

БЮЛЛЕТЕНЬ  
МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА  
ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

Основан в 1829 году

ОТДЕЛ БИОЛОГИЧЕСКИЙ

Том 120, вып. 1 2015 Январь – Февраль

Выходит 6 раз в год

---

---

BULLETIN  
OF MOSCOW SOCIETY  
OF NATURALISTS

Published since 1829

BIOLOGICAL SERIES

Volume 120, part 1 2015 January – February

There are six issues a year

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Соловьев А.Н.</i> Вековая динамика сроков сезонных миграций птиц в средних широтах Европейского Востока .....	3
<i>Алексеев В.Н.</i> Сезонная изменчивость содержания гастролитов в желудках рябчиков на Южном Урале .....	18
<i>Трошкова И.Ю., Трошков Н.Ю., Никитский Н.Б.</i> Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) лесов приокской террасы в Серпуховском районе Московской области .....	26
<i>Тоскина И.Н.</i> Два новых вида жуков-точильщиков из Средней Азии (Coleoptera, Ptinidae) .....	35
<i>Барина С.С., Бобоев М.Т.</i> Критический подход к флористическому анализу у пресноводных водорослей на примере флоры Южно-Таджикской депрессии .....	40
<i>Соколов А.С., Соколова Л.А.</i> О ковылях Тамбовской области: история исследования, распространение, встречаемость .....	49
<i>Корзников К.А.</i> Растительные сообщества грязевого вулкана Магунтан (о. Сахалин) .....	61
<i>Леднёв С.А.</i> Биоморфология и сезонное развитие <i>Nymphoides peltata</i> (Gmel.) O. Kuntze .....	69
<i>Научные сообщения</i>	
<i>Пестов С.В., Юферев Г.И.</i> К фауне мух-жужжал (Diptera, Bombyliidae) Республики Коми и Кировской области .....	76
<i>Широкова Н. Г.</i> Исследование мужской генеративной сферы у <i>Spiraea salicifolia</i> L. (Spiraeoideae; Rosaceae) в связи с возможными проявлениями полового полиморфизма .....	80

УДК 598.2:591.543.4

## ВЕКОВАЯ ДИНАМИКА СРОКОВ СЕЗОННЫХ МИГРАЦИЙ ПТИЦ В СРЕДНИХ ШИРОТАХ ЕВРОПЕЙСКОГО ВОСТОКА

*А.Н. Соловьев*

В течение XX столетия средние даты прилета птиц синхронно изменялись по климатическим фазам от +5 до –9 сут, а в целом за столетие сместились к более ранним значениям от –1 до –14 сут. Вариабельность средних дат прилета ближних и дальних мигрантов имеет близкие значения максимальной величины отрицательного тренда (–14 дней у грача и –13 дней у коростеля) и стандартного отклонения от средней ( $\sigma$ ):  $\pm 4,8$ – $7,7$  у 11 видов ближних и  $\pm 4,8$ – $8,2$  у 8 видов дальних мигрантов. К началу XXI в. отрицательный тренд средних дат прилета у некоторых видов превысил величину стандартного отклонения.

**Ключевые слова:** птицы, сезонные миграции, Европейский Восток.

Под миграциями птиц понимаются регулярные, ежегодные перелеты всей или части популяции из гнездового ареала в места зимовки (Salevski, Bruderer, 2007; Newton, 2008). В отличие от внутрисезонных перемещений, обусловленных физиологическими потребностями особи на разных стадиях онтогенетического цикла, межсезонные миграции – реализуемая на популяционно-эволюционном уровне экологическая преадаптация к периодическим сменам условий среды, обеспечивающая виду возможность гнездиться на территориях, не пригодных для круглогодичного пребывания. Классические представления о двухразовой миграционной активности в годовом жизненном цикле птиц современные авторы подвергают некоторой корректировке, обращая внимание на относительность названий миграций – «осенняя» и «весенняя» в отношении трансэкваториальных мигрантов. Учитываются перемещения взрослых птиц (по окончании половой активности) и молодых (с переходом к самостоятельной жизни), при этом в годовом биоцикле выделяются следующие формы активизации мобильности: расселение молодняка, перелет, кочевка, блуждание (Носков, Рымкевич, 2008). Однако миграция (перелет) и кочевки (блуждание, расселение молодняка) различны в принципе, что совершенно очевидно, если различать цикл жизнедеятельности как онтогенетическое понятие организменного уровня, отражающее физиологическое состояние особи, и период жизнедеятельности как фенологическое понятие популяционного уровня организации. Принципиально разные формы миграционной активности можно дифференцировать соответствующими определениями, различая внутрисезонные перемещения (после-

гнездовая дисперсия молодых, послебрачные и послелиночные кочевки взрослых) и межсезонные миграции (на зимовку и обратно на размножение). Внутрисезонные кочевки птицы осуществляют в зимнем и летнем нейтральном состоянии, перемещаясь блуждающе в поисках кормовых ресурсов, от обеспеченности которыми зависит их дальность, а межсезонные перелеты они осуществляют в особом физиологическом (миграционном) состоянии (Дольник, 1975), летят целенаправленно к местам зимовки, останавливаясь лишь для кратковременного отдыха. Название «межсезонные миграции» представляется более адекватным как во временном аспекте (между летом и зимой), так и в пространственном – между северным и южным полушариями. По полноте участия птиц в межсезонных перемещениях из гнездовой части ареала в зимовочную различают настоящие перелетные и слабо или частично перелетные виды (Михеев, 1971), у которых наряду с мигрирующими существуют оседлые популяции или подвиды.

Адаптивность сезонных миграций проявляется в относительно стабильной последовательности сроков прилета разных видов на гнездование, так называемых фенологических волнах прилета (Промптов, 1941). На связь сроков весеннего прилета птиц с температурным фактором указывали еще исследователи конца XIX – начала XX вв. (Диксон, 1895; Кайгородов, 1911; Мензбир, 1934; Middendorff, 1855). Тем не менее появляются работы, где сроки весеннего прилета птиц ставятся в зависимость от протяженности миграционных путей и скорости полета (Фесенко, 2002), хотя еще Д.Н. Кайгородовым (1911) установлено, что весеннее продвижение птиц зависит от скорости поступательного движения весны.

Т а б л и ц а 1

## Регистрируемые миграционные признаки и продолжительность наблюдений

Виды	Наблюдаемый признак	Начало наблюдений
<b>П р и л е т</b>		
<b>Раннеприлетные</b>		
<i>Corvus frugilegus</i>	прилет первых	с 1894 г.
<i>Sturnus vulgaris</i>	первая песня	с 1895 г.
<b>Среднеприлетные</b>		
<i>Alauda arvensis</i>	первая песня	с 1895 г.
<i>Fringilla coelebs</i>	первая песня	с 1895 г.
<i>Anas platyrhynchos</i>	прилет первых	с 1898 г.
<i>Motacilla alba</i>	прилет первых	с 1898 г.
<i>Vanellus vanellus</i>	прилет первых	с 1977 г.
<i>Larus canus</i>	прилет первых	с 1903 г.
<i>Numenius arquata</i>	прилет первых	с 1911 г.
<i>Anser fabalis</i>	первая стая	с 1898 г.
<i>Grus grus</i>	первая стая	с 1898 г.
<b>Позднеприлетные</b>		
<i>Cuculus canorus</i>	первый крик	с 1901 г.
<i>Hirundo rustica</i>	прилет первых	с 1895 г.
<i>Delichon urbica</i>	прилет первых	с 1911 г.
<i>Riparia riparia</i>	прилет первых	с 1960 г.
<i>Luscinia luscinia</i>	первая песня	с 1895 г.
<i>Apus apus</i>	первый крик	с 1905 г.
<i>Oriolus oriolus</i>	первый крик	с 1924 г.
<i>Crex crex</i>	первый крик	с 1891 г.
<b>О т л е т</b>		
<b>Рано улетающие</b>		
<i>Apus apus</i>	массовый отлет	с 1930 г.
<b>Поздно улетающие</b>		
<i>Grus grus</i>	первая стая	с 1925 г.
	последняя стая	с 1937 г.
<i>Anser sp.sp.</i>	первая стая	с 1978 г.
<i>Corvus frugilegus</i>	отлет последних	с 1926 г.

С начавшимся в конце XX в. потеплением климата средние даты прилета многих видов птиц в средние широты Евразии и Северной Америки сме-

стились к более ранним значениям (Бобрецов и др., 2001; Пасхальный, 2002; Соловьев, 2005а; Соколов, Гордиенко, 2008; Ahas, 1999; Huin, Sparks, 2000; Sparks, Mason, 2001; Barrett, 2002; Cotton, 2003; Jonzén et al., 2006; и др.). Все чаще многие перелетные виды (главным образом зерноядные и со смешанным питанием) откочевывают южнее снеговой линии, скапливаясь в Нижнем Поволжье, Предкавказье, Крыму, на Кавказе, или остаются зимовать в более северных широтах (Соловьев, 2012). В большинстве работ изменение средних дат прилета птиц исследуется на относительно коротких рядах данных, в пределах одной или двух климатических фаз: 30 лет (Грищенко, 1998), 44 года (Соколов, 2006), и современное смещение дат весеннего прилета птиц воспринимается как нечто феноменальное. Смещение сроков прилета птиц, как правило, напрямую связывают с динамикой изменения температуры воздуха весной (Надточий, Чаплыгина, 2010; и др.) без учета других факторов.

В данной работе анализируются вековые ряды дат прилета и отлета птиц в один и тот же географический пункт с учетом фазовых изменений среднегодовой температуры воздуха и в зависимости от фенологических особенностей в целях выявления характера многолетней динамики и факторной обусловленности сроков межсезонных миграций перелетных видов на востоке Русской равнины.

### Материал и методика

В анализ включены даты весеннего прилета в г. Киров (Вятку) и осеннего отлета 19 видов птиц с 1890 по 2013 гг. по данным автора и материалам коллективных фенологических наблюдений, ведущихся в Кировской обл.<sup>1</sup> Даты прилета и отлета птиц фиксировались по миграционным признакам (табл. 1).

Проанализированы даты начала миграций 11 настоящих дальних и 8 слабоперелетных ближних европейских и транспалеарктических видов (табл. 1), а также не гнездящихся в регионе пролетных видов – гусей, из которых чаще наблюдаются белолобый *Anser albifrons* и гуменник *A. fabalis*, реже – серый *A. anser* и редко – пискулька *A. erythropus* (Сотников, 1999), летящие иногда смешанными стаями и не всегда идентифицируемые наблюдателями, поэтому расчеты проводились в целом по группе «гуси». Анализируемые виды включают 2 раннеприлетных, появляющихся в предзимье и первый период весны, 9 среднеприлетных (второй и третий периоды весны), 8 позднеприлетных (четвертый период весны). Сроки

<sup>1</sup>Фенологические наблюдения в Кировской области ведутся по единой программе на общественных началах с 1890 г., а с 1980 г. областную фенологическую сеть возглавляет автор (Соловьев, 2005б).

Т а б л и ц а 2

## Анализируемые климатические фазы (Соловьев, 2005а)

Период, годы	n, годы	Региональные тренды (Кировская обл.)		Среднегодовая температура воздуха (г. Киров)
		похолодания	потепления	
1890–1919	30	1883–1920	–	1,27
1920–1939	20	–	1920–1939	2,6
1940–1969	30	1941–1950	–	1,55
1970–1989	20	1963–1969	1970–1979	2,37
1990–2013	22	–	1980–2012	3,0

отлета анализировались по одному ранолетающему виду и трем позднолетающим (табл. 1). Динамику пролета определяли путем анализа дат прилета птиц в южные и северные пункты Кировской обл., расположенные друг от друга на расстоянии 570 км в меридиональном направлении, а также в пункты, расположенные на близких долготах (города Киров и Ульяновск), расстояние между которыми 450 км (Птицы города..., 2011). Средние даты прилета и отлета птиц выводились по фазам температурных трендов (периодам) – положительных (потепление) и отрицательных (похолодание), установленных автором с учетом глобальных тенденций и местных колебаний среднегодовой температуры воздуха, с выделением 1961–1990 гг. в качестве опорного периода, согласно рекомендациям Всемирной метеорологической организации (табл. 2).

В условиях умеренного климата средних широт сезонными температурными рамками служит переход среднесуточной температуры воздуха через 15°C (лето) и 0°C (зима). По устойчивым значениям среднесуточных температур 10, 5, –5°C выделяют внутрисезонные периоды. Относительно миграционных процессов автором выделено в качестве индикаторного явления появление кучевых облаков весной и их исчезновение осенью, свидетельствующее о смене режима атмосферных процессов. Как производные летнего режима атмосферной циркуляции, кучевые облака индицируют его начало и окончание, отражая относительное постоянство его продолжительности (204±7 дней, n = 10).

Даты прилета и отлета коррелировались с датами устойчивого перехода среднесуточной температуры воздуха через пороговые значения и с параметрами трофического и биотопического факторов в районе гнездования из числа тех, по которым накоплены продолжительные ряды фенологических данных. Тренды смещения сроков прилета птиц и корреляционные связи дат прилета и отлета с биотическими и абио-

тическими факторами определяли методом скользящего осреднения дат по десятилетиям, при котором устраняется часть колебаний динамического ряда и значения становятся более плавными по сравнению с фактическими уровнями. Обработку фенологических рядов осуществляли по специальной компьютерной программе («Fox Pro-2,6»), разработанной в оперативной системе управления базами данных в операционной системе MS DOS с вводом и выводом данных в календарных датах при их численной внутренней обработке.

#### Характеристика района исследований

Город Киров расположен на востоке европейской территории России на 58°36' с.ш. и 49°40' в.д., в средней части южно-таежной подзоны востока Русской равнины, в пределах холмистой возвышенности Вятского Увала, на берегах р. Вятка, в 665 км от ее устья, в 800 км от Ледовитого океана и 1400 км от Каспийского моря. Метеоусловия в регионе определяются его положением в переходной зоне от аллохтонного западноевропейского к автохтонному западносибирскому типу климата в пределах беспрепятственного влияния арктических воздушных масс. Затоки морского арктического воздуха в тылы циклонов обычны весной и в начале лета (Климат..., 1982), что существенно сказывается на датах прилета птиц (Соловьев, 2005а; Соколов, 2006).

#### Результаты и обсуждение

Своеобразие современной климатической тенденции, проявляющееся в Северном полушарии в повышении поздней осени, зимних и ранневесенних температур и сокращении продолжительности залегания снежного покрова (Соловьев, 2005а; Шерстюков, 2008), определило особенности реакции животных и растений средних широт Европейского Востока – смещение на 1–2 недели к более ранним значениям сроков начала активности биоты, изменение сроков

Т а б л и ц а 3

**Амплитуды колебания средних дат наступления абиотических факторов и фенологических явлений**

Фактор	Тренд за столетие, дни±σ	Отклонения средней по климатическим фазам, дни	Амплитуда крайних значений, дни	n, годы
Снежный покров (установление)	+9±13,7	(-2)–(+4)	60	118
Начало снеготаяния	-6±9,2	(+4)–(-8)	50	97
Капель (первая в морозный день)	-14±10,4	(+6)–(-6)	48	75
Ледостав	+15±12,5	(+17)–(-9)	66	122
Вскрытие реки (начало ледохода)	-7±6,6	(+4)–(-4)	34	123
Последний заморозок в воздухе	-4±13,0	(+4)–(-2)	57	121
Первый заморозок в воздухе	-17±17,3	(+16)–(-5)	89	123
Снежный покров (продолжительность)	-10±17,0	(-3)–(-9)	93–181	98
Ледостав (продолжительность)	-22±14,8	(+10)–(-12)	119–191	123
Безморозный период (продолжительность)	-16±18,2	(+8)–(-9)	66–161	121

наступления отдельных фаз развития и их продолжительности (Соловьев, 2005а; 2007).

Современное потепление в Среднем Поволжье проявилось в повышении среднегодовой температуры воздуха с 1955 по 2010 г. на 1,78°, зимней – на 2,65°, летней – на 0,91°С (Переведенцев и др., 2012). В вятском регионе повысились средние значения температуры апреля и октября – по сравнению с 1890–1919 гг. к началу XXI в. зима в окрестностях Кирова стала начинаться на 11 дней позднее, а заканчиваться раньше, сократившись на 14 дней, весна стала начинаться раньше на 5 дней, а лето – на 6 дней, р. Вятка стала замерзать на 15 дней позднее, а вскрываться на 6 дней раньше (Соловьев, 2005а). Устойчивый переход среднесуточной температуры воздуха выше 0, 5, 10 и 15°С сместился на 4–12 дней к более ранним датам, а обратный ход – на 0–9 дней к более поздним. С наибольшими значениями сместились даты перехода среднесуточной температуры через 0° как весной (-8 дней), так и осенью (+9 дней). Сместился также весенний переход температуры выше +5° (-12 дней). Соответственно раньше стали наступать весенне-летние явления и позднее – позднеосенние (в среднем на 5 дней) (табл. 3), и произошло адекватное смещение средних дат прилета птиц (табл. 4).

Даты прилета в гнездовые районы корректируются весенним ходом температуры воздуха на последнем этапе миграционного пути в Европе, Малой Азии, на Кавказе. Наблюдения в Англии показали зависимость сроков появления поздно прилетающих видов дальних мигрантов от температуры на путях пролета в Европе (Huin, Sparks, 2000).

В течение XX в. средние даты прилета в г. Киров как дальних, так и ближних мигрантов изменялись в соответствии с фазовыми флуктуациями климата (рис. 1). При сравнении средних дат самого холодного (1940–1949 гг.) и самого теплого (1990–1998 гг.) десятилетий тренд составляет +3–14 дней с максимальными значениями за столетие у грача (-14 дней), зяблика (-10) и коростеля (-13). Общая тенденция смещения сроков прилета к более ранним датам нарушалась в основном в холодную фазу 1940–1960 гг., когда у большинства исследуемых видов отрицательный тренд менялся на положительный со значениями от 1 до 5 дней (табл. 5).

Полученные нами данные согласуются с выводами большинства зарубежных и отечественных авторов (Соколов, 2006; Соколов, Гордиенко, 2008; Mason, 1995; Sparks, Mason, 2001; и др.), отмечающих достоверно более ранний прилет в последние два десятилетия как у ранне- так и позднеприлетных видов с близкими значениями величины тренда. В первое десятилетие XXI в. из-за поздних (2000, 2002, 2004, 2005 гг.) и холодных (2007, 2008 гг.) весен с низкими температурами в апреле и первой половине мая даты прилета многих видов вернулись к среднемноголетним значениям. В меньшей степени это проявилось у видов, прилетающих во второй половине мая (рис. 2). Увеличение частоты поздних весен в первом десятилетии XXI в. привело к смещению на более поздние даты прилета ближних мигрантов и не отразилось на сроках прилета дальних мигрантов (рис. 1).

Дальность миграций птиц обусловлена наличием стабильно достаточного количества пищевых объек-



Т а б л и ц а 4

**Значения трендов смещения средних дат перехода среднесуточных температур воздуха через пороговые значения и сроков прилета и отлета птиц соответствующих миграционных волн**

Устойчивый переход среднесуточной температуры воздуха	Смещение средней даты, сут	Виды	Смещение средней даты, сут
			прилет
		<i>Corvus frugilegus</i>	-14
		<i>Sturnus vulgaris</i>	-6
Выше 0°С	-7	<i>Alauda arvensis</i>	-1
		<i>Fringilla coelebs</i>	-10
		<i>Anas platyrhynchos</i>	-6
		<i>Motacilla alba</i>	-4
		<i>Numenius arquata</i>	-2
		<i>Anser fabalis</i>	-5
		<i>Grus grus</i>	-3
Выше 5°С	-10	<i>Cuculus canorus</i>	-4
		<i>Hirundo rustica</i>	-6
		<i>Luscinia luscinia</i>	-3
Выше 10°С	-6	<i>Apus apus</i>	-5
		<i>Oriolus oriolus</i>	-5
		<i>Crex crex</i>	-13
			отлет
Ниже 15°С	-5	<i>Apus apus</i>	-7
Ниже 10°С	+1	<i>Grus grus</i>	+3
Ниже 5°С	+10	<i>Anas platyrhynchos</i>	+11
		<i>Corvus frugilegus</i>	+4

тов в период зимовки. Сроки прилета птиц, особенно ближних мигрантов, в район гнездования определяет не удаленность мест зимовки, а характер развития весенней ситуации, появление соответствующих кормов в районах гнездования, что в свою очередь определяется температурным фактором. Поздний прилет даже такого дальнего мигранта как дубровник (*Ocyris aureolus*) обусловлен не дальностью пролетного пути из Юго-Восточной Азии в Восточную Европу (около 9 тыс. км), а сроками формирования травяного покрова на открытых пространствах, прежде всего на заливных лугах после схода паводка.

Связь сроков прилета как ближних, так и дальних мигрантов с температурой воздуха опосредована трофическим фактором, о чем свидетельствуют достоверно значимые уровни корреляции дат прилета птиц с датами переходов среднесуточной температуры воздуха выше 5 и 10°С, от которых зависят сроки вегетации растений и активности насекомых.

Последовательностью появления доступных пищевых объектов обусловлена относительная этапность появления перелетных видов в районах гнез-

дования – «волны прилета» (рис. 3). Первыми из настоящих перелетных прилетают синантропные виды, питающиеся смешанными кормами – грач, обыкновенный скворец. С появлением проталин начинается прилет видов, питающихся на земле. Со вскрытием рек достоверно среднюю степень зависимости обнаруживают даты прилета питающихся на воде смешанными кормами уток и чаек, слабую – кряквы, а также белой трясогузки, тогда как сроки прилета других насекомоядных приходятся на конец весны и коррелируют с датами вылета насекомых (табл. 6).

Пролет гусей начинается в среднем через три недели после начала интенсивного таяния снега, через две недели после появления первых проталин на ровных местах, одновременно с полным сходом снега на полях ( $r = 0,86$ , лаг – 0 дней,  $n = 96$ ). Белая трясогузка прилетает с появлением звонцов (*Chironomidae*), в среднем через неделю после установления среднесуточной температуры воздуха выше 0°С, за 5 дней до начала ледохода на реке, стрижи появляются с установлением среднесуточной температуры воздуха выше 10°, при

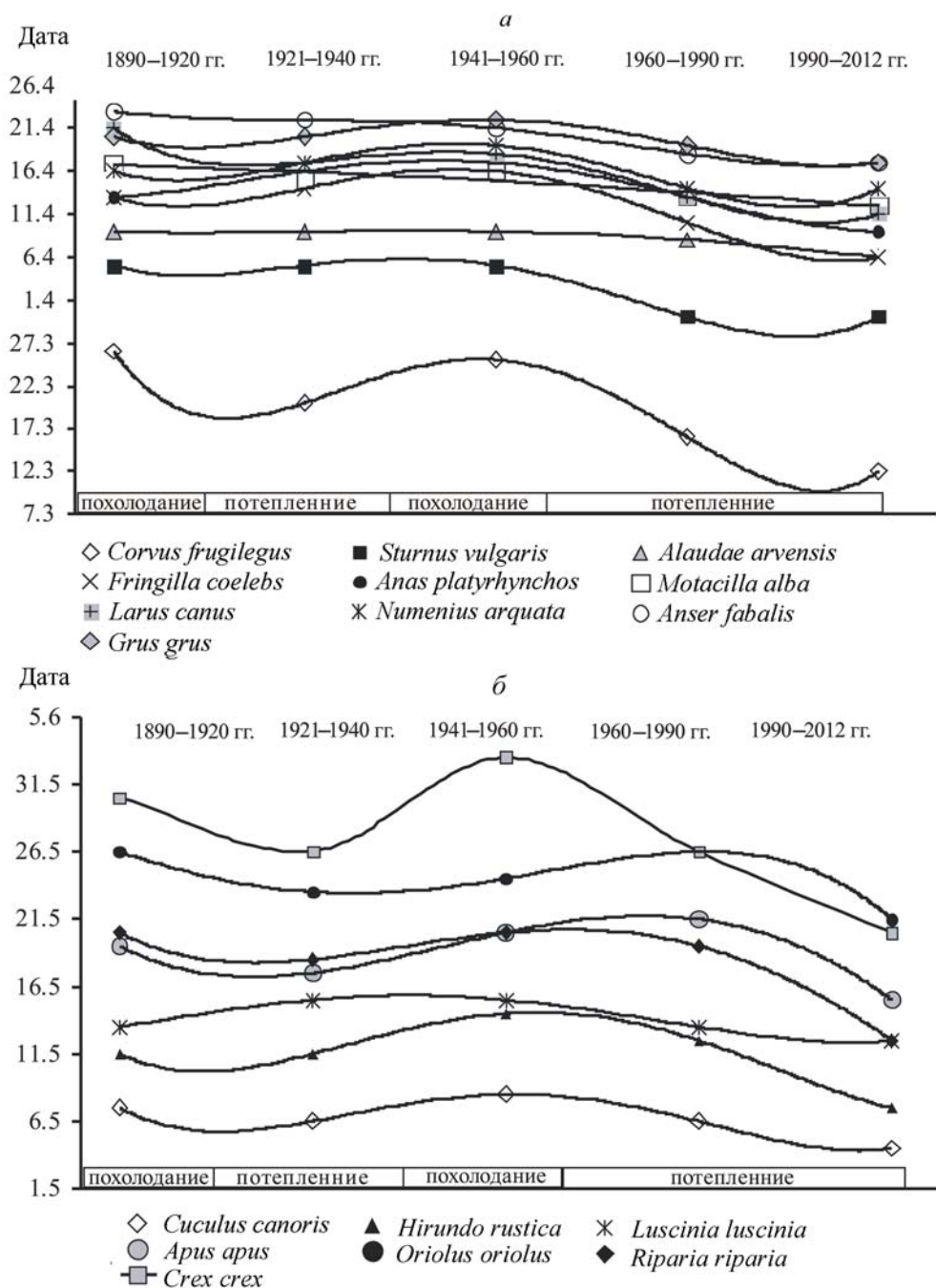


Рис. 1. Полиномиальные тренды средних дат прилета птиц, г. Киров: *а* – ближние мигранты; *б* – дальние мигранты

которой устойчивой становится активность летающих насекомых, появляющихся с переходом среднесуточной температуры выше  $5^{\circ}$ , например, комаров рода *Aedes*:  $r = 0,65$ ,  $p = 0$ ,  $n = 39$ .

Весенние миграции связаны с размножением и стимулируются приближением или началом функционирования гонад, а послегнездовые перемещения обусловлены трофическим фактором. Начало весенних миграций птиц генетически детерминировано чувством времени, связанным с динамикой астрономических параметров (долготы дня, полуденной или полуночной высоты Солнца) в местах зимовок (Ми-

хеев, 1971; Дольник, 1975). Поэтому сроки начала весенних миграций относительно постоянны, и этим обусловлены случаи «несвоевременного» появления в аномально поздние весны в местах гнездования рано прилетающих птиц: грачей (при сохраняющемся снежном покрове), чаек, белых трясогузок, чибисов и др. (до вскрытия водоемов и появления проталин). Показательно также, что необычно ранние весны, например 1983 г. (Ромашова, 1985), мало отражаются на сроках прилета птиц в средние широты.

Пути весенних миграций многих видов птиц совпадают с вектором наступления и развития ве-



Т а б л и ц а 5

Колебания дат прилета птиц в г. Киров по климатическим фазам, сут

Вид	Отклонения средних дат				Средняя дата за столетие ±σ	Амплитуды крайних дат, дни	n, годы
	1920–1939	1940–1960	1961–1990	1991–2013			
	потепление	похолодание	потепление				
Ближние мигранты							
<i>Corvus frugilegus</i>	–6	5	–9	–3	20.III±7,8	45	116
<i>Sturnus vulgaris</i>	0	0	–6	0	3.IV±7,0	34	111
<i>Alauda arvensis</i>	0	0	–1	0	8.IV±6,7	39	112
<i>Fringilla coelebs</i>	1	2	–6	–4	12.IV±7,7	40	101
<i>Anas platyrhynchos</i>	–3	1	–4	–4	14.IV ±6,2	29	102
<i>Motacilla alba</i>	–1	1	–2	–2	14.IV ±5,8	31	104
<i>Larus canus</i>	–4	1	–5	–2	14.IV ±6,3	29	84
<i>Numenius arquata</i>	2	1	–5	0	16.IV ±5,4	37	70
<i>Anser fabalis</i>	0	–1	–3	–1	19.IV ±5,9	32	103
<i>Grus grus</i>	0	2	–3	–2	19.IV ±6,2	32	89
Дальние мигранты							
<i>Cuculus canorus</i>	–1	2	–2	–2	6.V±5,2	26	100
<i>Hirundo rustica</i>	0	3	–2	–5	11.V ±5,7	26	101
<i>Luscinia luscinia</i>	2	0	–2	–1	13.V ±5,0	24	103
<i>Delichon urbica</i>	–2	–4	7	–3	15.V ±4,8	21	49
<i>Riparia riparia</i>	–2	2	–1	–7	17.V ±7,3	37	48
<i>Apus apus</i>	–2	3	1	–6	18.V ±4,7	21	107
<i>Oriolus oriolus</i>	–3	1	2	–5	24.V ±6,5	32	63
<i>Crex crex</i>	–3	5	–6	–6	26.V ±8,1	38	110

сенней ситуации с юго-запада на северо-восток по принципу «захождения сезонов правым плечом вперед» – зарождающиеся на юго-западе Европы весенние явления распространяются на северо-восток с последующим отклонением фронта сезонных явлений к северу (Шульц, 1981), т.е. в соответствии с термическим градиентом в начале весны в продвижении сезонных явлений преобладает долготная (океан–суша, т.е. запад–восток) составляющая, а затем возрастает роль меридиональной (юг–север) (Barrett, 2002). Эта закономерность проявляется и в пределах Кировской обл. (Соловьев, 2005а). Судя по датам первой фиксации, большинство видов мигрантов в пределах области продвигается с юго-запада на север-северо-восток по мере развития весенней ситуации и продвижения сезонных явлений. Об этом свидетельствуют также достоверно средний и высокий уровни корреляции дат весеннего прилета птиц с датами появления кучевых облаков (табл. 6), отражающих пространственно-временную динамику атмосферных процессов. Эта связь прослеживается у видов,

мигрирующих весной с юго-запада на северо-восток, и отсутствует у видов, мигрирующих в субширотных направлениях – восточном и западном.

Средние значения скорости продвижения мигрантов на востоке Русской равнины (табл. 7 и 8) согласуются с общим ходом развития весенней ситуации (рис. 4) и сопоставимы со средней скоростью продвижения на север весенних фитофенологических явлений – в пределах Кировской обл. 42–68 км/сут. Расстояние в 450 км между городами Ульяновск и Киров даже такой слабый летун, как сизая чайка, может преодолеть менее чем за сутки, однако разница между средними датами ее прилета в эти города составляет 12 сут. Один из самых быстрых летунов стриж преодолевает это расстояние в разные по погодным условиям (определяющим состояние трофического фактора) годы за 1–23 сут (n = 30), а разница в датах последней регистрации стрижей в этих городах колеблется от –12 до 34 сут. В теплые весны при устойчивой антициклональной погоде сразу прилетает основная масса стрижей, а в холодную затяжную весну с неустойчивой погодой сначала появляются первые особи и только через 2–3 дня наблюдает-

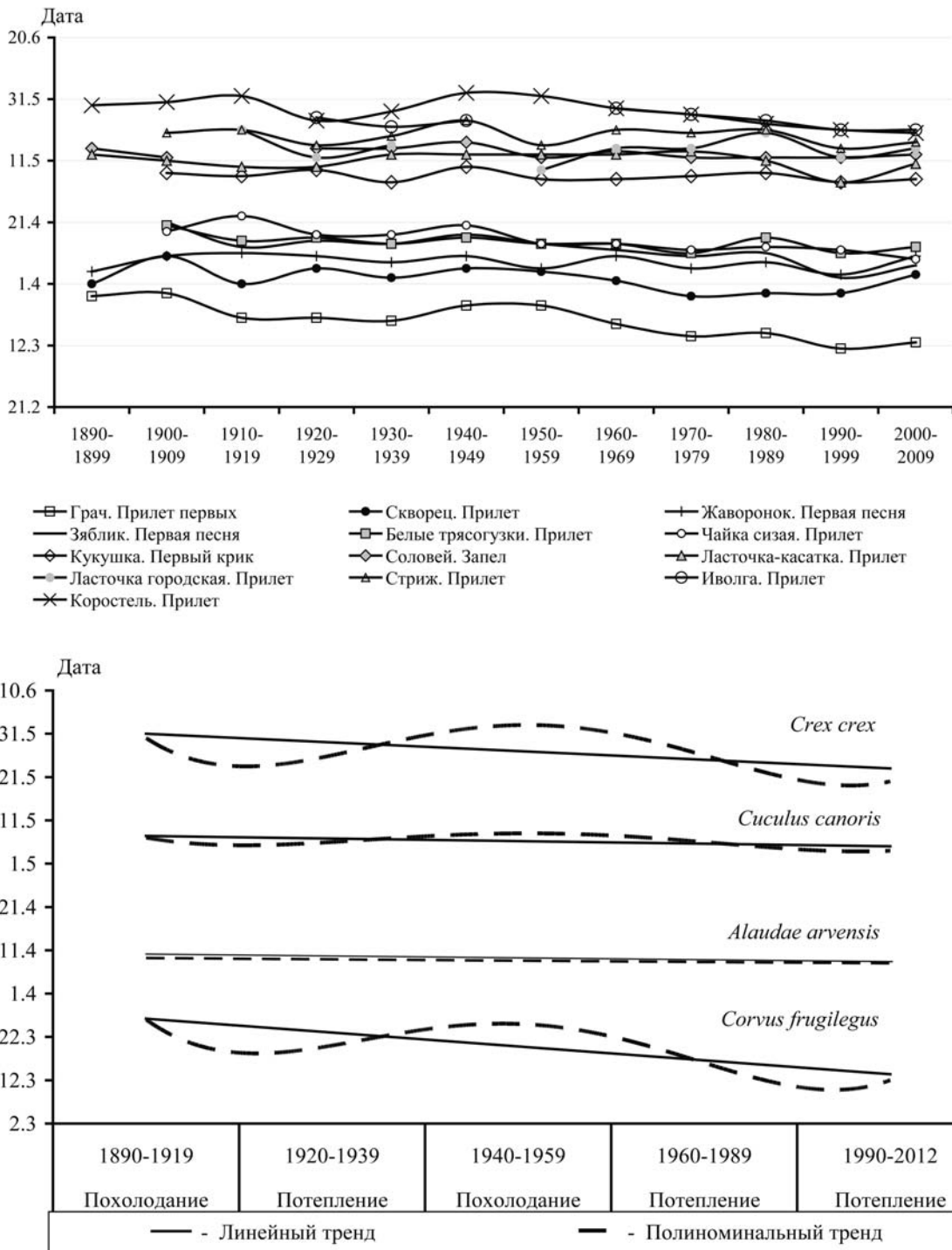


Рис. 2. Динамика средних дат (скользящее осреднение) и тренды прилета птиц в г. Киров

ся массовый прилет. В дружные теплые поздние весны начало прилета всего на несколько дней может опережать начало пролета. В холодные затяжные весны пролет того или иного вида может начаться через неделю и более после появления первых птиц этого вида в данной местности. Интерпретировать разницу в датах прилета на значительных меридиональных отрезках как скорость поступательного продвижения птиц не всегда корректно, поскольку

в средних широтах востока Русской равнины птицы мигрируют не только в субмеридиональных, но и в субширотных направлениях. Этим может быть обусловлена, в частности, минимальная разница в одни сутки прилета чибиса, обыкновенной кукушки, стрижа в Ульяновск и расположенный в 450 км севернее Киров. Судя по фактам добычи в Нижегородской обл. чибисов, окольцованных в Италии и Венгрии (Птицы... , 1977), а в Кировской обл. – окольцованных

Т а б л и ц а 6

**Коэффициенты корреляции дат прилета птиц с экологическими факторами ( $p < 0,05$ )**

Вид (признак)	Фактор	<i>n</i>	<i>r</i>	Лаг, сут±σ
прилет				
Грач (прилет первых)	переход температуры выше 0°C	117	0,63	19±9,7
	появление проталин на ровных местах	94	0,57	22±9,3
	появление кучевых облаков	38	0,48	2±8,8
Скворец (первая песня)	переход температуры выше 0°C	117	0,32	5±10,6
	начало снеготаяния	105	0,80	-5±8,3
	появление кучевых облаков	38	0,70	-20±12,1
	появление проталин на южных склонах	93	0,48	-3±9,8
	появление проталин на ровных местах	94	0,51	6±9,4
Полевой жаворонок (первая песня)	появление кучевых облаков	38	0,64	-26±13,8
	появление проталин на ровных местах	94	0,36	-1±5,8
	поля освободились от снега наполовину	39	0,50	5±6,1
	полное освобождение полей от снега	96	0,45	12±7,6
Зяблик (первая песня)	появление проталин на ровных местах	94	0,41	-3±7,6
Кряква (прилет первых)	появление кучевых облаков	38	0,43	-30±11,1
Белая трясогузка (прилет первых)	начало ледохода	117	0,40	5±5,13
	появление кучевых облаков	38	0,30	-13±10,3
	появление проталин на ровных местах	94	0,41	-7±6,5
	вылет комаров-звонцов	117	0,39	1±6,5
Чибис	появление проталин на ровных местах	39	0,43	-2±6,0
	поля освободились от снега наполовину	39	0,49	6±4,5
	полное освобождение полей от снега	39	0,39	10±5,2
	зеленение суходолов	39	0,42	24±7,7
	зеленение заливных лугов	39	0,48	40±6,7
Сизая чайка (прилет первых)	переход температуры выше 0°C	113	0,37	-8±7,6
	появление кучевых облаков	38	0,36	-31±12,1
	начало ледохода	113	0,56	4±7,1
	появление проталин на ровных местах	94	0,45	-7±6,9
	полное освобождение полей от снега	96	0,76	6±6,1
Гуси (прилет первых)	переход температуры выше 5°C	117	0,72	6±10,1
	начало снеготаяния	106	0,52	-22±8,0
	полное освобождение полей от снега	96	0,86	0±7,3
Кукушка (первый крик)	переход температуры выше 10 °C	114	0,56	11±13,5
	появление кучевых облаков	38	0,40	-54±10,7
Деревенская ласточка (прилет)	вылет комаров	39	0,84	9±9,5
	вылет мошек	10	0,75	9±6,5

Продолжение табл. 6

Вид (признак)	Фактор	<i>n</i>	<i>r</i>	Лаг, сут±σ
Береговая ласточка	появление кучевых облаков	38	0,82	-64±11,0
	вылет комаров	104	0,61	1±9,3
Соловей (запел)	переход температуры выше 10°C	114	0,56	3±12,3
Стриж (первый крик)	переход температуры выше 10°C	102	0,43	-2±11,9
	появление кучевых облаков	38	0,58	-67±9,0
	вылет комаров	39	0,78	-1±9,6
Коростель (первый крик)	переход температуры выше 5°C	117	0,44	-31±8,9
	появление кучевых облаков	38	0,34	-71±9,8
отлет				
Стриж (отлет последних)	мошки (заметное уменьшение)	11	0,58	-10±14,4
	кучевые облака. Последние	10	0,72	87±10,0
Касатка, массовый отлет	комары. Заметное уменьшение	11	0,42	-11±7,8
	мошки. Заметное уменьшение	11	0,50	-10±12,9
Серый журавль. Первые стаи	переход температуры ниже 10 °C	56	0,35	16±14,4
Серый журавль. Последняя стая	заморозок (первый в воздухе)	66	0,40	20±16,2
Гуси. Первые стаи на пролете	переход температуры ниже 10 °C	38	0,64	-6±18,4
	заморозок. Первый в воздухе	38	0,52	-8±23,1
Гуси. Последняя стая	переход температуры ниже 5 °C	29	0,52	4±7,9
	переход температуры ниже 0 °C	29	0,73	38±18,5
Кряква. Первые стаи на пролете	установление снежного покрова	23	0,47	55±15,4
Кряква. Последняя стая	установление снежного покрова	23	0,48	24±16,4
	кучевые облака. Последние	10	0,72	-6±17,6
Грач. Отлет последних	кучевые облака. Последние	10	0,44	18±8,9

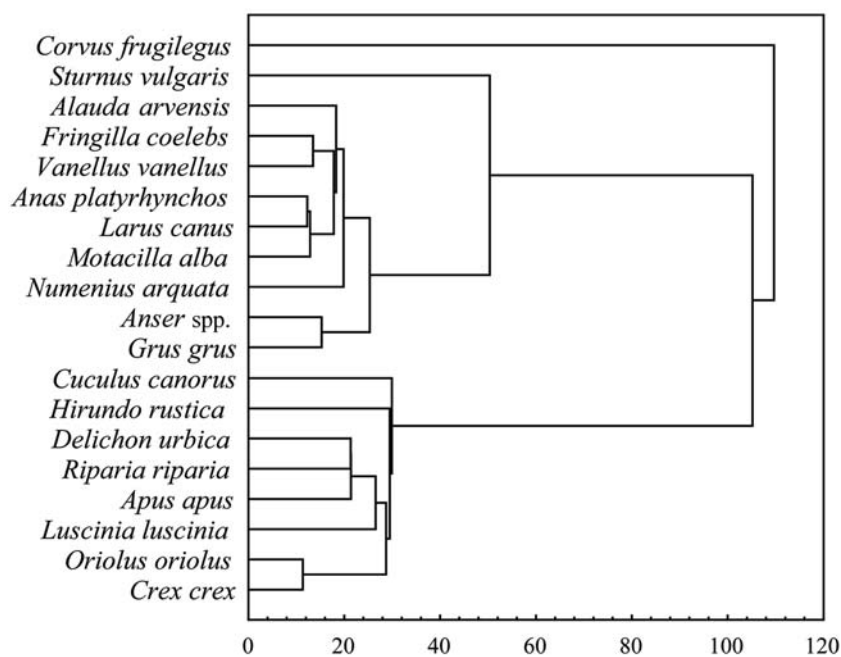


Рис. 3. Кластеры птиц-мигрантов по срокам прилета

Т а б л и ц а 7

**Скорости весеннего пролета птиц на востоке Русской равнины  
(Кировская область) по данным за 1960–1975 гг.**

Вид	Средняя продолжительность пролета через подзону южной тайги (300 км), сут	Средняя скорость пролета, км/сут	Широтные фенологические градиенты, сут/1° широты
<i>Corvus frugilegus</i>	5	60	1,9
<i>Sturnus vulgaris</i>	4	75	1,5
<i>Alauda arvensis</i>	5	60	1,9
<i>Motacilla alba</i>	6	50	2,2
<i>Cuculus canorus</i>	4	75	1,5
<i>Luscinia luscinia</i>	6	50	2,2
<i>Apus apus</i>	5	60	1,9

Т а б л и ц а 8

**Продолжительность и скорости пролета птиц (Ульяновск–Киров, 450 км)**

Вид	Значение скорости пролета, км/день			Значение времени пролета по датам прилета, сут			Гипотетическое время пролета по скорости полета, ч
	среднее	максимальное	минимальное	среднее	максимальное	минимальное	
<i>Sturnus vulgaris</i>	30	90	12	15	38	5	6,5
<i>Fringilla coelebs</i>	21	64	12	21	37	7	9,0
<i>Alauda arvensis</i>	24	45	10	19	45	10	8,0
<i>Vanellus vanellus</i>	48	450	18	9	25	1	6,5
<i>Larus canus</i>	35	113	28	12	16	4	22,5
<i>Motacilla alba</i>	41	75	21	11	21	6	9,6
<i>Oriolus oriolus</i>	53	150	30	9	15	3	8,0
<i>Apus apus</i>	53	450	25	8	18	1	3,8

в Голландии и Бельгии (Плесский, 1976; Сотников, 2002), чибисы из Кировской обл. зимуют в Южной и Западной Европе (Дементьев и др., 1951) и их пролетные пути имеют как субмеридиональное, так и субширотное направления.

При раннем снеготаянии птицы могут появляться очень рано, но если весна приобретает затяжной характер, прилет птиц обычно замедляется. При устойчивом поступлении теплых воздушных масс ближние мигранты иногда прилетают при сохраняющемся сплошном снеговом покрове: например, в 2010 г. в Кировской обл. до образования проталин на ровных местах (6.04) появились вяхирь *Columba janthina* (30.03), серая цапля *Ardea cinerea* (2.04), чибис (3.04). Чем теплее апрель, тем раньше прилетают крякva ( $r = -0,53, p < 0,05, n = 42$ ), белая трясогузка ( $r = -0,63, p < 0,05, n = 42$ ),

гуси ( $r = -0,67, p < 0.05, n = 42$ ). Теплая погода в апреле способствует быстрому продвижению мигрантов, обуславливая отрицательный тренд прилета зимующих в Африке дальних мигрантов – коростеля (–13 дней), береговой ласточки (–8), деревенской ласточки (–7), стрижа (–6), а также обыкновенного канюка *Buteo buteo* (–7 дней), часть особей которого не улетает на зиму дальше Юго-Западной Европы, Малой Азии и Закавказья и проявляет тенденцию к задержкам до зимних месяцев и раннему прилету в районы гнездования (Морозов, 2007).

Наибольшие значения трендов средних дат весеннего прилета показывают как рано прилетающий ближний мигрант грач (–14 дней), так и дальний мигрант коростель (–13 дней) со схожей вековой динамикой (рис. 1). Но обусловленность смещения средних дат прилета к максимально ранним значе-



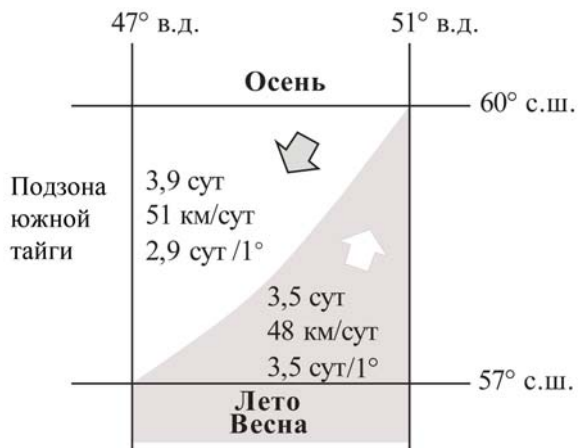


Рис. 4. Продолжительность (сут), скорость (км/сут) и широтный градиент (сут/1° широты) прохождения фронта весенне-летних фитофенологических явлений на востоке Русской равнины (Кировская обл.)

ниям у этих видов разная – прилет грача связан с температурным фактором и соответствующим смещением начала снеготаяния к более ранним датам, а не свойственная позднеприлетным видам значительная величина отрицательного тренда дат прилета коростеля обусловлена как смещением мест зимовок к северу, так и более ранним обсыханием пойменных лугов, связанным с более ранним вскрытием рек, ускорением поверхностного стока и общим понижением уровня грунтовых вод в связи с масштабной вырубкой лесов, в результате чего высокие поймы стали затапливаться лишь частично или не затапливаться вовсе.

С развитием весенней ситуации увеличивается спектр пищевых объектов и температура влияет не столько на появление новых видов, сколько на их активность (лёт насекомых, рост побегов и т.п.), поэтому влияние среднесуточной температуры на сроки прилета птиц ослабевает, и достоверно средние и низкие уровни связи с температурой воздуха показывают средние даты прилета появляющихся в последнем периоде весны дальних мигрантов – обыкновенной кукушки, соловья, ласточек, стрижа, иволги, коростеля. Ранний прилет обыкновенной кукушки, иногда до схода снега в лесу, когда по ночам температура воздуха опускается ниже 0°C, обусловлен ее гнездовым паразитизмом – необходимостью появления в гнездовой области к началу гнездования воробьиных, а возможность раннего прилета обеспечивает ее многообразие и достаточность пищевых объектов – перезимовавших насекомых и их личинок.

Наименьшие амплитуды средних дат прилета (от -1 до -4 дней) по климатическим фазам отмечены у

видов из ближних мигрантов, собирающих корм с поверхности земли (табл. 5). Всеядностью и трофической пластичностью, не зависящей от климатических тенденций, обусловлено раннее и относительно стабильное в сроках появление в первой декаде апреля полевого жаворонка (рис. 1), с минимальной амплитудой средней даты за столетие в -1 день. Даже при возврате холодов и весенних снегопадах он находит на открытых пространствах достаточное количество пищи. Даты его прилета с устойчивым лагом в 2 дня достоверно коррелируют с первыми проталинами на ровных местах (табл. 6), также появляющимися в довольно устойчивые сроки с аналогичным трендом за столетие в -1 день ( $\sigma = 8,1, n = 58$ ).

Несвоевременные аномалии погоды вносят определенные коррективы в миграционные процессы. Аномальные сроки миграций особенно характерны для расселяющихся видов, продвинувшихся к северу из более южных районов гнездования, но не адаптировавшихся к новым условиям и придерживающихся привычных сроков миграции. Примером закрепленного стереотипа миграционного поведения могут служить аномальные по срокам встречи в Поволжье таких видов-иммигрантов, как кольчатая горлица *Streptopelia decaocto*, горихвостка-чернушка *Phoenicurus ochruros*, горная трясогузка *Motacilla cinerea* (Исаков, 2007).

Продолжительность миграций в средних широтах различается по годам в зависимости от погодных условий (табл. 8). На европейском востоке севернее 57-й широты сроки весеннего прилета существенно корректируют арктические воздушные массы – так называемые «волны» прилета могут затухать у границы влияния холодного арктического воздуха, возобновляясь с началом поступления южных теплых воздушных масс. При этом разница дат прилета ранних ближних мигрантов, например, в удаленные друг от друга по меридиану всего на 190 км города Ижевск и Киров, может составлять до 10 и более суток.

