (невысоких земляных валов по периметру нефтешламных амбаров и промплощадок).

C. brunnescens (Pers.) Poit. – Е.М.: на моховых болотах, в заболоченных лесах, на просеках, вдоль троп, нередкий вид. Н.М.: изредка по окраинам нефтяных разливов в таежных заболоченных массивах. О.И. Сумина (2011) рассматривает *C. brunnescens* как характерное растение для нарушенных техногенных местообитаний Севера России (в частности, для склонов зарастающих карьеров), отмечая его приуроченность к песчано-супесчаным грунтам.

C. canescens L. – Е.М.: рассеянно на мезо-эвтрофных болотах, в сограх. Н.М.: вид обычен в широком спектре производных сообществ как на торфяных, так и на минеральных субстратах – на механически нарушенных участках, в коридорах коммуникаций, на различного рода рекультивированных площадках, по окраинам выемок, амбаров, вдоль береговой линии болотных озерков, загрязненных нефтепродуктами. Служит достоверным индикатором начальной эвтрофикации мочажин олиготрофных болот. В эвтрофицированных подтопленных мочажинах *C. canescens* местами становится доминантом, либо содоминантом, образуя сообщества с участием *C. rostrata*, *E. angustifolium*. Поселяется в ерсеях антропогенно эвтрофицированных и протаивающих гетеротрофных плоскобугристых болот (Ватлорское месторождение, север ХМАО-Югры), причем найденные экземпляры значительно превышают по своим размерам средние параметры вида. Отмечается на болотах в границах нефтесолевых разливов, однако сильнозагрязненных участков избегает. Б.Е. Чижов (1998) относит *C. canescens* наряду с *C. acuta* к высокоустойчивым к нефтезагрязнению видам. Нередко формирует переходные к кочкарным формы.

C. cespitosa L. – Е.М.: очень часто на пойменных осоковых, осоково-травяных, травяных болотах, в сограх. Образует кочки и избегает проточного увлажнения. Н.М.: на рекультивированном участке озерно-болотной поймы Оби с концентрацией нефтепродуктов в торфе 165 г/кг было отмечено восстановление *C.*

cespitosa на сформированных грядах и по периферии разлива. На сильнозагрязненных участках поймы при концентрациях углеводов в торфяном горизонте 240–270 г/кг присутствуют лишь единичные экземпляры пониженной витальности. По нашим наблюдениям, не обладает способностью к локальным инвазиям за пределы пойменных болот.

***C. chordorrhiza* Ehrh.** – Е.М.: нередко на мезотрофных, эвтрофных кустарничково-сфагновых, кустарничково-осоково-сфагновых, осоково-гипновых болотах вне поймы. Н.М.: являясь сравнительно устойчивым к нефтяному загрязнению видом, неоднократно встречался в коридорах коммуникаций с частично сохранившейся естественной растительностью по обводненным выемкам (канavam), где участвовал в формировании сплавин, зарастающим колеям вездеходного транспорта, по окраинам разливов нефти, на нефтезагрязненных мезотрофных (на низких террасах рек), в том числе рекультивированных, болотах. В Среднем Приобье локальные инвазии ограничены нарушенными территориями, непосредственно примыкающими к эвтрофно-мезотрофным болотным массивам (сограм, ложбинам стока). Одним из факторов инвазии может служить перенос низинного торфа, обогащенного диаспорами осок, на техногенные площадки, в частности при рекультивации нефтешламовых амбаров. В этом случае вместе с другими осоками (*C. canescens*, *C. disperma*, *C. lasiocarpa*, *C. rostrata*, *C. rhynchophysa*) разрастается на рекультивированной поверхности.

***C. diandra* Schrank** – Е.М.: нередко на мезотрофных, эвтрофных осоково-сфагновых, осоково-гипновых болотах, в сограх, по берегам рек, озер, заболоченным лесам. По данным М. Тритес и С. Бейлей (Trites, Bayley, 2009), вид не способен вегетировать на восстанавливающихся после добычи нефтяных песков болотах и приурочен только к естественным сообществам. Н.М.: отмечены случаи возобновления при сильной степени загрязнения на старых нефтяных разливах в мезотрофных и эвтрофных болотах согры Ватинского Ёгана (Самотлорское месторождение).

***C. disperma* Dew.** – Е.М.: по заболоченным лесам, сограм. Н.М.: единичные экземпляры растения были встречены нами на засыпанном торфом рекультивированном нефтешламовом амбаре, расположенном на склоне таежной террасы, переходящей в согру (Салымское месторождение).

***C. disticha* Huds.** – Е.М.: на эвтрофных осоковых, осоково-гипновых, вейниковых болотах, главным

образом, в южной части тайги и в лесостепи, редко проникает на торфяные болота (Крылов, 1929; Лисс и др., 2001; Лапшина, 2003). Во «Флоре Сибири» (1990) приводятся находки для района Среднего Приобья, причем местонахождения в северной части субширотного отрезка поймы Оби находятся на границе ареала вида в Западной Сибири. Н.М.: найден в шламовом амбаре, залитом нефтяной эмульсией, на территории Самотлорского месторождения в 3,4 км к западу от озера Самотлор (у южной границы северотаежной подзоны). До начала освоения месторождения данная территория представляла собой олиготрофный болотный массив.

***C. elongata* L.** – Е.М.: на мезо-эвтрофных осоковых, осоково-сфагновых, осоково-гипновых болотах, сограх, заболоченных лесах, нередко. Н.М.: редко по периферии разливов, на слабозагрязненных нефтью участках в пределах свойственного этому виду спектра сообществ.

***C. ericetorum* Poll.** – вид обычен в сосняках-беломошниках, где нами отмечены случаи поселения на механически нарушенных участках. Местами сохраняется на периферии нефтяных разливов (Северо-Варьганское месторождение).

***C. globularis* L.** – Е.М.: обычна в заболоченных лесах, по окраинам олиготрофных сосново-кустарничково-сфагновых болот, реже растет на кочках на эвтрофных болотах. Н.М.: при нефтезагрязнении сохраняется на микроповышениях, по периферии разливов. М.Н. Гашева с соавторами (1990), М.Н. Казанцева (1994) считают *C. globularis* устойчивым к нефтяному загрязнению видом. Довольно успешно восстанавливается в лесах на слабо и среднезагрязненных участках с минеральными почвами. Проведенные Тюменской опытной станцией исследования по выявлению последствий воздействия нефти на таежную растительность выявили дозы нефти, при которых *C. globularis* показала определенную устойчивость. Так, в сосняке кустарничково-черничном (среднеподзолистая песчаная почва) эта осока выдерживала загрязнение 1 и 5 л/м², в кедровнике черничном (подзолисто-глеевые легкосуглинистые почвы) устойчивость данного вида была выше – *C. globularis* выдерживала все варианты загрязнения (1, 5, 10, 20, 50 л/м²), кроме 100 л/м², хотя и заметно сокращала покрытие. Спустя 2 года после проведения эксперимента в начальной стадии восстановления *C. globularis* на участках с дозами загрязнителя 1 и 5 л/м² проективное покрытие возросло более чем в 2 раза (Захаров, Шишкин, 1988). Нами отмечены локальные инвазии этого вида на

нарушенных мелкозалежных олиготрофных болотах (Русскинское месторождение), где *C. globularis* демонстрирует довольно высокую скорость вегетативного распространения. Так, на рекультивированном 3 года назад нефтезагрязненном участке вокруг материнских дерновин образовались побеги длиной до 31 см (скорость прироста корневищ составляет до 15 см в год). На нефтезагрязненных участках олиготрофных болот с мощной торфяной залежью данный вид поселяется нечасто, при наличии близко расположенного рефугиума с сохранившимися растениями (например, островного таежного массива). Неоднократно был встречен на механически нарушенных участках, в канавах, вдоль дорог, по зарастающим зимникам, на обваловках кустовых оснований, трубопроводов и нефтешламовых амбаров. Устойчив к невысоким дозам солевого загрязнения. О.В. Полкошникова (1982) указывала на *C. globularis* как на вид, участвующий в формировании осоково-пушицевых топей вдоль дорог. Нами также был отмечен на вторичном хвощево-осоковом придорожном болоте, образовавшемся на месте затопленного минерального острова. Таким образом, этот вид, хотя и обнаруживает высокую толерантность к разнообразным нарушениям, вероятно, не обладает способностью к формированию обширных локальных инвазий на нефтяных месторождениях за исключением нешироких полос, примыкающих к территориям естественного обитания. Мы считаем рекомендации Е.Б. Чижова (1998) высаживать *C. globularis* в качестве фитомелиоранта вполне уместными, особенно на нарушенных торфяно-глеевых почвах.

C. juncella (Fries) Th. Fries – Е.М.: на окраинах согр и осоковых топей, в приозерных поймах, поймах таежных ручьев. Н.М.: редко на эвтрофицированных, нефтезагрязненных и механически нарушенных участках, отмечался на рекультивированных поверхностях мезо-эвтрофных болот. Выдерживает умеренное загрязнение нефтью и хлоридами, однако способностью к локальной инвазии за пределы исходных местообитаний, по-видимому, не обладает.