Случаи нарушения синхронности колебаний средних дат прилета птиц на Европейский Восток, особенно проявившиеся в современную фазу потепления (рис. 1), обусловлены усиливающим положительную климатическую тенденцию влиянием антропогенного фактора. Например, под утепляющим влиянием «городского фактора» в урбо-ландшафтах весенние феноявления наступают на 5 сут раньше, а осенние на 4 сут позднее, чем в естественных условиях (Соловьев, 2005а). Соответственно, зяблик стал прилетать в город при сохраняющемся снежном покрове, находя корм на оттаивающих тротуарах. Наибольшее смещение средних дат прилета

к более ранним значениям с превышением величины среднеквадратичного отклонения за столетие наблюдается у тяготеющих к поселениям человека ближних мигрантов (табл. 4).

Даты осеннего отлета обнаруживают определенную связь с абиотическими факторами: переходом температуры воздуха ниже  $10^{\circ}\text{C}$  (начало пролета гусей) и ниже  $0^{\circ}\text{C}$  (окончание пролета гусей). Как и весенний прилет, сроки окончания осенней миграции коррелируют с датами исчезновения кучевых облаков (табл. 6). Поскольку сроки отлета с мест зимовок определяются в основном эндогенными ритмами, детерминируемыми фотопериодом (Дольник, 1975), маловероятно предположение о существенном влиянии флуктуаций климата на сроки отлета трансэкваториальных мигрантов с мест зимовок (Соколов, 2006), где могут иметь место локальные перемещения, связанные с изменением трофических условий. В зависимости от времени наступления сезона дождей одни и те же виды могут зимовать в разных регионах Африки. Условия в области зимовок могут влиять на топографию размещения зимующих особей, мест их скопления, с которых они начинают весенние миграции. С их ухудшением в традиционных местах зимовки в Южной Африке вследствие аридизации климата (Hulme et al., 2001; Walther et al., 2002) часть особей трансэкваториальных мигрантов скапливается в местах с более благоприятными условиями – центральной части Африканского континента (Pearson, Lack, 1992; Jones, 1995), откуда начинается весенние миграции, появляясь в районах гнездования раньше основной массы и показывая порой весьма существенные для дальних мигрантов отрицательные тренды дат прилета (береговая ласточка, коростель). В 2014 г. первый крик коростеля под Кировом зарегистрирован на сухих участках высоких пойм на 4-й день с начала снижения уровня паводка – 8 мая (устные сообщения А.П. Савельева и С.С. Андрейчука) – на 13 дней ( $2\sigma$ ) раньше средней ( $n = 33$ ) и на 3–4 дня раньше самых ранних с 1890 г. дат – 11.V 1920 и 12.V 2009. Кучевые облака в этом году также появились раньше средней даты ( $-6$  дней,  $n = 35$ ).

Местные популяции многих видов отлетают до начала пролета того же вида более северных популяций (Дольник, 1975). В 90% случаев ( $n = 30$ ) стрижи улетали из Кирова на 6–34 сут раньше, чем из Ульяновска, который они покидали раньше вятских лишь в единичные годы – на редкость жарким и сухим летом 1981 г. (на 12 дней) и аномально холодным летом 1982 г. (на 4 дня). В погожие дни середины сентября, когда при температуре до  $+20^{\circ}\text{C}$  бывают активны различные насекомые, в окрестностях Кирова нередко можно наблюдать пролетных касаток,

рябинников, белых трясогузок, вяхирей, зябликов и других мигрантов.

### Заключение

Вековая динамика средних дат прилета птиц на гнездование определяется фазовыми изменениями климата, и амплитуда их у большинства видов не превышает значений квадратичного отклонения. На даты прилета как ближних, так и дальних мигрантов влияют погодные условия в районе гнездования и на путях пролета. Влияние температурного фактора на сроки прилета птиц в места гнездования не абсолютно – оно опосредовано трофическим фактором.

Средние даты прилета птиц в г. Киров по климатическим фазам в XX в. колебались от 5 до  $-9$  сут с максимальными значениями тренда к началу XXI в. от  $-10$  до 14 сут. Вариабельность средних дат прилета ближних и дальних мигрантов имеет близкие значения максимального отрицательного тренда и стандартного отклонения от средней ( $\sigma$ ):  $\pm 4,8-7,7$  у 11 видов ближних и  $\pm 4,8-8,2$  у 8 видов дальних мигрантов. Наибольшие величины отрицательного тренда в XX в. оказались у раннего ближнего мигранта – грача ( $-14$ ) и из позднеприлетных дальних мигрантов – у береговой ласточки ( $-8$ ) и коростеля ( $-13$  дней). К началу XXI в. у ряда видов величина отрицательного тренда средних дат прилета превысила среднее значение стандартного отклонения за весь период наблюдений.

С увеличением среднегодовой температуры на  $1,78^{\circ}\text{C}$  (Переведенцев и др., 2012) в среднюю полосу востока Русской равнины (г. Киров) перелетные птицы к началу XXI в. стали прилетать весной в среднем на 1–14 дней раньше, чем в первой половине XX в. Наибольшее смещение к ранним срокам прилета обнаруживают зимующие в Центральной и Южной Европе внутриконтинентальные мигранты, а также дальние мигранты, миграционные пути которых пролегают по вектору развития весенней ситуации с юго-запада на северо-восток в пределах проявления современной климатической тенденции. Незначительная величина трендов средних дат прилета птиц по климатическим фазам и адекватная характеру климатических тенденций смена знака трендов колебания средних дат весеннего прилета птиц в районы гнездования в XX в. свидетельствуют о фенотипической пластичности птиц и не дают основания для вывода о влиянии кратковременных климатических флуктуаций на генетическую структуру популяций. Даты весеннего прилета птиц коррелируют с обусловленными температурным фактором фенологическими явлениями в абиотической среде (стадиями снеготая-

ния, вскрытием водоемов) и связанными с ними трофическими условиями в районах гнездования.

Достоверно тесная связь дат прилета как ближних, так и дальних мигрантов с температурными градиентами и появлением пищевых объектов подтверждает обусловленность так называемых «волн прилета» сроками развития экосистем умеренных широт и не позволяет абсолютизировать дальность миграционных путей и скорость полета мигрантов. Фенологическая последовательность прилета птиц обусловлена развитием весенней ситуации, формированием видоспецифических биотопических и трофических условий в местах гнездования. Случаи нарушения синхронности колебаний средних дат прилета обусловлены антропогенным фактором, усиливающим влияние климатического фактора при его положительном тренде. С широкомасштабной вырубкой лесов на европейском северо-востоке усилился поверхностный сток талых вод, и в результате сократилась продолжительность половодья. При смещении к более ранним значениям дат начала снеготаяния и вскрытия водоемов речные поймы стали значительно раньше освобождаться от паводковых вод, обсыхать и покрываться луговым разнотравьем, обусловив аномально ранний прилет прибрежных и луго-

вых видов, что особенно показательно в отношении дальних мигрантов, поскольку свидетельствует о том, что именно ситуация в районах гнездования определяет сроки прилета птиц. Со смягчением климатического режима весны и осени у раннеприлетных видов удлиняется период пребывания в районах гнездования и появляется возможность более регулярно высиживать вторые кладки (касатка, воронок, белая трясогузка и др.).

Сроки осеннего отлета могут существенно растягиваться у видов с полициклическим размножением в зависимости от количества гнездовых циклов в году. Наиболее поздние сроки отлета (IX–X) с задержками до начала зимы (XI–XII) наблюдаются преимущественно у ближних мигрантов. Большинство дальних мигрантов покидает районы гнездования при комфортном температурном режиме.

Автор выражает искреннюю благодарность канд. биол. наук Т.Г. Шиховой за практическую помощь в статистической обработке фенологических данных, канд. биол. наук Д.А. Адаховскому за предоставленные данные по средним датам прилета и оперативное информирование о прилете птиц в г. Ижевск, а также докт. биол. наук А.П. Савельеву и канд. пед. наук С.С. Андрейчуку.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бобрецов А.Ш., Ануфриев В.М., Братцев А.А., Нейфельд Н.Д., Теплов В.В., Теплова В.П., Тертица Т.К. Изменение климата северо-востока европейской части России и его влияние на биоту Северного Предуралья // Влияние изменения климата на экосистемы. М., 2001. С. 48–55.
- Грищенко В.Н. Изменения сроков прилета некоторых видов птиц в районе Каневского заповедника за последние 30 лет // Заповідна справа в Україні. Т. 4. Вип. 2. 1998. С. 48–51.
- Дементьев Г.П., Гладков Н.А., Спангенберг Е.П. Птицы Советского Союза. Т. 3. М., 1951. 680 с.
- Диксон Ч. Перелеты птиц. СПб., 1895. 269 с.
- Дольник В.Р. Миграционное состояние птиц. М., 1975. 398 с.
- Исаков Г.Н. Причины аномальных сроков регистрации птиц во время миграций // Экологический вестник Чувашской Республики. Вып. 57. Мат-лы Всерос. науч.-практ. конф. «Изучение птиц на территории Волжско-Камского края». Чебоксары, 2007. С. 145–151.
- Климат Кирова. Л., 1982. 215 с.
- Кайгородов Д.Н. Изохроны хода весеннего поступательного движения кукушки (*Cuculus canoris* L.), грача и белого аиста (*Ciconia alba* Briss.) по территории Европейской России // Орнит. вестн. М., 1911. № 1. С. 38–40.
- Мензбир М.А. Миграции птиц. М.; Л., 1934. 110 с.
- Михеев А.В. Перелеты птиц. М., 1971. 208 с.
- Морозов Н.С. Изменения сроков миграции и зимние встречи канюка (*Buteo buteo*) в центре европейской части России: следствие глобального потепления? // Зоол. журн. 2007. Т. 86. Вып. 11. С. 1336–1355.
- Надточий А.С., Чаплыгина А.Б. Долговременные изменения сроков прилета птиц в Харьковскую область // Бранта: Сборник научных трудов Азово-Черноморской орнитологической станции. Вып. 13. Птицы и климат. Мелитополь, 2010. С. 50–61.
- Носков Г.А., Рымкевич Т.А. Миграционная активность в годовом цикле птиц и формы ее проявления // Зоол. журн. 2008. Т. 87. № 4. С. 446–457.
- Пасхальный С.П. Сроки прилета некоторых видов птиц в низовья р. Обь в 1970–2002 гг. // Многолетняя динамика численности птиц и млекопитающих в связи с глобальными изменениями климата: мат-лы Междунар. симпозиума. Казань, 2002. С. 151–156.
- Переведенцев Ю.П., Важнова Н.А., Наумов Э.П., Шанталинский К.М., Шарипова Р.Б. Современные тенденции изменения климата в Приволжском федеральном округе // Георесурсы. 2012. № 6. С. 19–24.
- Плесский П.В. Птицы // Животный мир Кировской области. Вып. 3. Киров, 1976. С. 49–134.
- Птицы Волжско-Камского края. Неворобьиные. М., 1977. 296 с.
- Птицы города Ульяновска: видовой состав, распространение, лимитирующие факторы и меры охраны. Ульяновск, 2011. 280 с.
- Ромашова А.Т. Особенности прилета и отлета птиц в 1983 году // Влияние необычных погодных условий на сезонное развитие природы в 1983 году. М., 1985. С. 35–36.
- Соколов Л.В. Влияние глобального потепления климата на сроки миграции и гнездования воробьиных птиц в XX в. // Зоол. журн. 2006. Т. 85. Вып. 3. С. 317–341.



- Соколов Л.В., Гордиенко Н.С. Повлияло ли современное потепление климата на сроки прилета птиц в Ильменский заповедник на Южном Урале? // Экология. 2008. № 1. С. 58–64.
- Соловьев А.Н. Биота и климат в XX столетии. Региональная фенология. М., 2005а. 288 с.
- Соловьев А.Н. Сезонные наблюдения в природе. Программа и методика регионального фенологического мониторинга. Киров, 2005б. 96 с.
- Соловьев А.Н. Климатогенная динамика сроков сезонной активности биоты востока Русской равнины в XX столетии // Известия РАН (сер. географич.). 2007. № 4. С. 54–65.
- Соловьев А.Н. Зимовки перелетных видов птиц в средних широтах востока Русской равнины // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2012. Т. 117. Вып. 3. С. 3–16.
- Сотников В.Н. Птицы Кировской области и сопредельных территорий. Т. 1. Неворобьиные. Ч. 1. Киров, 1999. 432 с.
- Сотников В.Н. Птицы Кировской области и сопредельных территорий. Т. 1. Неворобьиные. Ч. 2. Киров, 2002. 528 с.
- Фесенко Г.В. Дифференциация птиц на ближних и дальних мигрантов с учетом погодно-климатического фактора // Беркут 11. Вып. 1. 2002. С. 105–111.
- Шерстюков Б.Г. Пространственные и сезонные особенности изменений климата в период интенсивного глобального потепления // Автореф. дис. ... докт. геол. наук. Казань, 2008. 44 с.
- Шульц Г.Э. Общая фенология. Л., 1981. 188 с.
- Ahas R. Long-term phyto-, ornitho- and ichthyophenological time-series analysis in Estonia // Inter. J. Biometeorol. 1999. Vol. 42. N 3. Feb. P. 119–123.
- Barrett R.T. The phenologi of spring bird migration to north Norway // Bird Study. 2002. Vol. 49. P. 270–277.
- Cotton P.A. Avian migration phenology and global climate change // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2003. Vol. 100. N 21. P. 12219–12222.
- Huin N., Sparks T.H. Arrival and progression of the Swallow *Hirundo rustica* through Britain // Bird Study. 1998. Vol. 45. P. 361–370. Spring arrival patterns of the Cuckoo *Cuculus canoris*, Nightingale *Luscinia megarhynchos* and Spotted Flycatcher *Muscicapa striata* in Britain // Bird Study. 2000. Vol. 47. P. 22–31.
- Hulme M., Doherty R., Ngara T., New M., Lister D. African climate change: 1900–2100 // Clim. Res. 2001. Vol. 17. P. 145–168.
- Jones P.J. Migration strategies of palearctic passerines in Africa // Israel J. Zool., 1995. Vol. 41. P. 393–406.
- Jonzén N., Lindén A., Ergon T., Knudsen E., Vik J.O. et al. Rapid advance of spring arrival dates in long-distance migratory birds // Science, 2006. Vol. 312. N 5782. P. 1959–1961.
- Mason C.F. Long-term trends in the arrival dates of spring migrants // Bird Study. 1995. Vol. 42. N 3. P. 182–189.
- Middendorff A. Die Isepiptesen Russlands. Grundlagen zur Erforschung der Zugzeiten und Zugrichtungen der Vögel Russlands // Mém. Acad. Sci. St.-Petersbourg. Sci. Nat. 1855. Bd 6. N 8. S. 1–143.
- Newton I. The migration ecology of birds. L., 2008. 976 p.
- Pearson D. J., Lack P. C. Migration patterns and habitat use by passerine and near-passerine migrant birds in eastern Africa // Ibis, 1992. Vol. 134. Suppl. 1. P. 8–19.
- Salevski V., Bruderer B. The evolution of bird migration – a synthesis // Naturwiss. Vol. 94. N 4. 2007. P. 268–279.
- Sparks T.H., Mason C.F., Dates of arrivals and departures of spring migrants taken from Essex Bird Reports 1950–1998 // Essex Bird Report 1999. 2001. P. 154–164.
- Walther G.-R., Post E., Convey P., Menzel A., Parmesan C. et al. Ecological responses to recent climate change // Nature. 2002. Vol. 416. P. 389–395.

Поступила в редакцию 25.04.13

## THE CENTURY-LONG CHANGE OF SEASONAL BIRD MIGRATIONS IN THE MIDDLE LATITUDES OF THE EUROPEAN EAST

A. N. Soloviev

During the XX century, average arrival dates of birds synchronously changed on climatic phases from +5 to –9 days, in general for a century they have shifted to earlier values from –1 to –14 days. The correlation analysis have been carried out on the base using the arrival date of birds in the Kirov City and fluctuations of the mean air temperature during the XXth century. We have shown that spring bird arrival dates are changed synchronously according to fluctuations of the air temperature. The spring arrival dates of the near-migrant and distant-migrant birds shifted to more earlier dates in the period of more warm winters that is observed for two decades at the turn of XXth and XXI centuries. This is confirmed by abnormally high temperature during late autumn, winter and early spring that to occur most frequently now. The variability of the average arrival dates of near-migrants and distant-migrants have the similar maximum value (–14 days in the rook and – 13 days in the corncrake) and standard mean deviations (in 11 near-migrants are  $\pm 4.8$ –7.7 and in 8 near-migrant are  $\pm 4.8$ –8.2). At the beginning of the XXI century the average value of the negative trend exceeded the standard deviation of arrival dates in some species (the rook, the common starling, the common chaffinch, the common gull, the barn swallow, the common swift, the corncrake).

**Key words:** birds, seasonal migrations, the European East.

**Сведения об авторе:** Соловьев Альберт Николаевич – вед. науч. сотр. отдела экологии животных ВНИИ охотничьего хозяйства и звероводства им. проф. Б.М. Житкова (biomon@mail.ru).

УДК 598.261.6

## СЕЗОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СОДЕРЖАНИЯ ГАСТРОЛИТОВ В ЖЕЛУДКАХ РЯБЧИКОВ НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

В.Н. Алексеев

Определены средние значения количества и массы гастролитов в желудке рябчика по сезонам года. Прослежена динамика количества и массы гастролитов в течение всего годового цикла питания. Определен размах вариации индивидуальных размеров содержания гастролитов. Найдена статистически достоверная зависимость числа гастролитов от количества косточек черемухи в одном желудке. Найдены статистически достоверные зависимости общей массы гастролитов от размера одного гастролита (прямая) и от их числа (обратная). Выявлены причины, влияющие на количественный и качественный состав гастролитов рябчика на протяжении годового цикла питания.

**Ключевые слова:** рябчик, гастролит, желудок, годовой цикл питания.

Гастролитами (или желудочными камнями) называют объекты минерального происхождения (крупные песчинки и камни), которые встречаются в желудках разных видов позвоночных животных. Такие камни заглатываются целенаправленно. Попадая в мускульный отдел желудка, они способствуют перетиранию плотной и волокнистой пищи. Как правило, гастролиты обнаруживают у животных с относительно слабой по отношению к употребляемой пище зубной системой, например, у муравьедов и панголинов. Они найдены и у ископаемых позвоночных, в частности, у некоторых мезозойских морских рептилий с недифференцированной зубной системой (например, у плезиозавров, питавшихся белемнитами) (Очев и др., 2004). Скопления желудочных камней обнаружены и у ископаемых орнитомимозавров и некоторых других страусоподобных ящеров (Очев и др., 2004). Гастролиты присутствуют у многих видов современных зерноядных птиц, способствуя перетиранию грубой растительной пищи в мускульном отделе желудка (Ильичев и др., 1982).

У всех тетеревиных птиц гастролиты играют исключительно важную роль в пищеварении, повышая усвояемость кормов, особенно в зимний период (Потапов, 1985). Минеральный состав гастролитов тетеревиных птиц может быть разным, а число – варьировать по сезонам года (Семенов-Тянь-Шанский, 1959). Показано, что для многих популяций тетеревиных птиц особенности сезонного и ландшафтно-зонального распределения зависят именно от наличия подходящих мест для сбора гастролитов (Савченко и др., 2009).

У рябчика *Tetrastes bonasia* (L.) гастролиты в процессе пищеварения используются круглогодично (Кириков, 1952). Мы поставили перед собой задачу по многолетним данным проанализировать сезонную

динамику массы гастролитов и их роль в жизненном цикле и устойчивости популяции этого вида на Южном Урале.

### Материал и методика

Материалы по питанию рябчика собраны на территории Белорецкого р-на Республики Башкортостан, расположенного в наиболее высокогорной и лесной части Южного Урала, в 2007–2013 гг. Общая площадь, охваченная наблюдениями, составила 500 тыс. га. Координаты: широта 53°53′–54°36′ N, долгота 57°13′–58°38′ E. Данные по количественному и качественному составу гастролитов получены путем анализа желудков птиц, добытых охотниками на территории Инзерского, Белорецкого и Тирлянского лесхозов во время охотничьих сезонов по лицензиям. В закрытое для охоты время отстрелы проводились автором по разрешению Министерства природных ресурсов Республики Башкортостан. Помимо этого были использованы данные анализа желудков погибших птиц, обнаруженных во время учетных маршрутов на территории Южно-Уральского заповедника, а также при прохождении маршрутов учетов гибели животных на линейных сооружениях (ЛЭП, железные дороги и автодороги).

У исследуемых птиц извлекали содержимое желудка. Путем промывания водой пищевой комок разделяли на 3 фракции: остатки пищи, твердые семена и гастролиты. Гастролиты пересчитывали поштучно. Взвешивание проводили на медицинских весах с точностью до 0,1 грамма. Определяли минеральный состав гастролитов. В 30 пробах был измерен средний диаметр каждого гастролита штангенциркулем. Всего был проанализирован 22 251 гастролит от 160 рябчиков (52 самки, из них 27 молодых, и 108 самцов, из них 30 молодых).



Для изучения сезонных особенностей и количественного состава гастролитов в годовом цикле питания мы придерживались классификации, предложенной Р.Л. Потаповым (1985): зимний, весенний, летний, позднелетний, осенний периоды. Даты наступления этих периодов в наших условиях и их продолжительность существенно различаются по годам. Мы использовали среднегодовые значения фенологических сезонов года, исчисленные за 25-летний период наблюдений по программе «Летописи природы» Южно-Уральского государственного природного заповедника (Горичев, 2008), которые полностью совпадают с датами периодов на исследуемой территории. В каждом конкретном случае определяли, к какому периоду следует отнести пробу гастролитов за определенный день.

**Зимний период.** Среднегодовые даты начала и конца зимнего периода – 6.11 и 1.04, продолжительность 147 дней.

**Весенний период.** Среднегодовые даты начала и конца весеннего периода 2.04 и 1.06, продолжительность 60 дней.

**Летний период.** Среднегодовые даты начала и конца весеннего периода 2.06 и 15.08, продолжительность 75 дней.

**Позднелетний период.** Среднегодовые даты начала и конца позднелетнего периода 16.08 и 10.09. Это самый короткий период – среднегодовая продолжительность 26 дней.

**Осенний период.** Среднегодовые даты начала и конца осеннего периода 11.09 и 5.11, среднегодовая продолжительность 56 дней.

Статистическую обработку производили с использованием пакетов программ «Excel» и «STATISTICA 8» для «IBM PC». В основном были использованы непараметрические тесты Манн–Уитни (при парном сравнении выборок) и Спирмена (при изучении корреляций).

### Результаты и их обсуждение

На Южном Урале распространен сибирский подвид рябчика *Tetrastes bonasia septentrionalis* (Seebohm, 1884). На исследуемой территории он обитает в различных лесных формациях, не встречается в обширных открытых биотопах и вблизи населенных пунктов. Рябчик типично лесная птица, населяющая самые различные типы леса. Больше всего он предпочитает смешанные леса с участием ели, пихты, березы, а также прирусловую растительность с ветрочинами и густыми куртинами подроста хвойных пород и подлеска. В западной части района исследований, в области произрастания темнохвойно-широколиственных лесов, рябчики более многочисленны по

долинам ручьев с зарослями черемухи, ольхи и хмеля, а также на возобновившихся вырубках с высокой мозаичностью угодий. В центральной части, в районе темнохвойных лесов, рябчики распределены более равномерно. Многочисленны они в лесах с участием хвойных видов деревьев с напочвенным покровом из ягодных кустарничков. В северной, восточной и южной частях, в районе произрастания сосново-березовых лесов, рябчик еще более сильно привязан к прирусловой растительности. Населяет он также и разновозрастные вторичные леса, его численность выше там, где имеются вкрапления хвойных деревьев (Алексеев, 2013).

В общей сложности мы проанализировали гастролиты из 160 желудков рябчиков. В качестве гастролитов рябчики используют мелкие камешки, различные по форме и минеральному составу, диаметром от 0,3 до 5,1 мм.

Содержание гастролитов в желудках рябчиков существенно колебалось в зависимости от сезона (рис. 1). Нами получен лишь единичный факт наличия гастролитов у рябчика в летний период. У погибшего птенца в возрасте приблизительно 35 дней, найденного на территории заповедника 11.VII 2009, в желудке было обнаружено 72 гастролита массой 1,2 г. Этот факт показывает, что у птенцов рябчика гастролиты присутствуют в желудке уже с месячного возраста в количестве, необходимом для пищеварения.

В позднелетний период число гастролитов минимально во всем годовом цикле  $26,68 \pm 5,19$  шт. ( $n = 40$ ). Среднее значение массы составило  $0,98 \pm 0,12$  г (рис. 2). Относительное содержание гастролитов со-

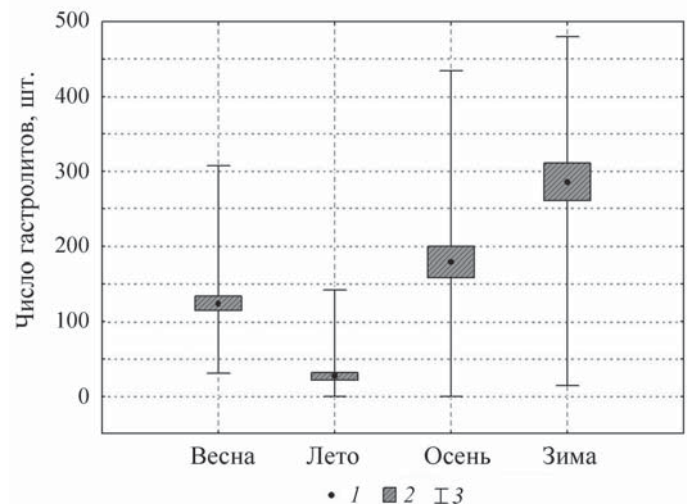


Рис. 1. Содержание (шт.) гастролитов в желудках рябчиков в разные сезоны года: 1 – среднее значение, 2 – среднее значение ± статистическая ошибка, 3 – минимальное-максимальное значения

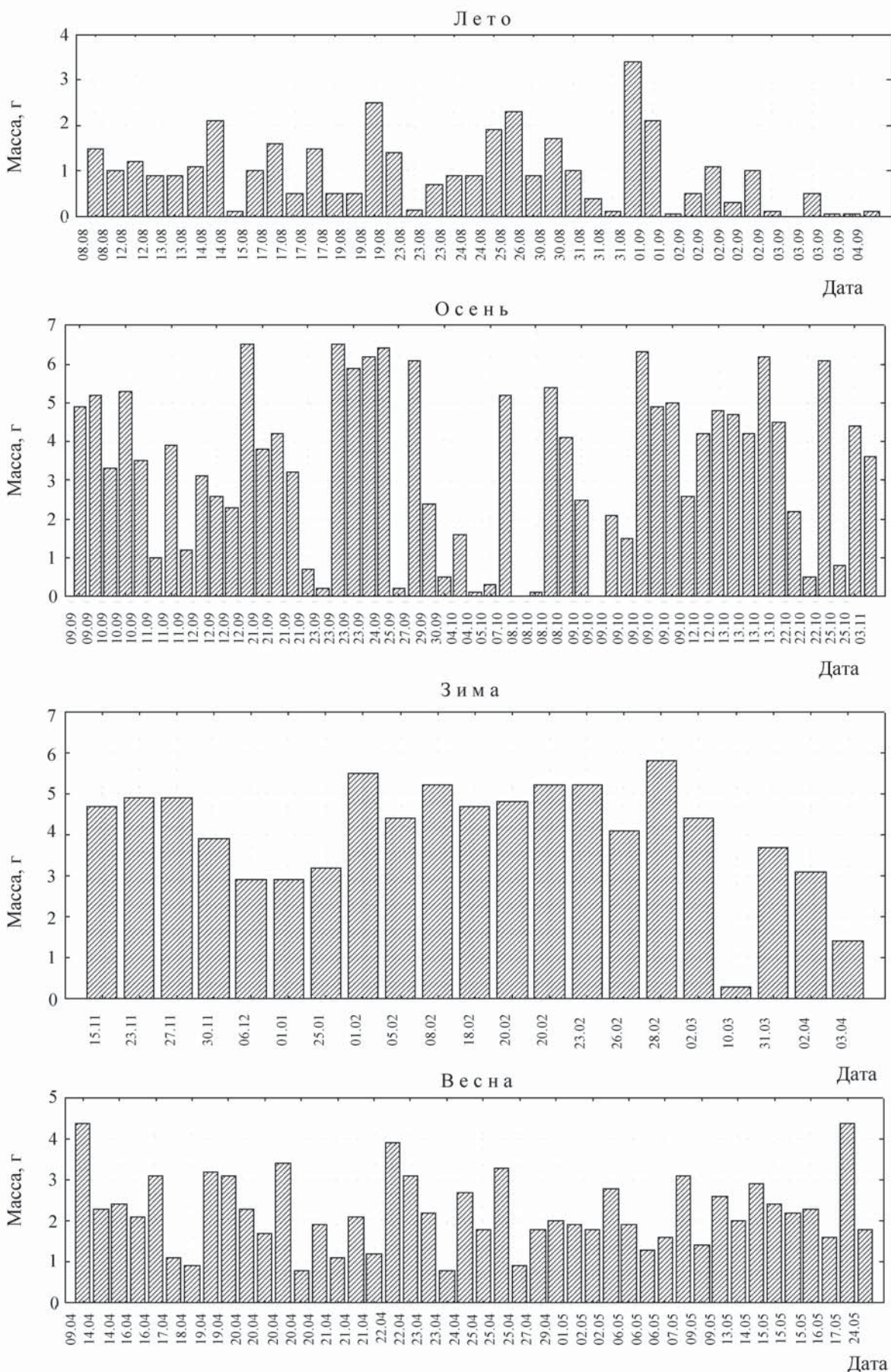


Рис. 2. Сезонная и индивидуальная изменчивость содержания гастролитов



ставило 2,57‰ от средней массы тела рябчика в этот период.

Статистически достоверных различий в количественном содержании гастролитов по половозрастным признакам у рябчиков нами не обнаружено, это относится ко всем периодам годового цикла. Даже у взрослых особей в позднелетний период отмечался минимум гастролитов. Так, у взрослой самки 07.09.2010 в желудке не было обнаружено ни одного минерального гастролита. Их функцию выполняли твердые семена костяники и малины, в избытке содержащиеся в желудке. В предыдущий весенний (а тем более в зимний) период пищеварительный процесс данной особи без гастролитов проходить не мог: в эти периоды во всех желудках рябчиков гастролиты присутствуют (рис. 2). Таким образом, следует предположить, что они постепенно вышли из пищеварительного тракта в летний период, новых гастролитов не поступало за ненадобностью. Пища в это время состоит из мягких фракций: ягод, вегетативных частей травянистых растений и беспозвоночных. В позднелетний период при питании костянками потребности в гастролитах также не было.

В осенний период значительно увеличивается среднее содержание гастролитов, как по числу (170,86±19,45 шт.), так и по массе (3,34±0,29 г) ( $n = 53$ ). Относительное содержание гастролитов по массе в этот период составляет 8,05‰. В питании рябчика начинают появляться грубые древесные корма, для обработки которых и нужны гастролиты. Сравнивая отдельно выборки за сентябрь ( $n = 25$ : 157,3±24,3 шт. и 3,9±0,3 г) и октябрь ( $n = 28$ : 183,1±41,23 шт. и 3,1±0,5 г), статистически достоверных отличий обнаружено не было.

В 2008 г. отмечен высокий урожай черемухи, и рябчики в позднелетний и осенний периоды питались в основном ее плодами. По нашим наблюдениям черемуха для рябчика – один из самых потребляемых кормов на Южном Урале на протяжении всего годового цикла (Алексеев, 2013). Рябчики используют в питании вегетативные и генеративные почки в разной стадии развития, молодые листья и плоды. При ежедневном питании плодами черемухи, в желудке накапливаются косточки, но чрезмерного накопления их не происходит. Из 22 особей, обследованных в это время, у 16 в желудке были косточки плодов черемухи и костяники, еще у 4 – только костяники. Максимальное количество плодов черемухи отмечено у одной особи 30 сентября – 50 шт. косточек черемухи (общая масса 3,7 г). Помимо них в желудке находились еще 12 гастролитов, общая масса которых составляла 0,5 г. По нашим наблюдениям, часть косточек целиком выводится с экскрементами, а часть раздавлива-

ется в желудке, и скорлупа также выводится. Рябчики, питающиеся в основном костянками, не испытывают необходимости заглатывать дополнительно камешки. Нами обнаружена обратная статистически достоверная связь между числом косточек черемухи и камешков, содержащихся в желудке рябчика, коэффициент корреляции  $r = -0,745$  при  $p = 0,00007$  (Алексеев, 2009).

Средние значения по количеству и массе гастролитов в осенний период 2008 г. составляли соответственно 29,9±9,46 шт. и 0,99±0,26 г. Они близки по значению к данным, полученным для позднелетнего периода в целом. По мнению ряда авторов (Кириков, 1952; Семенов-Тян-Шанский, 1959; Василенко, 1971; Потапов, 1985; Захаров, 1989; Воронин, 1995), твердые семена плодов (костяники, шиповника, малины и майника двулистного) выполняют в желудке функцию гастролитов. Мы также обнаружили в желудках рябчиков эти семена. В позднелетний период эти семена отмечены в трех из 6 обследованных желудков. В осенний период содержание косточек увеличилось, их не отмечено только в 3 желудках из 17. Количество и масса гастролитов в них была снижена: 116±9,51 шт. и 2,8±0,2 г. Семена, бесспорно, выполняли функцию гастролитов, однако какой-либо статистически значимой зависимости с минеральными гастролитами нами не выявлено.

Помимо крупных семян в желудках обнаружены и более мелкие (смородины, земляники, черники, рябины и различных травянистых растений). В большинстве случаев в зобах обследуемых птиц этих кормов не было, значит, в желудке семена растений задерживались дольше, чем мягкие фракции корма. Функция, которую они выполняли в желудке, осталась невыясненной.

У отдельных особей косточки черемухи задерживаются до весны. Так, весной 2009 г. у 6 из 15 обследованных рябчиков в желудках отмечены косточки черемухи (от 1 до 3 шт.) Косточки были найдены даже в конце апреля и начале мая. С большой долей вероятности можно предположить, что эти косточки остались с осени, а не были съедены весной. Рябчики поедают ягоды и плоды, а не отдельно косточки. При отдельном рассмотрении данных по содержанию гастролитов весной 2009 г. можно отметить, что средние значения по количеству (105±0,2 шт.) и массе (2,09±0,03 г) значительно ниже значений, полученных за весь весенний период наблюдений.

Исключение данных за 2008 г. и сравнение отдельно выборки за сентябрь ( $n = 21$ : 185,3±24,4 шт. и 4,17±0,4 г) и октябрь ( $n = 15$ : 317,1±23,7 шт. и 4,97±0,3 г) позволяет найти статистически достоверные отличия по содержанию гастролитов. Значения

за октябрь достоверно выше таковых за сентябрь  $p = 0,002$ . Они даже несколько выше значений, полученных за весь зимний период.

Наши исследования показали, что наиболее высоко содержание гастролитов в зимний период. Результаты соответствуют данным, полученным другими исследователями в разных частях ареала рябчика (Василенко, 1971; Захаров, 1987; Денеко, 2009; Савченко и др., 2009). В среднем содержание гастролитов составляет  $305,2 \pm 27$  шт. и  $4,11 \pm 0,3$  г на особь ( $n = 21$ ). Относительное содержание гастролитов по массе равно  $10,1\%$ . Большое количество гастролитов необходимо рябчику зимой, так как он питается в этот период грубыми кормами: сержками и почками древесных растений (Севастьянов, 1969; Потапов, 1985; Денеко, 2009; Алексеев, 2013).

Зимний период, как мы указывали выше, наиболее длинный из всего годового цикла и продолжается 147 дней. На Южном Урале в это время нахождение и потребление камешков рябчиками затруднено, но значительного снижения содержания гастролитов к концу зимнего периода мы не выявили. На большей части ареала рябчика (северные равнинные леса) в зимний период поступление новых гастролитов исключено, и к весне их содержание становится минимальным (Семенов-Тянь-Шанский, 1959; Севастьянов, 1969; Потапов, 1985; Воронин, 1995; Савченко и др., 2009). Так, 31.III 2012 у самки, погибшей от тетеревиного, в желудке содержалось 286 гастролитов общей массой 3,7 г. У погибшей 10.III 2010 на автодороге самки рябчика в желудке содержалось всего лишь 14 гастролитов общей массой 0,3 г, и никаких семян не было. Отсутствие на Южном Урале строгой закономерности в изменении числа и массы гастролитов в зимнее время можно объяснить тем, что в горной местности имеется возможность пополнения их запасов и в этот период (Василенко, 1971, Алексеев, 2009, Савченко и др., 2009). Мы неоднократно регистрировали собирающих камешки рябчиков как визуально, так и по следам жизнедеятельности на незамерзающих ручьях, у вывернутых с корнем деревьев и на крутых склонах. Но у некоторых особей содержание гастролитов значительно уменьшается.

Сравнение выборки по содержанию гастролитов за осенний и зимний периоды позволяет заключить, что зимой в желудке особи содержится достоверно больше гастролитов. Если исключить данные за 2008 г., когда в содержимом желудков отмечалось большое содержание черемуховых косточек, то достоверные отличия не обнаруживаются. Более того, в осенний период у 8 рябчиков масса гастролитов превышала 6 г, что значительно больше средних значений для зимнего периода. Абсолютный максимум

зафиксирован 13.10.2012 у взрослого самца – 520 шт. общей массой 6,5 г. В середине октября происходит частая смена погоды с выпадением и таянием снега, что, вероятно, провоцирует усиленное собирание камешков рябчиками.

В весенний период содержание гастролитов в желудке рябчика имеет среднее значение между зимним и летним периодами как по числу ( $129,29 \pm 8,69$  шт.), так и по массе ( $3,38 \pm 0,29$  г) ( $n = 44$ ). Относительное содержание гастролитов по массе в это время составляет  $4,38\%$ . Сравнение выборок по числу и массе гастролитов на одну особь за апрель ( $n = 27$ :  $128,5 \pm 12,6$  шт. и  $2,21 \pm 0,2$  г) и май ( $n = 18$ :  $130,3 \pm 15,4$  шт. и  $2,25 \pm 0,2$  г) не выявляет достоверных отличий. Другими словами, в начале весны снижения количества гастролитов не происходит, а в конце весны, когда доступ к камешкам открывается, не наблюдается и их значительного увеличения (рис. 2).

Мы не обнаружили достоверных различий в содержании гастролитов у рябчика в весенний и осенний периоды. В то же время масса гастролитов весной достоверно меньше, чем осенью ( $p = 0,0015$ ), как и размеры одного гастролита. Полученные нами результаты отличаются от данных некоторых авторов, утверждающих, что максимальное число гастролитов содержится в желудке в конце осени, к весне их запас становится минимальным, а средние значения размеров и массы для одного гастролита увеличиваются (Кириков, 1952; Севастьянов, 1969; Скопин и др., 2007; Денеко, 2009; Савченко и др., 2009).

По нашим данным, средние размеры гастролита в желудке у рябчика составляют в конце лета, осенью, зимой и весной соответственно  $2,8 \pm 0,06$ ;  $2,41 \pm 0,32$ ;  $2,38 \pm 0,1$  и  $2,37 \pm 0,1$  мм. По размерам гастролиты разных видов тетеревиных птиц достоверно различаются. У глухарей размер гастролитов больше, чем у тетеревов ( $p = 0,0134$ ). У рябчика размер гастролитов минимален и значительно отличается от гастролитов тетерева и глухаря ( $p = 0,0001$ ) (Алексеев, 2011).

Итак, в годовом цикле питания происходит изменение средних значений по количественному и весовому содержанию гастролитов в желудке рябчика (рис. 1): от минимальных значений в позднелетний период к большим в осенний и зимний, к весеннему и летнему периодам эти показатели уменьшаются.

Рассмотрим изменчивость числа гастролитов в желудках рябчиков в пределах каждого периода. В пределах позднелетнего периода число гастролитов варьирует от 0 до 142 шт., а масса – от 0 до 3,4 г, и это минимальные значения. В то же время коэффициенты вариации по этим признакам очень высоки и составляют соответственно 123 и 82%. В осенний период

значения размаха вариации существенно выше. Число гастролитов варьирует от 0 до 520 шт., а их масса – от 0 до 6,5 г. Однако коэффициенты вариации ниже и соответственно составляют 83 и 64%. В зимний период размах вариации по числу и массе незначительно снижается и составляет 466 шт. и 5,5 г соответственно. Коэффициенты вариации самые низкие за весь годовой цикл, соответственно 42 и 34%. В весенний период размах вариации продолжает снижаться. Число гастролитов колеблется от 31 до 307 шт. (276), а масса от 0,8 до 4,4 г (3,6). Коэффициенты вариации повышаются (51 и 41% по числу и массе соответственно). Из приведенных выше данных видно, что число гастролитов в желудке рябчика варьирует значительно, чем их общая масса. Это относится ко всем периодам.

Значительные индивидуальные отличия в содержании гастролитов иллюстрирует тот факт, что даже у добытых в один день и в одном биотопе птиц число и масса гастролитов различаются на несколько порядков (рис. 2).

Корреляционный анализ данных по числу и массе гастролитов выявляет прямую положительную зависимость общей массы гастролитов, содержащихся в желудке, от их числа ( $r = 0,89$  при  $p = 0,0$ ) и обратную зависимость среднего размера одного гастролита от их общего количества ( $r = -0,63$  при  $p = 0,0$ ) (рис. 3). Другими словами, чем большее число гастролитов содержится в желудке, тем больше их общая масса, однако чем меньше содержится в желудке гастролитов, тем они крупнее (по массе и по размеру). В ве-

сенний период такая зависимость не прослеживается, по-видимому, из-за наличия в этот период более мелких гастролитов. В то же время достоверной зависимости среднего размера одного гастролита от их общей массы нами не выявлено.

На рис. 4 представлены образцы гастролитов, обнаруженные у рябчиков, обитавших в разных местах района исследований. Первый образец из поймы р. Большой Реват, расположенной на самом западе района исследований. Здесь местность сложена известняками, сланцами и песчаниками. В пойме осаждаются обломочный материал, принесенный из других мест. Среди гастролитов встречаются известняк, песчаник и незначительное количество кварцитов. Второй образец с хребта Зильмердак. Этот хребет сложен в основном песчаниками, но среди гастролитов отмечаются зерна кварцитов. Третий – из поймы р. Большой Инзер недалеко от слияния с р. Малый Инзер. В этом районе встречаются различные формы известняка, песчаника, глинистых сланцев и кварцитов. Это хорошо прослеживается на составе гастролитов. Четвертый образец гастролитов взят с хребта Караташ, расположенного в средней части района исследований и сложенного песчаниками, сланцами и кварцитами. Среди гастролитов встречаются зерна песчаника и кварцита, изредка сланца разных цветов. Пятый и шестой образцы взяты с хребтов Шатак и Ялангас, расположенных на юге и востоке района исследований. Эти хребты сложены в ос-

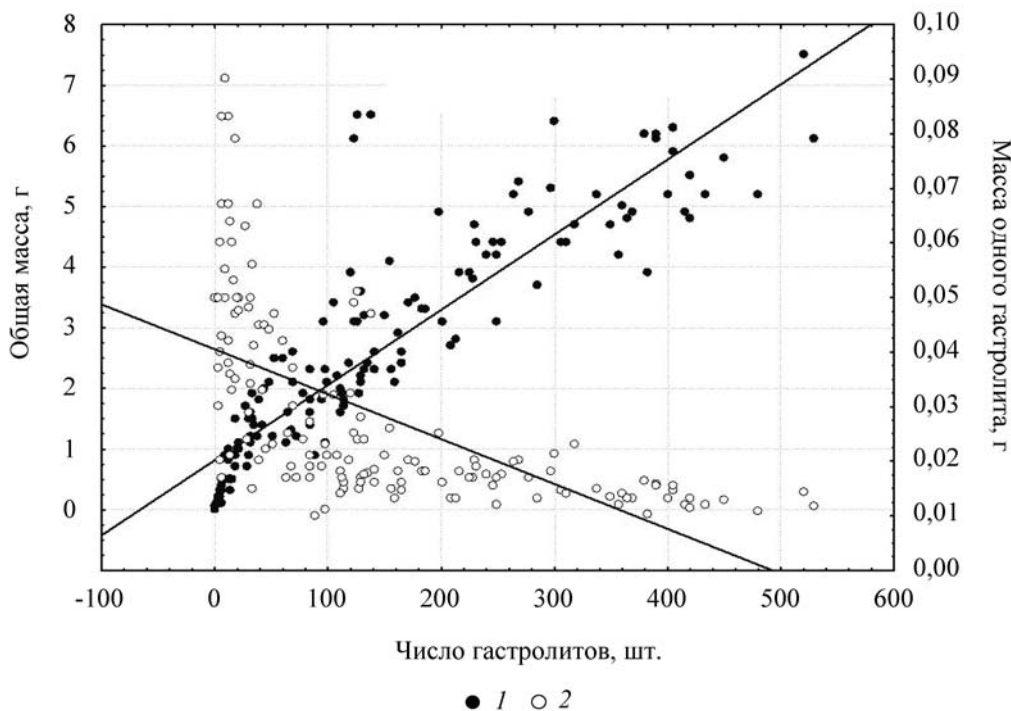


Рис. 3. Зависимость общей массы (1) и массы одного гастролита (2) от их числа в желудке



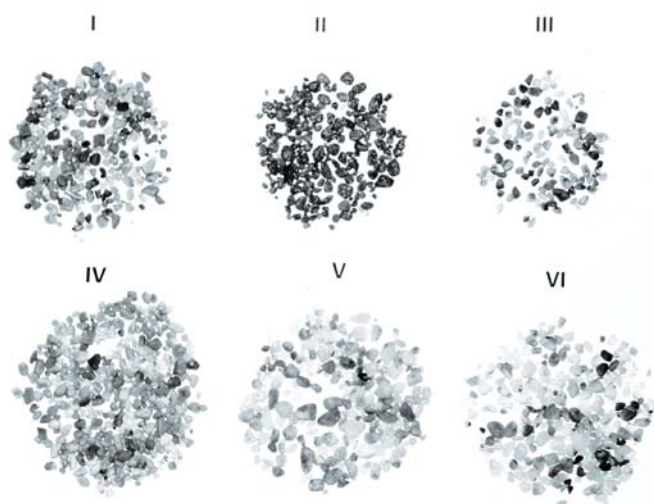


Рис. 4. Гастролиты рябчика из разных мест обитания: I – пойма р. Большой Реват, II – хребет Зильмердак, III – пойма р. Большой Инзер, IV – хребет Караташ, V – хребет Шатак, VI – хребет Ялангас

новном кварцитами разных цветов. Среди гастролитов встречаются зерна кварцитов и изредка чистого кварца.

По мнению С.В. Кирикова (1952), тетеревиные птицы стараются склевывать белые камешки (по видимому, кварциты), так как они тверже черных. По мнению других авторов (Борщевский, Дронсейко, 1989; Савченко и др., 2009) минеральный состав гастролитов может быть разнообразным – кварц, полевой шпат, кальцит, криолиты. В горной местности минеральный состав гастролитов может быть еще более разнообразен. Анализируя данные по минеральному составу гастролитов, имевшихся в нашем распоряжении, можно предположить, что рябчики, собирая камешки, не выбирают их по цвету. Даже при незначительном числе гастролитов у особей их качественный состав был разнообразен и соответствовал горным

породам, распространенным в данной местности.

Анализ наших данных по количественному и качественному составу гастролитов в желудках рябчиков в разные сезоны года позволяет сделать следующие выводы.

1. Средние значения массы и числа гастролитов в течение всего годового цикла изменяются от минимума поздним летом (август) к максимуму поздней осенью (октябрь).

2. Вариации индивидуальных значений по содержанию гастролитов значительно превышают таковую между периодами годового цикла.

4. Содержание гастролитов не зависит от возраста и пола птицы.

5. Масса гастролитов зависит от их числа в желудке. Чем больше число гастролитов в желудке, тем больше их масса.

6. Размеры гастролитов особи связаны обратной зависимостью с их числом в желудке.

7. Число и масса гастролитов зависят в первую очередь от потребляемой пищи. Число гастролитов обратно пропорционально количеству семян косточковых растений в желудке особи. Эта зависимость статистически достоверна.

8. Минеральный состав гастролитов соответствует горным породам, из которых сложен район обитания.

Итак, полученные нами данные свидетельствуют о том, что гастролиты минерального происхождения имеют чрезвычайно большое значение в жизни южно-уральской популяции рябчика, в особенности в периоды питания грубыми кормами. Это заключение согласуется с выводами, полученными при изучении других популяций рябчика (Севастьянов, 1969; Потапов, 1985; Захаров, 1987; Борщевский, Дронсейко, 1989). К специфическим особенностям южно-уральской популяции можно отнести отсутствие строгой закономерности в изменении числа и массы гастролитов в годовом цикле питания.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев В.Н. Питание рябчика на Южном Урале // Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России. Мат-лы 3-й Междунар. науч.-практ. конф. М., 2009. С. 516–519.
- Алексеев В.Н. Сравнительная экология тетеревиных птиц горнолесной зоны Южного Урала. Автореф. канд. дис. М., 2011. 25 с.
- Алексеев В.Н. Экология тетеревиных птиц Южного Урала // М., 2013. 232 с.
- Борщевский В.Г., Дронсейко Э.Г. Питание глухаря на севере Ивановской области // Тетеревиные птицы в заповедниках РСФСР. М., 1989. С. 73–80.
- Василенко В.Г. Материалы по экологии глухаря, тетерева и рябчика // Тр. Башкирского заповедника. Вып. 3. М., 1971. С. 104–120.
- Воронин Р.Н. Соколообразные и Курообразные // Фауна Европейского Северо-востока России. Птицы. Т. 1. Ч. 1. СПб., 1995. С. 67–169.
- Горичев Ю.П. Природные особенности Южно-Уральского государственного природного заповедника // Тр. Южно-Уральского гос. природного заповедника. Вып. 1. Уфа, 2008. С. 13–56.
- Денек В. Рябчик Среднего Урала: питание в осенне-зимний период // Охота и охотничье хозяйство. 2009. № 3. С. 14–16.

- Захаров В.Д. Материалы по экологии куриных птиц Ильменского заповедника. Препринт. Свердловск, 1987. 49 с.
- Ильичев В.Д., Карташов Н.Н., Шилов И.А. Общая орнитология. М., 1982. 467 с.
- Кириков С.В. Птицы и млекопитающие в условиях ландшафтов южной оконечности Урала. М., 1952. 412 с.
- Очев В.Г., Иванов А.В., Архангельский М.С. Гастролиты ископаемых. Природа. 2004. № 10. С. 46–49.
- Потапов Р.Л. Тетеревиные // Фауна СССР. Птицы. Т. III. Вып. 1. Ч. 2. Л., 1985. 637 с.
- Савченко И.А., Савченко А.П., Кизилова Н.А. Значение гастролитов в жизни тетеревиных птиц центральной Сибири // Вестн. КРАСГАУ. 2009. № 11. С. 112–117.
- Севастьянов Г.Н. Материалы по размножению и питанию тетеревиных в подзоне средней тайги Коми АССР // Тр. Кировского с.-х. ин-та. Т. 21. Вып. 46. Киров, 1969. С. 39–53.
- Семенов-Тянь-Шанский О.И. Экология тетеревиных птиц // Тр. Лапландского заповедника. Вып. 5. М., 1959. 319 с.
- Скопин А.Е., Сергеев А.А., Юферев Г.И., Фоминых С.В. Встречаемость животных в осенних кормах рябчика // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. Мат-лы междунар. науч.-практ. конф. Киров, 2007. С. 394–395.

Поступила в редакцию 11.06.14

## SEASONAL VARIABILITY OF THE MAINTENANCE GASTROLYTE IN STOMACHS OF HAZEL GROUSES IN SOUTHERN URALS MOUNTAINS

*V.N. Alekseev*

Average values of quantity and weights gastrolyte in a stomach of a hazel grouse on seasons of year are certain. Dynamics of quantity and weights gastrolyte during all annual cycle of a feed is tracked. Scope of a variation of the individual sizes of the maintenance gastrolyte is certain. Gastrolyte from quantity seeds bird cherries statistically authentic dependence of quantity is found in one stomach. Statistically authentic dependences are found: a straight line – a lump gastrolyte and return – the size of one gastrolit from their quantity. The reasons influencing quantitative and qualitative structure gastrolyte of a hazel grouse during an annual cycle of a feed are revealed.

**Key words:** a hazel grouse, a gastrolit, a stomach, an annual cycle of a feed.

**Сведения об авторе:** *Алексеев Валерий Николаевич* – сотр. Южно-Уральского государственного природного заповедника, Реветь, Башкортостан, 354560, Россия (vnalekseev@mail.ru)

УДК 595.762.12

## ЖУЖЕЛИЦЫ (COLEOPTERA, CARABIDAE) ЛЕСОВ ПРИОКСКОЙ ТЕРРАСЫ В СЕРПУХОВСКОМ РАЙОНЕ МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

*И.Ю. Трошкова, Н.Ю. Трошков, Н.Б. Никитский*

Проведено исследование видовой структуры и относительного обилия Carabidae в лесных биотопах на территории Серпуховского р-на Московской обл., вблизи юго-западной границы Приокско-террасного биосферного заповедника. Население жуужелиц представлено здесь 51 видом из 21 рода и 16 триб. Наибольшим количеством видов характеризуются роды *Harpalus*, *Carabus*, *Pterostichus*, *Amara*. Выполнено сравнение карабидокомплексов обследованных биотопов по информационному индексу Шеннона, коэффициентам Жаккара и Чекановского–Сёренсена. Показано значимое различие между биотопами по видовому составу и относительному обилию жуужелиц. Построена кривая доминирования–разнообразия, соответствующая логарифмическому распределению. Проведен анализ общих экологических характеристик. Биотопическое распределение жуужелиц неоднородно и соответствует экологическому преферентуму видов. Основу фауны жуужелиц составляют виды с евроазиатскими типами ареалов, с преобладанием сибирского, кавказского, переднеазиатского и среднеазиатского регионов распространения.

**Ключевые слова:** Carabidae; жуужелицы; фауна; Московская область; биотоп; индекс Шеннона; смешанный лес; приокская терраса; коэффициент Жаккара, Чекановского–Сёренсена; ареал.

Жуужелицы (Coleoptera, Carabidae) относятся к числу наиболее массовых групп «напочвенных беспозвоночных» (Тихомирова, 1975), заселяющих подстилку и верхний слой почвы. Распределение жуужелиц по биотопам тесно связано с почвенно-растительными условиями (Арнольди К.В., Арнольди Л.В., 1963; Гиляров, 1965; Криволицкий, 1978; Мордкович, 1990; Шарова, 1971; Грюнталь, Бутовский, 1997). Исследованиям по видовому составу жуужелиц в лесах Приокско-террасного биосферного заповедника посвящены работы ряда авторов (Тихомирова и др., 1979; Федоренко, 1988; отчасти: Никитский и др., 1996). Однако в последующие годы работы по изучению видового разнообразия и биотопической приуроченности почвенных и подстилочных жуужелиц в данном районе не проводились.

### Материалы и методы

Для исследований был выбран лесной участок в Серпуховском р-не Московской обл. вблизи Приокско-террасного биосферного государственного заповедника, расположенного на левом берегу р. Ока на стыке подзон хвойно-широколиственных и широколиственных лесов. Район исследований расположен на террасированной равнине, пологой наклоненной с севера на юг, в пределах ландшафта древнеаллювиально-водноледниковых равнин. В рельефе присутствуют долины, котловины и западины, моренные

холмы и песчаные бугры. Надпойменную террасу с северо-востока на юго-запад пересекает р. Сушка. Долина реки создает благоприятные условия для поддержания высокого биоразнообразия.

Полевые исследования проводили с мая по октябрь в 2011 и 2012 гг. Для отлова жуужелиц применяли метод почвенных ловушек Барбера (Barber, 1931; Фасулати, 1971; Гиляров, 1975). В качестве ловушек использовали пластиковые стаканы емкостью 0,2 л, заполненные на 2/3 объема 4%-м раствором формалина. Ловушки устанавливали в линию на расстоянии 10 м друг от друга, местоположение в течение сезона не менялось. Выборку жуужелиц делали один раз в месяц (Грюнталь, 1982). Всего было собрано 2 104 экз. жуужелиц на четырех пробных площадках, обработано 6 068 ловушко-суток.

Идентификацию жуужелиц проводили с помощью определителей (Крыжановский, 1965; Комаров, 1991; Исаев, 2002) и справочных коллекций Зоологического музея МГУ. Проверку определений проводил докт. биол. наук Н.Б. Никитский.

При анализе структуры населения жуужелиц виды распределяли по их удельной численности (отношение численности вида к общей численности в каждом биотопе, %): доминантные (более 5%), субдоминантные (от 1 до 5%), малочисленные (менее 1%).

Экологическая характеристика жуужелиц дана с использованием литературных данных (Шарова, 1971,

1982; Федоренко, 1988; Грюнталь, 1983; Грюнталь, Орлов, 1994). Для зоогеографического анализа использован каталог палеарктических жесткокрылых (Catalogue of Palearctic Coleoptera, 2003) и каталог жуужелиц России и сопредельных территорий (Kryzhanovskij et al., 1995), а также в целом для зоогеографического районирования использовали работу К.Б. Городкова (1984).

Территории, упомянутые в каталогах, были объединены в 10 регионов. Учитывая неоднозначность терминологии, следует дать рабочие определения географических понятий, используемых в данной работе. Латинские обозначения территорий, в основном, соответствуют каталогу палеарктических жесткокрылых.

1. Европа (E) включает западную, северную, центральную, восточную и южную части, в том числе южные территории России (ST) севернее Кумо-Манычской впадины (Kryzhanovskij et al., 1995). Поскольку все исследованные нами виды широко распространены во всех частях Европы, данный регион рассматривается как целое.

2. Кавказ (C) включает Грузию (GG), Армению (AR), Азербайджан (AB), территорию России южнее Кумо-Манычской впадины, восточные районы Турции в пределах Армянского нагорья, а также Иранский Азербайджан.

3. Сибирь (S) не подразделяется на западную (WS) и восточную (ES). Хотя некоторые авторы относят восточную часть Сибири к Восточной Азии, в данной работе в практических целях это не делается.

4. Передняя Азия (wA) включает страны с кодами AE, BA, CY, IN, IQ, IS, JO, KU, LE, OM, QA, SA, SI, SY, YE, TR (если не упомянута Европейская или Кавказская территории).

5. Средняя Азия (mA) включает Киргизию (KI), Таджикистан (TD), Туркменистан (TM), Узбекистан (UZ), а также часть Казахстана (KZ) южнее Арало-Иртышского водораздела.

6. К центральной Азии (сА) отнесены Афганистан (AF), северные и западные провинции Китая (GAN, XIN, XIZ, QIN, GUL, SCH, YUN), Монголия (MG).

7. Восточная Азия (eA) включает провинции северо-восточного (NE: HEI, JIL, LIA), северного (NO: HEN, NIN, NMO, SHA, SHN, SHX, TIA, HEV, BEI), центрального (CE: AHN, HUB, HUN, JIA, JIX, SHG, ZHE) и юго-восточного Китая (SE: FUJ, GUA, GUX, HAI, TAI, HKG, MAC), Корею (NC, SC), Японию (JA).

8. Дальний Восток России (FE) рассматривается как отдельный регион с границами, указанными в каталоге, хотя по ряду литературных данных юг Дальнего Востока относится к Восточной Азии.

9. Северная Африка (N).

10. Неарктика (NAR) также соответствуют каталогу.

Территории, на которые виды интродуцированы, не учитывались. Ориентальная область не затрагивает ареалы собранных видов жуужелиц. Для каждого региона вычислялась доля видов, которые отмечены в регионе. При этом ареалы всех подвидов каждого вида объединялись.

Процентное соотношение экологических групп жуужелиц в биотопе рассчитывали по факту обнаружения видов. Фаунистическое сходство биотопов рассчитывали по коэффициентам Чекановского–Сёренсена:  $K_s = 2c/(a + b)$  и Жаккара:  $K_j = c/(a + b - c)$ , где  $a$  и  $b$  – число видов, обнаруженных в каждом из сравниваемых биотопов,  $c$  – число общих видов. Видовое разнообразие карабидофаун оценивали на основе информационного индекса Шеннона (MacArthur, 1955):

$$H = \sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i, \quad (1)$$

где  $S$  – число видов,  $p_i = n_i/N$  – удельная численность  $i$ -го вида,  $n_i$  – общая численность  $i$ -го вида,  $N$  – общая численность экземпляров всех видов жуужелиц для каждого биотопа. Дисперсию индекса Шеннона рассчитывали по (Bowman et al., 1970; Hutcheson, 1970):

$$V_H = \frac{\sum_{i=1}^S p_i (\log_2 p_i)^2 - (\sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i)^2}{N} + \frac{S - 1}{2N^2}. \quad (2)$$

Выравненность видового разнообразия сообществ оценивали по нормированному индексу Шеннона, предложенному Е. Пиелу (Pielou, 1966):

$$E = H/H_{\max}, \quad (3)$$

где  $H_{\max} = \log_2(S)$  – максимальное значение индекса для данного количества видов.

Достоверность различий видового разнообразия оценивали по критерию Стьюдента ( $t$ ) с уровнем значимости  $\alpha = 0,05$  (95%) и числом степеней свободы ( $df$ ) по формулам:

$$t = \frac{|H_1 - H_2|}{\sqrt{V_{H_1} - V_{H_2}}}, \quad (4)$$

$$df = \frac{(V_{H_1} + V_{H_2})^2}{(V_{H_1})^2 / N_1 + (V_{H_2})^2 / N_2}. \quad (5)$$



Геоботаническое описание на пробных площадках выполнено по стандартной методике (Боголюбов, Панков, 1996; Неронов, 2002).

### Характеристика биотопов

**Биотоп № 1.** (54°53'21'' с.ш., 37°31'06'' в.д.) – смешанный лес с примесью широколиственных пород на пологом склоне с юго-восточной экспозицией по правому берегу р. Сушка, лес отделен от реки высокотравным сухим пойменным лугом. Почва дерново-подзолистая, рыхлая, влажноватая, подстилка хорошо развита. Первый ярус леса состоит из липы мелколистной (*Tilia cordata*), осины обыкновенной (*Populus tremula*), дуба черешчатого (*Quercus robur*), березы повислой (*Betula pendula*), единично – сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*); второй ярус образует клен остролистный (*Acer platanoides*). Подлесок составляют рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia*), черемуха обыкновенная (*Padus avium*), бересклет бородавчатый (*Euonymus verrucosa*), жимолость лесная (*Lonicera xylosteum*), лещина обыкновенная (*Corylus avellana*); редкий подрост – из ели европейской (*Picea abies*). Травянисто-кустарничковый ярус: сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria*), купырь лесной (*Anthriscus sylvestris*), копытень европейский (*Asarum europaeum*), недотрога мелкоцветковая (*Impatiens parviflora*), осока дернистая (*Carex caespitosa*), орляк обыкновенный (*Pteridium aquilinum*), хвощ зимующий (*Equisetum hyemale*), хвощ луговой (*Equisetum pratense*), пролесник многолетний (*Mercurialis perennis*), зеленчук желтый (*Galeobdolon luteum*), будра плющевидная (*Glechoma hederacea*), яснотка пятнистая (*Lamium maculatum*), ландыш майский (*Convallaria majalis*), борец крупноносый (*Aconitum macrorhynchum*), лютик кашубский (*Ranunculus cassubicus*), гравилат городской (*Geum urbanum*).

**Биотоп № 2.** (54°53'13'' с.ш., 37°31'00'' в.д.) – смешанный лес на крутом склоне с северо-западной экспозицией вдоль левого берега р. Сушка, вблизи русла. Почва дерново-подзолистая, влажноватая, подстилка слабо развита. Первый ярус леса состоит из березы повислой, липы мелколистной и сосны обыкновенной; второй ярус не представлен; подлесок из бересклета бородавчатого и черемухи обыкновенной; травянисто-кустарничковый ярус: пролесник многолетний, будра плющевидная, яснотка пятнистая, гравилат городской.

**Биотоп № 3.** (54°52'47'' с.ш., 37°31'41'' в.д.) – поляна в сосновом лесу с открытыми песчаными дюнами и сухим лугом с травянисто-кустарничковым покровом из злаков, бобовых и вереска обыкновенного (*Calluna vulgaris*), молодым подростом из бере-

зы повислой и дуба черешчатого. По границе поляны встречается вероника седая (*Veronica incana*), тысячелистник обыкновенный (*Achillea millefolium*).

**Биотоп № 4.** (54°52'47'' с.ш., 37°31'25'' в.д.) – сосновый лес кустарничково-чернично-зеленомошный с участками из развитого подроста ели европейской, молодого дуба черешчатого и рябины обыкновенной. Почва супесчаная, влажноватая, покрыта зелеными мхами. Травянисто-кустарничковый ярус состоит из купены душистой (*Polygonatum odoratum*), черники (*Vaccinium myrtillus*), брусники (*Vaccinium vitis-idaea*). На участках без травостоя часто встречается молодил побегоносное (*Jovibarba sobolifera*).

Вдоль противопожарных рвов и грунтовой дороги через сосновый лес вблизи участков № 3 и № 4 также встречается очиток большой (*Hylotelephium maximum*), щавель туполистный (*Rumex obtusifolius*), вероника длиннолистная (*Veronica longifolia*), вероника седая, тысячелистник обыкновенный, буквица лекарственная (*Betonica officinalis*), душица обыкновенная (*Origanum vulgare*), короставник полевой (*Knautia arvensis*), смолевка обыкновенная (*Oberna behen*), дудник лесной (*Angelica sylvestris*), икотник серо-зеленый (*Berteroa incana*), репейник обыкновенный (*Agrimonia eupatoria*), малина обыкновенная (*Rubus idaeus*), зверобой пятнистый (*Hypericum maculatum*), герань лесная (*Geranium sylvaticum*).

### Результаты и обсуждение

В районе исследований отмечен 51 вид жужелиц из 21 рода и 16 триб (табл. 1, 2). Видовой состав, численность, процентное соотношение в обследованных биотопах, общая экологическая характеристика и регионы распространения жужелиц приведены в табл. 1.

Характеристика биотопов по индексу разнообразия Шеннона и оценка выравненности сообществ приведена в табл. 2. Наибольший индекс разнообразия имеют биотопы смешанного леса № 1 и № 2. Максимальная выравненность сообществ по индексу Пиелу наблюдается в биотопе № 2, а минимальная – в № 4, хотя различия незначительные.

Оценка достоверности различий индекса Шеннона по критерию Стьюдента показала значимое отличие всех биотопов друг от друга по составу и удельной численности жужелиц с уровнем значимости  $\alpha = 0,05$  ( $t > t_{кр}$ ). Минимальное отличие индекса Шеннона наблюдается между биотопами № 1 и № 2, а максимальное – между биотопами № 2 и № 4, № 1 и № 4, № 2 и № 3 (табл. 2, 3).

Сравнение карабидофауны биотопов по коэффициентам Жаккара ( $K_j$ ) и Чекановского–Сёренсена ( $K_s$ ) (табл. 3) показало, что наибольшим сходством обла-



дают биотопы № 1 и № 2 ( $K_s = 0,78$ ;  $K_j = 0,63$ ), что объясняется близостью их расположения и сходством фитоценозов, хотя экспозиция склона различна. Сравнение остальных биотопов между собой показало незначительное сходство между ними (табл. 3).

Представленность видов в отдельных биотопах и в целом по району исследований характеризуется неоднородностью (табл. 1). Путем ранжирования видов в порядке убывания численности построена кривая доминирования–разнообразия, соответствующая логарифмическому распределению (Magurran, 1988) (рис. 1). Полученная зависимость соответствует известной закономерности распределения доли видов разной численности, обычно изображаемой в виде сильно вогнутой кривой (Williams, 1964).

Данное распределение характеризуется сильной асимметрией, т.е. большей долей видов с низкой численностью и небольшим числом видов с высокой численностью. Другими словами, основную долю видового разнообразия составляют малочисленные виды, в меньшей степени субдоминантные и доминантные (рис. 2).

Наибольшее число (41) видов жуужелиц зарегистрировано в биотопах смешанного леса (№ 1, № 2). Наибольшим числом видов представлены роды *Harpalus* (8), *Carabus* (7), *Pterostichus* (7), *Amara* (7).

В смешанном лесу (№ 1) доминируют: *Platynus assimile*, *Pterostichus niger*, *Carabus nemoralis*, *Carabus granulatus*, *Pterostichus oblongopunctatus*, *Pterostichus melanarius*. В биотопе № 2 в число доминантов входят: *Pterostichus oblongopunctatus*, *Carabus nemoralis*, *Platynus assimile*, *Harpalus laevipes*, *Carabus convexus*, *Pterostichus melanarius*, *Pterostichus aethiops*. На поляне (№ 3) доминируют *Cicindela hybrida*, *Poecilus lepidus*, *Harpalus autumnalis*, *Harpalus affinis*. В сосновом лесу (№ 4) доминируют *Carabus arcensis*, *Pterostichus oblongopunctatus* и *Pterostichus aethiops*.

Отдельные представители рода *Harpalus* (*H. rubripes* и *H. rufipes*) отмечены на всех пробных пло-

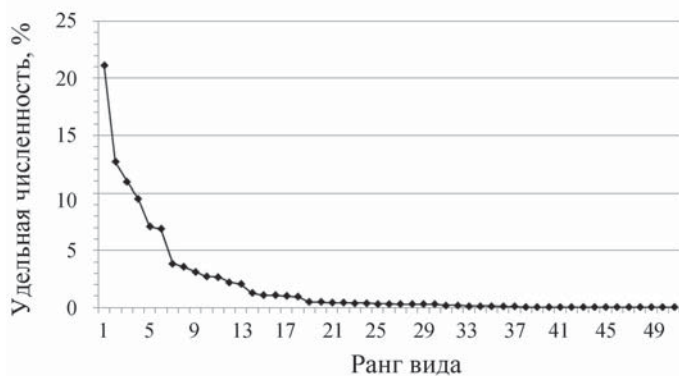


Рис. 1 Кривая доминирования–разнообразия (в сумме по всем биотопам)

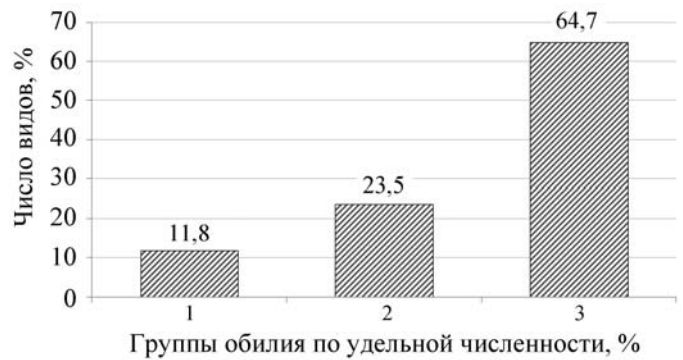


Рис. 2. Зависимость между численностью особей и числом видов: 1 – доминантные (>5%), 2 – субдоминантные (1–5%), 3 – малочисленные (<1%)

щадках, но в небольшом числе (не более 4%). Обычный в лесах *Pterostichus oblongopunctatus* присутствовал во всех биотопах, причем наиболее массово в смешанном (№ 2) и в сосновом (№ 4) лесу (19,1 и 13,3% соответственно).

В районе исследований зарегистрированы в единичном количестве: *Leistus ferrugineus*, *Leistus terminatus*, *Cicindela campestris*, *Elaphrus cupreus*, *Chlaenius tibialis*, *Ophonus rufibarbis*, *Badister sodalis*, *Agonum fuliginosum*, *Amara aenea*, *A. aulica*, *A. bifrons*, *A. fulva*, *A. nitida*, *A. similata*.

По биотопическому преферендуму многие авторы выделяют лесную, луговую, полевую, болотную и береговую группы, а также комбинаторные сочетания этих групп (табл. 1). В отдельную группу стоит выделить псаммофилов. Население жуужелиц исследованной территории можно сгруппировать в три более крупные группы: А – предпочитающие затененные биотопы с умеренной и повышенной влажностью (лесные, лесо-луговые, лесо-болотные), В – открытые береговые с высокой влажностью (береговые, болотно-береговые) и С – открытые сухие биотопы (луговые, лугово-полевые, открытые пески). Видов, предпочитающих только болотные, лугово-болотные или полевые биотопы, не обнаружено.

В целом распределение по биотопам соответствует экологической характеристике видов (табл. 4). В лесных биотопах (№ 1, № 2 и № 4) преобладают виды группы А (67,6; 70,0; 72,7% соответственно), на втором месте виды группы В (24,3; 23,3; 23,7% соответственно) и значительно меньше видов группы С (8,1; 6,7; 0,0% соответственно) (табл. 4). Другая картина наблюдается на поляне (№ 3), где преобладают виды группы С (68,9%), в то время как группа А составляет 31,3%, а группа В представлена одним экземпляром *Pterostichus nigrita*, видимо попавшим в ловушку случайно.



Продолжение табл. 1

№ 2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	
28	<i>Badister lacertosus</i> Sturm, 1815	6	0,42	4	0,76	0	0	0	10	0,48	лс, бл	Г	В	3	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
29	<i>Badister sodalis</i> (Dufschmid, 1812)	1	0,07	0	0	0	0	0	1	0,05	лс, бл, б	Г	В	3	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
30	<i>Agonum fuliginosum</i> (Panzer, 1809)	1	0,07	0	0	0	0	0	1	0,05	бл, б	Г	В	3	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
31	<i>Platynus assimile</i> (Paykull, 1790)	373	26,4	72	13,6	0	0	0	445	21,2	лс, бл, б	Г	В	3	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
32	<i>Poecilus cupreus</i> (Linnaeus, 1758)	3	0,21	2	0,38	1	0,99	0	6	0,29	лг, п	М	В	3	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
33	<i>Poecilus lepidus</i> (Leske, 1785)	0	0	0	0	23	22,8	0	23	1,09	лг, оп	К	О	3	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
34	<i>Poecilus versicolor</i> (Sturm, 1824)	3	0,21	0	0	0	0	0	3	0,14	лг, п	М	В	3	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
35	<i>Pterostichus aethiops</i> (Panzer, 1796)	45	3,18	28	5,29	0	0	8	13,3	81	лс	М	М	3	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
36	<i>Pterostichus anthracinus</i> (Illiger, 1798)	1	0,07	2	0,38	0	0	0	3	0,14	б	Г	В	3	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
37	<i>Pterostichus melanarius</i> (Illiger, 1798)	120	8,49	28	5,29	1	0,99	0	149	7,09	лс, лг	М	М	3	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
38	<i>Pterostichus niger</i> (Schaller, 1783)	182	12,9	15	2,84	3	2,97	0	200	9,51	лс	М	М	3	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
39	<i>Pterostichus nigrita</i> (Paykull, 1790)	7	0,5	0	0	1	0,99	0	8	0,38	лс, бл, б	Г	В	3	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
40	<i>Pl. oblongopunctatus</i> (Fabricius, 1787)	121	8,56	101	19,1	1	0,99	8	13,3	231	лс	М	В	3	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
41	<i>Pterostichus strenuus</i> (Panzer, 1796)	7	0,5	13	2,46	0	0	0	20	0,95	лс, бл	Г	В	3	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
42	<i>Stomis pumicatus</i> (Panzer, 1796)	5	0,35	2	0,38	0	0	0	7	0,33	лс	Г	В	3	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
43	<i>Calathus micropterus</i> (Dufschmid., 1812)	0	0	0	0	1	0,99	3	5	4	0,19	М	О	3	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
44	<i>Synuchus nivalis</i> (Panzer, 1798)	1	0,07	1	0,19	0	0	0	2	0,1	лг	М	О	3	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
45	<i>Amara aenea</i> (DeGeer, 1774)	0	0	0	0	1	0,99	0	1	0,05	лг, п	М	В	М	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
46	<i>Amara aulica</i> (Panzer, 1796)	0	0	1	0,19	0	0	0	1	0,05	лг, п	М	О	М	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
47	<i>Amara bifrons</i> (Gyllenhal, 1810)	0	0	1	0,19	0	0	0	1	0,05	лг, п, оп	К	О	М	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
48	<i>Amara communis</i> (Panzer, 1797)	3	0,21	0	0	0	0	0	3	0,14	лг, п	М	В	М	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
49	<i>Amara fulva</i> (O.F. Müller, 1776)	0	0	0	0	1	0,99	0	1	0,05	лг, п, оп	К	О	М	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
50	<i>Amara nitida</i> Sturm, 1825	1	0,07	0	0	0	0	0	1	0,05	лг, п	М	В	М	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
51	<i>Amara similata</i> (Gyllenhal, 1810)	0	0	0	0	0	0	1	1,67	1	0,05	лг, п	М	В	М	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
	Итого	1414		529		101		60	2104						100	86	67	57	51	29	25	41	14	6	
	Ловушко-сутки	2694		1339		250		1785	6068						содержание видов (%) с ареалом в регионе										

Обозначения. Биотопический преферendum (БП): лс – лес (52,9%), лг – луг (45,1%), п – поле (29,4%), бл – болото (17,6%), б – берег (7,8%), оп – открытый сухой песок (5,88%). Отношение к влажности (ОВ): Г – гигрофил (23,5%), М – мезофил (66,7%), К – ксерофил (9,8%). Сезон размножения (СР): В – весенний (58,8%), О – осенний (31,4%), М – мультисезонный (7,8%). Тип питания (ТП): З – зоофаги (68,6%), М – миксофаги (31,4%). Регионы распространения: Е – Европа, С – Сибирь, С – Кавказ, wA – Передняя Азия, тA – Средняя Азия, сA – Центральная Азия, eA – Восточная Азия, FE – Дальний Восток России, N – Северная Африка, Nag – Неарктика.

\*Список видов приведен в соответствии с Каталогом палеарктических жесткокрылых (Catalogue of Palaearctic Coleoptera, 2003).

Таблица 2

## Оценка видового разнообразия и выравненности сообществ жужелиц

Показатель	Биотоп				
	№ 1	№ 2	№ 3	№ 4	Все
Число видов ( $S$ )	37	30	16	11	51
Индекс Шеннона ( $H$ )	3,532	3,702	2,717	2,145	3,964
Максимальное значение индекса Шеннона ( $H_{\text{макс}}$ )	5,209	4,907	4,000	3,459	5,672
Индекс выравненности Пиелу ( $E$ )	0,678	0,755	0,679	0,620	0,699
Дисперсия индекса Шеннона ( $V_H$ )	0,002	0,004	0,031	0,052	0,001

Таблица 3

## Сравнение биотопов по коэффициентам сходства и оценка значимости различий по индексу Шеннона и критерию Стьюдента

Коэффициент сходства	Сравнение биотопов					
	№ 1–№ 2	№ 1–№ 3	№ 1–№ 4	№ 2–№ 3	№ 2–№ 4	№ 3–№ 4
$K_s$	0,78	0,26	0,38	0,26	0,44	0,3
$K_j$	0,63	0,15	0,23	0,15	0,28	0,17
Оценка значимости различий по индексу Шеннона и критерию Стьюдента $t$ ( $\alpha = 0,05$ , $df$ )						
Число степеней свободы $df$	55	18	12	20	13	23
Критическое значение $t_{\text{кр}}$	2,004	2,101	2,179	2,086	2,160	2,069
Фактическое значение $t$	3,660	4,768	6,200	5,997	7,120	3,963

Таблица 4

## Доля экологических групп жужелиц по количеству видов в биотопах, %

Группа	Биотоп				
	№ 1	№ 2	№ 3	№ 4	Все
Биотопический предпочтительность, %					
А (лс, лс-лг, лс-бл)	67,6	70	31,3	72,7	52,9
В (б, бл-б)	8,1	6,7	0	0	7,8
С (лг, лг-п, оп)	24,3	23,3	68,9	23,7	39,2
Отношение к влажности, %					
Г (гигрофилы)	29,7	26,7	6,3	0	23,5
М (мезофилы)	70,3	70	68,8	100	66,7
К (ксерофилы)	0	3,3	25	0	9,8
Фенологическая группа (тип сезонного размножения), %					
В (весенний)	59,5	53,3	56,3	27,3	58,8
О (осенний)	29,7	30,0	31,3	63,6	31,4
М (мультисезонный)	10,8	13,3	12,5	9,1	7,8
Тип питания, %					
З (Зоофаги)	78,4	76,7	56,3	72,7	68,6
М (Миксофитофаги)	21,6	23,3	43,8	27,3	31,4



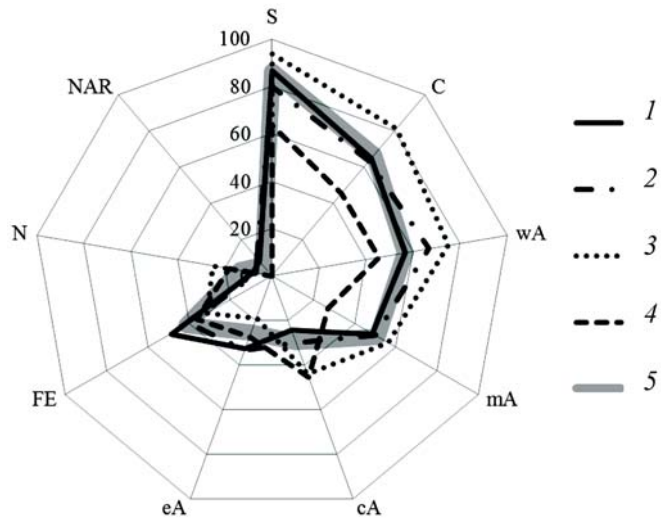


Рис. 3. Процентное соотношение географических регионов в ареалах жужелиц лесов надпойменной террасы левого берега р. Ока (1 – биотоп № 1, 2 – биотоп № 2, 3 – биотоп № 3, 4 – биотоп № 4, 5 – в целом). Европа (100%) не показана

По отношению к влажности во всех биотопах по числу видов преобладают мезофилы, причем под пологом соснового леса (№ 4) эта группа составляет 100%. При переходе от соснового леса к открытой поляне (№ 3) возрастает число ксерофильных видов (25%). В то же время по удельной численности ксерофилы доминируют на поляне над остальными группами, составляя 73,3% от общей численности жужелиц. В биотопах смешанного леса (№ 1, № 2) мезофилы преобладают над остальными группами как по количеству видов (около 70%), так и по их удельной численности (61,2–80,7%). Гигрофильные виды предпочитают условия смешанного леса и редко встречаются под пологом соснового леса и на открытой песчаной поляне (табл. 1, 4).

Анализ трофической структуры населения жужелиц в целом по району исследования показывает заметное преобладание зоофагов (68,6%) над миксофи-

тофагами (31,4%). Однако на поляне (биотоп № 3) это соотношение более выравнено в пользу видов со смешанным питанием (табл. 4). По географической характеристике все отмеченные в районе исследования виды жужелиц широко распространены в Европе. Из них подавляющее большинство (86%) имеют ареалы, пересекающие Сибирь; у 67% видов ареалы распространены на Кавказский регион; 57% достигают Передней и 51% – Средней Азии; 29% отмечены в Центральной Азии; 25% распространяются до Восточной Азии южнее России, в то время как 41% достигают Дальнего Востока России. В Северной Америке (Неарктике) обитают 5,9% отмеченных видов (*Notiophilus palustris*, *Loricera pilicornis*, *Harpalus laevipes*), их ареалы отнесены к циркумголарктическому типу (Городков, 1984). Северной Африки достигают 14% видов, из них 3,9% имеют транспалеарктический тип ареала (*Pterostichus nigrita*, *Amara similata*), 10,1% – западнопалеарктический (*Cicindela campestris*, *Harpalus rufipes*, *Ophonus rufibarbis*, *Amara aenea*, *Amara aulica*). Большинство же ареалов относятся к Евроазиатскому типу распространения (80%) (табл. 1).

Диаграмма рассеяния ареалов видов для каждого биотопа и в целом по району исследований представлена на рис. 3. На поляне (№ 3) в большей степени, чем в других биотопах, представлены виды с кавказским, переднеазиатским, среднеазиатским и северо-африканским распространением, что может объясняться некоторым сходством условий обитания на сухой прогреваемой песчаной поляне с природными условиями в юго-восточных и южных регионах. По центральноазиатскому вектору поляна сходна с сосновым лесом (№ 4) и также отличается от смешанного леса (№ 1, № 2). В смешанном лесу, напротив, несколько бóльшую долю, чем на поляне, составляют виды, достигающие Дальнего Востока и Восточной Азии, где климат более влажный.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арнольди К.В., Арнольди Л.В. О биоценозе как одном из основных понятий экологии, его структуре и объеме // Зоол. журн. 1963. Т. 42. Вып. 2. С. 161–183.  
 Боголюбов А.С., Панков А.Б. Простейшая методика геоботанического описания леса // Методическое пособие. М., 1996. 17 с.  
 Гиляров М.С. Зоологический метод диагностики почв // М., 1965. С. 18–34.  
 Гиляров М.С. Учет крупных почвенных беспозвоночных (мезофауны) // Методы почвенно-зоологических исследований. М., 1975. С. 12–30.  
 Городков К.Б. Ареалы насекомых европейской части СССР // Атлас под ред. К.Б. Городкова, карты 179–22. Л., 1984. 100 с.

Грюнталь С.Ю., Бутовский Р.О. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) как индикаторы рекреационного воздействия на лесные экосистемы // Энтомол. обозр. 1997. Т. LXXVI (3). С. 547–554.  
 Исаев А.Ю. Определитель жесткокрылых Среднего Поволжья (Ч. 1. Adepnaga и Muxophaga) // Ульяновское отделение русского энтомологического общества. Сер. Природа Ульяновской области. Вып. 10. Ульяновск, 2002. С. 8–50.  
 Комаров Е.В. Жужелицы рода *Badister* Clairv. (Coleoptera, Carabidae) фауны СССР // Энтомол. обозр. 1991. Т. 70. № 1. С. 93–108.  
 Криволицкий Д.А. Почвенные животные как индикатор при экологическом нормировании нарушений природной



- среды / Проблемы почвенной зоологии. Минск, 1978. С. 123–124.
- Крыжановский О.Л. Сем. Carabidae – жужелицы // Определитель насекомых европейской части СССР. Т. II. М.;Л., 1965. С. 29–77.
- Мордкович В.Г. Жужелицы как индикатор направления сукцессии // Тез. докл. III Всесоюз. карабидол. совещ. «Фауна и экология жужелиц». Октябрь, 1990 г. Кишинев, 1990. С. 50–51.
- Неронов В.В. Полевая практика по геоботанике в средней полосе Европейской России // Методическое пособие. М., 2002. 139 с.
- Никитский Н.Б., Осипов И.Н., Чемерис М.В., Семенов В.Б., Гусаков А.А. Жесткокрылые – ксилобионты, мицетобионты и пластинчатоусые Приокско-террасного биосферного заповедника (с обзором фауны этих групп Московской области) // Сб. трудов Зоол. музея МГУ. М., 1996. Т. 36. 197 с.
- Тихомирова А.Л. Учет напочвенных беспозвоночных // Методы почвенно-зоологических исследований. М., 1975. С. 73–85.
- Тихомирова А.Л., Рыбалов Л.Б., Россолимо Т.Е. Фауна и экология почвенных беспозвоночных (мезофауны) в сосновых лесах Приокско-террасного заповедника // Экосистемы Южного Подмосковья. М., 1979. С. 150–180.
- Фасулати К.К. Полевое изучение наземных беспозвоночных // М., 1971. С. 317–321.
- Федоренко Д.Н. Фауна жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Московской области // Насекомые Московской области. Проблемы кадастра и охраны. М., 1988. С. 20–46.
- Шарова И.Х. Особенности биотопического распространения жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в зоне смешанных лесов // Фауна и экология животных: Учен. зап. МГПИ им. В.И. Ленина. М., 1971. Вып. 465. С. 61–86.
- Шарова И.Х. Фауна жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Московской области и степень ее изученности // Почвенные беспозвоночные Московской области. М., 1982. С. 223–236.
- Barber H.S. Traps for Cave-Inhabiting Insects // Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society. 1931. Vol. 46. P. 259–266.
- Bowman K.O., Hutcheson K., Odum E. P., Shenton L. R. Comments on the distribution of indices of diversity // International Symposium on Statistical Ecology. 1970. Vol. 3.
- Catalogue of Palaearctic Coleoptera // Vol. 1. Archostemata – Myxophaga – Adephaga. Eds. I. Lobl, A. Smetana. Denmark, Stenstrup: Apollo Books. 2003. 819 p.
- Hutcheson K. A Test for Comparing Diversities Based on the Shannon Formula // J. theor. Biol. 1970. Vol. 129. P. 151–154
- Kryzhanovskij O.L., Belousov I.A., Kabak I.I., Kataev B.M., Makarov K.V., Shilenkov V.G. A checklist of the ground-beetles of Russia and adjacent lands (Insecta, Coleoptera, Carabidae). Sofia, Moscow. 1995. 281 p.
- MacArthur R.H. Fluctuations of animal populations, and measure of community stability // Ecology. 1955. Vol. 36. N 7. P. 353–356.
- Magurran A. E. Ecological diversity and its measurement. Princeton, 1988. 179 p.
- Pielou E. C. The measurement of diversity in different types of biological collections // J. Theor. Biol. 1966. Vol. 13. P. 131–144.
- Williams C.B. Patterns in the Balance of Nature and Related Problems in Quantitative Ecology // N.Y., 1964. 324 p.

Поступила в редакцию 25.04.14

## GROUND BEETLES (COLEOPTERA, CARABIDAE) OF PRIOKSK TERRACE FORESTS IN THE SERPUKHOV DISTRICT OF THE MOSCOW REGION

I.Y. Troshkova, N.Y. Troshkov, N.B. Nikitsky

The paper studies the species structure and relative abundance of Carabidae in the forest biotopes on the territory of the Serpukhov District of the Moscow Region. The population of ground beetles is represented by 51 species from 21 geni and 16 tribes. *Harpalus*, *Carabus*, *Pterostichus* and *Amara* geni are represented by the biggest number of species. Carabidae faunas of the biotopes have been compared according to the Shannon's information index, Jaccard's and Czekanowski-Sorensen's coefficients. A significant difference between the biotopes in the species structure and their relative abundance has been demonstrated. The dominance-diversity curve which corresponds with the logarithmic distribution has been drawn. The analysis of common ecological characteristics has been carried out. The biotopes distribution of Carabidae is inhomogeneous and corresponds with the ecological preferences of the species. The basis of the Carabidae fauna is formed by the species with Eurasian types of habitats, predominantly Siberian, Caucasian, Persian and Middle Asian regions.

**Key words:** Carabidae, ground beetles, fauna, Moscow Region, biotope, Shannon's information index, mixed forest; Prioksk terrace, Czekanowski-Sorensen's, Jaccard's coefficients, habitat.

**Сведения об авторах:** Трошкова Инга Юрьевна – доцент Московского государственного областного университета, канд. биол. наук (troshkova\_inga@rambler.ru); Трошков Николай Юрьевич – соискатель кафедры общей биологии и биоэкологии Московского государственного областного университета (nick-troshkov@mail.ru); Никитский Николай Борисович – ст. науч. сотр. Зоологического музея МГУ имени М.В. Ломоносова, профессор (Nikitsky\_NB@mtu-net.ru).

УДК 595.766.44

## ДВА НОВЫХ ВИДА ЖУКОВ-ТОЧИЛЬЩИКОВ ИЗ СРЕДНЕЙ АЗИИ (COLEOPTERA, PTINIDAE)

И.Н. Тоскина

Описаны два новых вида из Средней Азии: *Lasioderma bukhariensis* sp. nov. (подсем. Xyletininae) и *Ptilinus uzbekiensis* sp. nov. (подсем. Ptilininae) из Узбекистана. Отмечена находка *Oligomerus retowskyi* Schilsky, 1898 в Таджикистане. Установлено, что *Perithea gyrosa* Logvinovskij, 1978 и *P. phototropus* Logvinovskij, 1978 относятся к разным родам, поэтому *P. phototropus* должен быть удален из состава рода *Perithea*.

**Ключевые слова:** *Lasioderma*, *Ptilinus*, *Oligomerus*, *Perithea*, Ptilininae, Xyletininae, Ptinidae, Coleoptera, новые виды, Палеарктика.

Энтомофауна жуков-точильщиков в среднеазиатских республиках изучена очень слабо. Из различных регионов разными авторами было описано чуть больше двух десятков видов из различных подсемейств (Zahradník, 2007). Между тем природные условия среднеазиатских республик, благодаря нескольким горным системам, невероятно разнообразны. «Фауны различных горных систем заметно различаются, так что каждая из них заслуживает выделения в особую подпровинцию» (Крыжановский, 2002). В.Д. Логвиновский описал два новых рода: *Perithea* Logvinovskij, 1978 с видом *P. gyrosa* Logvinovskij, 1978 (подсемейство Drogatomininae) из Туркмении, найденным и в Таджикистане, и *Paroligomerus* Logvinovskij, 1979 с видом *P. costatus* Logvinovskij, 1979 (подсемейство Anobiinae) из Таджикистана. Существует еще один эндемичный род, внешне похожий на род *Stagetus*, но со слитными брюшными стернитами. Некоторые роды (*Nicobium*, *Ptilinus*), немногочисленные в Европе по своему видовому составу, представлены в Средней Азии несколькими видами (Zahradník, 2007).

Мы добавляем еще два новых вида жуков-точильщиков, найденных в среднеазиатском регионе. Материал хранится в коллекции Зоологического музея Московского университета имени М.В. Ломоносова (ЗМУМ).

### Методика измерений

Длину переднеспинки измеряли в профиль, поскольку такое измерение дает наиболее точные результаты, особенно если переднеспинка выпуклая. Длину члеников усиков и лапок измеряли между точками соединения их члеников. Ширину члеников измеряли по их апикальному краю. Длину надкрылий измеряли от базального края щитка вдоль шва, ширину надкрылий – чуть ниже плеч. Рисунки эдеагусов даны с дорсальной стороны.

### Описания новых видов

#### *Lasioderma bukhariensis* sp.n. (подсем. Xyletininae) (рис. 1)

**Г о л о т и п** ♂: Узбекистан, Бухарская обл., 25 км юго-восточнее Казана, Джейраний питомник, 18.05. [19]91. Горбатовский (ЗМУМ).

**О п и с а н и е.** **Внешний вид** (рис. 1, 1) Весь рыжий, голова и переднеспинка темнее. Опушение светло-желтое, однородное, приподнятое. Длина тела превышает ширину в 1,87 раза.

**Голова.** Лоб выпуклый. Глаза круглые, выпуклые, довольно большие, расстояние между ними равно 1,9 диаметра глаза. Усики: 3-й членик с тупым углом, примерно равен длине 2-го членика; 4-й членик со скошенным верхним краем; 4–7-й членики с прямым верхним и боковым краями (8–11-й членики утрачены). Все имеющиеся членики продольные (рис. 1, 2).

**Переднеспинка** в 1,6 раза шире своей длины; передние углы прямые, задние углы отсутствуют. Бока не вздуты (рис. 1, 3), боковые края не уплощенные. Опушение расчесано на две стороны (рис. 1, 4). Поверхность в двойной пунктировке, малые точки очень мелкие, расстояния между ними равны примерно одному диаметру точки (рис. 1, 5).

**Щиток** удлинненно-треугольный.

**Надкрылья** в 1,6 раза длиннее своей ширины и в 2,9 раза длиннее переднеспинки. Поверхность мелко морщинистая, с остатками двойной пунктировки; малые точки очень мелкие, крупные точки довольно разнообразны, Поверхность как бы в оспинах из-за частых точек-углублений (рис. 1, 6).

**Заднегрудь.** Длина заднегруды равна примерно длине 1-го брюшного стернита; передние кантики в середине едва сближены. Дистальная срединная бороздка едва достигает середины заднегруды (рис. 1, 7).

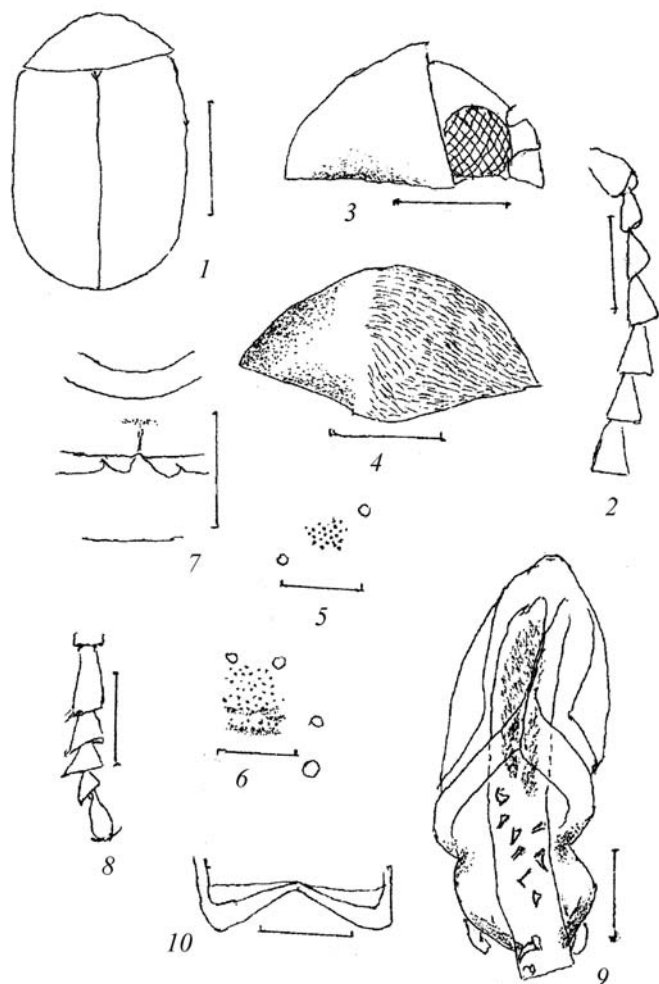


Рис. 1. *Lasioderma bukhariensis* sp. nov., ♂: 1 – общий контур тела; 2 – усик; 3 – передняя часть тела, вид сбоку; 4 – переднеспинка, вид сверху (с рисунком опушения); 5 – пунктировка на диске переднеспинки; 6 – структура поверхности надкрылий; 7 – середина заднегруди и первого видимого брюшного стернита; 8 – средняя лапка; 9 – эдеагус; 10 – дистальный конец 9-го брюшного стернита. Масштаб: 0,1 мм (5, 6); 0,2 мм (2, 8–10); 0,5 мм (3, 4, 7); 1,0 мм (1)

**Ноги.** Передние голени не расширяются к вершинам. Лапки толстые. 1-й членик средней лапки вдвое длиннее 2-го; 2-й членик в 1,25 раза длиннее 3-го; 3-й членик в 1,3 раза длиннее 4-го; 5-й членик в 1,5 раза длиннее 2-го (рис. 1, 8).