C. lapponica O. Lang – Е.М.: рассеянно по болотам и болотистым берегам рек. Н.М.: отмечен в бассейне р. Большой Салым на подтопленном механически нарушенном супесчано-суглинистом глееземе в коридоре коммуникаций (на месте заболоченного леса, переходящего в согру).

C. lasiocarpa Ehrh. – Е.М.: по окраинам рямов, в гальях, лаггах – на участках с близким залеганием минеральных грунтов, на мезотрофных и эвтрофных болотах. Н.М.: нередко разрастается на средне-

сильнозагрязненных нефтью болотах, местами доминирует. Характерен также для местообитаний с комплексными нарушениями контуров нефте-солевых разливов, обводненных нефтезагрязненных канав, участков в коридорах коммуникаций, поверхностей и торфяных обваловок рекультивированных шламовых амбаров. О.В. Полкошникова (1982) выявила разрастание *C. lasiocarpa* в условиях нарушенной травяно-сфагнуовой топи, в зоне косвенного влияния подтопления от автодороги. Несмотря на очевидную способность данного вида к инвазиям на техногенно нарушенных болотах в Западной Сибири, в Канаде он рассматривается в числе осок, не участвующих в восстановительных сукцессиях на техногенных болотах, хотя и обычных для контрольных участков естественных болот (Trites, Bayley, 2009).

C. limosa L. – Е.М.: часто в таежной зоне на олиготрофных грядово-мочажинных и озерково-грядово-мочажинных комплексных болотах, мезотрофных ложбинах стока. Н.М.: нередко сохраняется по краевым частям нефтяных и нефтесолевых разливов и в антропогенно эвтрофицированных мочажинах (в сочетании с *C. rostrata*, *E. angustifolium*, *E. russeolum*). Е.Д. Лапшина и В. Блойтен (1999) относят *C. limosa* к видам, относительно устойчивым как к сеноманскому (т.е. солевому), так и нефтяному загрязнению, даже увеличивающим свое обилие при слабом и умеренном загрязнении. На антропогенно подтопленных участках рямов формирует сообщества по типу сплавин с участием *Calla palustris*, *Sphagnum riparium* (Королюк, 1992). Б.Е. Чижов (1998) предлагает использовать *C. limosa* в качестве фитомелиоранта.

C. nigra (L.) Reichard – Е.М.: редко в тайге, на эвтрофных осоковых болотах, по берегам озер, рек, в заболоченных лесах, на лугах. Во «Флоре Сибири» (1990) указан только для южной части Западной Сибири, «Конспект флоры Азиатской России» (2012) также отмечает преимущественное расселение вида в лесостепной зоне региона. Собран В. Онипченко в 1986 г. на песчаном берегу реки в окрестностях пос. Сентябрьский. Н.М.: на участке вторичного механически нарушенного березово-вейниково-пушицево-осокового болота в 1 км на юго-восток от оз. Мыхпай, Самотлорское месторождение (до освоения территории на этом месте был заболоченный лес).

C. pauciflora Lightf. – Е.М.: часто в мочажинах олиготрофных грядово-мочажинных и озерково-грядово-мочажинных комплексных болот, реже – на сосново-кустарничково-сфагновых болотах. Н.М.: выдерживает начальные стадии эвтрофикации, но на нефтезагрязненных и рекультивированных участках

нами не отмечен. В антропогенно подтопленных мочажинах замещается другими видами, в частности *C. paupercula* (Полкошникова, 1982). В силу сравнительной неустойчивости вида, а также наибольшей подверженности загрязнению нефтью именно мочажин болот, относится на территории месторождений Среднего Приобья к видам с сокращающейся численностью.

C. magellanica Lam. ssp. *irrigua* (Wahlenb.) Hiit. (*C. paupercula* Michx.) – Е.М.: нечасто в таежной зоне на олиготрофных сосново-кустарничково-сфагновых, мезотрофных гипновых болотах, в заболоченных хвойных лесах. Н.М.: обычен на эвтрофицированных участках олиготрофных болот (особенно в ореолах загрязнений) – на невысоких грядах, мочажинах, по окраинам нефтяных и нефтесолевых разливов, вблизи нефтешламмовых амбаров и кустовых оснований, по береговым линиям эвтрофицированных, часто замасоченных болотных озерков, местами становится обилён, являясь достоверным индикатором изменений среды. Ближе к центрам разливов по мере увеличения обводненности и концентраций нефтепродуктов обычно сменяется корневищными пушицами и рогозом. Поселяется на ранее рекультивированных нефтезагрязненных участках. О.В. Полкошникова (1982) отмечает возрастающую роль *C. paupercula* на пионерной стадии освоения Самотлорского месторождения для механически нарушенных болот, а также при формировании вторичных осоково-пушицевых топей на месте массивов олиготрофных болот. В придорожных зонах с сохранившейся олиготрофной болотной растительностью, где происходит перекомбинация видов, покрытие *C. paupercula*, по ее наблюдениям, достигало 50%, значительно превышая обилие вида в естественных экотопах. Спустя 20–30 лет после проведенных О.В. Полкошниковой исследований в придорожных полосах на Самотлорском месторождении *C. paupercula* отмечался нами значительно реже (доминантами здесь выступали *C. acuta*, *C. rostrata*, *E. angustifolium*), что, вероятно, связано как с увеличением уровня подтопления и ростом трофности подобных местообитаний, так и с более агрессивной стратегией замещающих корневищных видов. Мы выявили также способность вида заселять эвтрофицированные протаявшие участки плоскобугристых болот (Ватлорское месторождение). В этом случае во вторичных сообществах с доминированием ситников (*Juncus alpino-articulatus*, *J. bufonius*, *J. filiformis*) вид образует плотные парцеллы, занимающие микроповышения, возникшие в результате деградации мерзлых бугров.

C. rhynchophysa С.А. Меу. – Е.М.: на мезотрофных и эвтрофных осоковых и моховых болотах, в сограх, заболоченных лесах, на заболоченных лугах, по берегам рек. Относится к группе гидрохорных осок. Н.М.: нами неоднократно фиксировалась миграция семян *C. rhynchophysa* вниз по течению в сограх рек, в том числе с последующим поселением на нефтезагрязненных участках. В отличие от таких широко распространенных гидрохорных видов, как *C. acuta* и *C. rostrata*, *C. rhynchophysa* очень редко выходит за пределы присущего этому виду спектра местообитаний и, таким образом, не образует масштабных инвазий на верховых болотах. Выдерживает сильные степени загрязнения нефтью (до 15–20% в торфе), в том числе на почвах, покрытых мощными битумными корками-кирами. По нашим наблюдениям, эта осока расширяет присутствие за счет конкуренции с менее устойчивыми к техногенным воздействиям видами (например, *C. cespitosa*), заселяя межгривные понижения в сограх и механически нарушенные техногенные площадки. Е.Д. Лапшина и В. Блойтен (1999) отмечали монодоминантные сообщества *C. rhynchophysa* в искусственных понижениях, возникших при постройке амбаров, а также отдельные пятна на участках, перекрытых минеральным грунтом, в непосредственной близости от них.

C. rostrata Stokes – Е.М.: очень часто на мезотрофных и эвтрофных травяных, травяно-сфагновых, травяно-гипновых болотах. В Северной Европе (Швеции) отмечается в качестве примеси на олиготрофных болотах (Vinichuk et al., 2010). Н.М.: встречается в сходных с *C. acuta* условиях, но экологические предпочтения *C. rostrata* несколько шире. В отличие от *C. acuta*, избегающей участков олиготрофных болот с мощной торфяной залежью, *C. rostrata* активно осваивает крупные массивы мезо- и олиготрофных нарушенных болот, образуя нередко значительные по площади моноценозы. В то же время на месторождениях в центре Сургутской низины, где *C. acuta* редка или не отмечена вовсе, *C. rostrata* (наряду с *E. angustifolium*) занимает ее характерные местообитания – придорожные кюветы, бермы, отсыпанные намытым песком. О.В. Полкошникова (1982) и А.Ю. Королюк (1992) обращают внимание на разрастание этого вида на антропогенно подтопленных участках олиготрофных болот, связывая этот процесс с эвтрофикацией придорожных полос. По нашим наблюдениям, *C. rostrata* нередко маркирует начинающуюся эвтрофикацию олиготрофных болот также и за пределами подтопленных коридоров коммуникаций, например, по ложбинам стока,

мочажинам. Выдерживает сильные степени загрязнения нефтью. Один из основных видов, способных колонизовать старые битуминизированные разливы. Скорость захвата территории за счет длинных корневищ составляет 30–40 см ежегодно. Активно восстанавливается на обводненных рекультивированных нефтезагрязненных участках, где в ряде случаев отмечены проявления гигантизма. Встречается в выемках, амбарах. Е.Д. Лапшина и В. Блойтен (1999) отмечали сообщества этого вида на старых разливах 15–20-летнего возраста. Интенсификации локальных инвазий, возможно, способствует сочетание активного вегетативного и семенного гидрохорного размножения вида. Так, в пойме р. Вах во время весеннего паводка мы наблюдали распространение многочисленных диаспор *C. rostrata* паводковыми водами с ненарушенных участков на нарушенные.