**Эдеагус.** Пенис примерно в 7 раз длиннее своей ширины на вершине, не сужается к вершине, заметно изогнут дорзо-вентрально. Эндофаллус с двумя крючками (сравнительно большим и маленьким) на вершине, а в апикальной половине – с неровным рядом слева из шести мелких крючьев и двумя маленькими крючками справа. Базальная половина наполовину заполнена «щеткой». Парамеры довольно глубоко рассечены на концах, короткий боковой отросток не достигает вершины парамеры (рис. 1, 9).

Дистальный конец 9-го брюшного сегмента имеет вид перемычки, сильно суженной в центре и расширяющейся к бокам (рис. 1, 10).

Длина 2,85 мм, ширина 1,50 мм.

**Этимология.** Новый вид получил свое название по месту находки.

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

Новый вид относится к группе видов рода *Lasioderma* желтого или желто-коричневого цвета, с не ребристой поверхностью надкрылий, с не расширяющимися к вершинам передними голеними, с опушением переднеспинки, расчесанным на две стороны, и распространенных в республиках Средней Азии и Казахстане. Это *L. logvinovskii* Toskina, 1998, *L. pectecapillum* Toskina, 2011, *L. redtenbacheri* (Vach, 1852). От всех трех видов новый вид отличается формой члеников усиков, формой переднеспинки и деталями эдеагуса. У *L. logvinovskii* членики усиков сильно поперечные, с вогнутыми апикальным и латеральным краями (Логвиновский, 1977, *L. minutus*: рис. 14; 1985, рис. 213). У *L. pectecapillum* 5–10-й членики усиков с выпуклым латеральным и вогнутым апикальным краями (Тоскина, 2011). У *L. redtenbacheri* 3-й членик усиков в 1,5–1,7 раза длиннее 2-го членика (у нового вида членики усиков продольные, латеральные края члеников прямые, 3-й членик не длиннее 2-го). Новый вид отличается от *L. pectecapillum* также более длинными надкрыльями (длина надкрыльев у нового вида больше ширины в 1,6 раза, а у *L. pectecapillum* только в 1,4 раза). Новый вид отличается от *L. redtenbacheri* также видом переднеспинки: без задних углов и соотношением ширины и длины, равным 1,6, а у *L. redtenbacheri* переднеспинка с задними углами и соотношение ее ширины и длины составляет 1,44. Новый вид отличается от перечисленных трех видов и деталями эдеагуса, особенно вооружением эндофаллуса: у *L. pectecapillum* эндофаллус с шестью крючками разной величины (Тоскина, 2011), а у *L. redtenbacheri* эндофаллус с тремя большими крючками и двумя рядами (12+5) мелких крючьев (Логвиновский, 1977) (в работе Эспаньола (Español, 1992, Fig. 58F) эндофаллус *L. redtenbacheri* с 3 большими крючками и двумя рядами (8+9) мелких крючьев).

***Ptilinus uzbekiensis* sp.n. (подсем. Ptilininae)**  
(рис. 2)

**Г о л о т и п** ♂: [Узбекистан, Ферганская обл.], Шахмардан, 23.VI.[19]48. (ЗМУМ).

**О п и с а н и е.** **Внешний вид** (рис. 2, 1). Жук почти весь черный. Усики и лапки темно-желтые. Голени буро-коричневые. Опушение темное, очень короткое,



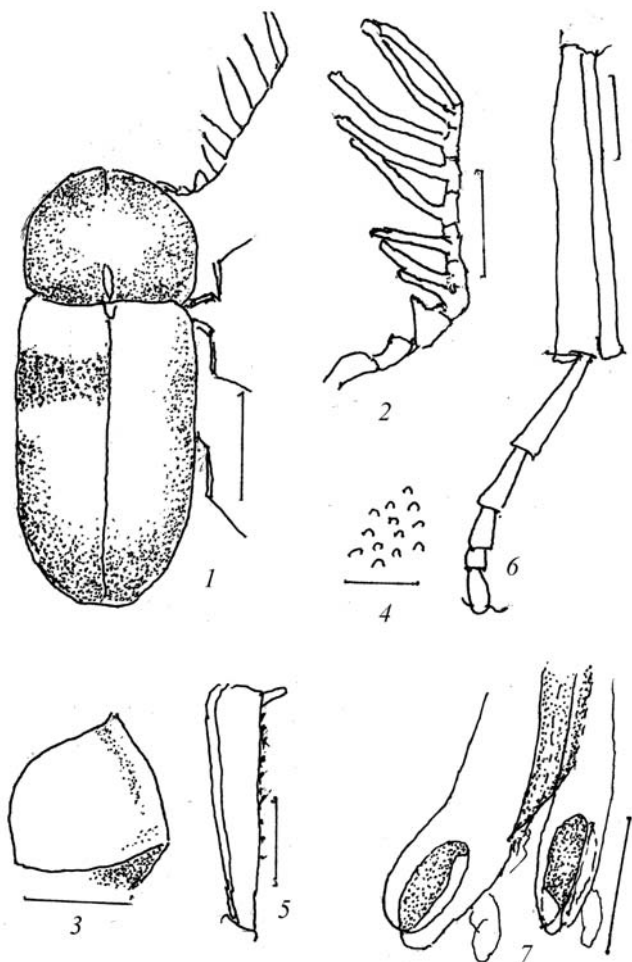


Рис. 2. *Ptilinus uzbekiensis* sp. nov., ♂: 1 – общий вид жука; 2 – усик; 3 – переднеспинка, вид сбоку; 4 – поверхность диска переднеспинки; 5 – передняя голень; 6 – голень и лапка задней ноги; 7 – конец эдеагуса. Масштаб: 0,05 мм (7); 0,1 мм (4); 0,2 мм (5, 6); 0,5 мм (2, 3); 1,0 мм (1)

лежащее. Тело длиннее своей ширины в 2,9 раза.

**Голова.** Лоб с продольной выпуклостью. Глаза круглые, выпуклые, расположены друг от друга на расстоянии в два диаметра глаза. Усики гребенчатые с 4-го членика; 2-й членик с зубцом, 3-й членик треугольный, его апикальный край с выемкой; отросток 4-го членика в 2 раза, 5-го и 6-го – в 3 раза, 7–10-го – примерно в 4 раза длиннее самого членика (рис. 2, 2).

**Переднеспинка** в 1,1 раза шире своей длины. Апикальный участок с небольшой продольной канавкой; над базальным краем – небольшая, продольная, слабо блестящая мозоль, других блестящих участков нет (рис. 2, 3). Поверхность зернистая, без острых, крупных гранул (рис. 2, 4).

**Щиток** имеет форму вытянутого треугольника с тупой вершиной.

**Надкрылья** в два раза длиннее своей ширины и в

2,24 раза длиннее переднеспинки. Поверхность в широких лентах точек; «ребра» видны лишь при косом освещении.

**Заднегрудь** с длинной, узкой срединной канавкой.

**Ноги.** Передняя голень с довольно длинным шипом на вершине и небольшим количеством мелких шипиков на наружном ребре (рис. 2, 5). Лапки тонкие, длина задней лапки равна 0,9 длины задней голени; 1-й членик в 2 раза длиннее 2-го, 2-й в 1,5 раза длиннее 3-го, 3-й в 2 раза длиннее 4-го, 5-й членик примерно равен длине 3-го членика (рис. 2, 6).

Вершина эдеагуса изображена на рис 2, 7: концы парамер с длинной овальной выемкой, боковой отросток короче парамеры. Пенис заметно склеротизован, его конец косо усеченный.

Длина 4,0 мм, ширина 1,4 мм.

**Этимология.** Новый вид получил свое название по месту находки.

**Дифференциальный диагноз.**

Новый вид относится к группе «*fuscus*», в которой отростки средних члеников усиков короче половины усика. Кроме *P. fuscus* Geoffroy, 1785, это *P. iranicus* Toskina, 1995 и *P. panfilovi* Toskina, 1995. У *P. iranicus* переднеспинка с четкой, углубленной средней линией и поперечной выпуклостью (рис. 3, 1); отростки средних члеников усиков очень короткие: у 7-го членика отросток только в 3 раза длиннее самого членика (рис. 3, 2). У *P. fuscus* и *P. panfilovi* 3-й членик усиков с пальцевидным отростком, отростки средних члеников (6-й, 7-й) в 5 раз длиннее своих члеников (у нового вида переднеспинка без выпуклостей; отросток 7-го членика в 4 раза длиннее самого членика). У всех трех видов «ребрышки» на надкрыльях, в отличие от нового вида, хорошо выражены, особенно у *P. panfilovi* (Toskina, 1995), зубец на вершине передней голени очень короткий (рис. 3, 3). Конец эдеагуса *P. fuscus* – на рис. 3, 4 (концы парамер с круглыми выемками). Что касается *P. pleshanovi* Toskina, 1995, широко распространенного в Сибири, то разница в длине отростков члеников усиков еще больше: отростки средних члеников почти в 10 раз длиннее самих члеников, 3-й членик с пальцевидным отростком; надкрылья с четкими «ребрышками», переднеспинка и концы парамер эдеагуса – другой формы (Toskina, 1995).

### Обсуждение

При описании рода *Peritheca* В.Д. Логвиновский поместил в него два вида: *P. gyrosa* и *P. phototropus* и дал рисунки общего вида жуков и их генитального аппарата (Логвиновский, 1985, рис. 249 и



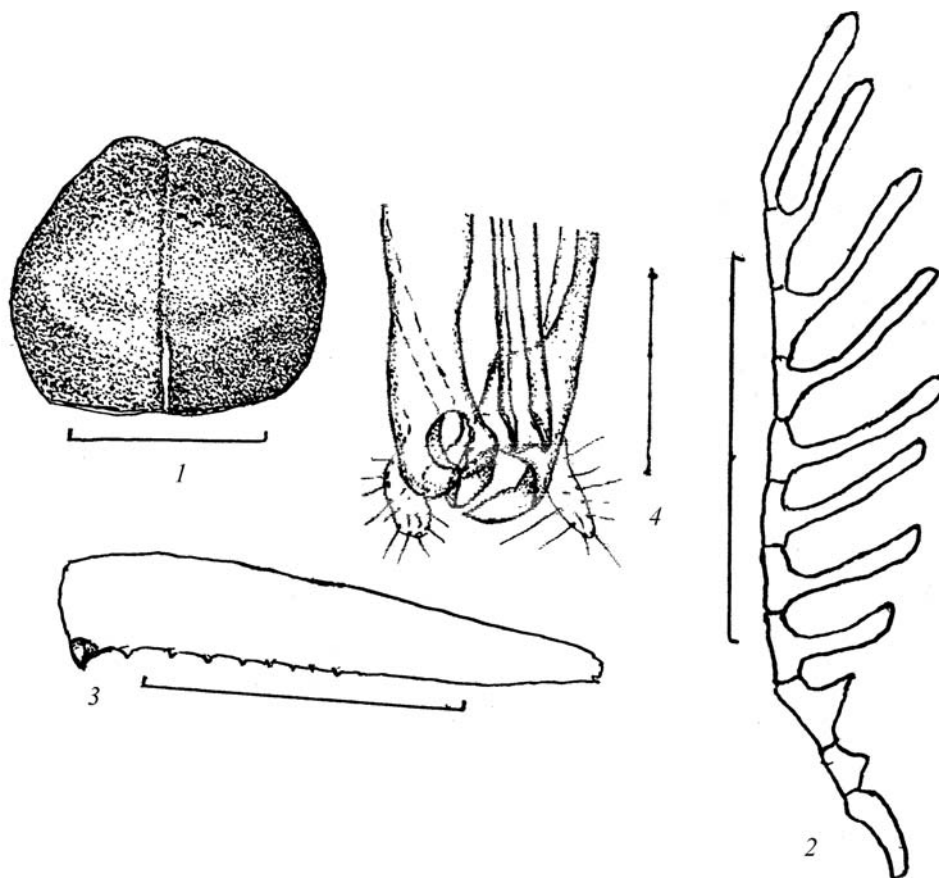


Рис. 3. *Ptilinus iranicus* Toskina, 1995, ♂: 1 – переднеспинка, вид сверху; 2 – усик; 3 – передняя голень. *P. fuscus* Geoffroy, 1785: 4 – конец эдеагуса. Масштаб: 0,05 мм (4); 0,5 мм (3); 1,0 мм (1, 2)

250, 252 и 253). При всем несовершенстве рисунков все же ясно, что *P. phototropus* не относится к этому роду по общему габитусу, двойному опушению поверхности (как у *Stagetus*), иному типу эдеагуса – с маленькой фаллобазой. Скорее всего, это представитель того нового неизвестного рода, о котором мы упоминали во Вступлении. Во всяком слу-

чае *P. phototropus* из рода *Perithea* должен быть выведен. Из известных видов в Таджикистане отмечен *Oligomerus retowskyi* Shilsky, 1898, ранее в Средней Азии не отмечавшийся.

Автор сердечно благодарна А.С. Украинскому и Н.Л. Клепиковой (Москва) за большую помощь в работе.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Крыжановский О.Л. Состав и распространение энтомофаун земного шара. М., 2002. 237 с.
- Логвиновский В.Д. Обзор жуков-точильщиков рода *Lasioderma* Stephens (Coleoptera, Anobiidae) фауны СССР и Монголии // Насекомые Монголии. 1977. Вып. 5. С. 278–289.
- Логвиновский В.Д. Новые роды и виды жуков-точильщиков (Coleoptera, Anobiidae) из Казахстана и Средней Азии // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1978. Т. 21. С. 26–30.
- Логвиновский В.Д. Новый род и новые виды жуков-точильщиков (Coleoptera, Anobiidae) из Средней Азии // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1979. Т. 38. С. 42–44.
- Логвиновский В.Д. Точильщики – семейство Anobiidae // Фауна СССР. Насекомые Жесткокрылые. Т. 14. Вып. 2. 1985. Л., С. 1–175.
- Тоскина И.Н. Новые виды точильщиков рода *Lasioderma* Stephens, 1835 (Coleoptera, Anobiidae) из Средней Азии, Казахстана и Южной Сибири // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2011. Т. 116. Вып. 2. С. 3–11.
- Español F. Coleoptera, Anobiidae // Fauna Iberica. Т. 2. Madrid, 1992. 195 p.
- Toskina I.N. Wood-borers of the genus *Ptilinus* (Coleoptera, Anobiidae) of Russia and adjacent countries // Russian Entomol. J. 1995. Vol. 4. N 1–4. P. 15–34.
- Toskina I.N. Rare and new Anobiidae (Coleoptera) from the Arabian Peninsula // Fauna of Arabia. 1998. Vol. 17. P. 51–91.
- Zahradnik P. Catalogue of Palaearctic Coleoptera / Eds. I. Löbl et A. Smetana. Vol. 4. Stenstrup. 2007. Ptinidae. P. 12–362.

**TWO NEW SPECIES OF WOOD-BORER BEETLES (COLEOPTERA:  
PTINIDAE) FROM CENTRAL ASIA***I.N. Toskina*

Two new species are described from Uzbekistan: *Lasioderma bukhariensis* sp. nov. (subfam. Xyletininae) and *Ptilinus uzbekiensis* sp. nov. (subfam. Ptilininae). *L. bukhariensis* is rufous, pubescence suberect, light yellow. Antennae: 3rd segment as long as the 2nd one; 4–7th segments with straight apical and lateral margins, longitudinal; eyes separated by 1.9 eye diameters. Pronotum 1.6 times as wide as long, without posterior angles, pubescence parted to two sides; surface with dual punctation. Elytra 1.6 times as long as wide, surface with fine wrinkles and punctures. Anterior rims of metasternum are very slightly approximated in the middle. Fore tibiae not dilated towards apex. Aedeagus: internal penial sac with two spines at the apex, sinuous row of 6 spines and 2 small spines in its middle. Length 2.85 mm. *L. bukhariensis* differs from *L. logvinovskii* Toskina, 1998, *L. pectecapillum* Toskina, 2011, and *L. redtenbacheri* (Bach, 1852) having rufous colour, pubescence parted to two sides on pronotum, and not dilated fore tibiae, by antennomeres which are strongly transverse in the first species, with convex lateral margins in the second species, and with long 3rd segment (1.5–1.7 times as long as the 2nd segment) in the third species. Also elytra are shorter in *L. pectecapillum* (ratio between length and width is 1.4 in the latter and 1.6 in the new species); pronotum with posterior angles in *L. redtenbacheri* (pronotum without posterior angles in new species). Internal penial sac is provided with different armaments (6 spines of various sizes in *L. pectecapillum*, and 3 large spines and 2 rows of small spines in *L. redtenbacheri*).

*Ptilinus uzbekiensis* is black, antennae and tarsi yellow. Eyes separated by about 2 eye diameters. Antennae: 3rd segment triangular, with notch, ramus of 7th segment is 4 times as long as the segment itself. Pronotum 1.1 times as wide as long, without shining places and coarse large teeth. Elytra 2 times as long as wide, almost without “costae”; bands of punctures are broad. Fore tibiae with rather long apical tooth. Aedeagus: paramerae with long notch. Length 4.0 mm. The new species differs from other *Ptilinus* in Central Asia with short rami of antennomeres (*P. fuscus* Geoffroy, 1785, *P. iranicus* Toskina, 1995, *P. panfilovi* Toskina, 1995) by the following characters. All the three species have short tooth on fore tibia apex. 3rd antennomere with digitate process and 6–7th segments with rami which are 5 times as long as their segment in *P. fuscus* and *P. panfilovi*. On the contrary, *P. iranicus* has shorter rami: 3 times as long as the 7th antennomere itself; pronotum with deep middle line and transverse bulge. The end of aedeagus of *P. fuscus* is shown for comparison.

*Oligomerus retowskii* Schilsky, 1898 is found for the first time in the Central Asia (Tadzhikistan).

It was established that *Peritheca gyrosa* Logvinovskij, 1978 and *P. phototropus* Logvinovskij, 1978 belong to different genera, and the latter should be removed from the genus *Peritheca* to another genus.

**Key words:** *Lasioderma*, *Ptilinus*, *Oligomerus*, *Peritheca*, Ptilininae, Xyletininae, Ptinidae, Coleoptera, new species, Palaearctica.

**Сведения об авторе:** *Тоскина Ирина Николаевна* – канд. биол. наук (nina\_11235813@mail.ru).

УДК 581.9

## КРИТИЧЕСКИЙ ПОДХОД К ФЛОРИСТИЧЕСКОМУ АНАЛИЗУ У ПРЭСНОВОДНЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ НА ПРИМЕРЕ ФЛОРЫ ЮЖНО-ТАДЖИКСКОЙ ДЕПРЕССИИ

*С.С. Баринава, М.Т. Бобоев*

Проведен анализ подходов выделения головной части таксономического спектра флоры водорослей на примере разделенного по высотности местообитания полного списка видов из водоемов Южно-Таджикской депрессии, составляющего 1 072 вида (1 190 с разновидностями и формами) из 9 отделов. Статистически достоверными оказались результаты, полученные для таксонов всех уровней методом стандартного отклонения, а при выделении 10 таксонов только для уровня отделов, классов и порядков. Выделение методом 50% было адекватным только для маловидовых сообществ. Установлено, что видовое богатство уменьшается с возрастанием высотности местообитания, а внутривидовой полиморфизм, наоборот, увеличивается с 1,12 до 1,20. Присутствие цианобактерий во флоре снижается с высотой. Происходит также обогащение сообществ харовыми и диатомовыми водорослями наряду с увеличением индекса полиморфизма, что свидетельствует о большей адаптационной способности харовых и диатомовых в условиях климатических изменений.

**Ключевые слова:** флора, пресноводные водоросли, статистические методы, Южный Таджикистан.

Биоразнообразии водорослей, выраженное числом видов (альфа-разнообразии), используется для анализа представленности сосудистых растений в флористическом аспекте (Шмидт, 1974). Перечень видов индивидуален для каждой изучаемой флоры, а систематическая структура – это одно из свойств флоры, как географически очерченного комплекса видов (Толмачев, 1974).

Мы пытаемся применить методы анализа систематической структуры, используемые при анализе флор сосудистых растений, к анализу альгофлоры. В работах выдающегося флориста, систематика и фитогеографа А.И. Толмачева и его последователей разрабатывались разнообразные методические приемы сравнительного изучения флор сосудистых растений (Толмачев, 1974; Шмидт, 1980), хотя сами идеи изложены еще в работах Декандоля (Candolle, 1855).

Альгологи флористы обычно рассматривают структуру альгофлоры в целом, что для полных альгофлор (Баринава, и др., 2006; Медведева, 1986; Barinova et al., 2004, 2005, 2006а,б) используется не только в плане констатации, описания имеющейся флоры, но служит также и для сравнительной флористики (Анисимова, Баринава, 2004). При этом существенной проблемой является определение что такое флора у пресноводных водорослей (Barinova, 2013).

Сравнивать разновеликие и разнообразные многовидовые альгофлоры весьма затруднительно

(Семкин, 1987). В.М. Шмидт (1980) считает достаточным для флор сосудистых растений ограничиться в сравнительно-флористических целях анализом 10–15 ведущих семейств и родов как определяющих «лицо» флоры, ее систематическую структуру, головную часть флористического спектра, поскольку состав ведущих семейств отражает зональное и региональное положения флоры, специфичен для определенных флористических областей и отражает особенности флорогенеза и связь с определенными условиями. Но этот анализ не заменяет и не исключает анализа полных списков.

Одним из критериев применимости метода считается представленность в 10 ведущих семействах более половины видового состава флоры. Закономерность выделена Б.А. Юрцевым (1968) для флор сосудистых растений, в которых всегда 10 семейств представляют половину и более таксономического списка, а в арктических флорах даже более 70%. Для флор водорослей пока не выделено число таксонов, всегда составляющих более половины видового списка. Однако в этом подходе существенным моментом является положение о том, что наиболее представленные таксономические группы, которые численно составляют 50% списка, отражают таксономическое лицо флоры, а значит показывают, какие именно таксоны нашли данные условия оптимальными для своего развития. Это означает, что выделение группы 50% таксонов, с одной стороны, отражает оптимум среды для данной флоры и яв-

ляется индикацией, а с другой стороны, позволяет использовать статистические методы в отделении значимой группы таксонов флористического списка. Возможные подходы могут быть как простым отделением некоторого числа таксонов, составляющих, по мнению исследователя, наиболее выразительную группу для данной флоры, так и статистические подходы, как, например, определение сигмы (стандартного отклонения). Ранее было установлено (Барина и др., 2006), что выделение значимых отделов водорослей в полных флорах, как по рассчитанному стандартному отклонению (STDEV) распределения видов по отделам, так и по значению 50% от максимально богатого в видовом отношении отдела, дает сходные результаты. В последнем случае построение упрощается, а результат остается адекватным. Однако опыт показывает, что метод выделения значимой части альгофлоры линией 50% от максимально богатого в видовом отношении отдела дает адекватные STDEV-результаты только в случаях, когда число групп (таксономических или экологических) в анализируемом распределении невелико. Так, для распределения семейств или родов (Анисимова, 2000) в полной альгофлоре значения STDEV и 50% не совпадают. В данном расчете нет также соответствия между значениями STDEV и 10 ведущих таксонов.

Таким образом, в анализе флоры водорослей на основе ее видового состава видно, что к настоящему времени в полной мере еще не сложилась методология, которая учитывала бы особенности именно флор водорослей – высокое видовое богатство, внутривидовой полиморфизм, большие отличия альгофлор в целом друг от друга и по составу головной части флористического спектра. Не найдено пока и объективных методов выделения головной части флоры для сравнительно-флористического анализа.

До наших исследований были проанализированы десмидиевые водоросли Советского Союза в отношении структуры флоры Г.М. Паламарь-Мордвинцевой (1982), флоры диатомовых водорослей по составу 10 ведущих семейств (Харитонов, 1981; Ахметова, 1986), а полные пресноводные альгофлоры подверглись анализу по 10 ведущим таксонам каждого таксономического уровня (Барина, 1990; Бурова, Жежера, 2013; и др.). Выделяются то 10, то 12 родов (Курбонова, 2007), или сколько получится, чтобы было большинство (Джумаева, Хисориев, 2002), что авторам кажется наиболее выразительным, и называются 3–4 высших таксона (Габышев и др., 2010). Используются также смешанные типы анализа, включающие приведенные выше подходы (Лашинский и др., 2007). Необходимость упрощения

и унификации анализа ощущается, но методы пока не определены.

Поскольку для полной альгофлоры закономерности таксономического распределения пока в процессе поиска, можно попытаться применить различные методы анализа для выделения групп ведущих таксонов, а полученные результаты оценить с точки зрения применимости этого метода для анализа полных альгофлор, что и было целью настоящего исследования.

## Материалы и методы

Материалом для настоящего исследования послужила флора водорослей, обитающих в реках, ручьях, озерах, минеральных источниках, водохранилищах, рыбоводных прудах и очистных сооружениях Южно-Таджикской депрессии (рис. 1).

### Описание района исследования

Территорию Юго-Таджикской депрессии пересекает несколько многоводных рек (Кафирниган, Вахш (в среднем и нижнем течении), Кызылсу, Яхсу, Таирсу) и много малых рек. Все они являются правыми притоками р. Пяндж, которая впадает в р. Амударья и относится к экорегиону 631 (верховья Амударья, рис. 1) по классификации FEOW (Freshwater Ecoregions of the World). На этой территории есть искусственные водоемы, такие как Муминабад, Сельбурк, Головное, Ходжамумин и Нурек (Сафаров, 2003), а также небольшие озера и пруды.

### Лабораторные исследования

Всего изучено 766 проб водорослей планктона, бентоса и перифитона, собранного во всех упомянутых выше типах водоемов в течение 2000–2011 г. Пробы на месте отбора фиксировались 4%-м раствором формальдегида и транспортировались в лабораторию, где их исследовали под увеличением  $\times 600$ –1000 с помощью микроскопов «МБИ-3», «Amplival», и «Carl Zeiss Axioskop-40» с цифровой камерой «AxioCam MRc-5» высокой резолуции и программой «AxioVision 4.8». Клетки диатомовых изучали в постоянных препаратах в среде Эляшева. Видовой состав определяли с помощью международных определителей, а современные названия таксонов были откорректированы с помощью Algaebase (Guiry and Guiry, 2014) и упорядочены в соответствии с номенклатурой T. Cavalier-Smith (2004).

Для выделения головной части таксономического спектра применяли три метода: 1) выделение 10 ведущих таксонов каждого таксономического ряда;



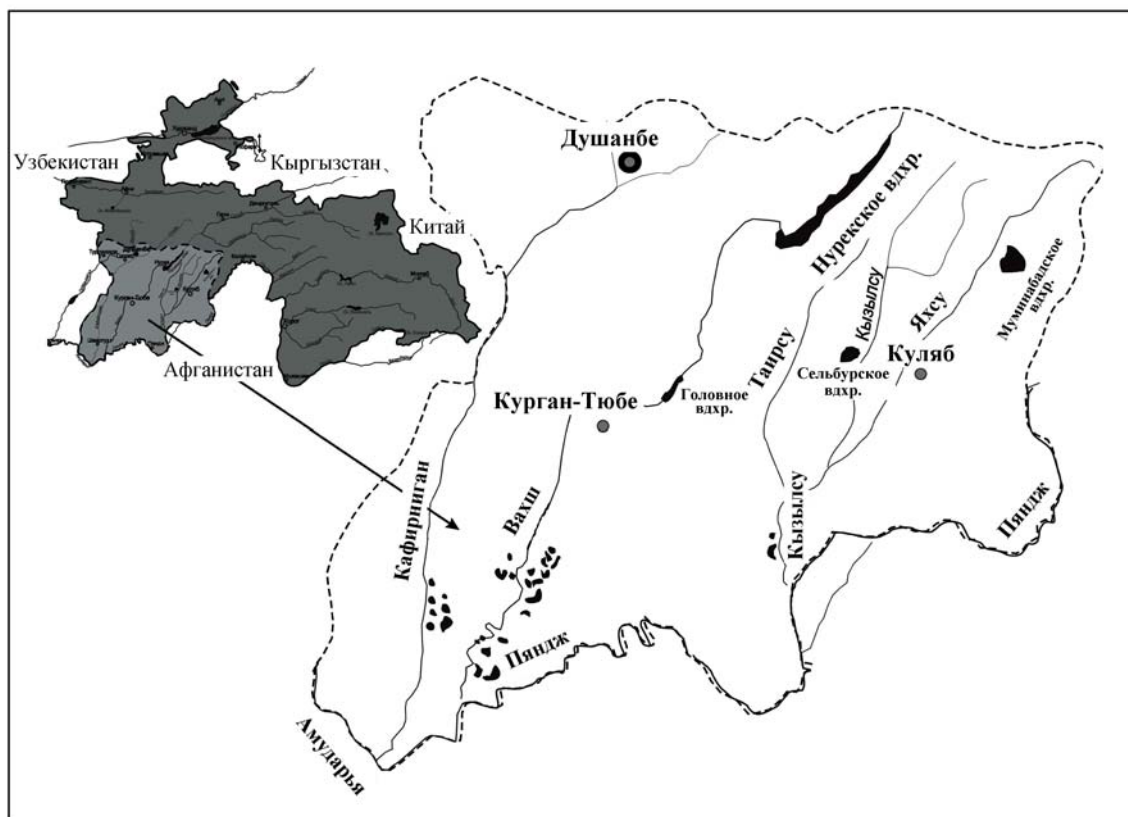


Рис. 1. Карта исследованных водоемов Южно-Таджикской депрессии

2) выделение ведущих таксонов, включающих в каждом таксономическом ранге 50% видового состава;

3) выделение большинства видового состава в каждом таксономическом ранге с помощью расчета стандартного отклонения.

В целях проявления тенденции изменения таксономических спектров изучаемой альгофлоры, выделенных каждым из трех методов, и для их последующего сравнения выявленная флора водорослей была разделена на слои в соответствии с высотой местообитания (100–500, 500–1000, 1000–1500, 1500–2000 и 2000–2500 м над ур. моря). Такой подход используется впервые.

Для изучения внутривидовой изменчивости как адаптационного свойства видов рассчитаны индексы внутривидового полиморфизма как частного от деления числа таксонов видового и внутривидового ранга на число видов (Vaginova, 2011b). Это новый для отечественной сравнительной флористики индекс, разработанный пока только для флор водорослей. Списки видов сравниваемых флор водорослей могут быть составлены непосредственно исследователем на основе своих материалов, а также могут быть использованы литературные данные. В любом случае для всех сравниваемых флор водорослей делается приведение к современной на настоящий мо-

мент таксономии с помощью *algaebase.org* (Guiry, Guiry, 2013). Авторы исходят из представления о флоре как о географически очерченном комплексе популяций видов (Толмачев, 1974). Таксоны подвидового ранга у водорослей с развитием современных методов таксономии чаще включаются в морфологический комплекс вида (Guiry, Guiry, 2013), однако даже при современной тенденции повышения таксономического ранга многие из них остаются валидными, поскольку отличаются экологической приуроченностью (Барина и др., 2006), вполне соответствуя представлению Е. Одума (Odum, Barrett, 2004) о нише, как о профессии. Таким образом, состав внутривидового разнообразия, будучи добавленным в экологическом плане к составу собственно видов, отражает интенсивность воздействия среды и климата на процесс ее формирования.

### Результаты и обсуждение

В отобранных пробах было определено 1072 таксона видового ранга, 1190 вместе с разновидностями и формами (табл. 1) из 9 отделов. Разнообразие водорослей Таджикистана высокое, составляет более 2000 видов и внутривидовых таксонов (<http://www.tajik-gateway>), однако полного списка до сих пор не опубликовано. Мы составили список для исследованной территории, и он находится в

Таблица 1

## Общий таксономический состав флоры водорослей Южно-Таджикской депрессии

Отдел	Класс	Порядок	Семейство	Род	Вид	Вид и внутривидовые таксоны	Ssp/Sp Index
Heterokontophyta	7	26	45	102	426	491	1,15
Сyanobacteria	1	5	18	61	199	208	1,05
Dinophyta	1	4	7	12	24	29	1,21
Cryptophyta	1	1	1	1	1	1	1,00
Rhodophyta	1	1	1	1	2	2	1,00
Charophyta	3	4	9	19	111	126	1,14
Glaucophyta	1	1	1	1	1	1	1,00
Chlorophyta	6	15	37	94	191	196	1,03
Euglenophyta	1	3	7	21	117	136	1,16
Всего	22	60	126	313	1072	1190	–

процессе публикации (Barinova et al., 2014 In press). Разнообразие флоры водоемов в Южно-Таджикской депрессии представляет большую часть альгофлоры Таджикистана и может быть сравнимо по величине с альгофлорами таких регионов, как Турция (Aysel, 2004), Грузия (Barinova et al., 2011a) или Израиль (Barinova et al., 2011b).

В целях определения достаточности выявленно-го видового состава для флористического анализа построена кривая Виллиса (Баринова и др., 2006; Barinova, 2011a). Оказалось, что ее форма заметно приближена к гиперболической линии тренда, что указывает на возможность достоверного статистического анализа.

Мы подсчитали индекс внутривидового полиморфизма как соотношение общего числа видов и внутривидовых таксонов и таксонов видового ранга для каждого из отделов водорослей. В табл. 1 показано, что среди многовидовых отделов как самостоятельных во флористическом отношении групп наиболее полиморфны виды у диатомовых и харовых водорослей (1,15 и 1,14 соответственно). Это сравнимо с полиморфизмом региональных флор (Barinova, 2011b) Британских островов (1,15) и Грузии (1,19), больше, чем у Турции (1,09) и Израиля (1,09), но меньше, чем для Центральной Европы (1,21), Центральных штатов США (1,23), Монголии (1,36), Беларуси (1,42) и Польши (1,48). Индекс полиморфизма для флоры водорослей Южно-Таджикской депрессии в целом составляет 1,11, укладываясь в ряд широтного тренда этой величины (Barinova, 2011b).

Расположение видового состава в полной флоре по высотному градиенту (табл. 2) показывает неравномерность распределения не только по общему числу видов (максимальное число видов составляет 780 на высоте до 1000 м), но также и по таксономическому составу. На рис. 2 видно, что при общем преобладании диатомовых и хризифитовых водорослей, доля зеленых остается постоянной, доля эвгленовых уменьшается, а доля харовых увеличивается с высотой.

Головная часть таксономического спектра, выделенная каждым из трех методов, отличалась как по количеству, так и по составу ведущих таксонов (табл. 3). Следует уточнить, что ведущие таксоны выделялись для каждого слоя флоры как в целом, так и по высотности местообитания. Однако на каждой высоте водоросли проявляли свои предпочтения, меняя головную часть спектра. Из-за этого происходило увеличение общего списка ведущих таксонов, поскольку по мере анализа каждого высотного слоя флоры к числу ведущих таксонов нижнего высотного слоя прибавлялись таксоны из каждого вышележащего слоя флоры, которые ранее не входили в таковые нижележащего слоя.

В табл. 3 показано, что при выделении 10 таксонов, в анализ входили все 9 отделов, тогда как 50% видового состава выделяло только 3 отдела, а по стандартному отклонению их было 4. Та же закономерность наблюдалась при выделении ведущих классов и порядков. Однако в анализе семейств и родов число таксонов, включенных в анализ, явно росло.

Таблица 2

**Распределение числа видов в отделах водорослей Южно-Таджикской депрессии по высотности местообитаний**

Отдел	Высота над ур. моря, м				
	500	1000	1500	2000	2500
Heterokontophyta	177	391	89	27	5
Cyanobacteria	97	149	25	20	0
Chlorophyta	67	155	42	11	1
Euglenophyta	33	110	28	3	0
Charophyta	24	88	33	11	0
Dinophyta	15	14	6	0	0
Cryptophyta	1	0	0	0	0
Rhodophyta	0	2	0	0	0
Glaucophyta	0	1	0	0	0
Число видов	371	780	202	66	5
Число видов и внутривидовых таксонов	414	910	223	72	6
Ssp/Sp Index	1,12	1,17	1,10	1,09	1,20

Таблица 3

**Число таксонов, участвующих в анализе флоры водорослей Южно-Таджикской депрессии, проведенном разными методами**

Число таксонов, участвующих в анализе	10 таксонов	50%	STDEV
Отдел	9	3	4
Класс	12	6	7
Порядок	15	9	15
Семейство	21	25	31
Род	29	59	74

Сравнение результатов анализа сообществ по высотному градиенту представлено в табл. 4. Видно, что процент видового состава по таксонам, участвующим в анализе флоры водорослей, не одинаков при разном подходе выделения головной части таксономического спектра. В качестве критерия достоверности было принято значение стандартного отклонения (STDEV) для каждого анализируемого множества.

Результаты расчетов по методам 10 таксонов и 50% видового состава мы сравнили с процентным составом, выделенным статистическим анализом по методу STDEV. В целом картина представленности выглядит неплохо, почти везде учтено от 50 до 100% видового состава. Однако статистически достовер-

ным (соответствует данным, полученным по методу STDEV) при выделении методом 10 таксонов оказывается анализ отделов, что, несомненно, важно (Сёмкин и др., 2010), и классов. Однако этот метод не выдерживается для остальных таксономических уровней, т.е. 10 таксонов не достаточно для анализа, и по большему числу уровней полученные результаты недостоверны.

При выделении головной части спектра методом 50% статистически недостоверными оказываются данные почти всего анализа, хотя, как и в случае 10 таксонов, можно анализировать маловидовые сообщества, обитающие в нашем случае на высоте 2500 м. Таким образом, этот метод дает неполный анализ и по большему числу уровней недостоверный.

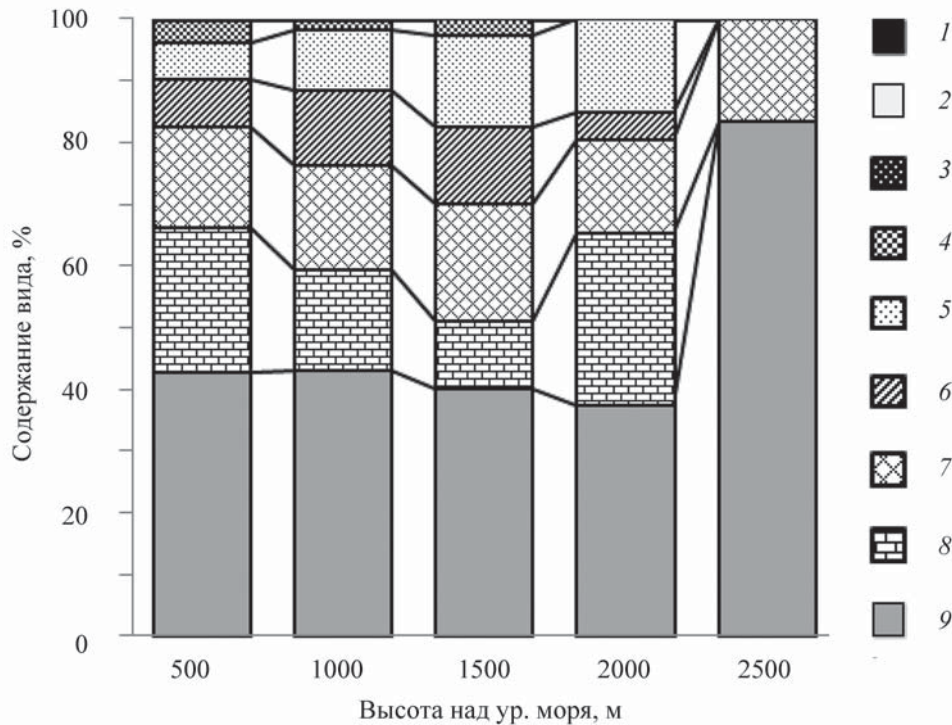


Рис. 2. Процентное соотношение видового состава в отделах водорослей по высотам местообитания в водоемах Южно-Таджикской депрессии: 1 – Glaucophyta, 2 – Rhodophyta, 3 – Cryptophyta, 4 – Dinophyta, 5 – Charophyta, 6 – Euglenophyta, 7 – Chlorophyta, 8 – Cyanobacteria, 9 – Heterokontophyta

Метод стандартного отклонения показал включение в анализ меньшей части видового состава на уровне отделов и классов, которой достаточно, но этот подход требует включения большего числа таксонов в анализ рангом ниже и является не только достоверным, но и достаточно полным. Для флоры водорослей Южно-Таджикской депрессии выделяются в качестве ведущих 4 отдела (табл. 3): Heterokontophyta, Cyanobacteria, Chlorophyta и Charophyta. Из этих отделов наиболее представлены классы Cyanophyceae, Bacillariophyceae, Chlorophyceae, Conjugatophyceae. Из этих же отделов и эвгленовых наиболее представлены порядки Naviculales, Fragilariales, Sphaeropleales, Desmidiaceae, Scenedesmaceae, Euglenaceae с харовыми на первом месте; роды *Diatoma*, *Cosmarium*, *Fragilaria*, *Gomphonema* с диатомовыми и десмидиевыми на ведущих местах.

Неравномерность распределения видового состава и связь с высотностью местообитания проявляют адаптационные возможности флоры. Поскольку высотный градиент прочно связан с климатическими условиями, то наше распределение, показывая уменьшение видового богатства водорослей с высотой (рис. 3), отражает подавляющее воздействие высокогорных климатических условий на видовой богатство. Линия тренда ( $R^2 = 0,54$ )

указывает на его закономерное падение, несмотря на колебания на разных высотах. С увеличением высоты из сообществ уходят цианобактерии, как в горах Монголии и Гиндукуш (Varinova et al., 2013), но для более южных флор (горы Израиля и Грузии) эта закономерность не выдерживается. В то же время изменение индекса внутривидового полиморфизма, связанного с зональным и региональным положениями флоры, который отражает особенности флорогенеза и связь с определенными условиями (Varinova, 2013), имеет противоположную тенденцию (рис. 3). Сочетание этих двух закономерностей свидетельствует о подавляющем видовое богатство воздействию сурового климата высокогорий Южно-Таджикской депрессии, с одной стороны, но также и об увеличении адаптационных возможностей сообществ высокогорий за счет полиморфизма видов, с другой.

Таким образом, в изученных сообществах наиболее полиморфные виды принадлежат родам *Cosmarium*, *Closterium* (харовые), *Lepocinclis*, *Euglena*, *Trachelomonas* (эвгленовые), *Gomphonema*, *Nitzschia* (диатомовые), и *Scenedesmus* (зеленые водоросли). Интересно отметить, что в изучаемой флоре именно харовые водоросли по мере увеличения высоты увеличивают свое присутствие в сообществах при подавляющем большинстве диатомовых и понижении роли цианобактерий и эвгле-



Таблица 4

**Видовой состав (%) по таксонам, участвующим в анализе флоры водорослей Южно-Таджикской депрессии разными методами\***

Метод, Таксон	Высота над ур. моря, м				
	500	1000	1500	2000	2500
10 таксонов. Отдел	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>100</b>
10 таксонов. Класс	<b>98</b>	<b>100</b>	<b>95</b>	<b>100</b>	<b>100</b>
10 таксонов. Порядок	<b>72</b>	<b>73</b>	<b>73</b>	79	<b>100</b>
10 таксонов. Семейство	46	49	52	54	<b>100</b>
10 таксонов. Род	19	27	28	30	<b>100</b>
50% таксонов. Отдел	71	61	60	66	<b>83</b>
50% таксонов. Класс	63	61	51	58	<b>83</b>
50% таксонов. Порядок	54	52	54	56	<b>83</b>
50% таксонов. Семейство	52	51	52	54	<b>83</b>
50% таксонов. Род	50	50	51	<b>51</b>	67
STDEV. Отдел	<b>89</b>	<b>77</b>	<b>87</b>	<b>96</b>	<b>83</b>
STDEV. Класс	<b>74</b>	<b>83</b>	<b>83</b>	<b>85</b>	<b>83</b>
STDEV. Порядок	<b>72</b>	<b>73</b>	<b>62</b>	<b>83</b>	<b>83</b>
STDEV. Семейство	<b>74</b>	<b>67</b>	<b>55</b>	<b>76</b>	<b>83</b>
STDEV. Род	<b>69</b>	<b>56</b>	<b>65</b>	<b>49</b>	<b>100</b>

\*Критерием достоверности принято считать значение стандартного отклонения (STDEV) для каждого анализируемого множества. Жирным шрифтом выделены достоверные результаты.

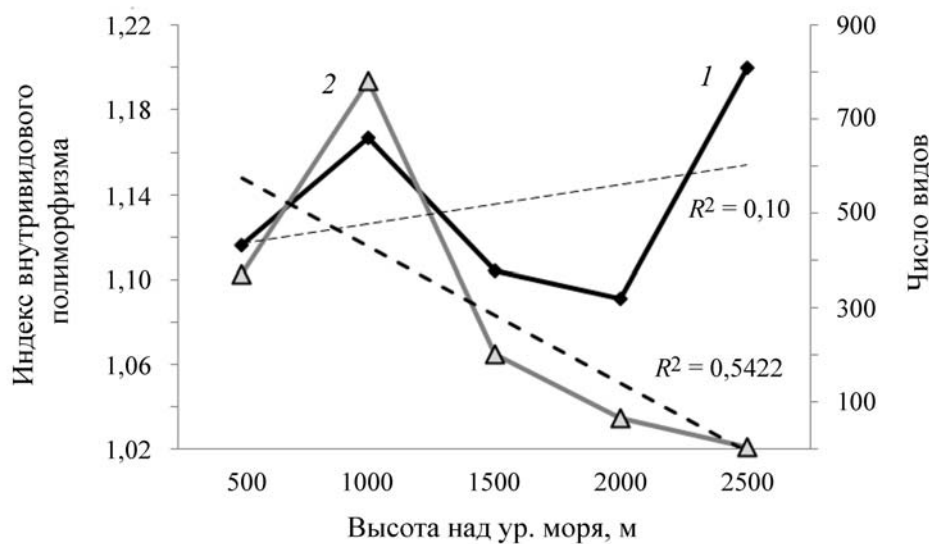


Рис. 3. Распределение числа видов водорослей Южно-Таджикской депрессии и индекса внутривидового полиморфизма по высотам местообитания: 1 – индекс внутривидового полиморфизма, 2 – число видов (пунктиром обозначены линии линейного тренда для каждого распределения)

новых. Это позволяет предположить, что харовые водоросли, наряду с диатомовыми, обладают не только большей устойчивостью в жестких климатических условиях, но также обладают, благодаря пластичности, ресурсом для сохранения видового богатства в высокогорных и высокоширотных регионах. Именно высокогорья в период последнего оледенения были резерватами и источниками постледникового расселения биоты (Hewitt, 1996, 1999). В то же время высокоширотные сообщества отличаются наибольшим количеством реликтовых форм (Hewitt, 1996, 2011), что свидетельствует о выживаемости отдельных, наиболее устойчивых видов в условиях климатических изменений. Увеличение доли харовых с высотой мы находили также в горах Кавказа (Baginova et al., 2011a). Из этого можно предположить, что харовые и диатомовые водоросли могут быть источником сохранения и развития разнообразия в условиях климатических изменений.

Работа частично поддержана фондом Министерства Абсорбции Израиля.

Таким образом, анализ головной части спектра флоры водорослей, обитающей в водоемах Южно-Таджикской депрессии и насчитывающей 1072 вида (1190 с разновидностями и формами) из 9 отделов, проведенный разными методами, показал, что статистически достоверными могут быть результаты, полученные для таксонов всех уровней методом стандартного отклонения, а методом выделения 10 таксонов только для уровня отделов, классов и порядков. Выделение методом 50% адекватно только для маловидовых сообществ. Видовое богатство уменьшается по мере возрастания высоты местообитания, а внутривидовой полиморфизм, наоборот, увеличивается. Выпадение с высотой цианобактерий из сообществ и обогащение сообществ харовыми и диатомовыми водорослями наряду с увеличением индекса полиморфизма свидетельствует о большей адаптационной способности харовых и диатомовых в условиях климатических изменений.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анисимова О.В. Пресноводная альгофлора северо-восточной части Алтайского Государственного заповедника. Автореф. канд. дис. М., 2000. 24 с.
- Анисимова О.В., Барينوва С.С. Сравнительно-флористический анализ альгофлоры Алтайского государственного заповедника и некоторых заповедников Евразии // Развитие сравнительной флористики в России: вклад школы А.И.Толмачева. Мат-лы VI рабочего совещания по сравнительной флористике. Сыктывкар, 2003. С. 175–180.
- Ахметова Н.И. Диатомовые водоросли Восточного Балхаша. Автореф. канд. дис. Л., 1986. 25 с.
- Барينوва С.С. Анализ альгофлоры Артемовского водохранилища (Приморский край) // Криптогамические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток, 1990. С. 29–44.
- Барينوва, С.С., Медведева, Л.А., Анисимова О.В. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды. Pilies Studio, Тель Авив, 2006. 498 с.
- Бурова О.В., Жежера М.Д. Водоросли Национального природного парка «Деснянсько Старогутський». Сумы, 2013. 182 с.
- Габышев В.А., Иванова А.П., Габышева О.И. Особенности развития фитопланктона малых рек бассейна Средней Лены // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2010. Т. 115. № 6. С. 48–54.
- Джумаева Г.Р., Хисориев Х.Х. Биоразнообразие водорослей группы термальных источников Джеланды // Вестн. Хорогского ун-та. Сер. 1. 2002. № 5. С. 171–176.
- Курбонова П.А. Систематический состав водорослей р. Шохдары // Докл. АН РТ. 2007. Т. 50. № 4. С. 368–373.
- Лащинский Н.Н., Седельникова Н.В., Сафонова Т.А., Писаренко О.Ю., Перова Н.В., Горбунова И.А., Лащинская Н.В. Флора Салаирского края. Новосибирск, 2007. 252 с.
- Медведева Л.А., Барينوва С.С., Кухаренко Л.А. Водоросли бассейна р. Рудная (Приморский край). Флора и систематика споровых растений Дальнего Востока. Владивосток, 1986. С. 36–48.
- Паламарь-Мордвинцева Г.М. Десмидиевые водоросли Украинской ССР (Систематика, экология, филогения, пути эволюции, флора и географическое распространение). Киев, 1982. 237 с.
- Сафаров Н. Национальная стратегия и план действий по сохранению и рациональному использованию биоразнообразия. Душанбе, 2003. 18 с.
- Сёмкин Б.И. Теоретико-графовые методы в сравнительной флористике. Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 149–163.
- Сёмкин Б.И., Ключкова Н.Г., Гусарова И.С., Горшков М.В. Дискретность и континуальность флор водорослей-макрофитов Дальневосточных морей России. III. Таксономические спектры // Изв. ТИНРО. 2010. Т. 160. С. 57–70.
- Толмачёв А.И. Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с.
- Харитонов В.Г. Диатомовые водоросли озера Майорского (Анадырский район) // Бот. журн. 1981. Т. 66. Вып. 4. С. 542–549.
- Шмидт В.М. Количественные показатели в сравнительной флористике // Ботанический журнал 1974. Т. 59. Вып. 7. С. 929–940.
- Шмидт В.М. Статистические методы в сравнительной флористике. Л., 1980. 176 с.
- Юрцев Б.А. Флора Сунтар-Хаята. Л., 1968. 235 с.
- Aysel V. Check-list of the freshwater algae of Turkey // J. Black Sea/Mediterranean Envir. 2005. Vol. 11. P. 1–124.
- Barinova S.S., Anissimova O.V., Nevo E., Jarygin M.M., Wasser S.P. Diversity and ecology of algae from Nahal Qishon,

- Northern Israel // *Plant Biosystems*. 2004. Vol. 138. N 3. P. 145–259.
- Barinova S.S., Anissimova O.V., Nevo E., Wasser S.P.* Diversity and ecology of phytoplankton and periphyton of the Nahal Oren, Alon Natural Park, Northern Israel // *Algological Studies*. 2005. Vol. 116. P. 169–197.
- Barinova S.S., Tavassi M., Nevo E.* Algal indicator system of environmental variables in the Hadera River basin, central Israel // *Plant Biosystems*. 2006a. Vol. 140. N 1. P. 65–79.
- Barinova S.S., Tavassi M., Nevo E.* Diversity and ecology of algae from the Alexander River (Central Israel) // *Flora Mediterranea*. 2006b. Vol. 16. P. 111–132.
- Barinova S.* Algal diversity dynamics, ecological assessment, and monitoring in the river ecosystems of the eastern Mediterranean. N.Y., 2011a. 353 p.
- Barinova S.* The effect of altitude on distribution of freshwater algae in continental Israel // *Current Topics in Plant Biology*. 2011b. Vol. 12. P. 89–95.
- Barinova S.* Multilevel approach in biodiversity analysis of freshwater algae // *Expert Opinion on Environ. Biol.* 2013. Vol. 2. N 2. P. 1–2.
- Barinova S., Ali N., Barkatullah, Sarim F.M.* Ecological adaptation to altitude of algal communities in the Swat Valley (Hindu Kush Mountains, Pakistan) // *Expert Opinion on Environ. Biol.* 2013. Vol. 2. N 2. P. 1–15.
- Barinova S., Petrov A., Nevo E.* Comparative analysis of algal biodiversity in the rivers of Israel // *Central Europ. J. Biol.* 2011c. Vol. 6. N 2. P. 246–259.
- Barinova S.S., Kukhaleishvili L., Nevo E., Janelidze Z.* Diversity and ecology of algae in the Algeti National Park as a part of the Georgian system of protected areas // *Turk. J. Bot.* 2011a. Vol. 35. P. 729–774.
- Barinova S., Boboev M., Hisoriev H.* Freshwater algal diversity of the South-Tajik Depression in a high mountainous extreme environment // *Turk. J. Bot.* 2014 (In press).
- Cavalier-Smith T.* Only six kingdoms of life // *Proc. R. Soc. Lond. B*. 2004. Vol. 271. P. 1251–1262.
- Candolle A. de.* Géographie botanique raisonnée ou exposition des faits principaux et des lois concernant la distribution géographique des plantes de l'époque actuelle, 1855. V. Masson, Paris; J. Kessman, Genève.
- Freshwater ecoregions of the world (FEOW). Available from: <http://feow.org/> [accessed 03 January 2014].
- Guiry M.D., Guiry G.M.* AlgaeBase. World-wide electronic publication. National University of Ireland Press. Galway, 2013.
- Hewitt G.M.* Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biol. J. Linn. Soc.* 1996. Vol. 58. P. 247–276.
- Hewitt G.M.* Post-glacial recolonization of European Biota // *Biol. J. Linn. Soc.* 1999. Vol. 68. P. 87–112.
- Hewitt G.M.* Quaternary phylogeography: the roots of hybrid zones // *Genetica*. 2011. Vol. 139. P. 617–638.
- [http://www.tajik-gateway.org/wp/?page\\_id=29835&print=pdf](http://www.tajik-gateway.org/wp/?page_id=29835&print=pdf)
- Odum E., Barrett G.W.* Fundamentals of Ecology. 5 edition, 2004. Cengage Learning.

Поступила в редакцию 13.03.14

## CRITICAL APPROACH TO THE ANALYSIS OF FLORISTIC FRESHWATER ALGAL FLORA ON THE EXAMPLE OF SOUTH-TAJIK DEPRESSION

*S.S. Barinova, M.T. Boboev*

Analysis approaches for highlight the head of the taxonomic spectrum of algal flora was carried out on the example of the split-altitude habitats for a complete list of species of the South-Tajik depression including the 1072 species (1190 taxa with varieties and forms) of 9 taxonomic Divisions. Of the three methods were statistically significant results for the taxa at all levels by the standard deviation, and the allocation of 10 taxa only for the level of divisions, classes and orders. Allocation by 50% was adequate only for low-specific communities. We found that species richness decreases with increasing altitude of habitats and intraspecific polymorphism, on the contrary, increased from 1.12 to 1.20 with altitude. Cyanobacteria decreased in the flora with altitude of habitats. There has also been enriching communities by charophytes and diatom algae along with the increase of the index of species polymorphism, which indicates a greater adaptive capacity of charophytes and diatoms in the face of climate change.

**Keywords:** Flora, Freshwater algae, Statistical Methods, Southern Tajikistan.

**Сведения об авторах:** *Баринова Софья Степановна* – ст. лектор Института эволюции Университета Хайфы, канд. биол. наук ([barinova@research.haifa.ac.il](mailto:barinova@research.haifa.ac.il)); *Бобоев Мариё Тиллоевич* – науч. сотр. Халтонского научного центра Республики Таджикистан, канд. биол. наук ([b\\_mario@mail.ru](mailto:b_mario@mail.ru)).

УДК 502.75

## О КОВЫЛЯХ ТАМБОВСКОЙ ОБЛАСТИ: ИСТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЯ, РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ВСТРЕЧАЕМОСТЬ

А.С. Соколов, Л.А. Соколова

Рассмотрена история изучения ковылей на территории нынешней Тамбовской обл. На основании анализа литературных данных, коллекций Гербариев MW, LE, VU, VOR, госзаповедника Воронинский, Мичуринского государственного аграрного университета, Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН и собственных исследований, начавшихся с середины 80-х годов XX в., обсуждается вопрос распространения и встречаемости 11 видов и одной разновидности (*Stipa borysthena* Klok. ex Prokud. [*S. pennata* ssp. *sabulosa* (Pacz.) Tzvel.], *S. capillata* L., *S. dasyphylla* (Czern. ex Lindem.) Trautv., *S. lessingiana* Trin. et Rupr., *S. pennata* L., *S. pennata* var. *okensis* (P. Smirnov) Tzvel. (*S. disjuncta* Klok.), *S. praecapillata* Alech., *S. pulcherrima* C. Koch, *Stipa sareptana* A. Beck., *S. tirsia* Stev., *S. ucrainica* P. Smirnov, *S. zaleskii* Wilensky). Наибольшее число пунктов произрастания перистых ковылей отмечено в Инжавинском, Тамбовском, Знаменском районах. В самых южных районах перистые ковыли встречаются очень редко.

**Ключевые слова:** растительность Тамбовской области, флора Тамбовской области, ковыли, история изучения, распространение.

Ковыли, главным образом перистые принадлежат к числу основных растений, формировавших степные фитоценозы, включая луговые степи. Прямые и косвенные антропогенные факторы привели к резкому уменьшению площади естественных ареалов и снижению численности многих видов рода *Stipa*. В пределах Тамбовской обл. с начала 30-х годов XX в. ковыли практически не изучали, что послужило причиной появления в некоторых публикациях, вышедших позже, необоснованных утверждений, касающихся их распространения и встречаемости в рассматриваемом регионе.

Желание получить объективную информацию об этих редких растениях побудило к соответствующим изысканиям, которые являются частью наших исследований растительности области, осуществляемых с середины 1980-х годов. Цель работы – поиск и описание флоры остатков естественных растительных сообществ, прежде всего степей, в пределах Тамбовской обл.

### Материал и методы исследований

Изучение фитоценозов проводили маршрутным методом. В открытом ландшафте обследовано 372 урочища во всех, за исключением Староюрьевского, административных районах области (рис. 1). Для ориентации на местности использовали топографические карты в масштабе от 1:200000 (Общегеографическая ..., 1995; Топографическая ..., 2003) до 1:25000 и схемы лесхозов. В результате проведенных работ в 20 районах области выявлено 144 пункта произрастания ковылей. В 113

пунктах произрастает один вид ковыля, в 19 пунктах отмечены два вида, в 9 пунктах – три вида, в 2 пунктах – четыре вида, в 1 пункте – 6 видов. Суммарное

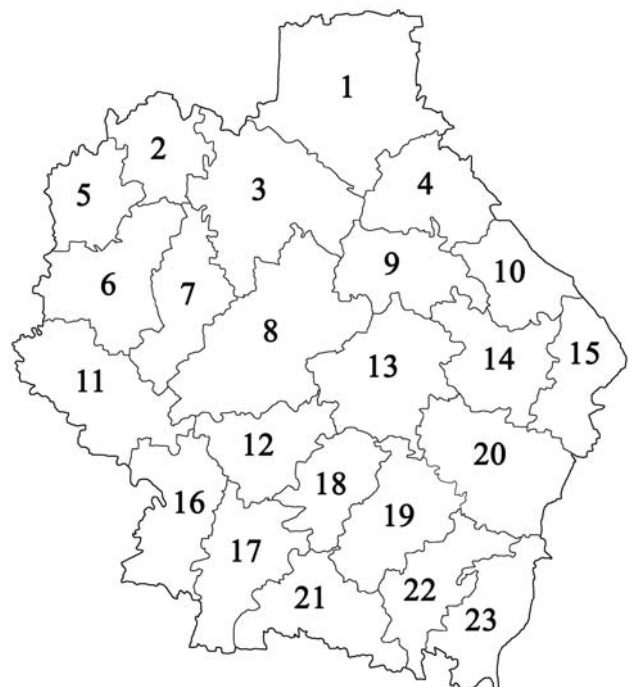


Рис. 1. Административные районы Тамбовской обл.: 1 – Моршанский; 2 – Староюрьевский; 3 – Сосновский; 4 – Пичаевский; 5 – Первомайский; 6 – Мичуринский; 7 – Никифоровский; 8 – Тамбовский; 9 – Бондарский; 10 – Гавриловский; 11 – Петровский; 12 – Знаменский; 13 – Рассказовский; 14 – Кирсановский; 15 – Умётский; 16 – Мордовский; 17 – Токарёвский; 18 – Сампурский; 19 – Ржаксинский; 20 – Инжавинский; 21 – Жердевский; 22 – Уваровский; 23 – Мучкапский



число пунктов, где произрастают все виды ковылей составляет 178 (табл. 1, рис. 2, 1–9).

Собрано более 300 образцов 8 видов и одной разновидности ковылей. Точность определения проверялась Н.Н. Цвелевым (Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург). Большая часть наших коллекций передана в Гербарию Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (MW) – 112 листов 8 видов и одной разновидности и Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург (LE) – 38 листов 5 видов и одной разновидности.

Мы также провели инвентаризацию коллекций ковылей, собранных на территории, ныне относящейся к Тамбовской обл., хранящихся в Гербариях MW, LE, Воронежского государственного университета (VOR), государственных природных заповедников Галичья гора (VU) и Воронинский (ВорГПЗ), Мичуринского государственного аграрного университета (МичГАУ), Главного ботанического сада РАН (МНА). В названных хранилищах (за исключением МНА) удалось найти 114 коллекционных листов 8 видов ковылей (табл. 1, 2). Из них 88 образцов были собраны в конце XIX – начале XX столетий, а с 1990 г. в коллекции поступило лишь 18 образцов (из них 5 образцов – наши сборы) 4 видов.

### Результаты и обсуждение

На основании анализа коллекций, хранящихся в указанных выше Гербариях, данных литературы и собственных исследований составлен список ковылей Тамбовской обл., включающий 11 видов и 1 разновидность.

*Stipa borysthena* Klok. ex Prokud. [*S. pennata* ssp. *sabulosa* (Pacz.) Tzvel.] – ковыль днепровский. Как вид для Тамбовской обл. указывается (без приведения конкретных пунктов сбора) в 8-м и 9-м изданиях «Флоры ...» П.Ф. Маевского (1954, 1964). Нами отмечен в 10 точках 4 районов области (Соколов, Соколова, 2006). Укажем еще несколько мест его произрастания, выявленных позже: 1) Тамбовский р-н, Тамбовский лесхоз, Пригородное лесничество, квартал 139 (Схема Тамбовского лесхоза ..., 1980), 200 м к северу от правого склона долины ручья Студенка. 26.V 2006; 2) Рассказовский р-н, 3 км к востоку от пос. Тригуляй, большие поляны в Тамбовском военном лесничестве. 10.VI 2006; 3) Мучкапский район, 1,5 км к юго-западу от с. Краснояровка, левый берег р. Ворона, 24.VII 2010; 4) Мучкапский р-н, 6 км к северо-востоку от с. Варварино, правый склон оврага Исап, 18.VIII 2011. (табл. 1, рис. 2, 1).

Самая крупная популяция отмечена на территории Тамбовского военного лесничества в Рассказовском

р-не. Здесь вид занимает обширные по площади (до нескольких десятков гектаров) поляны на месте сведенных боров, часто доминируя в сообществах. Данная территория используется в качестве военного полигона, и работы по восстановлению леса на ней не проводятся.

*Stipa capillata* L. – ковыль волосовидный. Для территории, ныне занимаемой Тамбовской обл., впервые указывается П.П. Семеновым (1851). На некоторых участках Татарского (Тамбовского) вала в Тамбовском р-не *S. capillata* отмечается А.Э. Линдом (1955), М.А. Бухало, Р.А. Петручук (1983), Н.Я. Скользевым, Л.Н. Скользевой (2000), в Никифоровском р-не Г.С. Усовой и др. (2000). В Инжавинском районе Н.А. Тороповой (1999).

В.А. Агафонов и А.П. Сухоруков (2002а) включили вид в региональную Красную книгу (2002) со статусом 2 категория – «сокращающийся в численности вид», отметив, что растение «встречается во всех районах, но наиболее часто в южной части области (к югу от г. Тамбов)». Такая же характеристика распространения и встречаемости дана А.П. Сухоруковым с соавторами в «Определителе сосудистых растений Тамбовской области» (2010).

Отнесение этого ковыля к сокращающимся в численности видам, на наш взгляд, было ошибочным. Этот вывод вытекает из анализа сведений о флоре региона, содержащихся в работах наших предшественников, проводивших исследования Тамбовской губернии примерно 100–160 лет назад. Так, П.П. Семенов (1851) указывает *S. capillata* только для южной части губернии (следует отметить, что в то время в состав Тамбовской губернии входила значительная территория нынешней Воронежской обл.). В.Я. Цингер (1885) отметил, что ковыль волосовидный находился в двух гербариях из 26, полученных им из Тамбовской губернии. Д.И. Литвинов (1888) пишет, что вид встречается «довольно редко». В.В. Алехин (1915) подчеркивает, что он не находил *S. capillata* на обследованных степях губернии.

На настоящее время произрастание *S. capillata* отмечено в 70 пунктах 16 районов области (Соколов, Соколова, 2000, 2001). Вид пока не обнаружен нами в Моршанском, Пичаевском, Первомайском, Мичуринском, Петровском, Мордовском и Бондарском районах, кроме того, отсутствуют сведения из Староюрьевского р-на (табл. 1, рис. 2, 2). Ковыль волосовидный произрастает главным образом на юго-востоке и в центральной части области. В большинстве выявленных мест вид обычен. Растет по верхнему краю склонов балок и речных долин, преимущественно южной экспозиции, часто выступает доминантом на десятках или сотнях

Т а б л и ц а 1  
**Число пунктов произрастания видов ковылей в административных районах Тамбовской обл., установленное на основании коллекций Гербариев МВ, ЛЕ, VU, VOR, ВорГПЗ, МичГАУ (в числителе) и наших исследований (в знаменателе). Данные на январь 2012 г.**

Районы области	Вид (разновидность)													Всего
	<i>Stipa borys-thenica</i>	<i>Stipa capillata</i>	<i>Stipa dasyphylla</i>	<i>Stipa lessingiana</i>	<i>Stipa pennata</i>	<i>Stipa pennata</i> var. <i>okensis</i>	<i>Stipa praecapitata</i>	<i>Stipa pulcherrima</i>	<i>Stipa tirsata</i>	<i>Stipa ucrainica</i>	<i>Stipa zalesskii</i>			
Моршанский	-	-	-	-	2/2	-	-	1/0	-	-	-	-	3/2	
Первомайский	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Староюрьевский	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Сосновский	-	0/1	-	-	1/1	-	-	-	-	-	-	-	1/2	
Пичаевский	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Мичуринский	-	-	-	-	2/1	-	-	-	-	-	-	-	2/1	
Никифоровский	-	1/1	-	-	1/0	-	-	-	-	-	-	-	2/1	
Тамбовский	0/2	3/4	1/1	-	3/13	0/1	-	1/4	-	1/1	-	-	9/27	
Бондарский	-	1/0	-	-	0/3	-	-	-	-	-	-	-	1/3	
Гавриловский	-	0/1	-	-	0/3	-	-	-	-	-	-	-	0/4	
Петровский	-	-	-	-	0/1	-	-	-	-	-	-	-	0/1	
Знаменский	0/3	0/2	-	1/0	1/11	-	-	0/2	-	-	-	-	2/18	
Расказовский	0/3	0/2	-	-	0/1	-	-	0/2	-	-	-	-	0/8	
Кирсановский	-	1/2	-	-	2/2	-	-	-	-	-	-	-	3/4	
Умётский	-	0/3	-	-	1/5	-	-	-	-	-	-	-	1/8	
Мордовский	-	-	-	-	0/1	-	-	1/0	-	-	-	-	1/1	
Токарёвский	-	0/2	-	-	1/0	-	-	-	-	-	-	-	1/2	
Сампурский	-	0/7	1/0	-	1/3	-	-	1/0	-	-	-	-	3/10	
Ржакинский	-	2/13	-	-	1/4	-	-	0/2	0/1	-	-	-	4/20	
Инжавинский	-	0/11	-	-	1/19	0/2	1/0	1/5	-	-	0/2	-	3/39	
Жерлевский	-	1/10	-	-	0/1	-	-	-	-	-	-	-	1/11	
Уваровский	-	0/4	-	-	0/1	-	-	0/1	-	-	0/1	-	0/7	
Мучкапский	0/2	2/7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2/9	
Всего	0/10	11/70	2/1	1/0	17/72	0/3	1/0	4/16	0/1	1/4	-	-	39/178	

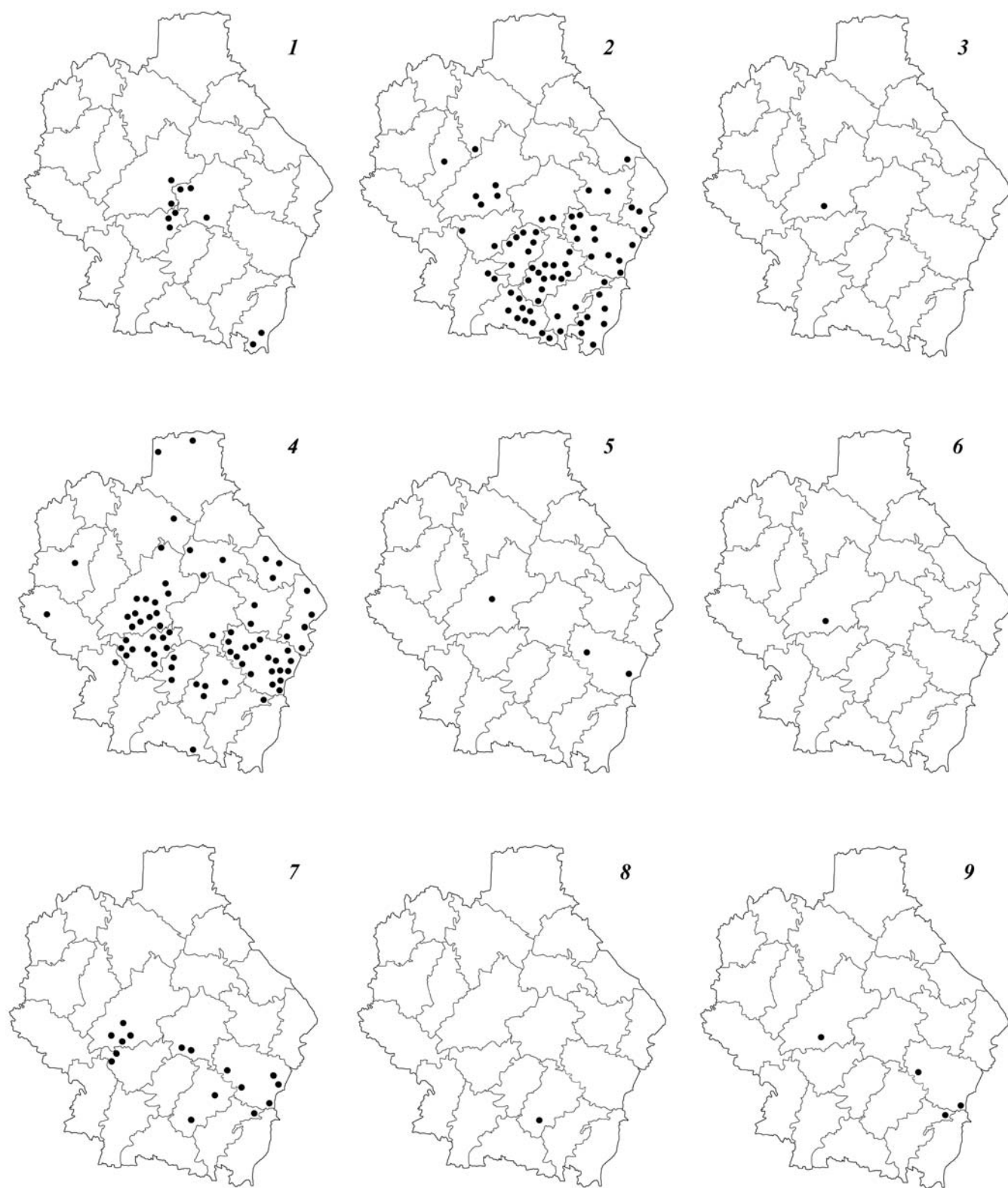


Рис. 2. Картограммы мест нахождения ковылей на территории Тамбовской обл.: 1 – *Stipa borysthena*, 2 – *Stipa capillata*, 3 – *Stipa dasyphylla*, 4 – *Stipa pennata*, 5 – *Stipa pennata* var. *okensis*, 6 – *Stipa pulcherrima*, 7 – *Stipa tirsia*, 8 – *Stipa ucrainica*, 9 – *Stipa zalesskii*

квадратных метров, иногда такая площадь может достигать нескольких гектаров, как, например, по левому склону долины р. Ира у дер. Липяги в Гавриловском р-не. Значительно реже и в небольшом числе вид

обитает в условиях плакора, например, в Сампурском р-не, в 4 км к югу от с. Ивановка, по краю степной западины, 12.VII 2006 (Соколов, Соколова, 2007а). В начале XX в. примерно в этом месте находилась степь

герцога Лейхтенбергского, описанная В.В. Алехиным (1915, 1918).

Сравнение распространения и встречаемости вида в прошлом и в настоящее время, позволяет говорить об его экспансии, а не о сокращении численности. Более широкое расселение *S. capillata* в Тамбовской обл. в современный период по сравнению с началом XX в., вероятно, обусловлено изменением климатических условий и снижением пастбищной нагрузки, хотя некоторые авторы, например Н.Н. Цвелев (1976), считают, что вид устойчив к выпасу.

*Stipa dasyphylla* (Czern. ex Lindem.) Trautv. – ковыль опушеннолистный. Первое упоминание об этом растении на территории нынешней Тамбовской обл. находим у П.А. Смирнова (1921): из трех видов ковылей, встреченных им на Ямской степи под Тамбовом, самым редким был *S. dasyphylla*. Исследования П.А. Смирнова (1921) легли в основу сведений о распространении данного ковыля на Тамбовщине, впервые обобщенных в 6-м издании «Флоры...» П.Ф. Маевского (1933). В этой работе помимо Ямской степи называется вторая точка произрастания рассматриваемого вида – степь Лейхтенбергского. Степь находилась на территории нынешнего Сампурского р-на. В MW хранятся образцы вида из этих пунктов, приводим данные соответствующих этикеток: 1) Тамбовская губерния и уезд, Ямская степь бл. сл. Стрелецкой. 05.VI, 08.VI, 19.VI 1919 и 04.V 1921. П. Смирнов; 2) Тамбовская губерния и уезд, степь Лейхтенбергского бл. с. Ивановка. 26.V, 02.VI, 05.VI, 08.VI, 15.VI, 02.VII 1919. П. Смирнов.

В Красную книгу Тамбовской обл. (2002) *S. dasyphylla* включен со статусом 4 категория – «вид неопределенного статуса, достаточной информации о котором в настоящее время нет». Говоря о распространении, составители очерка В.А. Агафонов и А.П. Сухоруков (2002б) отметили, что растение «...встречается в южных районах», и на картосхеме указали современное нахождение его в Мордовском, Токаревском, Жердевском и Уваровском районах, ссылаясь на собственные неопубликованные данные. Нам кажется, что более точные сведения о местах произрастания такого редкого вида в указанных районах крайне важны. Они позволили бы проводить мониторинг состояния популяций и осуществлять мероприятия по их охране. В «Определителе сосудистых растений Тамбовской области» (Сухоруков и др., 2010) конкретики в вопросе о пунктах произрастания краснокнижного вида почему-то становится еще меньше, здесь не указываются даже административные районы: «В южной половине области; редко».

Впервые мы обнаружили этот ковыль в Тамбовском р-не, в 3 км к юго-западу от дер. Юматово, на ле-

вом склоне балки Осинный Овраг 19.VI 2002. (табл. 1, рис. 2, 3). В компактно произрастающей по верхнему краю склона группе насчитывалось не менее 100 особей (Соколов, Соколова, 2003а). Позже вид был найден и в других местах данного урочища. До настоящего времени это единственная точка нахождения *S. dasyphylla* в области, известная авторам.

*Stipa lessingiana* Trin. et Rupr. – ковыль Лессинга. К вопросу о распространении и встречаемости данного вида мы уже обращались (Соколов, Соколова, 2007б), но сведения, опубликованные в «Определителе сосудистых растений Тамбовской области» (Сухоруков и др., 2010) заставляют вновь вернуться к этой теме.

Впервые *S. lessingiana* приводится для Тамбовской обл. М.А. Бухало (1980). В этой работе только констатируется факт обнаружения вида. Чуть позже М.А. Бухало с соавторами (1983) дали характеристику встречаемости и распространения *S. lessingiana* в рассматриваемом регионе: «Очень редко встречается в юго-восточных районах области, начиная от Знаменского». На чем базируется это утверждение, для нас остается загадкой. В LE хранится образец *S. lessingiana*, собранный М.А. Бухало. Приводим информацию с этикетки: Тамбовская область, Знаменский район, с. Старчики. Луговая степь. 29 мая 1967 г. (табл. 1, 2).

В.А. Агафонов и А.П. Сухоруков (2002в) сообщают об этом виде следующее: «На территории области найден лишь недавно в Тамбовском, Знаменском, Жердевском, Никифоровском и Кирсановском районах. Встречается небольшими группами или одиночными экземплярами». В качестве источников информации указываются: М.А. Бухало (1980), неопубликованные данные составителей очерка и гербарий МГУ. Что касается первого источника, то конкретных сведений о пункте обнаружения, как указывалось выше, автор в нем не приводит. В MW коллекций вида из Тамбовской обл. мы не нашли (остается предположить, что они еще не разобраны и хранятся в запасниках). Но краеведам, да, вероятно, и другим специалистам, занимающимся этой группой растений, хотелось бы знать точные сведения о пунктах произрастания *S. lessingiana* в указанных районах (кроме Знаменского). В «Определителе сосудистых растений Тамбовской области» (Сухоруков и др., 2010) сведения о распространении вида, с одной стороны, становятся более общими, а с другой стороны, необоснованно конкретными: «В Тамбовской области проходит крайний северный предел распространения этого вида, встречается редко. Наиболее северное местонахождение – в Никифоровском р-не, у пос. Дмитриевка (Бухало, 1980)». Авторы допустили ошибку. Подчеркнем еще раз – в указанной статье



Т а б л и ц а 2

Основные сведения о коллекциях ковылей, собранных на территории, ныне занимаемой Тамбовской обл., хранящихся в Гербариях MW, LE, VU, VOR, ВорГПЗ, МичГАУ (данные на январь 2012 г.)

Название вида	Гербарий (в скобках указано число найденных гербарных листов)					ВорГПЗ (3)	МичГАУ (5)
	MW (82)	LE (11)	VU (7)	VOR (6)	Коллекторы		
<i>Stipa capillata</i>	П.А. Смирнов (1), Т.Б. Вернандер (1), А.П. Сухоруков (1)	Д.И. Литвинов (1), Е. Кардо-Сысоева (1), М.А. Бухало (1)	С.В. Голицын (1), С. Лобачева, С. Голицын (1), В.И. Данилов (1), Кузьмин (1)	С.В. Голицын (2)	Аноним (1)	А.С. Соколов, Л.А. Соколова (1), Н.А. Торопова (1)	
<i>S. dasyphylla</i>	П.А. Смирнов (2)	–	–	–	–	–	
<i>S. lessingiana</i>	–	М.А. Бухало (1)	–	–	–	–	
<i>S. pennata</i>	Д.А. Кожевников (1), Д.И. Литвинов (2), М. Кузнецов (2), П.А. Смирнов (4), А.А. Дмитриев (1), Т.Б. Вернандер (1), Н.А. Прозоровский (3), А.П. Сухоруков, С.А. Колесников (1), А.П. Сухоруков (2)	И. Шираевский (1), П.А. Смирнов (1), Е. Кардо-Сысоева (1)	Зубарев (1), М.А. Бухало (1), О.В. Смирнова (1)	П.Ф. Комаров (1), С. Лобачева (1), А.С. Соколов, Л.А. Соколова (2)	В.Б. Потапов, О.Е. Потапова (1)	А.С. Соколов, Л.А. Соколова (1), Н.А. Торопова (1)	
<i>S. praecipitata</i>	В.М. Васюков (1)	–	–	–	–	–	
<i>S. pulcherrima</i>	И.В. Сорокин (1), Д.И. Литвинов (1)	–	–	–	–	–	
<i>S. tirsia</i>	П.А. Смирнов (2), Т.Б. Вернандер (1), Н.А. Прозоровский (1)	П.А. Смирнов (1), А.А. Дмитриев (1)	–	–	О.В. Смирнова (1)	А.С. Соколов, Л.А. Соколова (1)	
<i>S. zaleskii</i>	П.А. Смирнов (1)	П.А. Смирнов (1)	–	–	–	–	

(Бухало, 1980) сведения о пункте сбора *S. lessingiana* отсутствуют!

Наши неоднократные поиски *S. lessingiana* в окрестностях дер. Старчики пока не дали положительного результата. Населенный пункт находится в узком междуречье рек Цна и Лесной Тамбов. Здесь отсутствуют характерные биотопы для степных растений. Они могут селиться только на высоких участках поймы, большинство из которых в настоящее время распаханы или на них организованы садоводческие товарищества. Почему М.А. Бухало определила фитоценоз в месте сбора *S. lessingiana* как «луговая степь», нам не понятно. Такого фитоценоза в пойме быть не может. К сожалению, М.А. Бухало не охарактеризовала встречаемость вида в данном урочище. Вероятно, речь может идти об отдельных особях, оказавшихся здесь в результате заноса. У западной околицы с. Царевка, расположенного чуть восточнее, обычны *S. borysthenica* Klok. ex Prokud и *S. pennata* L. (Соколов, Соколова, 2006). Безрезультатны были наши поиски *S. lessingiana* и в овраге «Лихачев», для которого он указывался И.А. Черничко (1989).

*Stipa pennata* L. – ковыль перистый. Сведения о *S. pennata* содержатся в работах П.П. Семенова (1851), который первым внес вид в список флоры губернии, К.А. Мейера (Meyer, 1854), отметившего его для нынешнего Моршанского р-на, повторно этот ковыль был здесь собран Н.А. Прозоровским (1930). Кроме того, *S. pennata* указывался Л.А. Воейковым (1872) для окрестностей с. Ольшанка Борисоглебского уезда (ныне Уваровский р-н), Д.А. Кожевниковым (Koschewnikoff, 1876) для Козловского уезда (ныне Мичуринский р-н), Ф.А. Игнатьевым (1884) для окрестностей с. Эксталь (Тамбовский р-н), П.А. Смирновым (1921) для Ямской степи, А.Э. Линдом (1955), Б.Б. Гореловым (1956, 1958), М.А. Бухало (1969), М.А. Бухало, Р.А. Петручук (1983) для окрестностей Тамбова, Н.А. Прозоровским, Е.М. Самойловой (1972) для Ржаксинского р-на, И.А. Ивановой, Е.А. Ивановой (2003) для Никифоровского р-на, Н.А. Тороповой и др. (2000) для Инжавинского р-на.

В.Я. Цингер (1885), характеризуя встречаемость *S. pennata* в Тамбовской губернии, отметил, что он присутствовал в 8 гербариях из 26, собранных на ее территории. Д.И. Литвинов (1888) считал данный ковыль в губернии довольно обычным и оценил его распространение по пятибалльной системе на 4 (отмечается в большинстве обследуемых мест), а обилие на 5 (высший балл: «всегда находимое в большом количестве экземпляров»). В.В. Алехин (1915, 1918) отметил вид на всех пяти исследованных им степях в пределах нынешних границ Тамбовской области,

указал 3 пункта произрастания *S. pennata* на севере губернии. Кроме этого, В.В. Алехин провел границу северного (вероятно сплошного) распространения *S. pennata* в губернии. Суммируя все эти данные, следует констатировать, что В.В. Алехин отмечает произрастание ковыля во всех нынешних административных районах Тамбовской обл., за исключением Староурьевского и Пичаевского. Характеристика обилия *S. pennata* на обследованных степях у В.В. Алехина (1918) значительно более умеренная, чем у Д.И. Литвинова (1888). По этому поводу он пишет: «...нигде мы не встречали его в значительном количестве, нигде мы не видели его сплошных зарослей, лишь там и сям отдельными дерновинами. Несомненно, что раньше ковыль встречался в гораздо большем количестве, на это единогласно указывают все местные жители, но считать, что прежде он покрывал наши степи сплошь, это, мне кажется, вряд ли возможно...». Такого же мнения придерживается Н.А. Прозоровский (1949).

В региональную Красную книгу (2002) *S. pennata* был включен со статусом 2 категория – «сокращающийся в численности вид». В.А. Агафонов и А.П. Сухоруков (2002) описали его следующим образом: «Встречается весьма спорадично небольшими группами или же одиночными растениями». Примерно так же характеризуется данный вид и в «Определителе Сосудистых растений Тамбовской области» (Сухоруков и др., 2010): «Спорадично, но в целом нередко в южной половине области и на Татарском валу; на севере редко. Наиболее часто встречающийся вид из «перистых» ковылей». Но в данной работе авторы не говорят об обилии растения в местах произрастания.

В Гербариях нами было отмечено 45 листов со *S. pennata*, собранных в 19 пунктах. Цитируем этикетки наиболее ранних его сборов: 1) Козлов, 1864. Гербарий Кожевникова (MW); 2) Тамбовская губерния, Кирсановский уезд, с. Пушино. 3/2 июнь, 1880. Д.И. Литвинов (MW); 3) Ямская степь за Араповым. Тамбов. у. 6.V 1906. Ив. Ширавский (LE); 4) Моршанский уезд, Кулеватовское лесничество. 06.VI 1915. М. Кузнецов (MW); 5) Тамбовская губ. и у. Ямская степь бл. сл. Стрелецкой. Ровное место. 23.V/5.VI 1917. П. Смирнов (LE); 6) Тамбовская губерния, Моршанский уезд, Большая Алгасовская степь между деревнями Погореловка и Александровка. В верхней части на водоразделе. 08.VII 1929. Прозоровский (MW).

Мы разделяем мнение А.П. Сухорукова с соавт. (2010), что это самый распространенный и многочисленный вид из перистых ковылей. Нам удалось выявить его произрастание в 72 точках большинства районов Тамбовской обл., за исключением Пичаевского, Первомайского, Токарёвского и Мучкапского

(табл. 1, рис. 2, 4). Нет данных и из Староюрьевского р-на. Следует подчеркнуть, что большинство мест обитания находится в Инжавинском (19), Тамбовском (13) и Знаменском (11) районах. На самом юге области *S. pennata* крайне редок. В Мордовском, Жердевском и Уваровском районах зарегистрировано по одному пункту его произрастания, а в Токарёвском и Мучкапском районах встретить вид нам не удалось. Все учтенные пункты по обилию присутствующих в них особей можно условно разделить на три группы. Первая группа насчитывает от нескольких единиц до нескольких десятков дерновин и в большинстве своем представляет пример расселения вида. Вторая группа включает многие десятки или сотни дерновин и часто демонстрирует способность вида удерживать свои позиции в конкуренции с другими растениями, численность которых увеличивается под прямым или косвенным воздействием антропогенных факторов. В некоторых случаях численность таких популяций может уменьшаться в ходе естественной сукцессии. Прежде всего этому подвержены экотонные сообщества, включающие степные виды и ковыли в частности. Наконец, третья группа характеризуется несколькими или многими тысячами особей. Во время плодоношения вид аспектирует здесь на значительной площади (в ряде пунктов на нескольких или даже многих гектарах). Естественно, что последняя группа встречается значительно реже первых двух, тем не менее в настоящее время в области нам известно девять таких популяций. Укажем некоторые пункты их нахождения: Тамбовский р-н, балка Осинный Овраг, открывающаяся устьем с левой стороны в долину р. Сухая Липовица у пос. Вишневка. 27.V 1999 (Соколов, Соколова, 2000; 2001; 2003а); Инжавинский р-н, правый склон балки, открывающейся устьем в долину р. Сухая Панда с левой стороны у пос. Базарный. 30.VII 2001; Умётский р-н, истоки р. Оржевка. 18.VI 2008. Вероятно, что такие многочисленные популяции каким-то образом смогли сохраниться со времени начала активного освоения территории человеком.

На наш взгляд, обилие перистого ковыля обуславливается главным образом двумя факторами – почвой и воздействием крупных копытных. Наиболее плодородные почвы характеризуются большим разнообразием видов растений, повышающим межвидовую конкуренцию. В таких условиях ковыли, вероятно, будут играть далеко не первую роль в формировании фитоценоза. Широкая экологическая валентность к этому фактору позволяет виду активно занимать территории с меньшим плодородием почвы и выступать на них доминантом. Но, как отмечают ряд авторов (Келлер, 1903; Алехин, 1915), перистый ковыль чувствителен к чрезмерному выпасу и

вытесняется другими видами, менее подверженными воздействию этого фактора. Многократное снижение численности домашних копытных животных в области за последние 20 лет уменьшило пастбищную нагрузку, и роль ковылей в формировании облика степных фитоценозов в ряде мест возросла. Это подтверждается местными жителями, из опроса которых явствует, что перистый ковыль появился там, где его не было 50–60 лет назад. Примером такого рода может быть балка, в вершине которой находилась дер. Садкино Сосновского р-на. Наши наблюдения (более чем за 20 лет) также могут подтвердить этот факт. Так, *S. pennata* появился и стал увеличивать численность в целом ряде урочищ: балка, вершина которой находится у дер. Отрог в Тамбовском р-не; овраг, открывающийся устьем с правой стороны в долину р. Цна у с. Никольское в Знаменском р-не; балка, открывающаяся устьем с правой стороны в долину р. Цна у с. Текино в Сампурском р-не. В то же время отсутствие крупных фитофагов привело к доминированию в сообществах степных растений *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Wolosz.) Klaskova, что, вероятно, негативно скажется на состоянии популяций травянистых растений.

Нам кажется очевидным, что и до активного освоения наших степей они представляли собой совокупность участков, различавшихся биологическим разнообразием и обилием отдельных растений, в частности ковылей.

*Stipa pennata* var. *okensis* (P. Smirnov) Tzvel. (*S. disjuncta* Klok.) – ковыль прерванный. Отмечен авторами в трех пунктах: 1) Инжавинский р-н, 2 км к востоку от пос. Базарный, склоны левого отвершка балки. 03.VI 2006; 2) Инжавинский р-н, 3 км к северо-востоку от с. Екатеринополье, степная западина. 13.VI 2010; 3) Тамбовский р-н, 2 км к юго-западу от с. Стрельцы, правый склон оврага Волчий. 23.VII 2012. (табл. 1, рис. 2, 5). В первом пункте он обычен, а в двух остальных встречается редко.

*Stipa praecipitata* Alech. – ковыль почти-волосовидный. Указывается А.П. Сухоруковым и др. (2010) на основании образца, собранного в Инжавинском р-не 22.VIII 2003. В.М. Васюковым и хранящимся в MW (табл. 1, 2).

*Stipa pulcherrima* C. Koch (*S. graffiana* Stev.) – ковыль красивейший. Для Тамбовщины впервые приводится П.Ф. Маевским (1940) без указания конкретных пунктов обнаружения. Вероятно, Р.Ю. Рожевич (переработавший семейство Gramineae в этом издании) включил *S. graffiana* в состав флоры Тамбовской обл. на основании данных В.В. Алехина (1925). Последний, рассматривая распространение *S. graffiana* в губернии, отметил его только для Лотаревской степи (территория нынешней Липецкой обл.) и далее под-

черкнул, что других «местонахождений в Тамбовской губернии неизвестно». Возможно также, что Р.Ю. Рожевиц использовал и коллекционные материалы. В MW хранится один образец ковыля с двумя этикетками: 1) Herbarium D. Litvinovii № 2917. *Stipa pennata* L. Flora prov. Tambov. Тамб. у. с. Лаврово. 18... leg. Сорокин; 2) Herbarium D. Litvinovii № 2919. *Stipa pennata* L. Flora prov. Tambov. Кирс. у. Сады бл. с. Ивановки. 12 июля 1880. leg. ... Подпись неразборчива, но, вероятно, она принадлежит Д.И. Литвинову, так как он проводил исследования в окрестностях этой деревни, о чем неоднократно упоминает в работах. Кроме того, в гербарном листе имеется еще тессточка – *Stipa grafiana* Stev. 1922. VIII. det. P. Smirnow. В связи с этим возникает вопрос. Почему П.А. Смирнов не указал *S. grafiana* для флоры Тамбовской обл., перерабатывая материалы о роде *Stipa* в 6-м издании «Флоры ...» П.Ф. Маевского (1933)? Вероятно, вопрос останется без ответа.

В видовом очерке, посвященном *S. pulcherrima* (Агафонов, Сухоруков, 2002д), допущена ошибка. Авторы указывают два административных района, где этот ковыль обнаруживался – Тамбовский и Кирсановский, причем подчеркивается, что *S. pulcherrima* отмечался в 20-х годах прошедшего столетия в Ямской степи (территория нынешнего Тамбовского р-на). Из трех публикаций, включенных в раздел «Источники информации» данного очерка, флора Ямской степи рассматривается только у П.А. Смирнова (1921), но, как отмечалось выше, в этой работе указываются три вида ковылей, *S. pulcherrima* среди них нет. Подтверждение сказанному находим также у В.В. Алехина (1925) (см. выше). Источники информации, на которые ссылаются авторы очерка, не дают также ответа на вопрос об истории обнаружения *S. pulcherrima* в Кирсановском р-не. Если это коллекционный материал из Кирсановского уезда (но ссылка на него отсутствует), то в современных условиях пункт, указанный в этикетке, относится к Ржаксинскому р-ну. В «Определителе сосудистых растений Тамбовской области» (Сухоруков и др., 2010) дана следующая характеристика распространению и встречаемости вида: «Редкое в настоящее время растение, в последнее десятилетие отмечавшееся только на Татарском валу». В связи с этим возникают, по крайней мере, три вопроса: 1) когда это растение не было редким в нашей области; 2) кто и где отмечал *S. pulcherrima* 20, 30, 40 и т.д. лет назад; 3) в каком месте Татарского вала и кем отмечался вид?

Протяженность сохранившихся участков этого старинного фортификационного сооружения в современный период составляет примерно 60 км в трех районах области.

Наши исследования позволили обнаружить *S. pulcherrima* только в одном пункте: Тамбовский р-н, 4 км к юго-западу от дер. Юматово, правый склон балки Осиновый Овраг. 15.VI 2002 г. (табл. 1, рис. 2, б). В компактно произрастающей группе насчитывалось в то время примерно 300 особей (Соколов, Соколова, 2003б).

*Stipa sareptana* A. Beck. – ковыль сарептский. Для Тамбовской обл. авторам известен только по литературным источникам (Маевский, 1940, 1954, 1964, 2006). Попытки обнаружить его в разных местах и разных условиях области пока не дали положительных результатов.

*Stipa tirsia* Stev. – ковыль узколистый. Для Тамбовской губернии впервые указывается П.А. Смирновым (1921), обнаружившим его в Ямской степи под Тамбовом. В.В. Алехин (1918), обследовав 5 степей, которые лежали в пределах нынешних границ области, этого ковыля не отметил, подчеркнув, что «все экземпляры ковыля собранные нами на тамбовских степях, относятся к *Stipa pennata* Joannis Czelak. f. *penicillifera* Paczosi ...; формы *stenophylla* Czern. ... мы не встречали ни разу; однако несомненно она будет найдена». Чуть позже *S. tirsia* был обнаружен Н.А. Прозоровским (1930) на «Большой Алгасовской степи» (территория нынешнего Моршанского р-на). В самом конце XX в. данный вид отмечен в Воронинском государственном заповеднике в пределах Инжавинского р-на Н.А. Тороповой (1999).

В Красную книгу Тамбовской области (2002) *S. tirsia* был включен со статусом 2 категория – «сокращающийся в численности вид». В.А. Агафонов и А.П. Сухоруков (2002е) указали вид для Тамбовского, Инжавинского и Жердевского районов. В источниках информации, на которые ссылаются авторы очерка, Жердевский р-н не упоминается.

В указанных выше Гербариях нами найдены образцы *S. tirsia* из четырех пунктов: 1) Тамбовская губ. и у. Ямская степь бл. сл. Стрелецкой. Ровное место. 29/16.VI 1919. П. Смирнов (LE); 2) Тамбовская губерния и уезд, степь Лейхтенбергского бл. с. Ивановка. 17.IV 1919. П. Смирнов (MW); 3) Тамбовская губерния, Моршанский уезд, Большая Алгасовская степь бл. с. Дьячи (Рождествено). Склон южной экспозиции, на прогалине среди дубняка. Найдено лишь несколько экземпляров. 9 – 14.VI 1930. Прозоровский (MW); 4) Инжавинский р-н, Воронинский госзаповедник, урочище Березовый куст, квартал 132, выд. 20. 19. VI 1998. О.В. Смирнова (ВорГПЗ).

Наши исследования позволили обнаружить *S. tirsia* в 16 пунктах 6 районов, укажем некоторые из них: 1) Тамбовский р-н, 3 км к северу от дер. Вишневка, балка Осиновый Овраг. 04. VII 2002; 2) Ува-



ровский р-н, правый склон долины р. Шибряйка у бывшего пос. Куракинский. 24.VII 2006; 3) Инжавинский р-н, 4,5 км к западу от с. Каравайно, левый склон среднего отворшка вершины балки Поваренская. 13. VI 2009; 4) Ржаксинский р-н, 4 км к северо-северо-западу от дер. Натальевка, левый склон балки (отворшка). 20. VI 2010. (табл. 1, рис. 2, 7). Чаще всего он встречается в Инжавинском районе, где отмечен в 5 точках. Самая крупная популяция *S. tirsa*, как и ряда других видов ковылей, обитает в балке Осинный Овраг в Тамбовском р-не. Здесь во многих местах ранней весной до палов и во время плодоношения он аспектирует на сотнях и даже тысячах квадратных метров. В большинстве других мест численность *S. tirsa* варьирует от нескольких десятков до нескольких сотен особей. Здесь мы не приводим всех географических данных пунктов сбора вида, так как о большинстве из них сообщали ранее (Соколов, Соколова, 2000, 2007б).