C. rotundata Wahlenb. – Е.М.: на осоково-сфагновых и осоковых болотах. Вид распространен преимущественно на севере рассматриваемой территории – в зоне северной тайги. Н.М.: на окраинной части мезотрофного сфагнового болота, загрязненного хлоридными водами (Самотлорское месторождение). На Ватлорском месторождении отмечено возрастание обилия и увеличение размеров экземпляров в ерсеях эвтрофицированных протаявших плоскобугристых болот.

C. vesicaria L. – Е.М.: часто в эвтрофных пойменных ландшафтах. Н.М.: нередко на участках разного типа нарушений в поймах рек, заболоченных лесах. Кроме того, нами неоднократно встречались вкрапления небольших куртин *C. vesicaria* в восстанавливающиеся техногенно нарушенные участки олиготрофных болот вдали от дорог и водоемов, что исключает другие возможности заноса диаспор, кроме зоохорного. В роли доминанта на зарастающих техногенных аренах выступает редко, обычно присутствует в качестве содоминанта или примеси. Пониженная плотность стеблестоя *C. vesicaria* в восстанавливаемых сообществах может обуславливаться ее невысокой репродуктивной способностью и низкой численностью семян в семенном банке (Leck, Schütz, 2005). К нефтезагрязнению вид достаточно устойчив: нами отмечен в пойме р. Обь на торфяно-глеевой почве, содержащей около 240 г/кг нефтепродуктов. По нашим данным, на таежных оторфованных глееземах и техногенных минеральных грунтах выдерживает уровни углеводородного загрязнения до 25,4 г/кг, а хлоридного – до 3,9 г/кг.

Eriophorum angustifolium Honck. – Е.М.: обычен на мезотрофных и эвтрофных осоково-сфагновых, осоково-гипновых болотах, сограх. На Н.М. является основным видом-заростателем, что объясняется как анемохорным способом заселения, так и наличием мощной системы побегов. Формирует также достаточно плотные дерновины. Является одним из немногих растений, растущих на мощных битумных корках-кирах. Активно заселяет подтопленные территории. Значительного засоления не выносит, на таких участках его вытесняют в понижениях *Phragmites australis*, на повышенных местообитаниях – *Calamagrostis epigeios* и галофиты. На сильнозагрязненных участках имеет признаки угнетения, пониженную витальность (низкий рост, некротические явления листьев, не цветет и не плодоносит). На олиготрофных болотах нередко растет на эвтрофицированных участках. Вид с широкой амплитудой по градиенту увлажнения – поселяется как на обводненных участках, так и на дренированных высоких кочках и грядах олиготрофных болот, на склонах придорожных насыпей. *E. angustifolium* по сравнению с *E. russeolum* предпочитает более трофные и обводненные, часто механически нарушенные местообитания, нередко формируя покров в обводненных придорожных полосах. С ростом глубины затопления вытесняется рогозами. Один из основных доминантов в восстанавливаемых сообществах на рекультивированных и нефтезагрязненных участках наравне с *E. vaginatum* и *E. russeolum*. Важно отметить, что специальные исследования, проведенные в северо-восточной Шотландии на болотах с выработанной залежью, выявили значительную роль пушиц (*E. vaginatum*, *E. angustifolium*) в стимулировании микробной активности в почве за счет выделения корневых экссудатов (Trinder et al., 2008). Это можно рассматривать как один из факторов, способствующих микробиологическому разложению нефтепродуктов.

E. gracile Koch ssp. *asiaticum* (V. Vassil.) Novosselova – Е.М.: изредка на мезотрофных и эвтрофных моховых, осоковых болотах, олиготрофных сосново-кустарничково-сфагновых болотах, в сограх, заболоченных лесах. Н.М.: преимущественно на антропогенно гидроморфизированных и эвтрофицированных, в том числе слабозагрязненных нефтью и солями, участках олиготрофных болот, вдоль дорог, у кустовых оснований, на рекультивированных поверхностях. В.Н. Тюрин и Г.М. Кукуричкин (2011) отмечают участие *E. gracile* в восстановительных

сукцессиях на ранее засоленных участках олиготрофных болот. Возможно, что привнос дополнительных элементов питания, поступающих в ходе нарушений, стимулирует расширение зарослей этого вида на нарушенных олиготрофных болотах.

E. medium Anderss. – Е.М.: преимущественно мочажины олиготрофных и олиго-мезотрофных болот. Н.М.: изредка на нефтезагрязненных и рекультивированных нефтезагрязненных участках совместного произрастания родительских форм (*E. scheuchzeri* и *E. russeolum*).

E. russeolum Fries – мезо-олиготрофный вид, Е.М.: в мочажинах комплексных болот, а также на осоково-пушицевых болотах, но выраженным доминантом в рассматриваемом регионе становится редко. В настоящее время на ряде месторождений северной части Среднего Приобья наблюдается масштабное увеличение встречаемости этого вида даже в малонарушенных сообществах, очевидно, связанное с изменением фоновой геохимической ситуации и прежде всего с повышением трофности. При эвтрофикации мочажин олиготрофных грядово-мочажинных комплексных болот становится доминирующим видом, а в условиях слабого засоления (около 0,8 г/кг) даже наблюдалось явление гигантизма, выраженное в увеличении вегетативных частей растения в 1,5–2 раза. В этих же комплексах, загрязненных нефтью, *E. russeolum* поселяется помимо мочажин и на невысоких грядах, занимая местообитания более ксерофильных видов – вересковых кустарничков и *E. vaginatum*. Обнаруживается на всем градиенте нефтезагрязнения верхового торфа от начальных стадий эвтрофикации до битуминизированных бедлендов. В частности, способен прорасти на кирах мощностью 1–2 см. Во многих случаях образует монодоминантные сообщества, занимающие значительные площади. В проточных мезотрофных болотах и на обводненных участках олиготрофных болот способен вместе со сфагновыми мхами формировать сплавины, покрывающие замазученные водные поверхности.

E. scheuchzeri Норре – Е.М.: обычна по ложбинам стока на мезотрофных болотах. Н.М.: на нефтезагрязненных участках верховых болот *E. scheuchzeri* растет совместно с *E. russeolum* и *E. angustifolium*, по экологическим предпочтениям занимая промежуточное положение между ними, нередко разрастается по загрязненным рекультивированным ложбинам стока. Нами также наблюдалась на рекультивированных нефтезагрязненных участках поймы Оби (Ермаковское месторождение). Выдерживает значительное нефте-

загрязнение, умеренное солевое загрязнение. Часто отмечаются инвазии на минеральных (в том числе таежных) почвах, подвергшихся нефтезагрязнению и механическим турбациям – вдоль дорог, по канавам, кюветам, проездам вездеходов, на прилегающих к амбарам и кустовым основаниям участках. В сходных механически нарушенных местообитаниях обнаруживается и в тундровой зоне на п-ве Ямал (Моисеева, 2012).

E. vaginatum L. – Е.М.: на олиготрофных сфагновых болотах. Н.М.: хорошо известен как один из самых активных видов семейства осоковых при заселении торфяников. С этой точки зрения характеризуется в литературе как долгоживущий (отдельные кочки доживают до 100 лет), глубококорневой, выживающий на сухих болотах вид (Trinder et al., 2008), вытесняющий в первые годы зарастания обнаженного торфа другие сосудистые растения (Pouline et al., 2011). Ю.К. Шуйцев (1982) указывает на *E. vaginatum* как на пионера зарастания нефтяных разливов на подзолистых почвах легкого механического состава в нефтедобывающих районах Тюменской обл. Е.Д. Лапшина и В. Блойтен (1999) даже отмечают определенное стимулирующее рост пушицы влияние невысоких концентраций углеводов в торфяной почве. По нашим наблюдениям, самовосстановление *E. vaginatum* наблюдается преимущественно на поверхностях средней степени загрязнения, лишенных битумных корок и водно-нефтяной эмульсии. Нередко кочки *E. vaginatum* используются при рекультивационных мероприятиях в качестве посадочного материала. Нами отмечена успешная вегетация таких подсаженных кочек, а также их плодоношение с последующим разрастанием дочерних растений даже на переосушенных в результате фрезерования местообитаниях верховых болот. Одним из главных условий успешного приживания таких кочек служит наиболее полное сохранение корневой системы растений-трансплантатов (не менее 25–30 см глубиной от поверхности кочки). При солевом и нефтесолевом загрязнении верховых грядово-мочажинных комплексов *E. vaginatum* L. восстанавливается на менее засоленных верхушках гряд, уступая умеренно засоленные поверхности (склоны грив) *S. canescens* и некоторым другим галотолерантным видам.

Eleocharis mamillata Lindb. fil. – Е.М.: по заболоченным берегам водоемов, низинным болотам. Н.М.: в сильно загрязненном нефтью болотном озерке на территории Самотлорского месторождения.

E. palustris (L.) Roem. et Schult. – Е.М.: на отмелях в старицах, на низинных болотах. Н.М.: на загряз-

ненных участках мезо-эвтрофных и олиготрофных болот, обводненных выемках, канавах. Выдерживает средние степени загрязнения нефтью.

Kreczetoviczia caespitosa (L.) Tzvelev (*Trichophorum caespitosum* (L.) S.Hartm.) – Е.М.: в мочажинах верховых болот, в основном у подножия гряд. Е.Д. Лапшина и В. Блойтен (1999) относят растение к видам, увеличивающим свое обилие в Н.М.: на нефте- и нефтесолевых, солевых слабо и умеренно загрязненных участках. По нашим наблюдениям, в сильно эвтрофицированных мочажинах *K. caespitosa* выпадает. Несколько экземпляров этого вида были выявлены среди посадок *E. vaginatum* на рекультивированном нефтезагрязненном участке верхового болота. На битуминизированных участках месторождений Среднего Приобья его восстановления не отмечено.

Rhynchospora alba (L.) Vahl – Е.М.: часто на олиготрофных грядово-мочажинных болотах, очень редко на мезотрофных и эвтрофных моховых болотах. Н.М.: изредка в эвтрофицированных мочажинах, главным образом по вторичным ореолам загрязнения. По наблюдениям Е.Д. Лапшиной и В. Блойтена (1999), *R. alba* в числе других корневищных вегетативно подвижных видов (*E. russeolum*, *C. limosa*) проникает на старовозрастные нефтяные разливы на сплавинах и в топиях.

Scirpus lacustris L. – Е.М.: нечасто по окраинам эвтрофных болот, по берегам озер, рек. Н.М.: обнаруживает значительную устойчивость к нефтесолевому загрязнению. При загрязнении ложбин болотных речек местами проникает на сопредельные участки олиготрофных болот, образуя локальные инвазии. Кроме того, отдельные куртины изредка встречаются по канавам и выемкам вдоль дорог и промышленных площадок.

Trichophorum alpinum (L.) Pers. – вид для Среднего Приобья редкий. Нами несколько раз был встречен на территории Самотлорского месторождения, в том числе, на эвтрофицированном ряме и подтопленном его сегменте в районе оз. Мыхпай, а также в эвтрофицированной мочажине грядово-мочажинного комплекса, примыкающей к внутривыемковой дороге.

В целом, следует отметить, что представители осоковых на месторождениях Среднего Приобья являются одними из основных компонентов флоры, участвующих в восстановлении растительного покрова нарушенных местообитаний и при этом образующих в ряде случаев обширные инвазии на техногенно эвтрофицированные верховые болота и вновь созданные техногенные местообитания (разливы нефти, солей, ореолы вторичного рассеивания поллютантов,

выемки, канавы, кюветы, подтопленные территории, промышленные площадки и т.д.). Трансформация техногенных ландшафтов в направлении увеличения гидроморфности, трофности, засоленности, подщелачивания, механической нарушенности почвенного покрова отвечает экологическим предпочтениям ряда видов Сурегасеае и, в свою очередь, подавляет многих конкурентов из других систематических групп. Кроме того, определенные виды характеризуются значительной устойчивостью к нефтезагрязнению торфяных и минеральных почв. В то же время линейные коридоры коммуникаций часто выступают одним из факторов распространения осоковых, в том числе и в центр крупных массивов олиготрофных болот, не имеющих в естественном состоянии источника диаспор эвтрофных видов.

Выводы

1. Техногенные нарушения экосистем в районе нефтяных месторождений Среднего Приобья сопровождаются появлением новых вторичных местообитаний, которые заселяются представителями преимущественно местной флоры и в том числе представителями семейства осоковых.

2. Этот процесс выражается в различной реакции отдельных видов на многообразные нарушения растительности, в соответствии с экологической амплитудой каждого вида. При этом полученные материалы свидетельствуют о существовании у видов семейства осоковых потенциальных возможностей к расширению экологической амплитуды (ареала) в условиях разнообразных вторичных местообитаний, возникших на месторождениях в последние десятилетия. Наибольшего размаха на болотах Среднего Приобья это явление достигает у *Carex paupercula*, *C. rostrata*, *Eriophorum vaginatum*, *E. russeolum*.

3. Разнообразие и количество загрязненных местообитаний, заселяемых отдельным видом, определяется его экологической амплитудой, резистентностью, а также жизненной формой и способами распространения (режимом заноса) диаспор.

4. Среди видов семейства Сурегасеае можно выделить группу, отличающуюся высокими инвазионными параметрами благодаря успешному семенному возобновлению и интенсивному разрастанию длинных подземных корневищ (*C. acuta*, *C. rostrata*, *E. angustifolium*, *E. russeolum*, *E. scheuchzeri*).

5. Биологические и экологические особенности видов осоковых следует учитывать при разработке мероприятий по рекультивации территорий, подвергшихся техногенным нарушениям.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аветов Н.А., Курнишкова Т.В., Шишконова Е.А. Трансформация растительного покрова Обь-Иртышского междуречья под влиянием транспортных систем нефтегазового комплекса // Ландшафтная экология. Вып. 4. М., 2004. С. 5–13.
- Аветов Н.А., Шишконова Е.А. Растения-заростатели нефтезагрязненных и рекультивированных олиготрофных болот центра Западно-Сибирской равнины // Проблемы региональной экологии. 2010. № 2. С. 149–155.
- Васильев С.В. Воздействие нефтегазодобывающей промышленности на лесные и болотные экосистемы. Новосибирск, 1998. 136 с.
- Гашева М.Н., Гашев С.Н., Соромотин А.В. Состояние растительности как критерий нарушенности лесных биоценозов при нефтяном загрязнении // Экология. 1990. № 2. С. 77–79.
- Захаров А.И., Шишкин А.М. Влияние нефтяного загрязнения на лесные фитоценозы // Экология нефтегазового комплекса. Тез. докл. М., 1988. С. 139–141.
- Игошева Н.И. Влияние нефтяных загрязнений на структуру и продуктивность пойменных лугов среднего течения р.Оби // Экология нефтегазового комплекса. Тез. докл. М., 1988. С. 143–145.
- Казанцева М.Н. Влияние нефтяного загрязнения на таежные фитоценозы Среднего Приобья / Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1994. 26 с.
- Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения / Под ред. К.С. Байкова. Новосибирск, 2012. 640 с.
- Королюк А.Ю. Болота и заболоченные леса в районе оз. Самотлор (подзона средней тайги) // Антропогенная трансформация растительного покрова Западной Сибири. Новосибирск, 1992. С. 122–127.
- Крылов П. Флора Западной Сибири. Томск, 1929. Вып.3. 718 с.
- Кукуричкин Г.М. Флора Нижневартовского района // Состояние окружающей среды и природных ресурсов в г. Нижневартовске и Нижневартовском районе в 2006 году. Нижневартовск, 2008. С. 27.
- Лапишина Е.Д. Флора болот юго-востока Западной Сибири. Томск, 2003. 296 с.
- Лапишина Е. Д., Блойтен В. Типы нарушений и естественное восстановление растительности олиготрофных болот на нефтяных месторождениях Томской области // Крыловия. Т. 1. № 1. 1999. С. 129–140.
- Лисс О.Л., Абрамова Л.И., Аветов Н.А. и др. Болотные системы Западной Сибири и их природоохранное значение. Тула, 2001. 584 с.
- Маковский В.И. Влияние нефтезагрязнений на состояние болотных экосистем в Сургутском Приобье // Экология нефтегазового комплекса. Тез. докл. М., 1988. С. 213–215.
- Маниша А.Е., Шишконова Е.А. Трансформация почвенно-растительного покрова южной части Среднеобской низменности в условиях воздействия нефтегазодобывающего комплекса // Использование и охрана природных ресурсов в России. 2005. № 2. С. 60–63.
- Моисеева И.Н. Растительность окрестностей поселка Тазовский (ЯНАО). // Мат-лы Всерос. Конф. «Человек и север: археология, антропология, экология». Тюмень, 26–30 марта 2012 г. Вып. 2. С. 348–350.
- Полкошников О.В. Влияние автомобильных дорог на растительность верховых болот Среднего Приобья. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1982. 24 с.
- Седых В.Н. Парадоксы в решении экологических проблем Западной Сибири. Новосибирск, 2005. 160 с.
- Сумина О.И. Формирование растительности на техногенных местообитаниях крайнего севера России. Автореф. дис. ... док. биол. наук. СПб., 2011. 46 с.
- Тюрин В.Н., Кукуричкин Г.М. Некоторые особенности зарастания участков солевых загрязнений на болотах Сургутской низины // Западносибирские торфяники и цикл углерода: прошлое и настоящее: мат-лы Третьего Междунар. полевого симп. (Ханты-Мансийск, 27 июня – 5 июля 2011 г.). Новосибирск, 2011. С. 204–205.
- Чижов Б.Е. Лес и нефть Ханты-Мансийского автономного округа. Тюмень, 1998. 144 с.
- Шепелева Л.Ф., Тарусина Е.А., Шепелев А.И., Фролов В.Н. Восстановление растительного покрова нефтезагрязненных земель Среднего Приобья после рекультивации // Вестн. Томск. гос. ун-та. 2007. № 299. С. 222–227.
- Шуйцев Ю.К. Деграция и восстановление растительных сообществ тайги в сфере влияния нефтедобычи // Добыча полезных ископаемых и геохимия природных экосистем. М., 1982. С. 70–81.
- Экология Ханты-Мансийского автономного округа / Под ред. В.В. Плотникова. Тюмень, 1997. 288 с.
- Флора Сибири / Под ред. Г.А. Пешковой и Л.И. Малышева. Новосибирск, 1990. Т. 3. 280 с.
- Ashworth S.M. Comparison between restored and reference sedge meadow wetlands in south-central Wisconsin // Wetlands. 1997. Vol. 17. P. 518–527.
- Crowe A.U., Plant A.L., Kermode A.R. Effects of an industrial effluent on plant colonization and on the germination and post-germinate growth of seeds of terrestrial and aquatic plant species // Environmental Pollution. 2002. Vol. 117. P. 179–189.
- Johnstone J.F., Kokelj S.V. Environmental conditions and vegetation recovery at abandoned drilling mud sumps in the Mackenzie Delta Region, Northwest Territories, Canada // Arctic. 2008. Vol. 61. N 2. P. 199–211.
- Kadlec R.H., Bevis F.B. Wastewater treatment at the Houghton Lake wetland: Vegetation response // Ecol. Eng. 2009. Vol. 35. P. 1312–1332.
- Koyama A., Tsuyuzaki S. Mechanism of facilitation by sedge and cotton-grass tussocks on seedling establishment in a post-mined peatland // Plant Ecol. 2012. Vol. 213. P. 1729–1737.
- Lavoie C., Marcoux K., Saint-Louis A., Price J.S. The dynamics of a cotton-grass (*Eriophorum vaginatum* L.) cover expansion in a vacuum-mined peatland, Southern Quebec, Canada // Wetlands. 2005. Vol. 25. P. 64–75.
- Leck M.A., Schütz W. Regeneration of Cyperaceae, with particular reference to seed ecology and seed banks // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. 2005. Vol. 7. P. 95–133.
- Lishawa S.C., Albert D.A., Tuchman N.C. Water level decline promotes *Typha x glauca* establishment and vegetation change in Great Lakes coastal wetlands // Wetlands. 2010. Vol. 30. P. 1085–1096.
- Mitchell M.E., Lishawa S.C., Geddes P. et al. Time-dependent impacts of cattail invasion in a Great Lakes coastal wetland complex // Wetlands. 2011. Vol. 31. P. 1143–1149.
- Mollard F.P.O., Roy M.-C., Frederick K., Foote L. Growth of the dominant macrophyte *Carex aquatilis* is inhibited in oil sands