*Stipa ucrainica* P. Smirnov – ковыль украинский. Ржаксинский р-н, в 1 км к юго-востоку от дер. Кареевка, правый склон балки. 11. VI 2000; там же 06. VII 2003. (табл. 1, рис. 2, 8). В компактно произрастающей группе насчитывалось около 10 особей. Новый для области вид. Вероятно, это самая северная точка его обнаружения (Соколов, Соколова, 2003б).

*Stipa zaleskii* Wilensky s. l. (incl. *S. rubens* P. Smirn.) – ковыль Залесского. Для нашей области впервые указывается в шестом издании «Флоры...» П.Ф. Маевского (1933), в котором род *Stipa* был переработан П.А. Смирновым. Вид обнаружен П.А. Смирновым в урочище Ямская степь, находившейся, по описанию В.В. Алехина (1918), в «10 верстах от г. Тамбова, в нескольких верстах к ю.-з. от слоб. Стрелецкой». О находке свидетельствуют гербарные образцы: 1) In steppa «Jamskaya» ad urbem Tambow (pr. pag. Streletzkaia). Declivitas austro-occidentalis. 15.V 1921. st. n. P. Smirnow (LE); 2) Тамбовская губерния и уезд, Ямская степь бл. сл. Стрелецкой. 08.VI 1919 и май 1921 (2 листа). П. Смирнов. (MW). Исходя из литературных данных и гербарных коллекций, это был единственный достоверно известный пункт произрастания вида в нашей области.

Утверждение А.П. Сухорукова и др. (2010), что вид отмечен «... на юге области...» и расположение условного значка на картосхеме 1 в их работе (с. 319), указывающего на произрастание *S. zaleskii* в Мордовском р-не, следует считать ошибкой. Нами *S. zaleskii* встречен впервые в Тамбовском р-не, в 1 км к северу от дер. Вишневка, на правом склоне балки Осинный Овраг. 15.VI 2003. Здесь же 07.VI 2004 (Соколов, Соколова, 2005; 2006). Заявление о том, что это новый для области вид, было ошибочным. Позже

*S. zaleskii* был найден еще в двух районах области: 1) Инжавинский р-н, 2 км к востоку от с. Ломовка, левый склон балки Калмыкова. 03.VI 2006; 2) Инжавинский р-н, 2 км к западу от с. Каравайно, левый склон балки Поваренская. 08.VIII 2008; 3) Уваровский р-н, 3 км к юго-востоку от пос. Васильевка, правый склон долины р. Шибряйка, урочище Куракинский. 11.VI 2007 (Соколов, Соколова, 2007) (табл. 1, рис. 2, 9).

Самые крупные популяции отмечены в балке Осинный Овраг и в окрестностях урочища Куракинский. По предварительной оценке численность *S. zaleskii* в каждой из них составляет примерно по 100 особей. В двух пунктах Инжавинского р-на численность вида не превышает 40–50 дерновин в каждом.

### Выводы

1. В настоящее время в области отмечено произрастание 9 видов и одной разновидности ковылей (подтверждено гербарными коллекциями). Еще два вида (*Stipa praecipitata* Alech. и *S. sareptana* A. Beck.) приведены на основании литературных данных.

2. Произрастание ковылей в Тамбовской обл. выявлено нами в 144 пунктах 20 административных районов. В 113 пунктах произрастает один вид ковыля, в 19 пунктах отмечены два вида, в 9 пунктах – три вида, в 2 пунктах – четыре вида и в 1 пункте – 6 видов.

3. Наибольшее число пунктов произрастания перистых ковылей в настоящее время отмечено: в Инжавинском (21 точка, 4 вида и одна разновидность), Тамбовском (16 точек, 6 видов и одна разновидность), Знаменском (12 точек, 4 вида) районах.

4. В крайних южных районах отмечено по одной (в Мордовском, Уваровском и Жердевском районах) или две (в Мучкапском р-не) точки произрастания перистых ковылей, а в Токарёвском р-не перистые ковыли не найдены. Это противоречит утверждениям ряда авторов (Камышев, 1978; Бухало и др., 1983; Агафонов, Сухоруков, 2002г; Сухоруков и др., 2010) о том, что перистые ковыли распространены преимущественно в южной половине области.

5. Наибольшее разнообразие ковылей – 6 видов (*S. capillata* L., *S. dasiphylla* (Czern. ex Lindem.) Trautv., *S. pennata* L., *S. pulcherrima* C. Koch, *S. tirsa* Stev., *S. zaleskii* Wilensky) отмечено на юге Тамбовского р-на в балке Осинный Овраг.

Статья была отправлена в редакцию в феврале 2013 г. В полевой сезон этого года авторами были собраны новые материалы о распространении и численности представителей рода *Stipa* в Тамбовской обл. Наиболее интересными находками стали: обнаружение в Инжавинском р-не, близ границы с Саратовской обл. *Stipa lessingiana* Trin. et Rupr., а в Уваровском р-не – *S. pulcherrima* C. Koch.

Авторы выражают глубокую признательность Н.Н. Цвелеву (БИН РАН, г. Санкт-Петербург) за определение и проверку нашего определения видов, упоминаемых в настоящем сообщении, и Н.Я

Скользневу (государственный природный заповедник Галичья гора) за предоставление информации о коллекциях ковылей, хранящихся в Гербарии заповедника (VU).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агафонов В.А., Сухоруков А.П. Ковыль-волосатик *Stipa capillata* L. // Красная книга Тамбовской области: Растения, лишайники, грибы. Тамбов, 2002а. С. 47.
- Агафонов В.А., Сухоруков А.П. Ковыль опушеннолистный *Stipa dasphylla* (Lindem.) Trautv. // Красная книга Тамбовской области: Растения, лишайники, грибы. Тамбов, 2002б. С. 50.
- Агафонов В.А., Сухоруков А.П. Ковыль Лессинга *Stipa lessingiana* Trin. et Rupr. // Красная книга Тамбовской области: Растения, лишайники, грибы. Тамбов, 2002в. С. 48.
- Агафонов В.А., Сухоруков А.П. Ковыль перистый *Stipa pennata* L. // Красная книга Тамбовской области: Растения, лишайники, грибы. Тамбов, 2002г. С. 51.
- Агафонов В.А., Сухоруков А.П. Ковыль красивейший *Stipa pulcherrima* C. Koch. // Красная книга Тамбовской области: Растения, лишайники, грибы. Тамбов, 2002д. С. 48.
- Агафонов В.А., Сухоруков А.П. Ковыль тирса, или длиннолистный *Stipa tirsia* Stev. // Красная книга Тамбовской области: Растения, лишайники, грибы. Тамбов, 2002е. С. 52.
- Алехин В.В. Введение во флору Тамбовской губернии: (Ботанический очерк). М., 1915. 96 с.
- Алехин В.В. Тамбовские степи и их варианты // Мат-лы к познанию фауны и флоры России. Отд. бот. М., 1918. Вып. 8. С. 1–71.
- Алехин В.В. Новейшие материалы по флоре Тамбовской губернии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1925. Т. 33. Вып. 3–4. С. 270–302.
- Бухало М.А. Татарский вал – природный памятник Тамбовщины // Вопросы вузовского и школьного краеведения: Мат-лы II межвузовской научно-методической конференции по вузовскому и школьному краеведению. Тамбов, 1969. С. 114–115.
- Бухало М.А. О дикорастущей флоре Тамбовской равнины // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 1. С. 121–129.
- Бухало М.А., Петручук Р.А. Татарский вал – памятник истории и природы // Памятники природы Тамбовской области. Воронеж, 1983. С. 147–151.
- Бухало М.А., Петручук Л.А., Кузнецова М.Я. Редкие растения, требующие индивидуальной охраны // Памятники природы Тамбовской области. Воронеж, 1983. С. 66–82.
- Войков Л. Сборник материалов для описания Тамбовской губернии. СПб., 1872. 192 с.
- Горелов Б.Б. Ботанико-географические экскурсии в окрестностях Тамбова // Ученые записки ТГПИ. 1956. Вып. 9. С. 99–124.
- Горелов Б.Б. Растительность бассейна реки Цна // Ученые записки ТГПИ. 1958. Вып. 16. С. 90–131.
- Иванова И.А., Иванова Е.А. К кадастру флоры Тамбовской области // Растения и животные Тамбовской области: экология, кадастр, мониторинг, охрана. Сб. науч. тр. Мичуринск, 2003. С. 50–56.
- Игнатъев Ф.А. Материалы для описания флоры Тамбовской губернии. Тамбовский уезд // Bull. Soc. Nat. Mosc. 1884. Т. 59. № 1. С. 33–50.
- Камышев Н.С. Флора Центрального Черноземья и ее анализ. Воронеж, 1978. 116 с.
- Келлер Б.А. Из области черноземно-ковыльных степей. Ботанико-географические исследования в Сердобском уезде Саратовской губернии // Тр. О-ва естествоиспыт. при Казан. ун-те. 1903. Т. 37. Вып. 1. С. 1–154.
- Красная книга Тамбовской области: Растения, лишайники, грибы. Тамбов, 2002. 348 с.
- Линд А.Э. Растительность Тамбовской области // Природа Тамбовской области. Тамбов, 1955. С. 95–121.
- Литвинов Д.И. Список растений, дикорастущих в Тамбовской губернии // Bull. Soc. Nat. Mosc. Nouv. Ser. 1888. Т. 2. № 2. Р. 220–260.
- Маевский П.Ф. Флора Средней России: Иллюстрированное руководство к определению среднерусских семенных и сосудистых споровых растений центральных областей европейской части СССР. М.; Л., 1933. 748 с.
- Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части СССР: Иллюстрированное руководство к определению среднерусских семенных и сосудистых споровых растений. 7-е изд. М.; Л., 1940. 824 с.
- Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. 8-е изд. М.; Л., 1954. 912 с.
- Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. 9-е изд. Л., 1964. 880 с.
- Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. 10-е изд. М., 2006. 600 с.
- Общегеографическая карта «Тамбовская область». Масштаб 1:200000. М., 1995.
- Прозоровский Н.А. На северном пределе степей. I. Алгасовские степи. Рязань, 1930. 77 с.
- Прозоровский Н.А. Очерк растительного покрова центрально-черноземных областей (Воронежской, Курской, Орловской и Тамбовской) // Вопросы географии. 1949. Сборник тринадцатый. С. 107–166.
- Прозоровский Н.А., Самойлова Е.М. Растительность и биологическая продуктивность основных растительных сообществ Тамбовского стационара // Почвы и продуктивность растительных сообществ. М., 1972. Вып. 1. С. 178–198.
- Семенов П.П. Придонская флора в ее отношениях с географическим распределением растений в Европейской России. СПб., 1851. 148 с.
- Скользнев Н.Я., Скользнева Л.Н. Среднерусские луговые степи на северном пределе распространения // Био-разнообразие и экологические особенности природы Русской лесостепи: Сборник научных статей. Воронеж, 2000. С. 95–110.
- Смирнов П.А. Ямская степь под Тамбовом // Дневник I Всерос. съезда русских ботаников в Петрограде в 1921 г. Пг., 1921. № 5. С. 43.
- Соколов А.С., Соколова Л.А. Балка Осиновый Овраг – «осколок» луговых степей, пристанище редких видов растений // Вестн. Тамб. ун-та. Сер. Естественные и технические науки. Тамбов, 2000. Т. 5. Вып. 5. С. 597–602.

- Соколов А.С., Соколова Л.А. О редких видах флоры Тамбовской области // Проблемы изучения и охраны биоразнообразия и природных ландшафтов Европы: Сб. мат-лов Междунар. симпоз. Пенза, 2001. С. 85–87.
- Соколов А.С., Соколова Л.А. Дополнение к кадастру редких растений Тамбовской области, произрастающих в балке «Осиновый Овраг» // Вестн. Тамб. ун-та. Сер. Естественные и технические науки. Тамбов, 2003а. Т. 8. Вып. 1. С. 30–32.
- Соколов А.С., Соколова Л.А. О новых и наиболее редких видах Тамбовской флоры // Вестн. Тамб. ун-та. Сер. Естественные и технические науки. Тамбов, 2003б. Т. 8. Вып. 5. С. 855–859.
- Соколов А.С., Соколова Л.А. Дополнение к кадастру редких растений Тамбовской области, произрастающих в балке «Осиновый Овраг»: дополнение второе // Вестн. Тамб. ун-та. Сер. Естественные и технические науки. Тамбов, 2005. Т. 10. Вып. 1. С. 14–15.
- Соколов А.С., Соколова Л.А. О новых и наиболее редких видах Тамбовской флоры. Сообщение второе // Вестн. Тамб. ун-та. Сер. Естественные и технические науки. Тамбов, 2006. Т. 11. Вып. 2. С. 156–162.
- Соколов А.С., Соколова Л.А. Об обнаружении остатков степи в бывшем имении герцога Лейхтенбергского // Державинские чтения. Сборник трудов. Тамбов, 2007а. С. 30–32.
- Соколов А.С., Соколова Л.А. О новых и наиболее редких видах Тамбовской флоры. Сообщение третье // Фауна и флора Черноземья. Сб. науч. статей. Тамбов, 2007б. С. 15–35.
- Сухоруков А.П., Баландин С.А., Агафонов В.А., Алексеев Ю.Е., Бузунова И.О., Ефимов П.Г., Иваненко Ю.А., Лазьков Г.А., Линдемман Г.В., Луферов А.Н., Мавродиев Е.В., Нилова М.В., Сенников А.Н., Татанов И.В., Хлызова Н.Ю., Шольц Х., Щербаков А.В., Юрцева О.В. Определитель сосудистых растений Тамбовской области. Тула, 2010. 350 с.
- Схема Тамбовского лесхоза Тамбовской области. Устройство 1980 г. Масштаб 1:100000. Тамбов, 1980.
- Топографическая карта Тамбовской области. Масштаб 1:200000. М., 1998, 2003 гг.
- Торопова Н.А. Находки редких и исчезающих видов растений на территории Воронинского государственного заповедника // IV Державинские чтения. География. Биология. Медицина. Химия. Мат-лы науч. конф. преподавателей и аспирантов. Тамбов, 1999. С. 59.
- Торопова Н.А., Шепелева С.А., Пальцев А.И. Местообитания редких видов растений на территории Воронинского заповедника // V Державинские чтения. География. Биология. Медицина. Химия. Мат-лы науч. конф. преподавателей и аспирантов. Тамбов, 2000. С. 70–71.
- Усова Г.С., Иванова И.А., Хлызова Н.Ю. Некоторые вопросы сохранения редких растений Тамбовской области // Вопросы региональной экологии. Тез. докл. IV региональной научно-технической конференции. Тамбов, 2000. С. 90–92.
- Цвелев Н.Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.
- Цингер В.Я. Сб. сведений о флоре Средней России. М., 1885. 520 с.
- Черничко И.А. Овраг «Лихачев» (правый отвершек большого Мучкапского оврага) // Государственные памятники природы Тамбовской области: Каталог. Тамбов, 1989. С. 63–64.
- Koschewnikoff D. Beiträge zur Flora des Tambowschen Gouvernements. Florula der Umgegend von Koslow // Bull. Soc. Nat. Mosc. 1877. Т. 51 (1876 г.). № 4. P. 238–319.
- Meyer C.A. Verzeichniss einiger in Gouvernement Tambow beobachteter Pflanzen. Ein Nachtrag zu der Florula provinciae Tambow // Beiträge Pflanzenkunde Russ. Reiches. St.-Petersb., 1854. Lfg. 9. S. 1–39.

Поступила в редакцию 20.02.13

## ON THE MAT-GRASSES OF THE TAMBOV PROVINCE: HISTORY OF STUDY, DISTRIBUTION, FREQUENCY OF OCCURRENCE

A.S. Sokolov, L.A. Sokolova

History of study, distribution and frequency of occurrence of mat-grasses on the territory of current Tambov Province are presented. On the basis of analysis of publishing data, collection of Herbaria of MW, LE, VU, VOR, State Nature Reserve Voroninskii (VorNRV), Michurinsk State Agrarian University (MichSAU), N.V. Tsitsin's Botanical Garden of the RAS (MHA) and own studies beginning in the middle of 1980 the question of distribution and frequency of occurrence of twelve species and one variety (*Stipa borysthenica* Klok. ex Prokud. [*S. pennata* ssp. *sabulosa* (Pacz.) Tzvel.], *S. capillata* L., *S. dasyphylla* (Czern. ex Lindem.) Trautv., *S. lessingiana* Trin. et Rupr., *S. pennata* L., *S. pennata* var. *okensis* (P. Smirnov) Tzvel. (*S. disjuncta* Klok.), *S. praecapillata* Alech., *S. pulcherrima* C. Koch, *Stipa sareptana* A. Beck., *S. tirsia* Stev., *S. ucrainica* P. Smirnov, *S. zaleskii* Wilensky) is discussed. The most number of localities of feather grasses were registered in Inzhavino, Tambov and Znamenka Districts. In the most southern districts feather grasses were registered very rare.

**Key words:** vegetation of Tambov Province, flora of Tambov Province, mat-grasses, history of study, distribution.

**Сведения об авторах:** Соколов Александр Сергеевич – доцент кафедры биологии ФГБОУ ВПО Тамбовский государственный университет им. Г.Р. Державина (vipera5@rambler.ru); Соколова Людмила Александровна – главный специалист-эксперт Управления образования и науки Тамбовской области (vipera5@rambler.ru).



УДК 574.472 +581.524.3 (571.642)

## РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА ГРЯЗЕВОГО ВУЛКАНА МАГУНТАН (О. САХАЛИН)

К.А. Корзников

Проведена классификация и ординация 185 описаний растительного покрова, выполненных на учетных площадках 1×1 м. Выделено 9 сообществ, которые слагают 29 видов сосудистых растений и 8 видов мхов. Установлено, что растительные сообщества представляют собой экологический ряд, выстроенный вдоль комплексного стресс-градиента грязевого вулкана. По мере удаления от центра эрупции увеличиваются флористическое богатство (число видов в сообществе) и флористическая насыщенность (число видов в описании), возрастает проективное покрытие, доминирование переходит от узкоэндемичных видов в центре вулкана к *Salix fuscescens* на периферии. Выявлено, что одним из ведущих факторов организации растительного покрова является засоленность субстрата, негативное воздействие которого ослабевает по мере увеличения возраста субстрата. Условия увлажнения вносят дополнительную неоднородность в пространственную структуру растительного покрова.

**Ключевые слова:** грязевой вулкан, растительное сообщество, пространственная структура, засоление, Сахалин.

Грязевые вулканы – это геологические образования, возникающие в результате выбрасывания глинистых масс, минерализованных вод и газов на дневную поверхность или морское дно. Всего на планете по разным оценкам насчитывается от 1200 до 1800 надводных и подводных грязевых вулканов (Холодов, 2002; Dimitrov, 2003; Етиопе, Milkov, 2004), расположенных в 44 «грязевуланических» регионах (Kopf, 2002). Сахалин вместе с Таманью является одним из двух регионов России, где активно действуют грязевые вулканы. На Сахалине в настоящее время функционируют три района проявления грязевого вулканизма. Действующий в течение двух последних десятилетий Лесновский грязевой вулкан (Мельников, Ильев, 1989) к моменту его обследования летом 2013 г. функционирование прекратил.

Несмотря на то что экосистемы таких геологических объектов, как геотермальные поля, гейзеры, сольфатары, грязевые вулканы являются хорошими площадками для изучения реакции организмов и сообществ на стрессовые условия, они все еще остаются мало изученными с экологических и геоботанических позиций. Растительному миру конкретно грязевых вулканов посвящено совсем незначительное количество работ. В зарубежной периодике есть статьи о видовом составе сообществ грязевых вулканов Андаманских островов (Srivastata, Singh, 1962), влиянии грязевого вулкана на состав и разнообразие участков тропического леса о. Борнео (Ting, Poulsen, 2009). Результаты изучения сообществ растений и их динамики на грязевых вулканах Крыма рассмотрены В.В. Корженевским и соавторами (Иванов и др., 1989; Корженевский, Квитницкая, 2011; Korzhenevsky,

Klyukin, 1991). Растительному миру сахалинского грязевого вулкана Магунтан (Главный или Центральный вулкан из группы Пугачевских вулканов) был посвящен целый ряд работ (Попов, 1949; Бухтеева, 1960; Таран, 2003; Баркалов и др., 2006). Особое внимание исследователи обращали на наличие в локальной флоре вулкана узкоэндемичных таксонов – *Primula sachalinensis* Nakai, *Gentianella sugawarae* (H. Hara) Czerep., *Artemisia limosa* Koidz., *Deschampsia tzvelevii* Prob, ареал которых не выходит за границы грязевых полей вулканов Пугачевской группы. Прежние исследования носили главным образом флористический характер и почти не затрагивали фитоценологических вопросов.

Вулкан Магунтан является центральным и самым крупным в группе Пугачевских грязевых вулканов, которые расположены в южной части о. Сахалин, приблизительно в 140 км от областного центра г. Южно-Сахалинск, в 3,5 км западнее берега Охотского моря. Географические координаты центра вулкана Магунтан: 48°13'40'' с.ш. 142°33'50'' в.д. (рис. 1). Место расположения Пугачевской группы вулканов представляет собой слабо всхолмленную низменность шириной 5–6 км, заключенную между двумя горными грядами. Вулкан находится в блюдцеобразном понижении, густо изрезанном сетью ложков и оврагов. Сам вулкан имеет форму слабовыпуклого щита, в центре которого наблюдается поле молодой сопочной брекчии. Группу вулканов полукольцом охватывает р. Вулканка (Чернышевская, 1958; Гурьева, Шарков, 1987).

Климат района характеризуется умеренно холодной многоснежной зимой и умеренно теплым, с



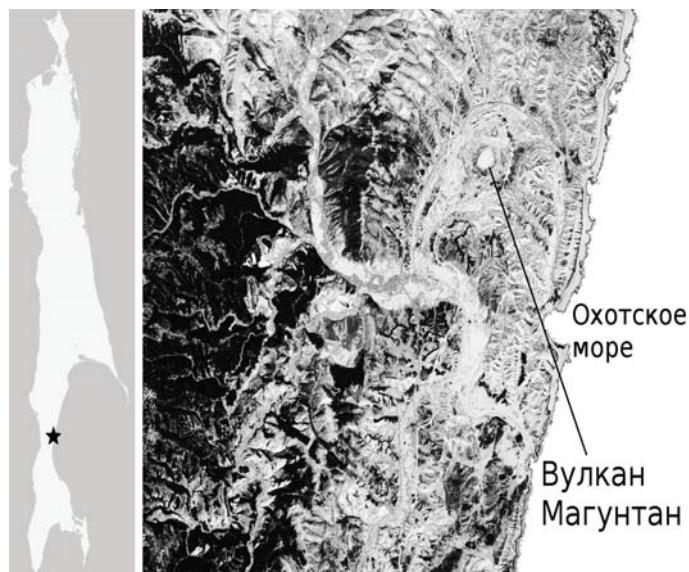


Рис. 1. Местоположение вулкана Магунтан

частыми туманами летом, отличается наибольшим в пределах острова количеством осадков (Земцова, 1968). По данным с ближайшей к вулкану метеостанции в г. Макаров, среднегодовая температура воздуха равна  $0,6^{\circ}\text{C}$ , среднегодовое количество осадков составляет 1274 мм (<http://climatebase.ru/stations/Russia/Sakhalin/>). В рамках геоботанического районирования о. Сахалин (Толмачев, 1955) территория грязевых вулканов относится к подзоне темнохвойных лесов с преобладанием ели. Вулкан Магунтан со всех сторон окружен сырым лиственничным лесом (*Larix cajanderi* Mayr) с незначительным участием *Picea ajanensis* (Lindl. & Gordon) Fisch. & Carr. и *Abies sachalinensis* F. Schmidt. А.А. Таран (2003) отмечает в этом лесном массиве нетипичное для лиственничников Сахалина сочетание видов и определяет его как редкое и реликтовое сообщество, возникшее в условиях сложного геоморфологического образования. Мы предполагаем, что на формирование состава и структуры окружающего вулкан лиственничника влияла деятельность грязевого вулкана. Древостой развивается на грязевых полях давних извержений и в плане имеет концентрическую пространственную структуру, что хорошо заметно на космических снимках местности.

Грязевой вулкан имеет средний диаметр около 500 м, максимальную отметку над уровнем моря 58 м, минимальную – 54 м. Извержения происходят с периодичностью один раз в 2–3 года, а один раз в 70 лет происходят сильные извержения, в результате которых образуются обширные грязевые поля площадью до  $100\,000\text{ м}^2$ . Последнее такое извержение случилось в 2005 г., от всех ранее зафиксированных оно отличалось выбросом больших объемов суб-

страта не только из центрального эруптивного канала, но и новообразовавшегося северо-восточного. Его возникновение привело к появлению грязевого пятна не только в центральной части вулкана, но и на всей его северо-восточной периферии с развитым растительным покровом. Потоки грязи внедрили даже в окружающий вулкан лиственничный лес (Ершов, Мельников, 2007). Твердые продукты извержения вулкана представлены сопочной брекчией, состоящей из сопочного ила (переработанная глинистая масса), составляющего более 99% объема, и малого количества обломков песчаников, кальцита, арагонита. Воды грязевого вулкана отличаются относительно высокой минерализацией ( $3,6\text{ г/л}$ ), наличием таких микроэлементов как йод и бром. По преобладающим ионам относятся к гидрокарбонатно-натриевому типу. Температура воды и субстрата в период покоя вулкана не превышает  $16^{\circ}\text{C}$ , повышается во время извержений до  $29\text{--}32^{\circ}\text{C}$  (Сырык, 1970). Вокруг эруптивных каналов грязевых вулканов формируется необычная экологическая обстановка, что находит отражение в своеобразии состава, структуры и динамики растительных сообществ. С одной стороны, растительный покров вулкана время от времени испытывает нарушения от механических воздействий продуктов извержения – под выбросами сопочной брекчии погребаются растения, сила извержения определяет площадь растительного покрова, который окажется погребенным. После извержений образуется концентрическая в плане территория, свежее грязевое поле, лишенное в течение некоторого времени растительного покрова («мертвая зона»). С другой стороны, выбрасываемые на дневную поверхность разжиженные водой сопочные брекчии насыщены солями и редкими элементами, что исключает возможность произрастания на грязевых полях растений не толерантных к особым экологическим условиям.

### Материалы и методика

В основу исследования растительных сообществ вулкана положены 185 авторских геоботанических описаний, выполненных на грязевых полях вулкана летом 2013 г. Описания проводили на пробных площадках размером  $1\times 1\text{ м}$ . Выбранный размер пробной площади позволил репрезентативно отразить видовой состав описываемого участка растительного покрова в условиях высокой комплексности и мозаичности. Участие растений оценивали по семибалльной шкале проективного покрытия с логарифмически нарастающими интервалами: 5 – 50–100%; 4 – 25–50%; 3 – 10–25%; 2 – 5–10%; 1 – 1–5%; + – 0,1–1%, r –  $<0,1\%$ . Координаты каждой пробной площадки фиксировали с помощью GPS/ГЛОНАСС

навигатора «Garmin eTrex30». Далее высчитывали дистанцию между центром вулкана и точками описаний. Классификацию описаний выполнили с помощью алгоритма TWINSpan, ординацию провели методом анализа соответствия с удаленным трендом (DCA) в программе PC-ORD 4.35. Среднее проективное покрытие сообществ устанавливали путем обратной интерпретации баллов оценки участия видов. Значимость различий фитоценологических показателей сообществ проверяли с помощью однофакторного дисперсионного анализа. Наличие и тесноту связи между отдельными показателями устанавливали с помощью коэффициента ранговой корреляции Спирмена. Всю статистическую обработку проводили в программе STATISTICA 6.0. Химический анализ образцов субстрата провела испытательная лаборатория Сахалинского центра агрохимической службы. Названия сосудистых растений даны по С.К. Черепанову (1995), названия мхов по Ignatov et al., (2006).

### Результаты и их обсуждение

Летом 2013 г. двум главным эруптивным каналам вулкана соответствовали два концентрических

грязевых поля, образовавшиеся в ходе недавних и относительно слабых извержений. Пионерным видом сукцессии на грязевых полях является локальный эндемик вулкана *Deschampsia tzvelevii*. Этот злак поселяется и растет на грязевых выбросах уже в первые месяцы после извержений. На момент обследования одновидовое сообщество из *Deschampsia tzvelevii* (DT) занимало территорию, внешний контур которой совпадал с границами распространения продуктов извержения 2005 г., а внутренний охватывал две «мертвые зоны» вокруг главных эруптивных каналов (рис. 2). Проективное покрытие в сообществе варьирует от 1–2% на участках, примыкающих к «мертвым зонам», до почти 100% у внешних границ. Периодически случающиеся несильные извержения заливают растения у внутренних границ, но на грязевом субстрате вскоре вырастают новые, или, в случае если толщина грязевого слоя невелика, прорастают погребенные. Поэтому контуры и границы сообщества DT с «мертвыми зонами» вулкана динамичны и непостоянны, его площадь возрастает в периоды затишья между извержениями и сокращается после извержений. На более старых грязевых полях

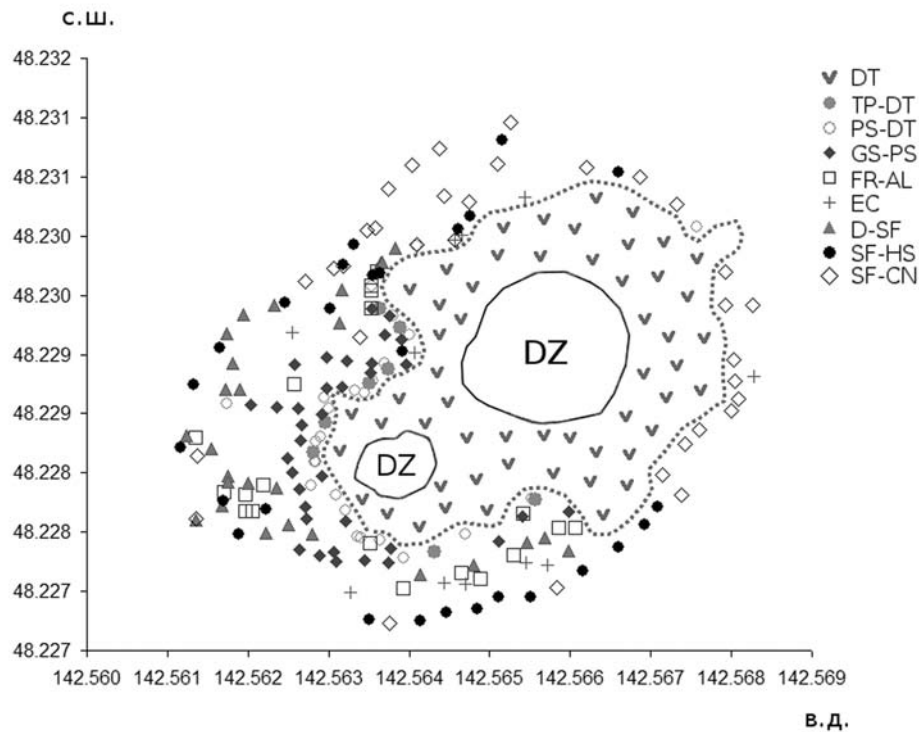


Рис. 2. Схема размещения учетных площадок: DZ – «мертвая зона» вокруг центрального и северо-восточного эруптивных каналов вулкана летом 2013 г., пунктирная линия – приблизительная граница распространения сопочной брекчи и «мертвая зона» вулкана после извержения 2005 г. Аббревиатуры: DT – *Deschampsia tzvelevii*; TP-DT – *Triglochin palustre-Deschampsia tzvelevii*; PS-DT – *Primula sachalinensis-Deschampsia tzvelevii*; GS-PS – *Gentiana sugawarae-Primula sachalinensis*; FR-AL – *Festuca rubra-Artemisia limosa*; EC – *Eleocharis kamtschatica*; D-SF – *Dicranum-Salix fuscescens*; SF-HS – *Salix fuscescens-Hedysarum sachalinense*; SF-CN – *Salix fuscescens-Calamagrostis neglecta*

Т а б л и ц а 1

**Фитоценогические характеристики сообществ вулкана. Звездочкой (\*) обозначены показатели сообществ значимо различающиеся ( $p < 0,001$ ) согласно результатам однофакторного дисперсионного анализа**

Показатель	Сообщество									
	TP-DT	PS-DT	GS-PS	FR-AL	EC	D-SF	SF-HS	SF-CN		
Количество описаний	8	26	36	19	11	26	28	31		
Флористическое богатство*	4	9	12	10	13	16	20	21		
Число видов сосудистых растений с const > 30%	2	4	7	8	1	8	9	5		
Флористическая насыщенность сосудистых растений (min-max)	2-4	2-6	3-10	4-7	1-7	3-10	4-12	3-7		
Средняя флористическая насыщенность сосудистых растений*	2,37±0,26	3,27±0,23	4,8±0,23	5,16±0,21	3,09±0,49	5,12±0,32	5,82±0,31	4,77±0,23		
Среднее проективное покрытие сообществ*	16,81±3,32	53,23±5,41	52,4±5,30	20,47±4,99	34,86±5,87	68,25±6,77	82,59±4,23	89,48±3,49		
Среднее проективное покрытие сосудистых растений*	16,8±3,32	52,69±5,52	21,64±1,95	16,11±4,38	34,86±5,87	44,42±6,71	74,45±4,64	49,13±4,10		
Удаление от центра (медианное значение)*	107,5	92,0	110,5	146,0	150,0	165,5	209,0	271,0		

П р и м е ч а н и е. Аббревиатуры сообществ те же, что на рис. 2.

остальной территории вулкана развиваются 8 типов сообществ, которые мы выделили по группам описаний, полученных с помощью алгоритма TWINSpan. Фитоценологические показатели сообществ отражены в табл. 1.

Сообщество *Triglochin palustre*–*Deschampsia tzvelevii* (TP–DT) формируется у западных внешних границ сообщества DT, в местах избыточно-го увлажнения. В пределах этого сообщества участие *Deschampsia tzvelevii* относительно невелико, а *Triglochin palustre* L. хоть и многочислен, но большого покрытия не дает. По мере удаления от главного эруптивного канала вулкана постепенно начинает встречаться *Primula sachalinensis*, и там, где избыточное увлажнение отсутствует, располагается сообщество *Primula sachalinensis*–*Deschampsia tzvelevii* (PS–DT). На чуть большем расстоянии от центра вулкана появляется другой эндемик вулкана *Gentianella sugawarae*. Вместе с *Allium maximowiczii* Regel, *Festuca rubra* L., немногочисленными мхами они формируют сообщество *Gentianella sugawarae*–*Primula sachalinensis* (GS–PS.). Еще дальше от центра вулкана наиболее сухие микроэкоотопы на приподнятых участках, а также вблизи побочных грязевых грифонов заняты сообществом *Festuca rubra*–*Artemisia limosa* (FR–AL). Оно отличается невысоким проективным покрытием, полидоминантностью и выравненностью состава. В перечисленных сообществах центральной части вулкана отмечены 5 видов мхов: *Dicranum japonicum* Mitt., *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid., *Pohlia* Hedw. sect. *Pohlia*, *Barbula unguiculata* Hedw., *Bryum* sp., причем последние четыре изредка встречаются даже в пионерном сообществе DT.

Обширные площади в средней части грязевого вулкана занимает сообщество *Dicranum*–*Salix fuscescens* Andersson (D–SF). В состав этого сообщества наряду с видами из центра вулкана входят *Ptarmica alpina* (L.) DC., *Parnassia palustris* L., *Juncus gracillimus* (Buchenau) Krecz. & Gontsch., *Eleocharis kamtschatica* (C.A. Mey.) Kom., появляется *Hedysarum sachalinense* B. Fedtsch. Высоким становится участие мхов, большие площади заняты *Dicranum japonicum* Mitt. и *D. leioneuron* Kindb. Оба вида встречаются вплоть до внешней границы вулкана, причем *Dicranum leioneuron* тяготеет к более периферическим участкам растительного покрова. Здесь также отмечен *Campyllum stellatum* (Hedw.) C.E.O.Jensen.

На периферии вулкана и у опушки лиственничника в условиях умеренного увлажнения *Hedysarum sachalinense* начинает доминировать, а частота встречаемости и проективное покрытие мхов снижаются, формируется сообщество *Salix fuscescens*–*Hedysarum*

*sachalinense* (SF–HS), наиболее богатое и насыщенное видами. Эндемики из центральной части вулкана в его состав уже не входят, зато в композиции сообщества появляются *Cirsium kamtschaticum* Ledeb. ex DC., *Calamagrostis neglecta* (Ehrh.) Gaertn., B. Mey. & Schreb., *Sanguisorba tenuifolia* Fisch. ex Link, *Artemisia integrifolia* L., подрост и взрослые, но миниатюрные деревца *Larix cajanderi*. Вполне обычны в составе сообщества *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz, *Carex cespitosa* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. На более увлажненных площадях периферической части вулкана распространено сообщество *Salix fuscescens*–*Calamagrostis neglecta* (SF–CN). Его образуют, помимо ивы и вейника, виды-гигрофиты *Carex cryptocarpa* C.A. Mey., *Sium suave* Walter, *Caltha palustris* L., *Carex caespitosa*, *Carex limosa*, *Sanguisorba tenuifolia*, а также влаголюбивые виды, входящие в состав других сообществ вулкана. Очень редко встречаются *Oxycoccus palustris* Pers. и *Dactylorhiza aristata* (Fisch. ex Lindl.) Soó. Ко мхам добавляется *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwägr.

Сообщество *Eleocharis kamtschatica* (EC) занимает самые влажные участки грязевых полей вулкана, на которых в годы с большим количеством осадков можно даже увидеть водоплавающих птиц. Вместе с *Eleocharis kamtschatica* иногда могут встречаться осоки и ситники (*Juncus nodulosus* и *J. gracillimus* (Buchenau) Krecz. & Gontsch.).

Границы между сообществами размыты и не явны. Исключением является резкий переход от сообщества с доминированием *Deschampsia tzvelevii* к другим фитоценозам вулкана на границе распространения грязевых выбросов извержения 2005 г. Резкая граница между сообществами в этом случае объясняется существенным различием экологических условий на молодом и более старых грязевых полях. Однако уже в 2013 г. мы впервые наблюдали на субстрате извержения 2005 г. первые всходы *Primula sachalinensis*.

Первую ось ординационной диаграммы можно интерпретировать как связанную с удалением от центра вулкана, а вторую – как связанную с увлажнением (рис. 3). Коэффициент ранговой корреляции Спирмена ( $R$ ) между DCA-координатами описаний по оси 1 и их расстоянием от центра вулкана составляет 0,743 ( $p < 0,001$ ). Проективное покрытие сосудистых растений, общее проективное покрытие на площадках и флористическая насыщенность также положительно коррелируют с осью 1,  $R$  соответственно составляет 0,360; 0,507; 0,353 ( $p < 0,001$ ). К разным полюсам оси 2 разошлись описания сообществ SF–CP и EC, приуроченных к увлажненным участкам, а также тяготеющее к более мезофитным микроэкоотопам сообщество SF–HS. На диаграмме заметно, что растительный по-



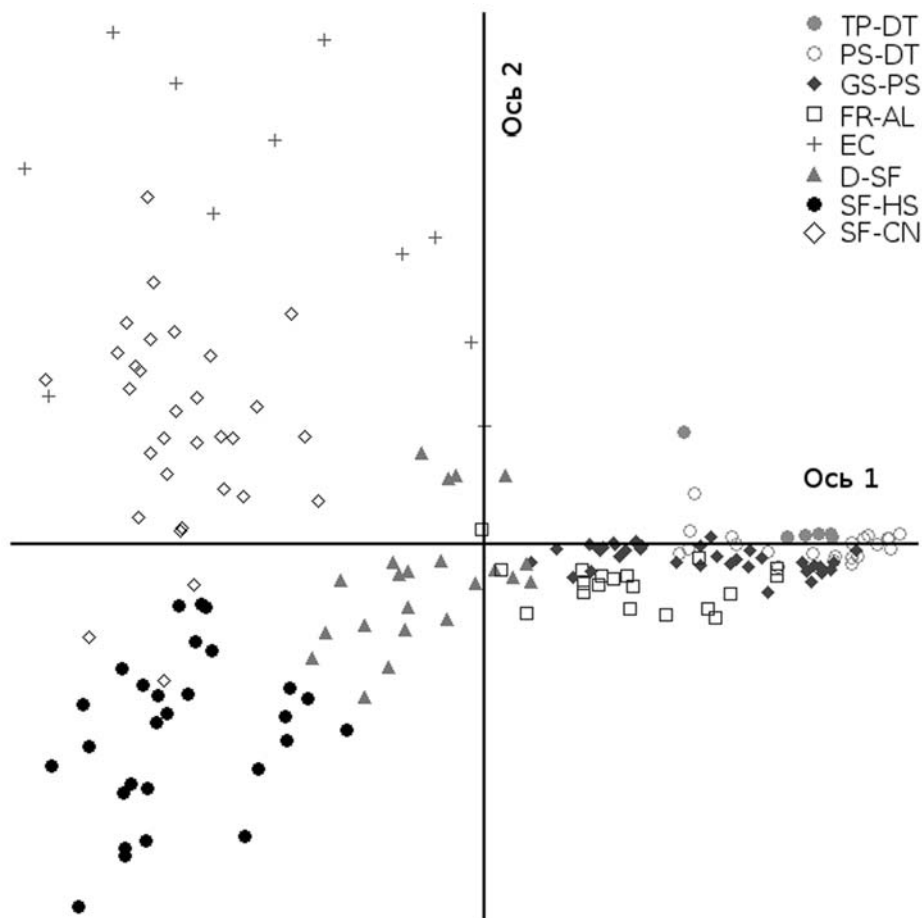


Рис. 3. DCA-ординация описаний сообществ вулкана Магунтан. Ось 1 интерпретируется как связанная с расстоянием от центра вулкана, возрастом субстрата (увеличиваются справа налево), концентрацией токсичных для растений соединений в субстрате (уменьшается справа налево). Ось 2 интерпретируется как связанная с увлажнением (уменьшается снизу вверх). Аббревиатуры сообществ те же, что на рис. 2

кров вулкана представляет собой постепенный непрерывный ряд изменения флористического состава, что не мешает, однако, выделению из него более или менее дискретных единиц, сходных по составу и структуре.

Чем дальше участок растительного покрова находится от центра вулкана, тем старше субстрат, на котором произрастают растения. Нарушения растительного покрова на окраинах вулкана происходят только после очень сильных извержений. Два известных извержения такой силы произошли в 1934 и 2005 гг., но и они затрагивали лишь отдельные секторы территории вулкана (Мельников, 2011). По мере увеличения возраста грязевых полей за счет процессов выветривания снижается засоленность субстрата, увеличивается содержание элементов минерального питания растений, происходит формирования почвенного слоя. Такие закономерности были выявлены при изучении почвообразования на грязевых вулканах Крыма (Иванов и др., 1989). В табл. 2 приведены некоторые химические показате-

ли субстрата под двумя соседними сообществами ранних этапов сукцессии. Исходя из этого, можно предположить, что пространственная смена сообществ является и сукцессионной. Для сообществ центральной части вулкана характерна высокая степень участия эндемичных видов. Ведущим фактором сукцессии должно являться общее снижение суровости условий местообитания на фоне снижения засоленности субстрата, но существенную роль в определении конкретного флористического состава сообществ играет и уровень увлажнения микроэкотопов.

Таким образом, число видов сосудистых растений, слагающих растительный покров вулкана Магунтан в целом невелико и изменяется от 1 (на недавно извергнутой сопочной брекчии вблизи эруптивных каналов) до 20–21 (на периферии вулкана). Общее число видов сосудистых растений достигает 29, из них 4 являются эндемиками грязевого вулкана. Также мы обнаружили 8 видов мхов, хотя флора бриофитов вулкана Магунтан нуждается

Т а б л и ц а 2

**Химические показатели субстрата двух первых сообществ из экологического ряда растительного покрова вулкана Магунтан**

Сообщество	Расстояние от центра вулкана, м	рН	Засоление, %	Ионы, %-экв					
				Na <sup>+</sup> + K <sup>+</sup>	Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	Cl <sup>-</sup>	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup>
DT	50	9,3	0,76	45,12	12,20	46,28	38,90	51,14	9,94
PS-DT	90	8,8	0,51	62,20	17,28	20,52	10,08	83,96	5,96

Пр и м е ч а н и е. Аббревиатуры сообществ те же, что на рис. 2.

ся в дополнительном и более тщательном исследовании.

Одним из главных выявленных факторов организации растительного покрова на вулкане является засоление субстрата, которое зависит от возраста грязевых полей. Наличие и участие видов связано с расстоянием от главного эруптивного центра вулкана, которому сопряжены градиенты химизма и возраста субстрата. Уменьшение засоления субстрата сопровождается увеличением числа видов и флористической насыщенности, общего проективного покрытия и проективного покрытия сосудистых растений. Вместе с этим уменьшается степень участия эндемичных таксонов, что дает основание говорить об их исключительной приуроченности к местам высокого экотопического стресса неподалеку от эруптивных центров. При этом все четыре эндемичных таксона обладают собственными экологическими нишами, на комплексном градиенте образуют пространственный ряд. В периферических частях вулкана, где уровень экотопического стресса меньше, эти растения, вероятно, проигрывают в конкурентной борьбе не эндемикам. Вторым фактором, который вносит дополнительную неоднородность в растительный покров, является различие в увлажнении, вызванное выраженным микрорельефом грязевых полей. Пространственная смена сообществ в растительном покрове вулкане носит континуальный характер за исключением четко отграниченного со-

общества DT, внешние контуры которого совпадают с пределами распространения продуктов извержения 2005 г.

Постоянная активность вулкана является необходимым условием для поддержания высокого разнообразия и гетерогенности растительного покрова вулкана. Такой вывод вполне согласуется с устоявшимися воззрениями о вкладе периодических нарушений в увеличение богатства состава и разнообразия растительного покрова.

Экосистемы грязевых вулканов о. Сахалин интересны не только с ботанических позиций, эти геологические объекты являются «природными лабораториями», в которых решение фундаментальных научных вопросов и проверка гипотез могут организовать не только ботаники, но и микологи, микробиологи и экологи.

Выражаю признательность профессору кафедры геоботаники МГУ В.Н. Павлову за помощь и ценные советы, благодарю науч. сотр. кафедры геоботаники МГУ В.Э. Федосова за определение мхов, сотр. Гербария им. Д.П. Сырейщикова С.В. Дудова за критические замечания после ознакомления с черновиком статьи.

Выражаю признательность докт. биол. наук, чл.-корр. РАН, профессору кафедры геоботаники МГУ В.Н. Павлову за помощь и ценные советы. Благодарю докт. биол. наук, вед. науч. сотр. кафедры геоботаники МГУ В.Э. Федосова за определение мхов, сотр. Гербария им. Д.П. Сырейщикова С.В. Дудова за обсуждение статьи.

**СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ**

Архив климатических данных. Сахалинская область (<http://climatebase.ru/stations/Russia/Sakhalin/>). Дата доступа: 02.05.2014, 15:00.  
 Баркалов В.Ю., Кожевников А.Е., Смирнов А.А., Царенко Н.А. Особенности растительного покрова грязевого вулкана Пугачева (Южный Сахалин) // Комаровские чтения. 2006. Вып. 52. С. 127–147.  
 Бухтеева А.В. Примула вулкана Магунтан – *Primula sachalinensis* Nakai // Бот. журн. 1960. Т. 45, № 5. С. 746–748.  
 Гурьева З.И., Шарков В.В. Изучение грязевых вулканов о. Сахалин по материалам аэрофотосъемки // Тихоокеанская геология. 1987. № 4. С. 58–65.

Еришов В.В., Мельников О.А. О необычном извержении Главного Пугачевского газоводолитокластитового («грязевого») вулкана на Сахалине зимой 2005 г. // Тихоокеанская геология. 2007. Т. 26, № 4. С. 69–74.  
 Земцова А.И. Климат Сахалина. Л., 1968. 197 с.  
 Иванов В.Ф., Молчанов Е.Ф., Корженевский В.В. Растительность и почвообразование на извержениях грязевых вулканов в Крыму // Почвоведение. 1989. № 2. С. 5–12.  
 Корженевский В.В., Квитницкая А.А. Фитоиндикация грязевых вулканов Крыма // Природничий альманах (біологічні науки). 2009. № 12. С. 155–165.