- affected wetlands in Northern Alberta, Canada // *Ecol. Eng.* 2012. Vol. 38. P. 11–19.
- Parry L.G., Galatowitsch S.M. The influence of light availability on competition between *Phalaris arundinacea* and a native wetland sedge // *Plant Ecol.* 2004. Vol. 170. P. 73–81.
- Pouline M., Fontaine N., Rochefort L. Restoration of pool margin communities in cutover peatlands // *Aquatic Botany.* 2011. Vol. 94. P. 107–111.
- Raab D., Bayley S.E. A *Carex* species-dominated marsh community represents the best short-term target for reclaiming wet meadow habitat following oil sands mining in Alberta, Canada // *Ecol. Eng.* 2013. Vol. 54. P. 97–106.
- Rezanezhad F., Andersen R., Pouliot R. et al. How fen vegetation structure affects the transport of oil sands process-affected waters // *Wetlands.* 2012. Vol. 32. P. 557–570.
- Sottocornola M., Boudreau S., Rochefort L. Peat bog restoration: effect of phosphorous on plant re-establishment // *Ecol. Eng.* 2007. Vol. 31. P. 29–40.
- Schütz W., Rave G. The effect of cold stratification and light on the seed germination of temperate sedges (*Carex*) from various habitats and implications for regenerative strategies // *Plant Ecology.* 1999. Vol. 144. P. 215–230.
- Trinder C.J., Artz R.R.E., Johnson D. Contribution of plant photosynthate to soil respiration and dissolved organic carbon in a naturally recolonising cutover peatland // *Soil Biol. Biochem.* 2008. Vol. 40. P. 1622–1628.
- Trites M., Bayley S.E. Vegetation communities continental boreal wetlands along a salinity gradient: Implications for oil sands mining reclamation // *Aquatic Botany.* 2009. Vol. 91. P. 27–39.
- van der Valk A.G., Bremholm T.L., Gordon E. The restoration of sedge meadows: seed viability, seed germination requirements and seedling growth of *Carex* species // *Wetlands.* 1999. Vol. 19. P. 756–764.
- Vinichuk M., Johanson K.J., Rydin H., Rosen K. The distribution of ¹³⁷Cs, K, Rb and Cs in plants in a Sphagnum dominated peatland in eastern central Sweden // *J. Environmental Radioactivity.* 2010. Vol. 101. P. 170–176.
- Wilcox D.A., Apfelbaum S.I., Hiebert R. Cattail invasion of sedge meadows following hydrologic disturbance in the cowls bog wetland complex, Indiana Dunes National Lakeshore // *Wetlands.* 1985. Vol. 4. P. 115–127.
- Woo I., Zedler J.B. Can nutrients alone shift a sedge meadow towards dominance by the invasive *Typha × glauca*? // *Wetlands.* 2002. Vol. 22. P. 509–521.

Поступила в редакцию 30.07.13

ECOLOGY OF *CYPERACEAE*-SPECIES IN DISTURBED HABITATS OF OILFIELDS IN THE MIDDLE PRE-OB REGION (WEST SIBERIA)

E.A. Shishkonakova, N.A. Avetov, Yu.E. Alexseev, N.K. Shvedchikova

Ecology of 38 *Cyperaceae*-species in the disturbed areas of oilfields in the Middle Pre-Ob Region, West Siberia, is considered. A specific response of each *Cyperaceae*-species to various vegetation damages caused by oil and chloride pollution, eutrophication, impounding and construction of roads, banks and drilling mud sumps is determined. A set of species having high ability for local invasion is revealed. The obtained data are evidence of potential possibility of *Cyperaceae*-species to extend their ecological amplitude.

Key words: Ecology of *Cyperaceae*-species, disturbed habitats, oilfields.

Сведения об авторах: Шижконокова Екатерина Анатольевна – ст. науч. сотр. Почвенного института им. В.В. Докучаева, канд. геогр. наук (3005k@mail.ru); Аветов Николай Андреевич – ст. науч. сотр. факультета почвоведения МГУ, канд. биол. наук (awetowna@mail.ru); Алексеев Юрий Евгеньевич – доцент биологического факультета МГУ, канд. биол. наук; Шведчикова Наталья Константиновна – науч. сотр. биологического факультета МГУ, канд. биол. наук (тел. 495 939 5021).

УДК 630*581 524 34

ПЛОДОНОШЕНИЕ БРУСНИКИ В ЗАГРЯЗНЕННЫХ НЕФТЮ СОСНЯКАХ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

М.Н. Казанцева

Приведены материалы по учету плодоношения брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea* L.) на участках старого нефтяного загрязнения в средней тайге Западно-Сибирской равнины. Показано снижение общего обилия ягодников, средней массы плода и биологической урожайности брусники в зависимости от уровня остаточного загрязнения нефтью и особенностей биотопа.

Ключевые слова: Западная Сибирь, нефтяное загрязнение, брусника обыкновенная, проективное покрытие, плодоношение, масса плода, урожайность.

Брусника обыкновенная (*Vaccinium vitis-idaea* L.) широко распространенный в таежной зоне России ягодный кустарничек из семейства вересковых (Ericaceae), имеющий важное пищевое, лекарственное и кормовое значение. Брусника отличается широкой экологической амплитудой, встречается в хвойных и лиственных лесах разных типов, а также на верховых болотах. Урожайность ягод брусники колеблется по годам и по типам угодий. В лесах Западной Сибири ее наибольшая урожайность отмечается в подзоне средней тайги, где в благоприятные годы в брусничных типах леса она может достигать 1500 кг/га (Егошина и др., 2003).

Хозяйственное использование дикорастущих ягодных растений на севере Западной Сибири до начала активного промышленного освоения региона осложнялось труднодоступностью угодий. С развитием нефтегазового комплекса, и появлением разветвленной дорожной сети, доступность ягодников значительно увеличилась. Однако освоение месторождений нефти и газа сопровождается увеличением техногенной нагрузки на природные экосистемы, которая зачастую приводит к снижению ресурсной значимости угодий, к их деградации и даже полному уничтожению. Существенное негативное влияние на растительный покров в целом и на состояние ягодников в частности оказывают химические загрязнения (нефтяные, нефте-шламовые, солевые), а также подтопление и затопление территории при нарушении гидрологического режима, минерализация почвенного покрова при строительных работах, пожары, вырубki и т.д. (Васильев, 1998; Чижов, 1998; Казанцева и др., 2002; и др.). Только по официальным данным в результате аварий на нефтепроводах и других объектах нефтедобычи в окружающую среду ежегодно попадают тысячи тонн нефти и нефтепродуктов. Общая площадь

загрязнения исчисляется сотнями тысяч гектаров. На загрязненных участках происходит гибель древостоя и травянистой растительности.