- Лимонов А.Ф. Грязевые вулканы // Сетевой образовательный журнал. 2004. № 1. С. 63–69.
- Мельников О.А., Ильев А.Я. О новых проявлениях грязевого вулканизма на Сахалине // Тихоокеанская геология. 1989. Т. 8, № 3. С. 42–48.
- Мельников О.А., Ильев А.Я. О новых проявлениях грязевого вулканизма на Сахалине // Тихоокеанская геология. 1989. № 3. С. 42–48.
- Попов М.Г. Эндемичные виды грязевого вулкана Магунтан (Южный Сахалин) // Ботанический журнал. 1949. Т. 34, № 5. С. 486–492.
- Сырык И.М. Грязевые вулканы // Геология СССР. Остров Сахалин. Т. 33, ч. 1. М., 1970. С. 355–368.
- Таран А.А. Флора и растительность районов, примыкающих к трассе магистрального трубопровода на острове Сахалин. Южно-Сахалинск, 2003. 187 с.
- Толмачев А.И. Геоботаническое районирование острова Сахалина. М.; Л., 1955. 78 с.
- Холодов В.Н. О природе грязевых вулканов // Природа. 2002. № 11. С. 47–58.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб, 1995. 990 с.
- Чернышевская З.А. О грязевых вулканах в южной части Сахалина // Сообщ. Сах. компл. научно-исслед. ин-та СО АН СССР. Южно-Сахалинск, 1958. Вып. 6. С. 118–130.
- Dimitrov L.I. Mud volcanoes – significant source of atmospheric methane // Geo-Mar. Lett. 2003. Vol. 23. N 2. P. 155–161.
- Etiope G., Milkov A. V. A new estimate of global methane flux from onshore and shallow submarine mud volcanoes to the atmosphere // Environ. Geol. 2004. Vol. 46. N 8. P. 997–1002.
- Ignatov M.S., O.M. Afonina, E.A. Ignatova, Abolina A., Akatova T.V., Baisheva E. Z., Bardunov L.V., Baryakina E.A., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Boychuk M.A., Cherdantseva V.Ya., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Dyachenko A.P., Fedosov V.E., Goldberg I.L., Ivanova E.I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S.G., Kharzinov Z.Kh., Kurbatova L.E., Maksimov A.I., Mamatkulov U.K., Manakyan V.A., Maslovsky O.M., Napreenko M.G., Otnyukova T. N., Partyka L.Ya., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Rykovsky G.F., Tubanova D.Ya., Zheleznova G.V., Zolotov V.I. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. 2006. N 15. P. 1–130.
- Kopf A.J. Significance of mud volcanism // Rev. Geophys. 2002. Vol. 40. N 2. P. 1–52.
- Korzhenovsky V.V., Klyukin A.A. Vegetation description of mud volcanoes of Crimea // Feddes Repert. 1991. Vol. 102. N 1–2. P. 137–150.
- Srivastava G.S., Singh A. Vegetations around the mud volcanoes in Andaman Islands // Sci. et Culture. 1962. Vol. 28, N 8. P. 381–382.
- Ting T.M., Poulsen A.D. Understorey Vegetation at two mud volcanoes in North-East Borneo // J. Trop. For. Sci. 2009. Vol. 21. N 3. P. 198–209.

Поступила в редакцию 19.01.14

## PLANT COMMUNITIES OF THE MAGUNTAN MUD VOLCANO (SAKHALIN ISLAND)

*K.A. Korznikov*

Classification and ordination of mud volcano plant communities were made by data from 185 relevés at 1x1 m plots. 29 vascular plant species and 8 moss species compose 9 recognized communities. Plants communities form topography along a mud volcano stress-gradient at short stretch. Number of species, floristic richness and abundance increase at the distance from the main eruption center. Dominance change from endemic species in volcano core zone to *Salix fuscescens* on outskirts. Vegetation change was influenced by high level of salts in mud substrate. Moisture conditions introduce additional heterogeneity in the spatial structure of vegetation cover.

**Key words:** mud volcano, plant community, spatial pattern, salinization, Sakhalin.

**Сведения об авторе:** Корзников Кирилл Александрович – аспирант кафедры геоботаники биологического факультета МГУ (korzki@mail.ru).

УДК 581.41

## БИОМОРФОЛОГИЯ И СЕЗОННОЕ РАЗВИТИЕ *NYMPHOIDES PELTATA* (GMEL.) O. KUNTZE

С.А. Леднев

Описаны биоморфологические признаки *Nymphoides peltata* (Gmel.) O. Kuntze (структура побегов, модель побегообразования, длительность жизни особи и др.) на основании данных полевых исследований и литературных источников. Определены архитектурная модель и сезонное развитие растения, а также его жизненная форма по принципам, используемым в классификациях И.Г. Серебрякова и К. Раункиера, где растение охарактеризовано как придаточнокорневой летнезимнезеленый эпигеогенно-короткорневищный многолетник с удлинёнными столоновидными побегами и гидрогемикриптофит соответственно.

**Ключевые слова:** *Nymphoides peltata*, нимфейник щитолистный, жизненная форма, архитектурная модель, структура растения, сезонное развитие, водные растения, нимфейные.

Высшие водные растения, произрастающие в водоемах и водотоках – особая экологическая группа, изучаемая во многих аспектах (экологическом, онтогенетическом, морфологическом, флористическом, фитоценотическом и др.), однако с позиций биоморфологии они изучены явно хуже, чем наземные (Лелекова, 2006; Петухова, 2008; и др.). Для многих видов очень трудно найти в литературе какие-либо сведения о жизненной форме или отдельных биоморфологических характеристиках, как то длительность жизни особи, феноритмотип растения, цикличность побегов и т.п. Сложность состоит также в том, что биоморфологические классификации водных растений в подавляющем большинстве случаев основываются или на так называемых экобиоморфах, т.е. содержат элементы экологии видов (Свириденко, 1991; Willby et al., 2000, Савиных, 2003), или на группах, выделяемых по образу жизни (свободно плавающие, прикрепленные и т.п.) (Катанская, 1981; Кокин, 1982; Vymazal, Kröpfelová, 2008 и др.; Sculthorpe, 1967). Однако это противоречит самому определению жизненной формы, согласно которой так называется исключительно внешний облик (габитус) растения, который обусловлен своеобразием системы вегетативных органов (побег, корень), формирующейся в результате его роста и развития в определенных условиях среды (Жмылев и др., 2005).

Поскольку высшие водные растения водоемов и водотоков являются вторично водными (Cook, 1990) и сохранили черты строения, типичные для сухопутных растений, выглядит логичной идея описания их биоморфологических признаков так, как это проводится для характеристики наземных растений. Для последних наиболее детальную систему классификации разработал И.Г. Серебряков (1962). В наших предыдущих работах мы пробовали применить тот же подход для характеристики водных растений Мо-

сковской обл. (Жмылев, Леднев, 2011; Жмылев и др., 2012).

В ходе наших исследований одним из наиболее проблемных видов для биоморфологической характеристики оказался нимфейник щитолистный (*Nymphoides peltata* (Gmel.) O. Kuntze). Оставалась до конца неясной длительность жизни особи, феноритмотип, тип ветвления побега и т.п. В нашей статье мы подробно осветим эти и другие биоморфологические признаки данного вида.

### Общая характеристика растения

*Nymphoides* Seguiet – космополитный род растений, большинство видов которого произрастают в тропиках Старого Света: Африка, Мадагаскар, Австралия, Индия, восточная Азия (Raynal, 1974; Sivarajan, Joseph, 1993; Li et al., 2002; все цит. по: Richards et al., 2010). Значительно меньшее число представителей характерно для внетропической области северного полушария, преимущественно территории Северной Америки (например, *N. aquatica*, *N. cordata*, *N. rautanenii* и др.), и только *N. peltata*, будучи широко распространенным в северном полушарии, является природным для внетропической Евразии (Wang et al., 2005; Richards et al., 2010; Li et al., 2010).

Нимфейник щитолистный, или болотноцветник щитолистный (*Nymphoides peltata* (Gmel.) O. Kuntze) (= *Limnanthemum nymphoides* (L.) Link.) (рис. 1), – водное травянистое растение с ползучим корневищем, располагающимся на дне водоема. Длинные тонкие стебли достигают поверхности воды. Листья плавающие, черешковые, с округлой листовой пластинкой, сердцевидные при основании, в диаметре до 10 см. Цветки 5-членные, обоопольные, ярко-желтые, собраны в зонтиковидные пучки, выходящие из пазух листьев. Венчик рассечен на лопасти, бахромчатые по краям. Плоды – яйцевидные коробочки, одногнездные, мно-



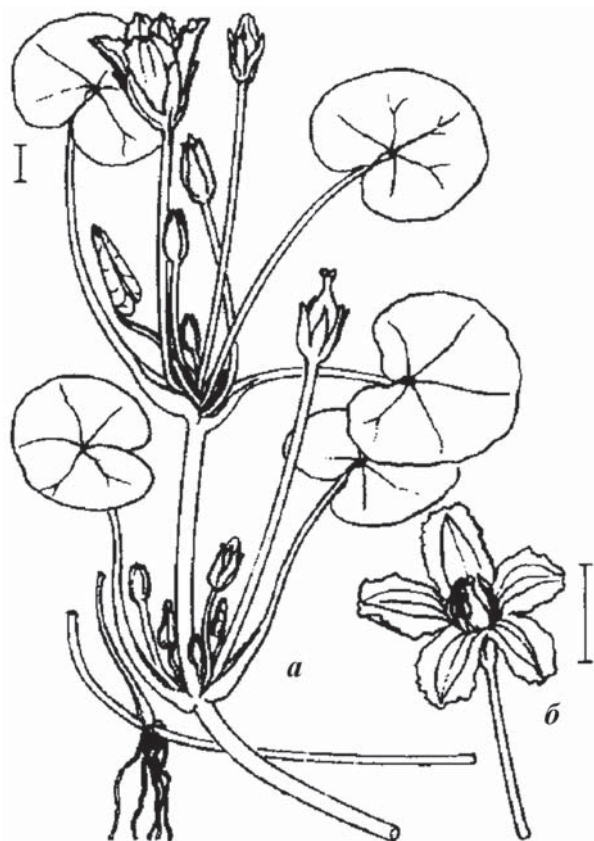


Рис. 1. Общий вид растения (а) и цветок (б) *Nymphaoides peltata* (из: Exkursionsflora von Deutschland, 1995)

госемянные, нескрывающиеся. Цветет с июля по сентябрь, плоды созревают в августе–октябре (Губанов и др., 2004; Азовский, Чепинога, 2007).

Растет в стоячих и медленно текущих водах речных заводей и стариц (Губанов и др., 2004). *N. peltata* предпочитает водоемы с повышенной щелочностью, хотя также известны случаи его произрастания в условиях слабой кислотности (Smith et al., 1988). В условиях периодического осушения способен образовывать наземную форму (Li et al., 2010).

*N. peltata* – типично клональное растение, размножающееся с помощью удлиненных столоновидных побегов (Brock et al., 1983; Wu et al., 2006). Растение обладает колоссальным потенциалом к покрытию больших площадей водной поверхности в течение вегетационного сезона, за счет чего нередко оказывает негативное воздействие на местную флору и фауну, туризм и транспорт при расширении естественного ареала (Cook, 1985).

В Средней России вид встречается довольно редко, отмечен лишь в немногих районах Брянской, Воронежской, Московской, Нижегородской областей (Губанов и др., 2004). В Московской обл. известно всего несколько популяций вида, самая старая из ныне существующих обнаружена в 1983 г. в устье р. Нерская

(Щербаков, 1984; цит. по: Щербаков, Майоров, 2013). Около 2009 г. *N. peltata* был высажен в Стерляжьем пруду на территории Звенигородской биостанции МГУ им. С.Н. Скадовского, где к настоящему времени сформировалась устойчивая популяция, являющаяся объектом нашего постоянного наблюдения.

### Материалы и методы

Обзор литературных данных о биоморфологии *N. peltata* в данной статье подкреплен результатами полевых работ, проведенных в течение 2010–2013 гг. в ходе исследования биоморфологического разнообразия водных растений Московской обл. В 2010 г. объектом нашего изучения были представители популяции *N. peltata* в устье р. Нерская, а в 2011–2013 гг. – популяции на территории ЗБС МГУ. Материал соби­рался нами в разное время года (с апреля по ноябрь). Растения извлекались из грунта по возможности без существенных повреждений, затем проводилось описание биоморфологических признаков (структура побегов, модель побегообразования, длительность жизни особи, фенологическое состояние и т.п.). Для дополнительного анализа в лабораторных условиях системы побегов *N. peltata* закладывали в гербарий и фиксировали в 60%-м растворе этилового спирта.

### Результаты работы

#### Архитектурная модель *N. peltata*

В нашей работе под архитектурной моделью подразумевается взаимное расположение модулей в пределах общей конструкции растения, т.е. термин рассматривается в значении Hallé, Oldeman, Tomlinson (1978, цит. по: Жмылев и др., 2005). По нашим наблюдениям, в составе вегетативного тела *Nymphaoides peltata* можно выделить 5 модулей:

- 1) укороченное корневище;
- 2) прирост укороченного корневища;
- 3) стolon-цветонос;
- 4) вегетативный стolon;
- 5) зачаток нового укороченного корневища.

Укороченное корневище – базальная часть растения (рис. 2), погруженная в субстрат на дне водоема. Срок жизни укороченного корневища составляет примерно 18 месяцев, включающих в себя два вегетационных сезона и одну зимовку между ними (Brock et al., 1983). Корневище достигает в длину порядка 7–10 см на пике развития. Состоит из трех укороченных междоузлий 4–6 мм в длину и 6–7 мм в толщину. Рост корневища плагиотропный и симподиальный; последнее характерно для всех представителей сем. Menyanthaceae (Tippery et al., 2012). На корневище формируются придаточные корни, листья, пазушные

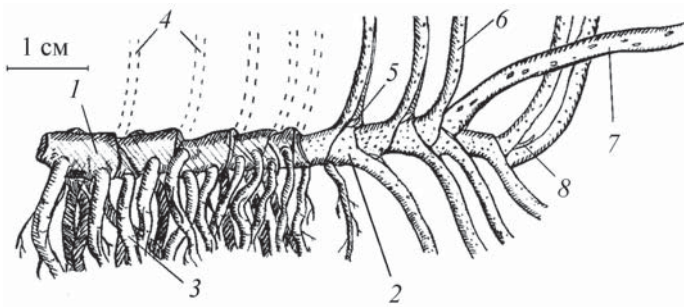


Рис. 2. Базальная часть *Nymphoides peltata*: 1 – перезимовавший сегмент корневища; 2 – часть корневища, сформировавшаяся в этом году; 3 – придаточные корни; 4 – прошлогодние (отмершие) листья; 5 – пазушная почка; 6 – черешок листа (для удобства на рисунке часть черешков повернута вниз); 7 – столон; 8 – апикальная почка корневища

почки, stolony-цветоносы и вегетативные stolony. В конце 2-го вегетационного сезона базальный участок корневища отмирает.

Придаточные корни (рис. 3) образуются как в узлах, так и на междоузлиях корневища; на одно междоузлие приходится обычно 2–4 корня. Они достигают в длину 15–17 см в молодом состоянии; впоследствии длина уменьшается примерно на 1 см вследствие контрактильного сокращения. В толщину молодые корни достигают 2–3 мм, старые – 3–4 мм. Ветвление очень слабое. Боковые корни тонкие, нитевидные, в основном их можно обнаружить на молодых корнях. На поверхности корня отчетливо видны поперечные контрактильные бороздки. Следует заметить, что корни, образующиеся на stolone в местах закладки новых корневищ (рис. 3), существенно отличаются от корневищных; более подробно о них будет сказано далее.

Листовые пластинки *Nymphoides* округло-сердцевидной формы внешне сходны с молодыми листьями растений сем. *Nymphaeaceae*, отличаются более светлой окраской и существенно меньшими размерами во взрослом состоянии 3–5 или 5–10 см в диаметре (Губанов и др., 2004). Листорасположение очередное. К корневищу листья крепятся черешками, которые достигают 1,5 м в длину и 2–4 мм в диаметре. Большая часть черешков спирально закручена, что позволяет растению лучше переносить воздействие ветра и волн (Brock et al., 1983). Осенью листовые пластинки отмирают, однако черешки листьев, образовавшихся в конце лета (и располагающихся вблизи верхушечной почки корневища), перезимовывают в зеленом состоянии.

В пазухах листьев в начале вегетационного сезона образуются пазушные почки 2–3 мм длиной в количестве 4–6 на корневище; в каждой почке насчитывается 3 листовых зачатка (рис. 4). Внутренние зачатки защищены крыловидными основаниями черешков

внешних зачатков. В конце вегетационного сезона образования почек не отмечено. Верхушечная почка корневища по своему строению и количеству зачатков не отличается от пазушной (рис. 5).

Прирост укороченного корневища образуется при формировании stolона-цветоноса или вегетативного stolона из пазушной почки при основании. В конце вегетационного сезона на корневище можно выделить до 5–6 участков прироста длиной в среднем 2–4 см. Приросты разных вегетационных сезонов можно различить по участку сильно укороченных (1–2 мм) междоузлий, образующихся в конце вегетационного сезона; кроме того, прошлогодний фрагмент корневища обычно темнее окрашен.

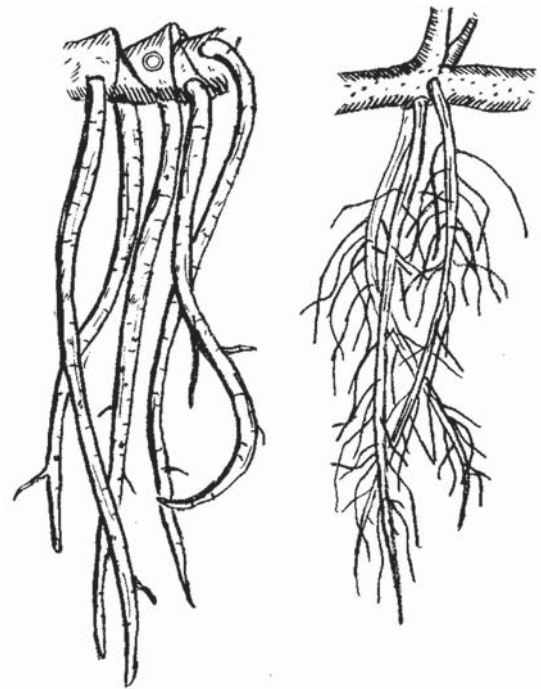


Рис. 3. Корни, сформировавшиеся на корневище (слева) и на stolоне

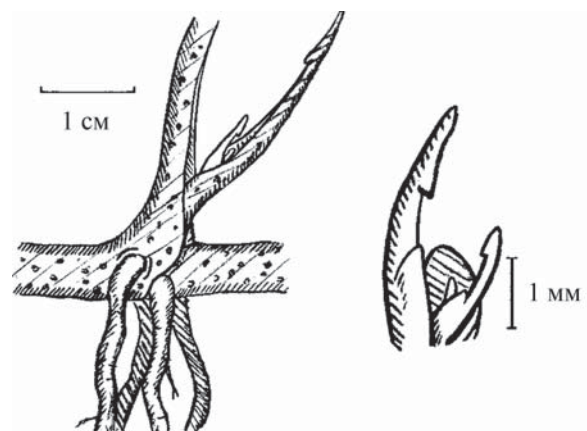


Рис. 4. Слева – зачаток нового укороченного корневища в пазухе листа на stolоне; справа – пазушная почка

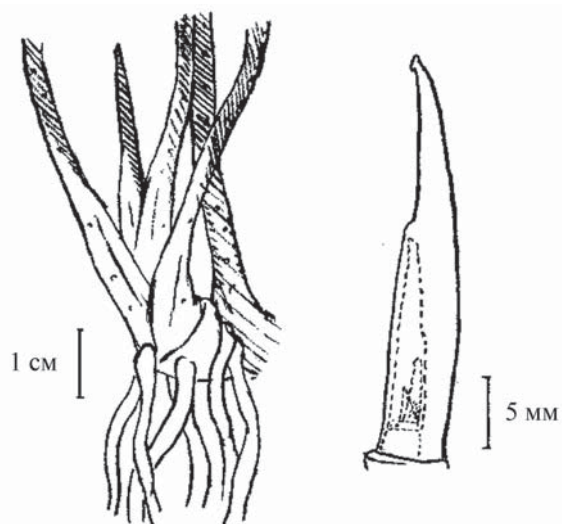


Рис. 5. Апекс корневища (слева), схема строения верхушечной почки корневища (справа)

Столоны-цветоносы косо направлены от корневища к поверхности воды; от узлов столона отходят листья и придаточные корни, как правило, не закрепляющиеся в субстрате. Эти корни отличаются от корневищных сравнительно меньшей толщиной и повышенной густотой ветвления.

На конце столона после порядка 10 междоузлий формируется соцветие. Его архитектурная модель достаточно подробно рассмотрена в статье Tirperu et al. (2012). Согласно ей, структура соцветия отличается от прочих представителей рода. Группы цветков в соцветии расположены на оси с удлинненными междоузлиями, и каждая группа цветков противолежит двум листьям (рис. 6).

Срок жизни столона, вероятно, не превышает 2–3 месяцев; за сезон на корневище может образоваться порядка 5 столонов-цветоносов.

Вегетативные столоны образуются преимущественно в конце 1-го – начале 2-го вегетационных сезонов. Как правило, быстро полегают на дно и укореняются в узлах (Hooker, 1890; цит. по: Mitra, 1956); от узла отходит лист, из пазушной почки развивается зачаток нового укороченного корневища. Длина междоузлий на столоне может колебаться в пределах 5–25 см (большая часть в пределах 15–20 см), длина столона может достигать 2 м и более. Вегетативные столоны способны перезимовать. Срок их жизни существенно выше, чем у столонов-цветоносов. Верхушечная почка на конце вегетативного столона идентична пазушной по количеству листовых зачатков (3 шт.). Вероятно, в течение второго сезона рост вегетативного столона завершается, как и у столона-цветоноса, образованием соцветия.

Зачатки новых укороченных корневищ (рис. 4) развиваются на столонах из почек в пазухах листьев. Формирование этих зачатков происходит, вероятно, в течение всего вегетационного сезона. В случае, если укоренения зачатков длительное время не происходит, образовавшиеся корни приобретают зеленоватую окраску. При отмирании столона происходит диссоциация зачатков, которые становятся самостоятельными корневищами.

### Жизненная форма и экоморфы *N. peltata*

Для описания жизненной формы мы пользуемся системой, основанной на принципах, подробно изложенных в работах И.Г. Серебрякова. Растения разделяются на отделы и типы по крупным признакам, обозначающим этапы основного эволюционного пути покрытосеменных растений (древесные, полудревесные, травянистые; деревья, кустарники, кустарнички, полукустарники и полукустарнички и др.). Классы внутри этих типов выделяются преимущественно по особенностям структуры побегов, придающим каждому рангу жизненных форм характерное морфологическое и экологическое своеобразие. Более мелкие подчиненные категории (подклассы, группы, подгруппы и др.) имеют в основе более мелкие признаки (Серебряков, 1962). В наших предыдущих работах мы описывали разработанную нами классификацию водных растений по тем же принципам (Жмылев, Леднев, 2011; Жмылев и др., 2012). По ней *N. peltata* можно классифицировать следующим образом: отдел Травянистые растения, подотдел Листостебельные растения, класс Короткорневищные многолетники,

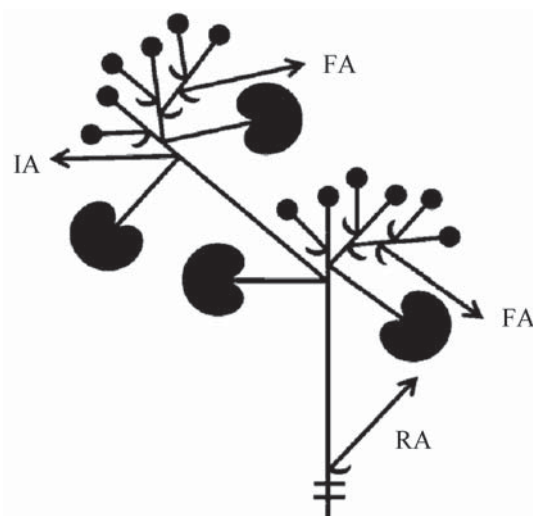


Рис. 6. Соцветие *Nymphaoides peltata* (по: Tirperu et al., 2012). Условные обозначения: RA – продолжение роста оси корневища, IA – продолжение роста оси цветоноса, FA – продолжение роста оси соцветия



группа Эпигеогенно-короткорневищные многолетники.

*Nymphoides peltata* (Gmel.) O. Kuntze – придаточнокорневой летнезимнезеленый эпигеогенно-короткорневищный многолетник с удлиненными столоновидными побегами.

Ранее мы писали о том, что *N. peltata* является вегетативным малолетником (т.е. растением, длительность жизни особи которого не превышает 5 лет), однако в оригинальной системе И.Г. Серебрякова не выделяется данной группы длительности жизни. Поэтому здесь мы определяем его как многолетник (т.е. растение, срок жизни которого составляет более 1 года).

По широко распространенной классификации К. Раункиера (Raunkiær, 1937) *Nymphoides peltata*, как и остальные гидрофиты, относится к криптофитам, поскольку их почки возобновления в неблагоприятный период года (зимой) защищены слоем снега, льда и водной толщей. Однако, по мнению ряда авторов, целесообразнее рассматривать среди водных растений группы, аналогичные наземным по положению почек возобновления относительно уровня грунта (гидрохамефиты, гидрогемикриптофиты, гидрокриптофиты, гидротерофиты) (Ellenberg, Muller-Dombois, 1974; Hutchinson, 1975, цит. по: Лапиров, 2003). По данной классификации *N. peltata* относится к гидрогемикриптофитам, так как почки возобновления этого растения образуются на корневищах, которые в целом находятся на уровне дна.

В зарубежных статьях *N. peltata* часто определяют как растение с нимфеидной жизненной формой (nymphacid). Данная группа объединяет растения с укороченным корневищем и плавающими на поверхности воды листьями (например, представителей родов *Nymphaea* L. и *Nuphar* Smith) (Brock et al., 1983; Smith et al., 1988; Wu et al., 2006; и др.). Здесь следует заметить, что, обладая внешним сходством, жизненная форма *Nymphoides peltata* отличается от прочих нимфеидов в деталях. В частности, *Nuphar* и *Nymphaea* являются настоящими многолетниками, срок жизни

корневища которых обычно составляет более 5 лет (в то время как корневище *Nymphoides peltata* отмирает в возрасте около 1,5 года). Кроме того, у других нимфеидов отсутствуют столоновидные побеги, в результате чего они обладают меньшей колонизационной способностью по сравнению с *Nymphoides peltata*. Помимо этого, исследуемый нами вид, как и все представители семейства Menyanthaceae характеризуется симподиальным ростом (Tippery et al., 2012), в то время как *Nuphar* и *Nymphaea* обладают моноподиальной моделью побегообразования.

В условиях периодического осушения на сырой почве *N. peltata* способен образовывать так называемую «ложную наземную» экоморфу («pseudoterrestrial ecotype», Wu et al., 2006), которая отличается от водной меньшим размером листовой пластинки и более короткими черешками. Сообщается, что в наземных условиях у *N. peltata* развиваются физиологические ответы на осушение и, в частности, увеличивается срок жизни листа (Li et al, 2010), который в обычных обводненных условиях у большинства водных растений с плавающими листьями составляет от 13 до 35 дней (Tsuchiya, 1991)

### Предположительная схема онтогенеза *N. peltata*

На основании литературных данных и наших наблюдений мы можем составить общую схему сезонного развития особи *N. peltata*, показанную на рис. 7. Вероятно, вегетативное размножение имеет гораздо большее значение для распространения *N. peltata*, нежели возобновление из семян, поэтому здесь мы рассматриваем сезонное развитие вегетативной диаспоры.

Зимний покой у *N. peltata* вынужденный и сравнительно неглубокий. По нашим наблюдениям, растение перезимовывает в зеленом состоянии (до весны сохраняются подводные черешки прошлогодних листьев). В самом начале вегетационного сезона особь представляет собой перезимовавший фрагмент корневища возрастом 1 год и отходящий от него пере-

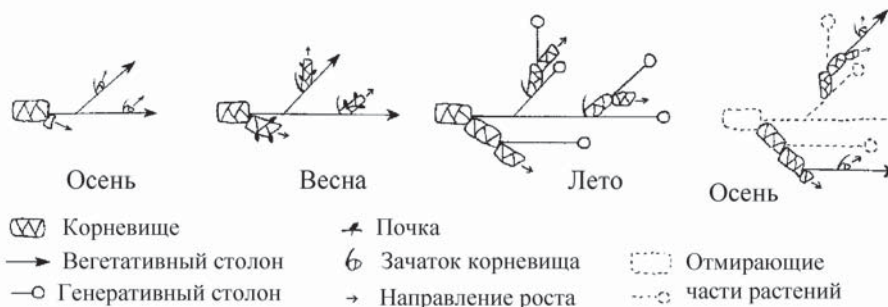


Рис. 7. Схема сезонного развития *Nymphoides peltata*



зимовавший и укорененный стolon. С потеплением из пазушной почки при основании stolона начинает формироваться новый прирост прошлогоднего корневища, а на перезимовавшем stolоне из почек в пазухах прошлогодних листьев и листьев этого года образуются зачатки новых укороченных корневищ. От каждого узла новообразующегося корневища к поверхности водоема вырастает лист на длинном черешке, несущий в пазухе почку.

После того как зачаток корневища нарастает до 4–5 узлов, из пазушной почки на его конце образуется stolон-цветонос, направляющийся под углом к поверхности воды. Из пазушной почки при основании stolона продолжается рост корневища, однако в пазухах новых листьев образования почек не отмечено. Вероятно, здесь образуются только те почки, из которых незамедлительно вырастают новые stolоны-цветоносы, что происходит с промежутком в 3–4 укороченных междоузлия. В течение вегетационного сезона этот процесс повторяется на молодом корневище 5–6 раз. Срок жизни stolона не превышает двух месяцев, уже летом начинается диссоциация stolонов от корневищ, приводящая к появлению новых особей *N. peltata*.

Рост stolонов-цветоносов и перезимовавшего stolона заканчивается образованием серии из 2–3 цимозных соцветий, построенных по типу завитка, между которыми на цветоносе располагаются удлиненные междоузлия (рис. 7). Плоды созревают по большей части в первой половине осени (Губанов и др., 2004). Сложно однозначно говорить о значении семенного размножения для *N. peltata*. Хотя расте-

ние производит много жизнеспособных семян (Hill, Williams, 2007), в наших исследованиях все рассматриваемые особи имели вегетативное происхождение. Известно, что данный вид обладает дистилией, которая эволюционирует в настоящую двудомность. В мономорфных популяциях семенное размножение отсутствует, и популяция самоподдерживается за счет клонального роста; в диморфных популяциях отмечено семенное размножение (Wang et al., 2005). Чаще встречаются диморфные популяции *N. peltata*.

Семена *N. peltata* плавают довольно короткое время прежде чем утонуть, так как они слабо гидрофобны (Cook, 1990; цит. по: Wang et al., 2005). Весной при достаточном освещении проростки образуют две ланцетовидные семядоли, которые сменяются несколькими тонкими округлыми листьями, способными достигать поверхности воды и превращаться в плавающие листья (Smith et al., 1988).

На корневище в конце лета – начале осени начинает формироваться зимующий stolон. В отличие от предыдущих, он довольно быстро полегает и укореняется в узлах, в которых формируются зачатки новых укороченных корневищ. Что характерно, пазушные почки на этих зачатках также отсутствуют. Рост самого зачатка продолжается до конца осени, пока растение не впадет в покой. Осенью происходит отмирание прошлогоднего участка корневища.

Автор выражает благодарность П.Ю. Жмылеву за неоценимую помощь в анализе биоморфологических признаков *N. peltata* и А.В. Щербакову за помощь в исследовании популяций *N. peltata* в Московской обл.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Азовский М.Г., Чепинога В.В. Высшие водные растения озера Байкал. Иркутск, 2007. 157 с.
- Безделева А.Б., Безделева Т.А. Жизненные формы семенных растений российского Дальнего Востока. Владивосток, 2006. 296 с.
- Губанов И.А., Киселева К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. Иллюстрированный определитель растений средней России. Т. 3: Покрытосеменные (двудольные: раздельнолепестные). М., 2004. 520 с.
- Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. М., 2005. 256 с.
- Жмылев П.Ю., Леднев С.А. Биоморфологическое разнообразие водных сосудистых растений ЗБС / Тр. Звенигородской биологической станции МГУ. М., 2011. С. 80–85.
- Жмылев П.Ю., Леднев С.А., Щербаков А.В. Биоморфология водных растений Московской области: проблемы и подходы к классификации жизненных форм / Леонид Васильевич Кудряшов. Ad memorem: сборник статей. М., С. 101–128.
- Катанская В.М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Л., 1981. 187 с.
- Кокин К.А. Экология высших водных растений. М., 1982. 157 с.
- Лапиров А.Г. Основные термины и понятия гидробиологии // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 2. С. 113–119
- Лелекова Е.В. Биоморфология водных и прибрежно-водных семенных растений Северо-Востока Европейской России. Автореф. канд. дис. Пермь, 2006. 21 с.
- Петухова Д.Ю. Биоморфология stolонно-розеточных гидрофитов. Автореф. канд. дис. Сыктывкар, 2008. 21 с.
- Савиных Н.П. О жизненных формах водных растений / Гидробиология: методология, методы. Рыбинск, 2003. С. 39–48.
- Свириденко Б.Ф. Жизненные формы цветковых гидрофитов северного Казахстана // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 5. С. 687–698.
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 377 с.
- Щербаков А.В., Майоров С.Р. Водные адвентивные растения Московского региона // Вестник Удмуртского университета. 2013. № 2. С. 57–61

- Brock Th.C.M., Arts G.H.P., Goossen I.L.M., Rutenfrans A.H.M.* Structure and annual biomass production of *Nymphoides peltata* (Gmel.) O. Kuntze (Menyanthaceae) // Aquatic Botany. 1983. N 17. P. 167–188.
- Cook C.D.K.* Aquatic plant book. SPB Acad. Pub. Netherlands, 1990. 228 p.
- Cook C.D.K.* Range extension of aquatic vascular plant species / J. of Aquatic Plant Management. N 23. 1985. P. 1–6.
- Ellenberg H., Muller-Dombois D.* A key to Raunkiaer plant life forms with revised subdivisions / Aims and Methods of Vegetation Ecology. John Wiley & Sons Inc. 1974. P. 449–465.
- Exkursionsflora von Deutschland / begr. von Werner Rothmaler. Bd 3. Jena, Stuttgart, 1995. 753 S.
- Hill R., Williams S.* Maine field guide to invasive aquatic plants and their common native look alike. Maine Volunteer Lake Monitoring Program. 2007. 147 p.
- Li Zhongqiang, Xu Jun, Cao Te, Ni Leyi, Xie Ping.* Adaptive responses of a floating-leaved macrophyte, *Nymphoides peltata*, to a terrestrial habitat // J. of Freshwater Ecol. 2010. Vol. 25. N 3. P. 481–486.
- Mitra E.* Contributions to our knowledge of Indian freshwater plants. Part 2. On some aspects of the habit, structure, life-history and autecology of *Limnanthemum cristatum* Grisreb. and *Limnanthemum indicum* Thw. J. Asiatic Soc. 1956. Vol. 21 B. N 4. P. 170–187.
- Raunkiaer Ch.* Plant life forms / transl. from Danish by H. Gilbert-Carter. Oxford, 1937.
- Richards J.H., Dow M., Troxler T.* Modelling *Nymphoides* architecture: a morphological analysis of *Nymphoides aquatica* (Menyanthaceae) // Am. J. of Botany 2010. N 97(11). P. 1761–1771.
- Sculthorpe C.D.* The Biology of Aquatic Vascular Plants. Edward Arnold Ltd. London. 1967. 610 p.
- Smith A.J.M., De Lyon M.J.H., Van Der Velde G., Steentjes P.L.M., Roefols J.G.M.* Distribution of three nymphaeid macrophytes (*Nymphaea alba* L., *Nuphar lutea* (L.) Sm. and *Nymphoides peltata* (Gmel.) O. Kuntze in relation to alkalinity and uptake of inorganic carbon // Aquatic Botany. 1988. N 32. P. 45–62
- Tippery N. P., Les D.H., Jones C.S.* Evolution of inflorescence architecture in *Nymphoides* (Menyanthaceae) // Aquatic Botany. 2012. N 99. P. 11–19
- Tsuchiya T.* Leaf life span of floating-leaved plants // Vegetatio. 1991. N 97. P. 149–160
- Vymazal J., Kröpfelová L.* Wastewater treatment in constructed wetlands with horizontal sub-surface flow. Springer, Dordrecht, Netherlands. 2008. 566 p.
- Wang Yong, Wang Qing-Feng, Guo You-Hao, Barrett S. C. H.* Reproductive consequences of interactions between clonal growth and sexual reproduction in *Nymphoides peltata*: a distylous aquatic plant // New Phytologist. 2005. N 165. P. 329–336
- Willby N.J., Abernethy V.J., Demars B.O.L.* Attribute-based classification of European hydrophytes and its relationship to habitat utilization // Freshwater Biology. 2000. Vol. 43. P. 43–74.
- Wu Zhonghua, Yu Dan, Tu Manghui, Wang Jingwang, Li Zhongqiang.* Competitive performance of *Nymphoides peltata* (Gmel.) O. Kuntze growing in microcosm // Hydrobiologia. 2006. N 571. P. 41–49

Поступила в редакцию 05.03.14

## BIOMORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS AND SEASONAL GROWTH OF *NYMPHOIDES PELTATA* (GMEL.) O. KUNTZE

*S.A. Lednev*

In this article author describes biomorphological characteristics of *Nymphoides peltata* (shoot structure, forthputting model, individual lifespan etc.) using field researches data and literatural sources. He determined the architectural model and seasonal growth of *N. peltata* and also its growth form based on the principle of C. Raunkiaer and I.G. Serebryakov classifications. The plant was determined as “hydrohemipterophyte” and “additional-rooted wintergreen perennial with epigeogenous short rhizome and long stolon-like soots”.

**Key words:** *Nymphoides peltata*, life form, growth form, architecture model, plant structure, seasonal growth, aquatic plants, nymphaeids

**Сведения об авторе:** *Леднев Сергей Анатольевич* – аспирант кафедры геоботаники биологического факультета МГУ (sled1988@mail.ru).

НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ  
SCIENTIFIC COMMUNICATIONS

УДК 595.772

**К ФАУНЕ МУХ-ЖУЖЖАЛ (DIPTERA, BOMBYLIIDAE)  
РЕСПУБЛИКИ КОМИ И КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ**

**С.В. Пестов, Г.И. Юферев**

Приведен список мух-жужжал Северо-Востока Русской равнины (в пределах административных границ Кировской обл. и Республики Коми), насчитывающий 23 вида, указаны места и даты сборов. Для Кировской обл. отмечены 22 вида, из них 12 видов указаны впервые. Для Республики Коми отмечено 14 видов, из которых 11 указаны впервые. Обсуждаются широтное распределение и зоогеографическая структура фауны.

**Ключевые слова:** мухи-жужжала, Bombyliidae, фауна, Русская равнина, Республика Коми, Кировская область.

Жужжала (Bombiliidae) – мухи от мелких до крупных, часто покрыты густыми волосками, напоминая при этом шмелей. Личинки – в основном паразиты насекомых с полным превращением (жесткокрылые, чешуекрылые, перепончатокрылые и двукрылые), а также хищники в кубышках саранчовых и яйцевых коконах пауков. Имаго встречаются по сухим склонам холмов, по опушкам сосновых лесов и на вырубках, питаются нектаром цветов.

Наибольшего видового разнообразия семейство достигает в субтропической области. В фауне Закавказья отмечено около 200 видов (Зайцев, 1966), а в Европе – 339 (Fauna Europaea ..., 2014). В бореальной области видовое разнообразие сильно снижается. В Ленинградской обл. (Штакельберг, 1954) и Латвии (New and rare ..., 2006) отмечено по 15 видов, в Финляндии (Kahanpää, 2004) – 19 видов, в Самарской (Любвина, 2003) и Воронежской (Скуфьин, 1964) областях насчитывается по 30 видов Bombyliidae. В азиатской части Палеарктики наиболее хорошо изучена фауна Якутии, где отмечено 20 видов семейства Bombyliidae (Нарчук, Багачанова, 2012). Первые сведения по фауне жужжал Кировской обл. опубликованы Л. Круликовским (Krulikowsky, 1897). Он привел семь видов: *Hemipenthes maurus*, *H. morio*, *Bombylilla atra*, *Bombylius cinerascens*, *B. discolor*, *B. major*, *Systoechus autumnalis*. В списке двукрылых Кировской обл., подготовленном А.И. Шерниным (1974), указаны 11 видов. Позднее Г.И. Юферев (2004) дополнил этот список тремя видами – *Anthrax anthrax*, *Systoechus ctenopterus* и *Villa cingulata*. В Республике Коми целенаправленных фаунистических исследований жужжал не проводилось. В работе К.Ф. Седых (1974) для фауны Республики Коми приведены три вида – *Anthrax anthrax*, *Bombylius major* и *Villa occulata*. Районом наших исследований является северо-восточная часть

Русской равнины в пределах двух субъектов Российской Федерации – Республики Коми и Кировской обл.

**Материал и методика исследований**

Материалом для настоящей работы послужили сборы, проведенные авторами в Республике Коми и Кировской обл. Определены коллекции, хранящиеся в Институте биологии Коми НЦ УрО РАН. Всего определено около 200 экз. Ниже приведен аннотированный список пунктов.

**Республика Коми:** Сыктывдинский р-н (с. Вильгорт, дер. Белый Бор, дер. Заречье, дер. Зеленец), Койгородский р-н (пос. Кажим, с. Койгородок), Удорский р-н (пос. Кослан, пос. Селэгвож), Троицко-Печорский р-н (пос. Нижняя Омра, пос. Якша), Прилузский р-н (с. Объячево, с. Слудка, с. Прокопьевка), Сосногорский р-н (г. Сосногорск), Ухтинский р-н (г. Ухта).

**Кировская область:** г. Киров (включая пос. Порошино), Арбажский р-н (с. Сорвижи), Богородский р-н (дер. Таранки), Верхошижемский р-н (пос. Верхошижемье), Вятско-Полянский р-н (г. Вятские Поляны, дер. Матвеево), Даровский р-н (пос. Даровской), Зуевский р-н (г. Зуевка), Кильмезский р-н (пос. Кильмезь), Кирово-Чепецкий р-н (с. Злобино), Котельнический р-н (ж.-д. ст. Ежиха, заповедник Нургуш), Куменский р-н (дер. Кырмыж), Лебяжский р-н (пос. Лебяжье), Малмыжский р-н (г. Малмыж), Нагорский р-н (пос. Бажелка), Нолинский р-н (пос. Медведок), Оричевский р-н (пос. Мирный), Санчурский р-н (пос. Санчурск), Свечинский р-н (пос. Свеча, дер. Шмелево), Советский р-н (г. Советск), Унинский р-н (пос. Уни), Уржумский р-н (г. Уржум).

Звездочкой (\*) обозначены виды, впервые отмеченные на территории региона. Материалы, представленные в настоящей статье, хранятся в Кировском го-



родском зоологическом музее и музее Института биологии Коми НЦ УрО РАН.

### Аннотированный список видов

**1. *Anthrax anthrax* (Schrank, 1781). Республика Коми:** г. Ухта (1 экз., 10.VIII 1955, 5 экз., 21–26.VI 1991, Седых); пос. Нижняя Омра (1 экз., 23.VI 2006, Пестов), пос. Якша (1 экз., 21.VII 1974, Седых), с. Обьячево (1 экз., 30.VI 1983, Седых), с. Прокопьевка (1 экз., 8.VIII 2005, Пестов), **Кировская область\*:** г. Киров (1 экз., 29.VI 2007, Головизнина), дер. Шмелево (4 экз., 10.VII 2006, 10.VI 2011, 11.VII 2011, 13.VI 2010, Юферев), дер. Зуевка (1 экз., 29.VI 2010, Юферев), заповедник Нургуш (1 экз., 15.VII 2011, Целищева). Ранее этот вид указан в монографии К.Ф. Седых (1974) для окрестностей г. Ухта. Голарктический температурный.

**2. *Anthrax varius* Fabricius, 1794. Республика Коми\*:** пос. Кажим (1 экз., 6.VII 2004, Пестов), **Кировская область\*:** пос. Бажелка (3 экз., 12–13.VI 2013, Юферев), дер. Шмелево (6 экз., 20.VI 2007, 25.VI 2007, 08.VIII 2008, 19.VII 2011, 26.VI 2011, 20.VI 2012, Юферев), г. Советск (1 экз., 22.VI 2012, Юферев). Трансевразийский температурный.

**3. *Bombylella atra* (Scopoli, 1763). Республика Коми\*:** дер. Зеленец (1 экз., VII 1956, Габова), **Кировская область:** г. Вятские Поляны (1 экз., 16.VI 2006, Юферев). В статье Л. Круликовского (1897) указан для г. Малмыж. Транспалеарктический полизональный.

***Bombylius ambustus* Pallas, 1818** указан для Кировской области в монографии С.Я. Парамонова (1940). Позднее (Шернин, 1974) в список двукрылых Кировской обл. этот вид включен со ссылкой на работу С.Я. Парамонова. Для Воронежской (Скуфьин, 1964) и Ульяновской (Исаева, 1995) областей указывается как редкий вид. Исходя из изложенного, нахождение *Bombylius ambustus* на территории Кировской обл. требует подтверждения.

**4. *Bombylius analis* Olivier, 1789. Кировская обл.:** дер. Шмелево (3 экз., 13.VI 2006, 12–20.VII 2011 Юферев), пос. Бажелка (1 экз., 12.VI 2013, Юферев). В работе А.И. Шернина (1974) указан для г. Киров, с. Злобино и дер. Кырмыж. Трансевразийский температурный.

**5. *Bombylius canescens* Mikan, 1796. Республика Коми\*:** пос. Кослан (1 экз., VII 1998, Литвиненко), г. Сыктывкар (1 экз., 26.VII 2013, Расова), с. Койгородок (1 экз., 21.VI 21981, Седых), **Кировская область:** г. Вятские Поляны (4 экз., 16.VI 2006, 1–21.VI 2011, Юферев), пос. Бажелка (3 экз., 12.VI 2013, Юферев), пос. Кильмезь (1 экз., 17.VI 2004, Юферев), дер. Шмелево (4 экз., 15.VI 2010, 3.VI 2012, Юферев), пос. Мирный (1 экз., 22.VI 2010, Юферев). В работе А.И. Шернина (1974) указан для дер. Кырмыж и г. Киров. Трансевразийский температурный.

**6. *Bombylius cinerascens* Mikan 1796. Кировская область:** пос. Свеча (1 экз., 20.VI 2004, Юферев). В статье Л. Круликовского (1897) указан в Кировской обл. для г. Малмыж. Западно-палеарктический полизональный.

**7. *Bombylius discolor* Mikan, 1796. Кировская область:** г. Киров (5.V 2004, Пестов), г. Вятские Поляны (6 экз., 5.V 2006, 1–03.VI 2011, Юферев). В статье Л. Круликовского (1897) указан для г. Малмыж. Западно-палеарктический полизональный.

**8. *Bombylius major* Linnaeus, 1758. Республика Коми:** г. Ухта (5 экз., IV 1953, 17.VI 1953, 30.IV 1962, 14.V 1978, 9.VI 1991, Седых), с. Вильгорт (1 экз., 16.V 1955, Габова), дер. Заречье (1 экз., 17.VII 1964, Габова), Ухтинский р-н. (4 экз., 13.V 1955, 21.V 1960, 10.VI 1973, 17.V 1977, Седых), с. Койгородок (1 экз., 7.VI 1980, Седых), с. Обьячево (1 экз., 6.VI 2004, Пестов). **Кировская область:** дер. Шмелево (8 экз., 20.V 2007, 27.IV 2008, 10.V 2009, 16–29.V 2011, 30.V 2012, Юферев). Этот вид указывался для Республике Коми в г. Ухта (Седых, 1974), для Кировской обл. в городах Малмыж (Круликовский, 1897) и Киров (Шернин, 1974). Голарктический температурный.

**9. *Bombylius medius* Linnaeus 1758. Кировская область\*:** г. Вятские Поляны (1 экз., 5.V 2006, Юферев). Транспалеарктический полизональный.

**10. *Bombylius minor* Linnaeus, 1758. Республика Коми:** г. Ухта (1 экз., 21.VII 2001, Седых), пос. Селэгвож (1 экз., 8.VII 1995, Литвиненко), с. Вильгорт (1 экз., 30.VII 1957, Габова), пос. Кажим (1 экз., 12.VII 2004, Пестов). **Кировская область\*:** дер. Шмелево (6 экз., 10.VII 2006, 9–10.VII 2008, 4.VII 2010, 12.VII 2011, 11.V 2012, Юферев), пос. Мирный (1 экз., 6.VII 2008, Пестов), пос. Медведок (1 экз., 14.VII 2008, Юферев), г. Вятские Поляны (1 экз., 10.VII 2012, Юферев). Этот вид занесен в Красную Книгу Республики Коми (2009). Западно-палеарктический полизональный.

**11. *Bombylius posticus* Fabricius, 1805. Кировская область:** дер. Шмелево (1 экз., 16.VII 2007, Юферев), пос. Санчурск (2 экз., 14–17.VI 2013, Целищева), пос. Бажелка (1 экз., 12.VI 2013, Юферев), с. Злобино (1 экз., без даты, Багаева), г. Малмыж (2 экз., 20.VI 2011, Юферев). В работе Шернина (1974) это вид указан для окрестностей с. Злобино. Транспалеарктический полизональный.

**12. *Exoprosopa capucina* (Fabricius, 1781). Республика Коми\*:** с. Койгородок (1 экз., 21.VI 1981, К.Ф. Седых), пос. Кажим (4 экз., 2–12.VII 2004, Пестов). **Кировская область\*:** ж.-д. ст. Ежиха (1 экз., 26.VI 2012, Юферев), с. Сорвижи (1 экз., 21.VI 2010, Юферев), заповедник Нургуш (1 экз., 6.VII 2013, Пестов), пос. Мирный (1 экз., 22.VI 2010, Юферев), дер. Шмелево (5 экз., 11.VII 2006, 26.VI 2011, 12.VII 2011 Юферев), пос. Уни (1 экз., 26.VI 2013, Юферев), г. Вятские Поляны (1 экз., 16.VI 2004, Юферев). Голарктический температурный.