Однако вопреки широко распространенному мнению действие нефти на таежные биоценозы не всегда носит фатальный характер; нередко можно наблюдать частичное сохранение и даже плодоношение отдельных видов растений на загрязненных нефтью участках. Степень сохранности растительного покрова зависит от количества вылитой нефти, давности разлива и особенностей биотопа. Нами отмечалось наличие фрагментов живого напочвенного покрова на вершинах микроповышений (кочки, пни, валож) даже при сильной степени загрязнения, при содержании нефти в лесной подстилке выше 40 весовых процентов. В настоящей статье рассмотрено влияние нефтяного загрязнения на состояние и показатели продуктивности брусники обыкновенной в сосновых лесах средней тайги Западной Сибири.

Работы проводились в Ханты-Мансийском автономном округе, на трех участках; один из них (сосняк зеленомошно-брусничный) расположен на территории Кальчинского месторождения нефти, два других (сосняки кустарничково-зеленомошный и сфагоново-кустарничковый) – на территории Талинского месторождения. На каждом из участков были заложены серии пробных площадей (ПП) размером 25×25 м с разными вариациями сроков и степени загрязнения. На прилегающей чистой территории располагались контрольные площади (К). Оценка состояния живого напочвенного покрова и учет плодоношения брусники проводили на учетных площадках размером 1×1 м, закладываемых в количестве 25 шт. по пяти параллельным трансектам, пересекающим пробную площадь. В общей сложности было заложено 10 пробных площадей и 250 учетных

площадок (175 опытных и 75 контрольных). На каждой учетной площадке оценивали общее проективное покрытие живым напочвенным покровом, долю в покрове брусники и среднюю высоту ее растений. Для оценки плодоношения проводили подсчет ягод брусники и их сбор для последующего определения весовых характеристик. Массу ягод определяли на аналитических весах при камеральной обработке материала.

Содержание остаточной нефти в лесной подстилке на большей части опытных участков по существующей классификации (Гашев и др., 1992) соответствует слабому уровню загрязнения (до 10 вес.%), за исключением ПП № 1(3), где интенсивность загрязнения средняя (10–40%) (табл. 1).

Загрязнение на всех участках оценивается как старое (давность более 5 лет). За время, прошедшее с момента разлива, произошло снижение общего уровня загрязнения за счет естественных процессов трансформации нефти. Как правило, в условиях средней тайги к концу четвертого года после попадания

нефти на дневную поверхность полностью заканчивается деградация нормальных алканов – наиболее легкой и токсичной фракции нефти, в результате чего активизируются возобновительные процессы в загрязненном биоценозе. Данные по плодоношению брусники на старых разливах имеют важное практическое значение для оценки шансов на восстановление этого ценного ресурсного вида после периода острого токсического действия нефти.

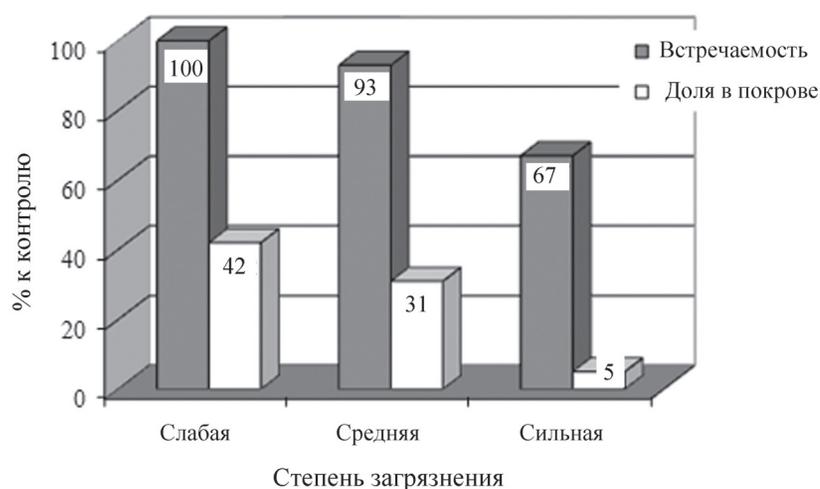
Инвентаризация нефтяных разливов, проведенная нами ранее на месторождениях Среднего Приобья (Бобов и др., 1998), показала, что на многих из них брусника присутствует в составе сохранившегося напочвенного покрова. При слабом загрязнении она частично сохраняется на всех участках, где произрастала изначально (рисунок). Сильная степень загрязнения приводит к массовой гибели растений на большей части разлива, но единичные экземпляры и куртинки брусники иногда сохраняются по приствольным повышениям, а также на свободной от нефти поверхности замшелых пней и валежных дере-

Таблица 1

Характеристика пробных площадей

Номер ПП	Характеристика нефтяного загрязнения			Проективное покрытие живым напочвенным покровом, %		Высота растений брусники, см
	давность загрязнения, лет	содержание нефти в лесной подстилке		общее	в том числе брусничником	
		г/кг	%			
Сосняк зеленомошно-брусничный						
1(К)	–	–		82,6±1,54	24,2±2,91	15,65±0,29
1(1)	7	32,0	3,2	48,8±5,41***	13,8±3,06**	10,26±0,92***
1(2)	5	55,0	5,5	31,3±4,63***	4,4±1,54***	9,38±0,71***
1(3)	5	337,0	33,7	27,3±5,95***	1,4±0,74***	8,13±2,13***
Сосняк кустарничково-зеленомошный						
2(К)	–	–		80,2±2,31	11,2±0,78	16,60±0,29
2(1)	9	2,1	0,2	49,4±4,70***	5,6±0,86***	10,78±1,16***
2(2)	9	31,2	3,1	39,8±2,90***	4,6±0,54***	9,50±1,29***
Сосняк сфагново-кустарничковый						
3(К)	–	–		65,5±2,22	3,4±0,98	12,6±0,98
3(1)	8	3,7	0,4	46,7±4,41***	2,4±1,11	8,92±1,01**
3(2)	9	22,2	2,2	37,2±3,11***	1,2±0,90	8,02±1,11**

Примечание. Различия с контролем достоверны: ** при $P < 0,01$; *** - при $P < 0,001$.



Встречаемость брусники и ее относительная доля в живом напочвенном покрове нефтезагрязненных участков при разной степени загрязнения

вьев. Вересковые кустарнички наряду с лесным двудольным разнотравьем относятся к группе наиболее уязвимых к нефтяному воздействию растений таежных фитоценозов (Казанцева, 2011). Доля брусники в составе сохранившегося покрова снижается по сравнению с контролем даже при слабом загрязнении более чем в 2 раза, а при сильном в 20 раз. Это происходит на фоне относительного возрастания обилия более устойчивых к нефти видов растений (злаки, осоки, мхи, хвощи).

На всех загрязненных участках, рассматриваемых в настоящей работе, общее проективное покрытие живым напочвенным покровом и обилие брусники значительно ниже, чем на фоновой территории (табл. 1). Очевидно, это является следствием высокого первоначального уровня загрязнения. Как и следует ожидать, наиболее существенное снижение проективного покрытия брусники (более чем в 17 раз) наблюдается на ПП № 1(3), где концентрация остаточной нефти в лесной подстилке до сих пор остается высокой. Но и на участках со слабым загрязнением во всех сериях опыта степень сохранности живого напочвенного покрова в целом и конкретно брусничника имеет отчетливую обратную зависимость от концентрации нефти в лесной подстилке.

Общая высота сохранившихся растений брусники на всех опытных участках достоверно ниже, чем в контроле. Отчасти это связано с замедлением процессов роста поврежденных нефтью экземпляров, а отчасти с относительным увеличением количества молодых побегов и парциальных кустов брусники, которые отрастают от корневищ растений с погибшей надземной частью. Восстановление брусничника на загрязненных участках происходит в основном за

счет отрастания от сохранившихся корневищ, а не за счет семенного возобновления (Захаров и др., 2008).

Плодоношение брусники было отмечено на всех пробных площадях за исключением ПП № 1(3). Данные по учету урожайности приведены в табл. 2.

На нарушенных участках показатели плодоношения ягодника существенно ниже контрольных значений. Распределение плодоносящих растений по загрязненной территории, как и числа ягод на отдельных кустах, крайне неравномерно, что определяет высокие значения коэффициента вариации при расчете среднего числа плодов на учетную площадку. Наблюдаемые различия по средней массе плода помимо нефтяного загрязнения определяются также и типом лесорастительных условий. Различия между контрольными участками по этому показателю являются статистически достоверными. Но в целом средняя масса плода на всех пробных площадях укладывается в диапазон изменчивости, характерный для ягод брусники в естественных сообществах района исследований (Казанцева, 2005).