**13. *Exoprosopa cleomene* Egger, 1859.** Кировская область\*: пос. Лебяжье (1 экз., 13.VII 1999, Целищева), г. Советск (1 экз., 5.VII 2006, Юферев). Западно-палеарктический полизональный.

**14. *Hemipenthes maurus* (Linnaeus, 1758).** Республика Коми\*: пос. Кажим (1 экз., 22.VI 2004, Пестов), с. Койгородок (1 экз., 21.VI 1981, Седых), Кировская область: пос. Бажелка (2 экз., 12–13.VI 2013), пос. Верхошижемье (1 экз., 28.VII 2009, Целищева), г. Вятские Поляны (4 экз., 21.VI 2011, 10–22.07.2012, Юферев), пос. Санчурск (1 экз., 14.VI 2013, Юферев), г. Киров (1 экз., 20.VI 2010, Лифенова, Окатова), г. Уржум (2 экз., 27.VI 2010, Целищева, 3.VII 2010, Юферев), дер. Таранки (1 экз., 01.VIII 2012, Целищева), дер. Порошино (2 экз., 8.VII 2007, Пестов), дер. Шмелево (9 экз., 30.VI 2004, 18.VI 2006, 26.VI 2011, 11–31.VII 2011, 20.06 2012, Юферев), с. Сорвижи (1 экз., 21.VI 2010, Юферев). В статье Л. Круликовского (1987) указан в Кировской обл. для г. Малмыж. Трансевразийский температурный.

**15. *Hemipenthes morio* (Linnaeus, 1758).** Республика Коми\*: Селэгвож (1 экз., 23.VII 2005, Пестов). Кировская область: Вятские Поляны (2 экз., 3–21.VI 2011, Юферев). В статье Л. Круликовского (1987) указан в Кировской области для г. Малмыж. Транспалеарктический полизональный.

***Systoechus autumnalis* (Pallas, 1818)** приведен в списке Л. Круликовского (1897) для г. Малмыж. С.Я. Парамонов (1940) самой северной точкой ареала указывает г. Уржум. Учитывая, что достоверные находки этого вида известны для Кавказа, Италии, Украины и Северной Африки (Fauna Europaea..., 2014), присутствие вида в Кировской области сомнительно.

**16. *Systoechus ctenopterus* (Mikan, 1787).** Республика Коми\*: пос. Кажим (4 экз., 26.VI–6.VII 2004, Пестов), с. Койгородок (1 экз., 15.VI 1980, Седых), Кировская область\*: г. Вятские Поляны (2 экз., 26.VI 2010, Юферев), г. Малмыж (1 экз., 27.VI 2010, Целищева), ж.-д. ст. Ежиха (1 экз., 20.VI 2012, Юферев), пос. Свеча (1 экз., 24.VI 1997, Юферев), дер. Шмелево (5 экз., 17.VI 2007, 11.VI 2007, 26.VI 2011, 3.VII 2013, Юферев), заповедник Нургуш (1 экз., 6.VII 2013, Пестов), дер. Кырмыж (2 экз., 26–27.VI 1963, Зайцева, Копысова). Транспалеарктический полизональный.

**17. *Systoechus gradatus* (Wiedemann in Meigen, 1820)\*.** Кировская область: пос. Уни (1 экз., 26.VI 2013, Юферев), г. Вятские Поляны (1 экз., 10.VII 2012, Юферев). Транспалеарктический полизональный.

**18. *Thyridanthrax fenestratus* (Fallén, 1814).** Республика Коми\*: пос. Якша (5 экз., 9–20.VII 1981, Седых), Кировская область\*: пос. Свеча (1 экз., 16.VI 2000, Юферев), дер. Шмелево (2 экз., 10.VII 2006, 20.VI 2009, Юферев), Трансевразийский температурный.

**19. *Villa cana* (Meigen, 1804).** Кировская область\*: дер. Шмелево (1 экз., 31.VII 2011, Юферев). Транспалеарктический полизональный.

**20. *Villa cingulata* (Meigen, 1804).** Республика Коми\*: дер. Белый Бор (1 экз., 8.VII 1963, Седых), Кировская область\*: дер. Шмелево (4 экз., 4.VII 2004, 31.VII 2011, 20.VII 2012, Юферев), пос. Даровской (1 экз., 18.VII 2006, Юферев), г. Вятские Поляны (1 экз., 26.07.2011, Юферев). Трансевразийский температурный.

**21. *Villa fasciata* (Meigen, 1804).** Кировская область\*: г. Вятские Поляны (1 экз., 11.VII 2012, Юферев). Транспалеарктический полизональный.

**22. *Villa hottentotta* (Linnaeus, 1758).** Республика Коми\*: дер. Слудка (1 экз., 8.VIII 2004, Пестов). Кировская область: г. Киров (2 экз., 12.VII 1961, Каменкова). В работе Л. Круликовского (1897) вид указан для г. Малмыж. Транспалеарктический полизональный.

**23. *Villa oculata* (Wiedemann in Meigen, 1820).** Республика Коми: г. Ухта (1 экз., 23.VII 1981, Седых), г. Сосногорск (1 экз., 26.VII 1981, Седых). Этот вид указан в монографии К.Ф. Седых (1974) для окрестностей г. Ухта. Евро-сибирский температурный.

Северная граница распространения семейства на северо-востоке Русской равнины проходит по 64° с.ш. Из 15 видов, отмеченных в средней тайге, виды *Anthrax varius*, *Exoprosopa capucina*, *Hemipenthes maurus*, *Systoechus ctenopterus* встречаются только на самом юге этой подзоны. До границы средней и северной тайги проникают только пять видов (*Anthrax anthrax*, *Bombylius canescens*, *B. major*, *B. minor* и *Villa oculata*).

В зоогеографическом отношении Bombyliidae северо-востока Русской равнины принадлежат пяти группам. Наиболее широко распространены представители транспалеарктической полизональной группы: *Bombylella atra*, *Bombylius medius*, *B. posticus*, *Hemipenthes morio*, *Systoechus ctenopterus*, *S. gradatus*, *Villa cana*, *V. fasciata*, *V. hottentotta*. Они встречаются от пустынь Северной Африки до таежной зоны и от Западной Европы до Дальнего Востока. В Западной Палеарктике распространены виды *Bombylius cinerascens*, *B. discolor*, *B. minor* и *Exoprosopa cleomene*. Три вида относятся к голарктической температурной группе, виды которой (*Anthrax anthrax*, *Bombylius major*, *Exoprosopa capucina*) обитают в умеренной зоне Евразии и Северной Америки. Наиболее стабильным зоогеографическим компонентом фауны является трансевразийская температурная группа, включающая шесть видов (*Anthrax varius*, *Bombylius analis*, *B. canescens*, *Hemipenthes maurus*, *Thyridanthrax fenestratus*, *Villa cingulata*). Единственным видом представлена евро-сибирская температурная группа *Villa oculata*.

Таким образом, на северо-востоке Русской равнины (в пределах административных границ Республики Коми и Кировской обл.) отмечены 23 вида, что сопоставимо с разнообразием большинства обследованных региональных фаун бореальной зоны Евразии. При-

существование двух видов (*Bombylius ambustus* и *Systoechus autumnalis*), указанных ранее в литературе для фауны Кировской области, сомнительно. Активность большинства видов приходится на середину лета. В зоогео-

графической структуре преобладают транспалеарктическая полизональная и трансевразийская температурная группы. Обеднение видового состава происходит за счет полизональных видов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Зайцев В.Ф.* Паразитические мухи семейства Bombyliidae (Diptera) в фауне Закавказья. Определители по фауне. Вып. 92. М.:Л., 1966. 375 с.
- Исаева В.Б.* К познанию мух-жужжал рода *Bombylius* (Diptera, Bombyliidae) Ульяновской области // Насекомые Ульяновской области. Ч. 2. Сер. Природа Ульяновской области. Вып. 6. Ульяновск, 1995. С. 104–106.
- Красная книга Республики Коми. Сыктывкар, 2009. 791 с.
- Любвина И.В.* Мухи-бомбилиды (Diptera, Bombyliidae) Самарской Луки // Экологические проблемы заповедных территорий России. Тольятти, 2003. С. 234–240.
- Нарчук Э.П., Багачанова А.К.* Фауна паразитических мух-жужжал (Diptera: Bombyliidae) Якутии (Россия) // Кавказский энтомол. бюл. 2012. Т. 8, № 2. С. 293–299.
- Пармонов С.Я.* Сем. Bombyliidae (подсем. Bombyliinae). М.:Л., 1940. 414 с. (Фауна СССР. Т. 25).
- Седых К.Ф.* Животный мир Коми АССР. Беспозвоночные. Сыктывкар, 1974. 192 с.
- Скуфьин К.В.* Материалы по фауне паразитических мух-жужжал и большеголовок (Diptera, Bombyliidae, Conopidae) Воронежской области // Бюл. об-ва естествоиспытателей при Воронежском ун-те. Т. 13. Воронеж, 1964. С. 69–74
- Шернин А.И.* Отряд Diptera – Двукрылые // Животный мир Кировской области. Киров, 1974. С. 297–344.
- Штакельберг А.А.* Материалы по фауне двукрылых Ленинградской области. II. Diptera Brachycera // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1954. Т. 15. С. 199–228.
- Юферева Г.И.* Энтомофауна Кировской области. Новые материалы. Киров, 2004. 30 с.
- New and rare for Lithuania insect species records and descriptions. Vol. 18. Vilnius, 2006. 160 p.
- Kahanpää J.* Draft Catalogue of Finnish Flies (Diptera: Brachycera and Cyclorhapha). Helsinki, 2004. 109 p.
- Krulikowsky L.* Weiterer Beitrag zur Kenntnis der Dipterenfauna des Gouvernements Wiatka (Nordostrossland) // Entomol. Nachrichten, Berlin. 1897. Bd 23. N 8. S. 117–119.
- The Fauna Europaea project [Электронный ресурс]. URL: <http://www.faunaeur.org> (дата обращения: 17.01.2014).

Поступила в редакцию 24.04.14

## TO BUMBLE-FLIES FAUNA OF (DIPTERA, BOMBYLIIDAE) OF KOMI REPUBLIC AND KIROV REGION

*S.V. Pestov, G.I. Yuferev*

A review of bee flies (Bombyliidae) of North-East of the Russian plain (within the administrative borders of the Kirov region and the Komi Republic) is given. The list consists of 23 species, localities, data being included. Twenty two species were found in Kirov region (the first time twelve species recorded), and fourteen species were found in Komi Republic (the first time eleven species recorded). The zonal distribution and zoogeographic analysis the structure of the fauna was discussed.

**Key words:** Bumble-flies, Bombyliidae, North-East of the Russian Plant, Komi Republic, Kirov region

**Сведения об авторах:** *Пестов Сергей Васильевич* – науч. сотр. Института биологии Коми НЦ УрО РАН, канд. биол. наук ([atylotus@mail.ru](mailto:atylotus@mail.ru)); *Юферева Генрих Иванович* – науч. сотр. Государственного природного заповедника Нургуш ([nugrush@zapovednik.kirov.ru](mailto:nugrush@zapovednik.kirov.ru)).

УДК 582.711.711:581.33

## ИССЛЕДОВАНИЕ МУЖСКОЙ ГЕНЕРАТИВНОЙ СФЕРЫ У *SPIRAEA SALICIFOLIA* L. (SPIRAEOIDEAE; ROSACEAE) В СВЯЗИ С ВОЗМОЖНЫМИ ПРОЯВЛЕНИЯМИ ПОЛОВОГО ПОЛИМОРФИЗМА

Н.Г. Широкова

В цветках *Spiraea salicifolia* L. обнаружены многочисленные нарушения в мужской генеративной сфере, соответствующие последовательным степеням редукции андроеца: увеличению количества дефектных пыльцевых зерен (неполная дегенерация большинства пыльцевых зерен в пыльнике; полная дегенерация значительной части пыльцевых зерен в пыльнике) и образованию стерильных пыльников. Показано, что та или иная степень редукции андроеца присутствует у большинства исследованных цветков *S. salicifolia*. Известно, что данный тип редукции андроеца характерен для гинодиэции. Однако у *S. salicifolia* цветки как без явной редукции андроеца, так и с разной степенью редукции расположены на одном растении, что типично для гиномоноэции – варианта полового полиморфизма, тесно связанного с гинодиэцией.

**Ключевые слова:** *Spiraea salicifolia*, Spiraeoideae, пыльца, половой полиморфизм.

Сведения о проявлениях полового полиморфизма у представителей подсемейства Spiraeoideae (семейство Rosaceae) немногочисленны. Так, известно, что виды, относящиеся к родам *Aruncus* Adans. (Пояркова, 1939) и *Sibiraea* Maxim. (Шипчинский, 1954), являются двудомными. Согласно другим данным, виды рода *Sibiraea* следует относить к полигамно-двудомным (Jampolsky C., Jampolsky H., 1922); у *Aruncus vulgaris* Raf. выявлены три половые формы – гермафродитная, собственно двудомная (диэцичная) и андромоноэцичная (Кордюм, Глущенко, 1976).

Слабо изучены проявления полового полиморфизма в роде *Spiraea* L. Лишь у некоторых видов (*S. blumei* G. Don; *S. bella* Sims.; *S. expansa* Wall.; *S. fastigiata* Wall.; *S. decumbens* W. Koch; *S. Hacquetii* Fenzl. et Koch) отмечено наличие, наряду с обоеполами, также и раздельнополых цветков (Шульгина, 1954). У *S. trilobata* L., *S. hypericifolia* L., а в отдельные годы – у *S. media* Fr. Schmidt наблюдается увеличенное процентное содержание дефектных пыльцевых зерен (Немова, Широкова, 2011; Широкова, 2011). Известно, что количество дефектной пыльцы считают значительным, если оно превышает 11% от общего числа пыльцевых зерен в пыльнике (Куприянов, Жолобова, 1975). Ряд исследователей (Stout, 1919; Хохлов, Зайцева, 1975; Stewart, Barlow, 1976), рассматривают увеличенное количество дефектной пыльцы как нарушение развития мужской генеративной сферы, типичное для некоторых вариантов полового полиморфизма. Такими вариантами, в частности, являются: моноэция (однодомность), диэция (двудомность), гинодиэция (на разных растениях развиваются обоеполые и пестичные цветки), гиномоноэция (обоеполые и пестичные цветки расположены

на одном растении) (Кордюм, Глущенко, 1976; Демьянова, 2000; Меликян, 2000).

Широко распространенный в природе и культуре вид рода *Spiraea* – *Spiraea salicifolia* L. – по данным ряда исследователей (Попович, 2006; Левицкая, Самошкин, 2009), также характеризуется низкой жизнеспособностью пыльцы, ее морфологической неоднородностью, связанной, в частности, с наличием дефектных пыльцевых зерен, и отдельными нарушениями в процессе ее развития. Цель настоящей работы – детальное исследование мужской генеративной сферы *Spiraea salicifolia* L. в связи с возможными проявлениями полового полиморфизма.

В ходе исследования нами были поставлены следующие задачи:

1) выявление возможных нарушений в мужской генеративной сфере у изучаемого вида и их характеристика;

2) оценка общей частоты указанных нарушений у исследованных образцов *S. salicifolia*, а также ее зависимости от принадлежности цветков к разным популяциям, разным экземплярам (кустов) растений в пределах образца, к разным соцветиям в пределах куста, от положения их в соцветии и от сроков цветения.

### Материал и методика

Исследования проводили в 2011–2012 гг. на территории ГБС РАН им. Н.В. Цицина и Ботанического сада МГУ. В опыты были включены два образца *Spiraea salicifolia*.

Образец из ГБС РАН (образец № 1) был привезен из окрестностей г. Советская Гавань (Хабаровский край) в 1961 г., а образец из Ботанического сада МГУ (об-



разец № 2) – из окрестностей заповедника Кедровая Паадь (Приморский край) в 1997 г. Образец № 1 представлен двумя кустами (в 2011 г. цвели оба куста, а в 2013 – лишь куст № 1), образец № 2 – одним кустом. Состояние вегетативных органов у всех кустов, включенных в опыт, хорошее.

В 2011 г. сбор материала проводили в первой половине цветения *S. salicifolia* (с 29 июня по 18 июля), а в 2012 г. – с начала цветения (26 июня) до его конца (у образца № 1 – до 13 июля, а у образца № 2 – до 27 июля). Собирали и фиксировали бутоны за сутки до их распускания, отдельно из верхней и нижней частей соцветия. В верхней части соцветий бутоны собирали с главной оси и с паракладиев 1-го порядка, а в нижней – с паракладиев 1-го и 2-го порядков; однако бутоны с самых нижних осей соцветий, распускающиеся значительно позже остальных, в исследования не включали. Объем выборки, как правило, составлял не менее 25 бутонов. Для фиксации использовали 70%-й спирт, фиксатор Кларка и фиксатор ФАА (Барыкина и др., 2000).

Морфометрические исследования фиксированного материала проводили с помощью бинокулярного микроскопа МБС-9 с окуляр-микрометром. Затем из бутонов вычленили пыльники, изготовляли давленные препараты и оценивали жизнеспособность пыльцы методом окрашивания ацетокармином (Барыкина и др., 2000). Число исследованных пыльцевых зерен на препарате, как правило, составляло не меньше 300. Измерения пыльцевых зерен проводили также на препаратах, окрашенных ацетокармином, с помощью окуляр-микрометра

Кроме окраски ацетокармином, пыльцевые зерна *S. salicifolia* обрабатывали реактивом Шиффа (он использовался как ядерный краситель) и спиртовым раствором йода для оценки количества запасного крахмала (Барыкина и др., 2000).

Количество пыльцы в пыльнике определяли по методу А. Г. Араратяна (1956).

Для исследования строения стенок пыльников *S. salicifolia* материал проводили через спирт-ксилол, заливали в парафин (Барыкина и др., 2000), с помощью микротомы изготовляли срезы и окрашивали их ацет-железо-гематоксилином (Рыбин, 1967), а также сафранином (Барыкина и др., 2000). При фотосъемке препаратов был использован микроскоп OLYMPUS с фотокамерой OVT2610.

При статистической обработке данных был использован пакет программ STATISTICA 6,0 для Windows.

### Результаты и их обсуждение

Андроцей цветка *Spiraea salicifolia* образован двумя кругами тычинок; число их колеблется у образца № 1 от 20 до 42, а у образца № 2 – от 20 до 34. В пыльнике у каждого образца содержится около 1200 пыльцевых зерен.

Пыльца *S. salicifolia* может быть подразделена на нормально сформированную, дегенерирующую и практически лишённую содержимого.

Нормально сформированные пыльцевые зерна у образца № 1 имеют длину полярной оси  $16,81 \pm 0,31$  ( $14,40-21,00$ ) мкм и экваториальный диаметр  $18,58 \pm 0,26$  ( $15,80-20,60$ ) мкм. У образца № 2 эти показатели соответственно равны  $17,26 \pm 0,31$  ( $15,40-21,40$ ) мкм и  $19,96 \pm 0,25$  ( $18,00-23,00$ ) мкм; изредка в пыльниках встречаются более крупные пыльцевые зерна с полярной осью  $22,26 \pm 0,34$  ( $19,60-26,60$ ) мкм и экваториальным диаметром  $28,31 \pm 0,30$  ( $26,40-32,60$ ) мкм. Нормально сформированная пыльца интенсивно и равномерно окрашивается ацетокармином, ее цитоплазма богата запасным крахмалом. Пыльцевые зерна двухклеточные; ядро вегетативной клетки обычно крупнее и более слабо окрашивается реактивом Шиффа, чем ядро генеративной клетки (рис. 1, а).

Нити тычинок, в пыльниках которых преобладает нормально сформированная пыльца, у образца № 1 имеют длину  $1,99 \pm 0,06$  мм в наружном круге и  $1,07 \pm 0,03$  мм во внутреннем круге. У образца № 2 значения этих показателей соответственно равны  $2,14 \pm 0,03$  мм и  $1,17 \pm 0,02$  мм. Пыльники окрашены в ярко-розовый цвет. У образца № 1 их длина  $0,37 \pm 0,003$  мм, а ширина  $0,42 \pm 0,004$  мм; у образца № 2 длина пыльников равна соответственно  $0,44 \pm 0,004$  и  $0,47 \pm 0,004$  мм.

В стенке пыльника с преобладанием нормально сформированной пыльцы (рис. 2, а) выделяются эпидермис и эндотеций с фиброзными утолщениями клеточных стенок. Тапетум обычно отсутствует.

Дегенерирующие пыльцевые зерна у образца № 1 имеют длину полярной оси  $13,80 \pm 0,18$  ( $12,00-15,60$ ) мкм и экваториальный диаметр  $16,43 \pm 0,17$  ( $15,00-17,80$ ) мкм. У образца № 2 размеры этих пыльцевых зерен равны соответственно  $13,42 \pm 0,15$  ( $12,20-14,60$ ) мкм и  $15,44 \pm 0,17$  ( $14,20-17,20$ ) мкм. Таким образом, размеры дегенерирующих пыльцевых зерен у обоих образцов достоверно (при уровнях значимости, не превышающих 0,05) меньше, чем размеры нормально сформированной пыльцы.

Дегенерирующие пыльцевые зерна неравномерно окрашиваются ацетокармином, их цитоплазма бедна крахмалом, она сильно вакуолизирована (рис. 1, б), часто отходит от клеточных стенок (рис. 1, в). В то же время, как и нормально сформированные пыльцевые зерна, они являются двухклеточными. Сохранение ядер вегетативной и генеративной клеток, а также обычно довольно значительного объема цитоплазмы, указывают на неполную дегенерацию этих пыльцевых зерен.

Нити тычинок, в пыльниках которых преобладает дегенерирующая пыльца (ее содержание в отдельных случаях может достигать более 90% от общего количе-



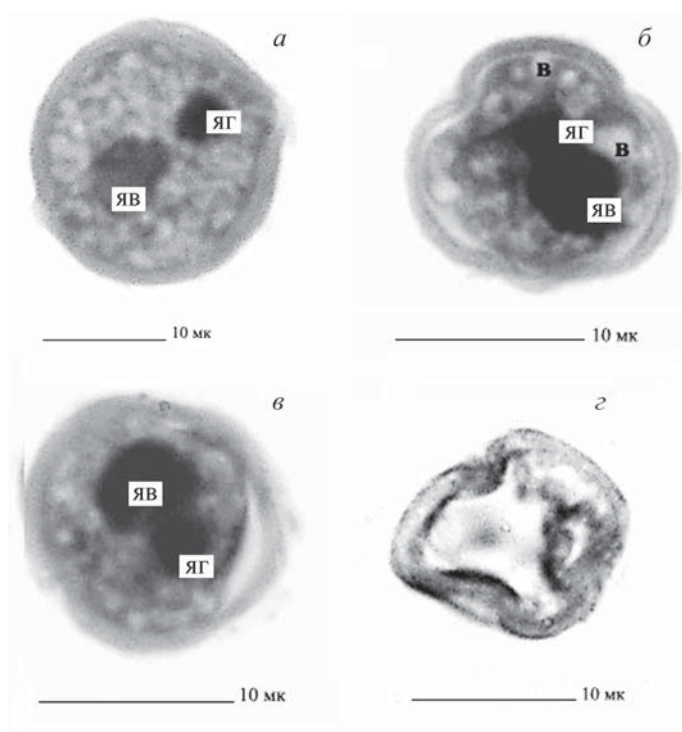


Рис. 1. Пыльцевые зерна *Spiraea salicifolia* L.: а – нормально сформированное пыльцевое зерно; б – дегенерирующее пыльцевое зерно с сильно вакуолизированной цитоплазмой; в – дегенерирующее пыльцевое зерно с цитоплазмой, отходящей от клеточной стенки; з – пыльцевое зерно, лишенное содержимого. Объектив 100× (яв – ядро вегетативной клетки; яг – ядро генеративной клетки; в – вакуоль)

ства пыльцы в пыльнике), у образца № 1 в наружном круге имеют длину  $1,86 \pm 0,03$  мм, а во внутреннем  $1,02 \pm 0,02$  мм. Таким образом, они достоверно не отличаются по длине от нитей тычинок с преобладанием нормальной пыльцы. В то же время у образца № 2 длина нитей таких тычинок достоверно меньше, чем у тычинок с нормальной пыльцой и составляет в наружном круге  $1,45 \pm 0,02$  мм, а во внутреннем –  $1,00 \pm 0,02$  мм.

Пыльники с дегенерирующей пыльцой также окрашены в ярко-розовый цвет. У образца № 1 их размеры (длина  $0,37 \pm 0,004$  мм, ширина  $0,40 \pm 0,003$  мм) достоверно не отличаются от размеров пыльников с нормальной пыльцой, а у образца № 2 они (соответственно  $0,33 \pm 0,006$  мм и  $0,41 \pm 0,005$  мм) достоверно меньше.

Стенки пыльников с дегенерирующей пыльцой состоят из тех же слоев, что и стенки пыльников с преобладанием нормально сформированной пыльцы, кроме того, в них присутствует тапетум, представленный вытянутыми клетками с темноокрашенным содержимым (рис. 2, б). Можно предположить, что для пыльников с преобладанием нормальной пыльцы характерна сравнительно ранняя резорбция тапетума, тогда как в пыльниках с дегенерирующей пыльцой его резорбция задерживается. Е.Л. Кордюм и Г.И. Глу-

щенко (1976) рассматривают это явление как одну из аномалий развития тапетума, типичных при стерилизации пыльников.

Пыльца, практически лишенная содержимого, отличается наиболее мелкими размерами. У образца № 1 ее полярная ось равна  $13,42 \pm 0,16$  ( $11,40 - 15,00$ ) мкм, а экваториальный диаметр –  $14,94 \pm 0,17$  ( $13,00 - 17,00$ ) мкм; у образца № 2 – соответственно  $14,90 \pm 0,20$  ( $12,60 - 16,40$ ) мкм и  $16,59 \pm 0,19$  ( $15,40 - 18,00$ ) мкм. Эти пыльцевые зерна почти не окрашиваются ацетокармином. Они не содержат запасных питательных веществ; цитоплазма деструктурирована и представляет собой лишь небольшой сгусток. Ядра вегетативной и генеративной клеток не выявляются (рис. 1, з). Пыльцевые зерна, лишенные содержимого, встречаются в пыльниках наряду с нормально сформированными.

Данные о соотношении нормально сформированных, дегенерирующих и лишенных содержимого пыльцевых зерен в исследованных пыльниках *Spiraea salicifolia* приведены в таблице.

Помимо дефектной пыльцы, у *S. salicifolia* отмечено также наличие дефектных пыльников. Содержимое их представляет собой единую темноокрашенную массу; лишь изредка наблюдаются отдельные пыльцевые зерна, сильно деформированные и лишенные содержимого (рис. 2, в). Иногда лишенным пыльцы оказывается не весь пыльник, а лишь одна из его половин (тек) или ее часть.

Нити тычинок с дефектными пыльниками у образца № 1 имеют длину  $1,68 \pm 0,04$  мм в наружном круге и  $0,93 \pm 0,03$  мм во внутреннем круге; у образца № 2 – соответственно  $1,58 \pm 0,03$  и  $0,88 \pm 0,03$  мм. Дефектные пыльники выделяются темно-коричневой или почти черной окраской. Их длина у обоих изученных образцов равна  $0,22 \pm 0,006$  мм, а ширина –  $0,21 \pm 0,006$  мм. Таким образом, и длина тычиночных нитей, и размеры пыльников у таких тычинок существенно меньше, чем у тычинок с преобладанием нормальной пыльцы. Строение стенок дефектных пыльников такое же, как у пыльников, содержащих пыльцу (рис. 2 в, з).

Можно предположить, что дегенерация пыльцы и последующее слипание ее в единую массу в этих пыльниках происходят на стадии образования микроспор или двухклеточной пыльцы (на это указывает наличие отдельных пыльцевых зерен). Данные о числе дефектных пыльников в исследованных цветках *S. salicifolia* приведены в таблице.

Таким образом, у *Spiraea salicifolia* L. наблюдаются следующие нарушения развития мужской генеративной сферы:

1) образование дефектной пыльцы: неполная дегенерация большинства пыльцевых зерен в пыльнике (отсутствие увеличения размеров, ослабленное накопление запасного крахмала, вакуолизация цитоплазмы и ее отход от клеточных стенок, этим явлениям сопут-

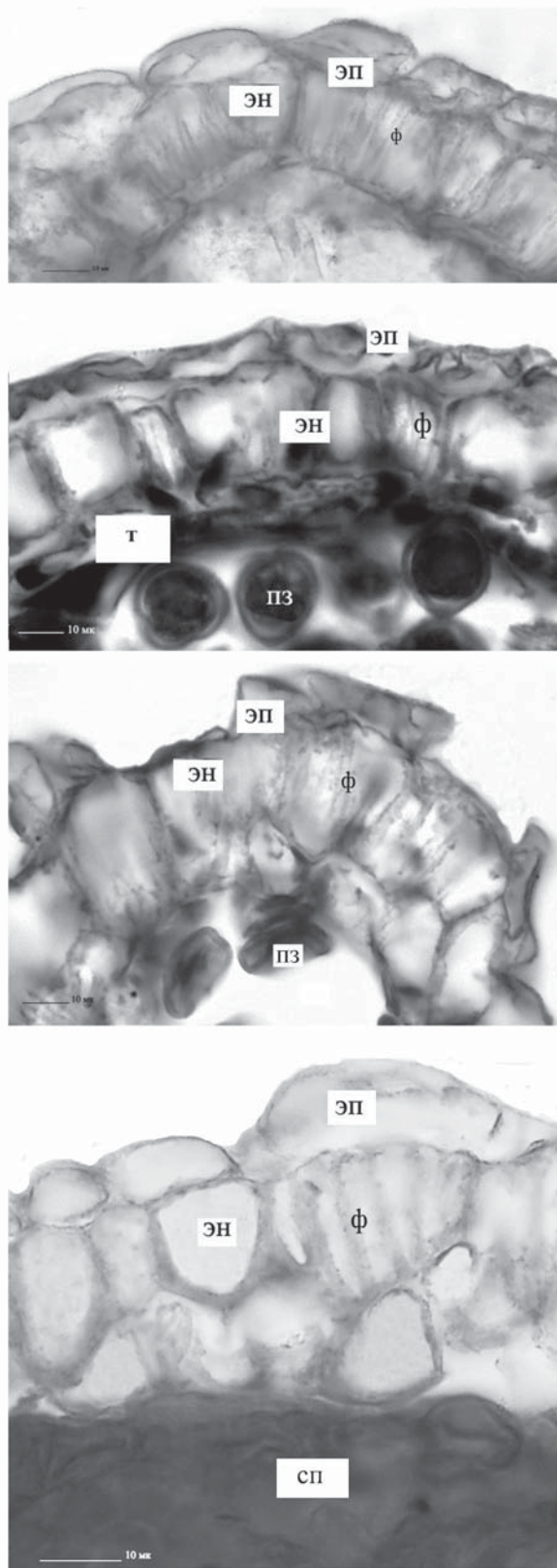


Рис. 2. Строение стенок пыльников *Spiraea salicifolia* L.: а – стенка пыльника с преобладанием нормально сформированной пыльцы; б – стенка пыльника с преобладанием дегенерирующей пыльцы; в, г – стенка дефектного пыльника. Объектив 60× (эп – эпидермис; эн – эндотечий; ф – фиброзное утолщение; т – тапетум; пз – пыльцевое зерно; сп – содержимое пыльника)

ствует задержка резорбции тапетума); полная дегенерация значительного числа пыльцевых зерен в пыльнике;

2) образование дефектных (стерильных) пыльников в результате слипания дегенерировавших пыльцевых зерен в единую массу.

Статистическая обработка данных с использованием критерия Манна–Уитни показала, что процентное содержание в пыльнике дефектной пыльцы (к ней отнесена как дегенерирующая пыльца, так и полностью лишенная содержимого) достоверно (при уровнях значимости, не превышающих 0,05) различается у разных образцов в течение одного сезона цветения, а у одного образца – в разные сезоны. В то же время по этому показателю не выявлено достоверных различий между кустами, принадлежащими к одному образцу (образец № 1, данные 2011 г.). Напротив, различия между соцветиями в пределах одного куста, по данным дисперсионного анализа, во всех случаях достоверны.

Иногда существенными оказываются различия по содержанию дефектной пыльцы между цветками, расположенными в верхней и нижней частях соцветия. Например, у соцветия 1 (2011 г., образец № 1, куст 1) в пыльниках цветков нижней части соцветия преобладала нормально сформированная пыльца, а в верхней – дегенерирующая (таблица).

Значения изучаемого показателя существенно различаются также и в пыльниках цветков, распускающихся в разные сроки. Так, у образца № 1 (2012 г.) в пыльниках цветков наиболее поздно распустившегося соцветия 4 процентное содержание пыльцы, лишенной содержимого, было достоверно выше, чем у соцветий, распустившихся раньше. Однако у образца № 2 в наиболее поздно распустившемся соцветии 5 значения этого показателя, напротив, были достоверно меньше, чем у более ранних соцветий (таблица).

Число дефектных (как полностью, так и частично лишенных пыльцы) пыльников в цветке также значительно различается у разных образцов в течение сезона, а у одного образца – в разные сезоны цветения. Так, у образца № 1 (куст 1) в 2011 г. были отмечены дефектные пыльники (главным образом в цветках соцветия 2), тогда как в 2012 г. они практически отсутствовали (таблица).

Число дефектных пыльников в цветке (так же, как и содержание дефектной пыльцы в пыльнике) достоверно не различается в цветках, принадлежащих к разным кустам одного образца (данные по образцу № 1, 2011 г.). Однако у разных соцветий в пределах одного куста значения этого показателя, как правило, различаются достоверно. В некоторых случаях число дефектных пыльников оказывается различным и у цветков, принадлежащих к разным частям одного соцветия. Например, в соцветии 2 (образец № 1, куст 2, 2011 г.) в цветках нижней части соцветия было достоверно больше дефектных пыльников, чем в верхней



(табл. 1). То же явление было отмечено и в соцветии 5 (образец 2, куст 1, 2012 г.) (таблица).

Число дефектных пыльников в цветке различно также и в соцветиях, распускающихся в разные сроки. Так, у образца № 2 в 2012 г в соцветиях более поздних сроков распускания (4 и 5) цветки содержали меньше дефектных пыльников, чем цветки соцветий 1, 2 и 3, распустившихся раньше (таблица).

Цветки в пределах соцветия или определенной его части (верхней или нижней) обычно наиболее близки по характеру и степени выраженности нарушений в мужской генеративной сфере. Однако наблюдаются и исключения, когда отдельные цветки в соцветии или его части по изучаемым показателям заметно отличаются от расположенных рядом с ними. Например, в нижней части соцветия 2 (образец № 1, куст 1, 2011 г.) 3 цветка из 25 исследованных (12%) имели более высокое процентное содержание дефектной пыльцы в пыльнике, чем остальные (таблица).

В ряде случаев в соцветии (верхней или нижней части) наблюдается лишь одно из нарушений в мужской генеративной сфере. Так, для соцветия 1 (образец № 1, куст 2, 2011 г.) характерно наличие пыльников с дегенерирующей пыльцой, для соцветия 2 (те же образец, куст и год) характерно наличие дефектных пыльников, лишенных пыльцы, а для соцветия 4 (образец № 1, куст 1, 2012 г.) – присутствие в пыльниках значительного (более 50%) количества пыльцы, лишенной содержимого. Однако у некоторых соцветий выявлено одновременное наличие нескольких нарушений. Например, цветки в соцветии 2 (образец 2, куст 1, 2012 г.) содержали значительное число дефектных пыльников, лишенных пыльцы; в пыльниках, содержавших пыльцевые зерна, преобладала дегенерирующая пыльца (табл. 1). В то же время отмечены части соцветий, состоящие из цветков, в которых практически отсутствуют нарушения в мужской генеративной сфере. Примером может служить нижняя часть соцветия 2 (образец № 2, куст 1, 2011 г.), где не выявлено ни одного цветка с дефектными пыльниками, а процент дефектной пыльцы в исследованных пыльниках не превышает критического (таблица).

На одном кусте *Spiraea salicifolia* могут располагаться как соцветия, объединяющие цветки со сравнительно сильными нарушениями в мужской генеративной сфере (различного характера), так и соцветия с цветками, практически не имеющими таких нарушений. Так, на кусте 2 (образец № 1, 2011 г.) соцветие 1 состояло из цветков, в пыльниках которых преобладала дегенерирующая пыльца. Цветки в соцветии 2 содержали значительное число дефектных пыльников. Дефектные пыльники наблюдались и в цветках из верхней части соцветия 3, тогда как в нижней его части нарушения в мужской генеративной сфере были выражены крайне слабо: пыльники, лишенные пыльцы, почти отсутствовали, а процентное содержание дефектной пыльцы в пыльниках не превышало критического (таблица).

Таким образом, у большинства исследованных нами частей соцветий (31 из 33) имеются или даже преобладают цветки с повышенным содержанием дефектной пыльцы в пыльниках, а также цветки с дефектными (стерильными) пыльниками, а иногда с тем и другим одновременно. Кроме того, нужно отметить, что даже в пыльниках цветков, характеризующихся наиболее слабыми нарушениями в мужской генеративной сфере, все же содержится небольшое число дефектных пыльцевых зерен. Следовательно, та или иная степень исследуемых нарушений наблюдается у абсолютного большинства изученных цветков *S. salicifolia*. Некоторые исследователи (Хохлов, Зайцева, 1971) рассматривают данные нарушения, начиная с увеличения количества дефектных пыльцевых зерен выше критического уровня, как степени редукции андроцея; следующая степень – стерилизация тычинок. По данным С.С. Хохлова и М.И. Зайцевой (1975), редукция андроцея, охватывающая цветки всех особей вида (которые различаются лишь по степени редукции), типична для такого варианта полового полиморфизма, как гинодиэция. Следовательно, полученные нами данные позволяют предположить у *Spiraea salicifolia* L. наличие варианта полового полиморфизма, характеризующегося указанным типом редукции андроцея. Необходимо также отметить, что цветки, практически не имеющие признаков его редукции, и цветки с различными степенями редукции у нее расположены на одном растении – это типично для гиномоноэции, тесно связанной с гинодиэцией (Демьянова, 1990). Однако для более точной характеристики полового полиморфизма у *S. salicifolia* необходимы детальные исследования женской генеративной сферы.

### Выводы

У *Spiraea salicifolia* L. выявлены нарушения в мужской генеративной сфере, соответствующие последовательным степеням редукции андроцея: увеличению количества дефектной пыльцы сверх критического уровня в 11% (неполная дегенерация большинства пыльцевых зерен в пыльнике; полная дегенерация значительной части пыльцевых зерен в пыльнике) и стерилизации отдельных тычинок (образование пыльников, лишенных пыльцы).

Показано, что та или иная степень редукции андроцея присутствует у большинства изученных цветков *S. salicifolia*. В то же время конкретная степень редукции различна в зависимости от принадлежности цветков к разным популяциям; однако различия между кустами в пределах образца, принадлежащими к одной популяции, не были выявлены. Она зависит также от принадлежности цветков к разным соцветиям в пределах куста, от положения их в соцветии и от сроков цветения. Тип редукции андроцея,

Качество пыльцы и число дефектных пыльников в цветках *Spiraea salicifolia* L.

Год	Обра- зец	Номер куста	Номер со- цветия	Часть со- цветия	G,%	S,%	B,%	N,%	P, %	D,%	W,%	
2011	1	1	1	низ	88,54	0	11,46	28,00	0	0	0	
				верх	14,49	85,51	0	100	0	0	0	
			2	низ	95,24	0	4,76	12,00	100	37,66	28,65	
				верх	94,39	0	5,61	5,26	100	34,07	24,81	
			3	низ	70,15	0	29,85	52,00	0	0	0	
				верх	93,77	0	6,23	8,33	12,00	1,01	0,47	
			1	низ	9,10	90,90	0	100	8,00	0,55	0,4	
				верх	10,92	89,08	0	100	4,00	0,14	0	
		2	низ	95,24	0	4,76	12,00	95,83	32,51	30,72		
			верх	99,08	0	0,92	0	100	48,28	42,17		
		3	низ	99,80	0	0,20	0	0	0,42	0,13		
			верх	99,05	0	0,95	0	12,00	10,92	8,34		
		2	1	1	низ	98,15	0	1,85	0	75,00	15,93	11,76
					верх	98,18	0	1,82	0	90,91	27,27	22,97
				2	низ	98,77	0	1,23	0	0	0	0
					верх	98,91	0	1,09	0	16,00	0,53	0,26
2012	1	1	1	низ	62,21	0	37,79	100	4,00	0,12	0,12	
				верх	68,06	0	31,94	100	0	0	0	
			2	низ	62,16	0	37,84	96,00	8,00	0,12	0	
				верх	68,58	0	31,42	100	4,00	0,25	0,12	
			3	низ	62,92	0	37,08	96,00	0	0	0	
				верх	59,88	0	40,12	100	0	0	0	
			4	низ	54,21	0	45,79	100	0	0	0	
				верх	57,58	0	42,42	100	0	0	0	
	2	1	1	низ	95,05	0	4,95	16,00	100	55,27	45,01	
				верх	30,43	69,57	0	100	100	49,49	42,26	
			2	низ	56,47	43,53	0	96,00	100	42,41	35,77	
				верх	96,12	0	3,88	4,00	100	64,61	58,58	
			3	низ	93,48	0	6,52	12,00	100	71,71	62,13	
				верх	16,37	83,63	0	100	52,00	11,34	8,57	
			4	низ	76,00	24,00	0	72,00	56,00	10,49	8,23	
				верх	95,48	0	4,52	8,00	96,00	33,74	17,82	
5	низ	97,07	0	2,93	0	88,00	17,78	7,28				
	верх											

Обозначения: G – среднее число нормально сформированных пыльцевых зерен (% от общего количества пыльцы в пыльнике); S – среднее число дегенерирующих пыльцевых зерен (% от общего количества пыльцы в пыльнике); B – среднее число пыльцевых зерен, лишенных содержимого (% от общего количества пыльцы в пыльнике); N – процент цветков (от числа исследованных), в пыльниках которых процентное содержание дефектной пыльцы превышает критическое; P – процент цветков (от числа исследованных), имеющих дефектные пыльники; D – число дефектных пыльников в цветке (% от общего числа пыльников); W – в том числе пыльников, полностью лишенных пыльцы (% от общего числа пыльников в цветке).



выявленный у *S. salicifolia*, характерен для гинодиэции. Однако как цветки, лишенные явных признаков редукции, так и цветки с разной степенью редукции у изучаемого вида расположены на одном растении, а не на разных. Это типично для гиномо-

ноэции – варианта полового полиморфизма, тесно связанного с гинодиэцией. Для более точной характеристики полового полиморфизма у *S. salicifolia* необходимы детальные исследования женской генеративной сферы.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Араратян А.Г. Метод определения количества пыльцы // Изв. АН АрмССР. Биол. и с.-х. науки. 1956. Т. 9. № 1. С. 91–96.
- Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. // Основы микротехнических исследований в ботанике. Справочное руководство. М., 2006. 125 с.
- Демьянова Е.И. Гинодиэция // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб, 2000. Т. 3. С. 78–82.
- Демьянова Е.И. Половой полиморфизм цветковых растений. Дис. ... докт. биол. наук. Пермь, 1990. 347 с.
- Кордюм Е.Л., Глушченко Г.И. // Цитоэмбриологические аспекты проблемы пола покрытосеменных. Киев, 1976. 200 с.
- Куприянов П.Г., Жолобова В.Г. Уточнение понятий нормальная и дефектная пыльца в антоморфологическом методе // Апомиксис и цитоэмбриология растений. Саратов, 1975. Вып. 3. С. 47–52.
- Левецкая И.В., Самошкин Е.Н. Жизнеспособность пыльцы спиреи иволистной и спиреи японской из различных экологических условий // ИВУЗ. Лесной журнал. 2009. № 2. С. 131–133.
- Меликян А.П. Половой полиморфизм // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 2000. Т. 3. С. 73–75.
- Немова Е.М., Широкова Н.Г. Особенности опыления и завязывания плодов у *Spiraea media* Schmidt и *S. × arguta* Zabel в ГБС РАН // Древесные растения: фундаментальные и прикладные исследования. М., 2011. Вып. 1. С. 82–89.
- Попович Г.Б. Ембріологічні особливості насінної репродукції деяких видів Spiraeoideae, Rosoideae (Rosaceae) із флори Українських Карпат. Автореф. дис. ... канд. біол. наук. Київ, 2010. 20 с.
- Пояркова А.И. *Aruncus* Adans. // Флора СССР. М.;Л., 1939. Т. 9. С. 309–312.
- Рыбин В.А. Цитологический метод в селекции плодовых. М., 1967. 216 с.
- Хохлов С.С., Зайцева М.И. Программа и методика выявления апомиктических форм во флоре СССР // Бот. журнал. 1971. Т. 56. № 3. С. 369–377.
- Хохлов С.С., Зайцева М.И. Исследование гинодиэции и возможности апомиксиса у некоторых видов семейства губоцветных // Апомиксис и цитоэмбриология растений. Саратов, 1975. Вып. 3. С. 3–16.
- Шипчинский Н.В. *Sibiraea* Maxim // Деревья и кустарники СССР. М.;Л., 1954. Т. 3. С. 268–269.
- Широкова Н.Г. Особенности репродуктивной биологии некоторых гибридов рода *Spiraea* (Rosaceae) в условиях ГБС РАН // Карпология и репродуктивная биология растений. Мат.-лы Всерос. науч. конф. М., 2011. С. 254–257.
- Шульгина В.В. Таволга – *Spiraea* L. // Деревья и кустарники СССР. М.;Л., 1954. Т. 3. С. 269–332.
- Jampolsky C., Jampolsky H. Distribution of sex forms in the phanerogamic plants // Bibliotheca genetica. Leipzig, 1922. Bd 3. P. 1–64.
- Stewart D.A., Barlow B.A. Intraspecific polyploidy and gynodioecism in *Psilotus obovatus* (Amaranthaceae) // Australian J. Bot. 1976. Vol. 24. N 2. P. 237–248.
- Stout A.B. Intersexes in *Plantago lanceolata* // Bot. Gaz. 1919. Vol. 68. N 2. P. 109–133.

Поступила в редакцию 24.09.13

### INVESTIGATION OF THE MALE GENERATIVE ORGANS OF *SPIRAEA SALICIFOLIA* L. (SPIRAEOIDEAE; ROSACEAE) IN CONNECTION WITH POSSIBLE MANIFESTATIONS OF SEXUAL POLYMORPHISM

N.G. Shirokova

In *Spiraea salicifolia* L. flowers, there are found multiple abnormalities of the male generative organs corresponding to the gradual degrees of the androecium reduction: increasing of the amount of defective pollen grains (incomplete degeneration of most pollen grains in an anther; complete degeneration of a large amount of pollen grains in an anther) and formation of sterile anthers. Some degree of the androecium reduction is shown to be present in most of the studied flowers of *S. salicifolia*. This mode of reduction is known to be typical for gynodioecy. But in *S. salicifolia*, both flowers without distinct androecium reduction and flowers with its different degrees are situated on one plant which is rather a characteristic of gynomonoecy – a kind of sexual polymorphism closely connected with gynodioecy.

**Key words:** *Spiraea salicifolia*, Spiraeoideae, pollen, sexual polymorphism.

**Сведения об авторе:** Широкова Нина Глерьевна – сопр. кафедры биологической эволюции биологического факультета МГУ, канд. биол. наук (nn9346@pochta.ru).

**Biological series**  
**Volume 120. Part 1**  
**2015**

C O N T E N T S

<i>Soloviev A.N.</i> The Century-Long Change of Seasonal Bird Migrations in the Middle Latitudes of the European East . . . . .	3
<i>Alekseev V.N.</i> Seasonal Variability of the Maintenance Gastrolyte in Stomachs of Hazel Grouses in Southern Urals Mountains . . . . .	18
<i>Troshkova I.Y., Troshkov N.Y., Nikitsky N.B.</i> Ground Beetles (Coleoptera, Carabidae) of Prioksk Terrace Forests in the Serpukhov District of the Moscow Region . . . . .	26
<i>Toskina I.N.</i> Two New Species of Wood-Borer Beetles (Coleoptera: Ptinidae) from Central Asia . . . . .	35
<i>Barinova S.S., Boboev M.T.</i> Critical Approach to the Analysis of Floristic Freshwater Algal Flora on the Example of South-Tajik Depression . . . . .	40
<i>Sokolov A.S., Sokolova L.A.</i> On the Mat-grasses of the Tambov Province: History of Study, Distribution, Frequency of Occurrence . . . . .	49
<i>Korznikov K.A.</i> Plant Communities of the Maguntan Mud Volcano (Sakhalin Island) . . . . .	61
<i>Lednev S.A.</i> Biomorphological Characteristics and Seasonal Growth of <i>Nymphoides peltata</i> (Gmel.) O. Kuntze . . . . .	69

*Scientific communications*

<i>Pestov S.V., Yuferev G.I.</i> To Bumble-Flies Fauna of (Diptera, Bombyliidae) of Komi Republic and Kirov Region . . . . .	76
<i>Shirokova N.G.</i> Investigation of the Male Generative Organs of <i>Spiraea salicifolia</i> L. (Spiraeoideae; Rosaceae) in Connection with Possible Manifestations of Sexual Polymorphism . . . . .	80

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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