Общее снижение биологической и хозяйственной урожайности ягодников при нефтяном загрязнении в разных типах леса различно. При близких уровнях загрязнения (в диапазоне концентраций нефти от 2,2 до 3,2 г/кг) наибольший отрицательный эффект наблюдается в сосняке зеленомошно-брусничном, где потери биологического урожая составляют 145,4 кг/га. В сосняке ягодниково-зеленомошном и сфагново-кустарничковом эти показатели равны соответственно 21,5 и 15,8 кг/га. Хозяйственный урожай ягод брусники на всех загрязненных участках оценивается, как очень низкий. Тем не менее наличие здесь плодоносящих растений внушает определенный оптимизм,

Т а б л и ц а 2

Показатели урожайности брусники на пробных площадях

Номер ПП	Среднее количество плодов, шт./уч. пл		Средняя масса одного плода, гр.		Урожайность, кг/ га	
	X±m	CV	X±m	CV	биологическая	хозяйственная
Сосняк зеленомошно-брусничный						
1 (К)	70,2±4,54	14,5	0,28±0,01	32,7	196,6	19,7
1 (1)	25,6±2,45***	21,3	0,20±0,02***	51,6	51,2	5,1
1 (2)	7,4±4,66***	130,6	0,19±0,02***	95,2	7,4	0,7
Сосняк ягодниково-зеленомошный						
2 (К)	9,8±0,21	99,7	0,33±0,01	13,7	32,3	3,2
2 (1)	6,1±0,30***	106,1	0,27±0,02*	9,3	16,5	1,7
2 (2)	5,1±0,11***	111,4	0,21±0,01***	10,9	10,7	1,1
Сосняк сфагново-кустарничковый						
3 (К)	8,3±0,23	89,1	0,26±0,02	9,8	21,6	2,2
3 (1)	6,2±0,22***	80,3	0,18±0,02**	7,8	11,2	1,1
3 (2)	4,8±0,30***	108,3	0,12±0,02***	6,4	5,8	0,6

П р и м е ч а н и е. Различия с контролем достоверны: *при $P < 0,05$; **при $P < 0,01$; *** $P < 0,001$.
Хозяйственная урожайность рассчитана по (Загребев и др., 1992).

так как свидетельствует о потенциальной способности брусники сохранять жизнеспособность и со временем восстанавливать свою продуктивность.

При оценке ресурсного значения ягодников на загрязненных территориях весьма важным представляется учет способности растений извлекать из почвы и накапливать в своих телах загрязняющие вещества. Исследования М.А. Цулаия (2012), проведенные в нефтедобывающих районах Ханты-Мансийского автономного округа, показали, что растения способны накапливают нефть и, что особенно опасно, мутагенные и канцерогенные ароматические углеводороды даже при невысоком уровне загрязнения почвы. Пороговая концентрация нефти по транслокации, которая характеризует переход загрязнителя из почвы в надземные части, для дикорастущих растений составляет 1,5 г/кг. В работе других авторов (Отчет по НИР..., 2011) показано, что в ягодах брусники, собранных в 200 м от обваловки нефтяного амбара, содержание ароматических углеводородов может достигать 701 мг/кг, что более чем

в 6,5 раз превышает фоновые показатели (110 мг/кг). Очевидно, что на самой загрязненной территории эти показатели будут еще выше. Таким образом, способность брусники накапливать в своих плодах нефтяные углеводороды является дополнительным фактором, снижающим хозяйственное значение ягодников как на загрязненных нефтью участках, так и на прилегающих к ним территориях.

Полученные данные позволяют заключить, что брусника в целом способна восстанавливаться и плодоносить после загрязнения биоценозов нефтью. Но процесс восстановления требует длительного времени, в течение которого ресурсный потенциал нарушенных территорий остается существенно ниже первоначального. Снижение общего обилия ягодников, средней массы плода и биологической урожайности брусники зависит от уровня остаточного загрязнения нефтью и особенностей биотопа. Хозяйственное значение брусничников снижается также в результате накопления в ее плодах нефтяных углеводородов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бобов В.И., Гашев С.Н., Казанцева М.Н., Пауничев Е.А. Опыт наземного обследования и паспортизации нефтезагрязненных земель // Леса и лесное хозяйство Западной Сибири. 1988. Вып. 6. С. 172–178.
- Васильев С.А. Воздействие нефтегазодобывающей промышленности на лесные и болотные экосистемы. Новосибирск, 1998. 136 с.

- Гашев С.Н., Казанцева М.Н., Соромотин А.В. Методика оценки фитопригодности нефтезагрязненных территорий (с рекомендациями к рекультивационным работам). Тюмень, 1992. 13 с.
- Егошина Т.Л., Дубинина Н.Г., Казанцева М.Н., Скопин А.Е., Чесноков А.Д. Недревесные растительные ресурсы Томской и Тюменской областей // Современное состояние недревесных растительных ресурсов России. Киров, 2003. С. 75–88.
- Загреев В.В., Сухих В.И., Швиденко А.З., Гусев Н.Н., Мошкалев А.Г. Общесоюзные нормативы таксации лесов: Справочник. М, 1992. 495 с.
- Захаров А.И., Войниленко А.Ю., Талипова Е.В., Черкашина М.В. Деградация и демутация лесных фитоценозов после загрязнения товарной нефтью // Леса и лесное хозяйство Западной Сибири. 2008. Вып. 8. С. 229–235.
- Казанцева М.Н., Гашев С.Н., Казанцев А.П. Влияние нефтедобывающей промышленности на состояние и продуктивность *Oxycoccus palustris* Pers. верховых болот Среднего Приобья // Растительные ресурсы. Т. 38. Вып. 1. 2002. С. 44–48.
- Казанцева М.Н. Продуктивность ягодников в зеленомошных лесах восточной части Сибирских Увалов // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2005. № 6. С. 138–141.
- Казанцева М.Н. Влияние нефтедобычи на живой напочвенный покров таежных лесов Западной Сибири // Сибирский экологический журнал. 2011. № 6. С. 789–796.
- Отчет по НИР «Разработка и апробация нормативов ПДУ нефти в почвах с органоминеральным и минеральным основанием для территории ХМАО». Тюмень, 2011. 280 с.
- Цулаева А.М. Функционально-морфологические изменения высших растений при действии нефтяного, солевого и нефте-солевого загрязнения почв. Автореф. дис...канд. биол. наук. Тюмень, 2012. 18 с.
- Чижев Б.Е. Лес и нефть Ханты-Мансийского АО. Тюмень, 1998. 144 с.

Поступила в редакцию 25.08.13

FRUCTIFICATION OF COWBERRY IN THE PINE FORESTS OF THE AVERAGE TAIGA OF WESTERN SIBERIA POLLUTED BY OIL

M.N. Kazantseva

This paper presented material about fruiting Cowberry (*Vaccinium vitis-idaea* L.) on the sites of the old oil pollution in the middle taiga of the West Siberian Plain. Decrease in the general abundance of berrys, average weight of a fruit and biological productivity of cowberry depending on level of residual pollution by oil and features of a biotope is shown.

Keywords: Western Siberia, oil pollution, cranberry, projective cover, fruiting, fruit weight, yield.

Сведения об авторе: Казанцева Мария Николаевна – вед. науч. сотр. Института проблем освоения Севера СО РАН, канд. биол. наук (MNKazantseva@yandex.ru).

ХРОНИКА CHRONICLE

УДК 061.3 (100):58

УСПЕХИ В ИЗУЧЕНИИ ФЛОРЫ ЮГО-ВОСТОЧНОЙ АЗИИ: IX МЕЖДУНАРОДНЫЙ СИМПОЗИУМ «FLORA MALESIANA»

И.А. Савинов

Представлен материал о IX Международном симпозиуме по «Флоре Малазии» (27–31 августа 2013 г., Богор, Индонезия). Симпозиум подвел итоги многолетнего изучения флоры и растительности крупного биогеографического региона – Малазии.

Ключевые слова: симпозиум, ботанические экскурсии, Богорский ботанический сад, гербарий, флора, растительность, Юго-Восточная Азия, Малазия, Индонезия, остров Ява.

С 27 по 31 августа 2013 г. в г. Богор, республика Индонезия, на базе IPB International Convention Center, проходила работа очередного, IX Международного симпозиума по проекту «Flora Malesiana». Около 425 участников из 32 стран мира обсуждали итоги, перспективы и текущие проблемы в изучении флоры и растительности флористически богатейшего региона Земли – Малазии. Работа проходила под лозунгом «Contribution of Flora Malesiana to the welfare of people in Asia», т.е. «вклад международного проекта по изучению флоры Малазии в благосостояние людей в Азии». Малазия – это крупный биогеографический регион, преимущественно островной, простирающийся от полуострова Малакка до Австралии, и включающий Малайский и Филиппинский архипелаги, о. Новая Гвинея и прилегающие более мелкие острова. Строго говоря, восточные и северо-восточные границы региона не были определены классиками (Miquel, Zollinger, van Steenis). Сейчас биогеографы выделяют здесь 3 или 4 области: Сунда шельф, Уоллесия (с/без Филиппин), Сахул шельф. Научный интерес к региону объединяет представителей Таиланда, Малайзии, Сингапура, Индонезии, Филиппин, Брунея, Восточного Тимора, Папуа Новой Гвинеи, а также сопредельных государств (Китая, Тайваня, Японии и Австралии).

Пленарная сессия открылась приветствием председателя Оргкомитета симпозиума **Dr Joeni S. Rahajoe** – известного ботаника из Биологического исследовательского центра LIPI (Индонезия), профессора **Dr Dedy Darnaedi** – председателя «Flora Malesiana Foundation» (Herbarium Bogoriense, Индонезия) и представителей администрации LIPI

(Indonesian Institute of Sciences) **Prof. Dr Lukman Hakim** и **Dr Siti Nuramaliati Prijono**. После групповой фотографии участники симпозиума прослушали интересную ключевую лекцию **Prof. Emil Salim** (Universitas Indonesia) «Flora Malesiana and sustainable development».

В последующем работа симпозиума проходила по тематическим сессиям: Arecaceae, Begoniaceae, Gesneriaceae, Zingiberaceae, Lauraceae, Orchidaceae, Pandanaceae, Pteridophyte, Fungi, Bryophyta, «Таксономия и систематика», «Филогенетика», «Информация по биоразнообразию», «Биогеография», «Экология», «Локальные флоры», «Флора Новой Гвинеи», «Охрана растений», «Этноботаника», «Общие вопросы». Каждый рабочий день симпозиума начинался с пленарной лекции: современные подходы в обучении таксономии растений (**Mien A. Rifai**, LIPI, Indonesia), биогеография Малазии (**Peter C. van Welzen**, Leiden, Netherlands), будущее «Флор»: от дихотомических ключей к геномам – следующее поколение (**W. John Kress**, Washington, USA). Было заявлено также более 100 постерных докладов. От России в работе симпозиума приняли участие пять человек: **А.В. Бобров**, **А.И. Константинова** (МГУ), **М.С. Романов** (ГБС РАН), **Н.М. Державина** (Орловский государственный университет), **И.А. Савинов** (МГУПП). Они познакомили своих коллег с результатами изучения семейств Araliaceae, Myristicaceae, Celastraceae и папоротников. А.И. Константинова рассказала об анатомии плода рода *Osmoxylon* Miq. (Araliaceae) в связи с его систематическим положением; А.В. Бобров и М.С. Романов сделали обзор структуры плодов Myristicaceae; постер Н.М. Державиной

был посвящен адаптациям папоротников к эпилитной модели жизни; И.А. Савинов представил материал по критической ревизии азиатского рода *Glyptopetalum* Thwaites (Celastraceae).

На третий день работы симпозиума были организованы однодневные экскурсии по Богорскому ботаническому саду, посещение национального парка Mt. Gede-Mt. Pangrango, ботанического сада Cibodas, а также Herbarium Bogoriense – крупной коллекции растений ЮВА. Богорский ботанический сад – старейший и крупнейший по объему коллекций в мире (87 га, 3559 видов из 1299 родов и 202 семейств растений). Он был основан еще в начале XIX века, и на начальном этапе его деятельность была связана с именем голландского ботаника немецкого происхождения профессором С.Г.С. Reinwardt (1773–1854). Сад устроен по систематическому принципу и обладает крупными коллекциями Pandanaceae, бамбуков, пальм. Национальный парк Mt. Gede-Mt. Pangrango обладает хорошо сохранившимися влажными горными тропическими лесами.

Участники симпозиума смогли убедиться, насколько индонезийские власти уделяют внимания развитию ботанических садов: за последние годы созданы 21 ботанический сад в 17 провинциях. Нам была предоставлена возможность посетить также Этноботанический музей г. Богор, где представлена информация о широком использовании видов местной флоры населением индонезийских островов.

После симпозиума были организованы две экскурсии продолжительностью четыре дня каждая: на о. Бали и в национальный парк Mt. Halimun-Salak с неплохими участками влажных горных тропических лесов, где можно познакомиться со многими характерными видами горной флоры Явы. В последней экс-

курсии принял участие **И.А. Савинов**. Горные тропические леса западной Явы – сосредоточение многих интересных видов флоры, представление о которых можно получить по классическим работам профессора А.Н. Краснова, посетившего Яву в конце XIX в., а также по сводке С.Г.С. van Steenis «The mountain flora of Java» (1972). В качестве примера можно привести *Altingia excelsa* Noronha, *Albizia lophantha* (Willd.) Benth., *Podocarpus neriifolius* D. Don, *Daphniphyllum glaucescens* Bl., *Perrottetia alpestris* (Bl.) Loes., *Magnolia montana* (Bl.) Figlar, *Schefflera rugosa* (Bl.) Harms, *Sterculia* sp., *Begonia* sp., *Aeschynanthus* sp., *Strobilanthes* sp., *Impatiens platypetala* Lindl., *Dipteris conjugata* Reinw., *Vaccinium korthalsii* Miq., *Arisaema filiforme* Bl., *Viola pilosa* Bl., *Nepenthes gymnamphora* Reinw. ex Nees, *Lycopodium* sp., *Selaginella* sp., много видов Fagaceae, Vitaceae, Rubiaceae, Melastomataceae, Orchidaceae (наземных и эпифитных).

В последний день пребывания в Cibinong Center LIPI, Herbarium Bogoriense (BO) автор этих строк имел возможность проработать гербарный материал по семейству Celastraceae. Это старейший в мире гербарий, в октябре 2006 г. переехавший в новое просторное здание на территории научного центра LIPI, включает более 1,5 млн образцов.

Информация о симпозиуме размещена на официальном сайте LIPI (<http://www.lipi.go.id>) и сайте (<http://www.fm9.biologi.lipi.go.id>).

Участие автора в работе IXth Flora Malesiana Symposium стало возможным благодаря поддержке РФФИ (грант № 12-04-31407-мол_а). Хочется также поблагодарить индонезийских коллег, превосходных флористов-гидов **Harry Wiriadinata**, **Deden Girmansyah** и **Ismail Rahman**, познакомивших нас с богатейшей горной флорой западной Явы.

Поступила в редакцию 22.09.13

SUCCESSES IN STUDY OF FLORA OF THE SOUTHEASTERN ASIA: IX INTERNATIONAL FLORA MALESIANA SYMPOSIUM

I.A. Savinov

Materials on 9th Flora Malesiana Symposium (27–31 August 2013, Bogor, Indonesia) are presented. The Symposium has sum up of many-years studies of flora and vegetation of the big biogeographic region – Malesia.

Key words: symposium, botanical excursions, Bogor botanic garden, herbarium, flora, vegetation, Southeastern Asia, Malesia, Indonesia, Java island.

Сведения об авторе: Савинов Иван Алексеевич – доцент Московского государственного университета пищевых производств, канд. биол. наук (savinovia@mail.ru).

Biological series
Volume 119. Part 4
2014

C O N T E N T S

<i>Chikurova E.A.</i> Extinct insular populations of feral cattle	3
<i>Gashev S.N., Sazonova N.F.</i> Buffer Capacity of Communities of Animals, as Indicator of their Resistant Stability	12
<i>Bondarenko D.A., Ergashev U.H., Najmudinov T.A.</i> Results of the Estimate of the Central Asian Tortoise <i>Agrionemys horsfieldii</i> (Gray, 1844) Populations, in Southern Tajikistan	19
<i>Benediktov A.A., Mikhailenko A.P.</i> Sound and Vibrational Signalization of the Grasshopper's Males <i>Chorthippus macrocerus purpuratus</i> (Vorontsovsky, 1928) (Orthoptera, Acrididae, Gomphocerinae) ...	30
<i>Toskina I.N.</i> New and Rare Species of Wood-Borer Beetles (Coleoptera: Ptinidae: Ernobiinae, Xyletininae) from Udmurtia	37
<i>Pchelkin A.V., Pchelkina T.A.</i> Cryopreservation – a Promising Method for the Conservation of Biodiversity of Lichens for Transplantation	43
<i>Egorov A.V., Onipchenko V.G.</i> Species Distribution Along 3 Orographic Gradients in the Teberda Reserve	49
<i>Scientific communications</i>	
<i>Tsurikov M.N.</i> Some Peculiarities of the Imago Coleoptera (Insecta) Seasonal Dynamics in the Nature Reserve Galychya Gora	65
<i>Shishkonakova E.A., Avetov N.A., Alexseev Yu.E., Shvedchikova N.K.</i> Ecology of Cyperaceae-species in Disturbed Habitats of Oilfields in the Middle Pre-Ob Region (West Siberia)	70
<i>Kazantseva M.N.</i> Fructification of Cowberry in the Pine Forests of the Average Taiga of Western Siberia Polluted by Oil	81
<i>Chronicle</i>	
<i>Savinov I.A.</i> Successes In Study of Flora of the Southeastern Asia: IXth International Flora Malesiana Symposium	86