

БЮЛЛЕТЕНЬ
МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА
ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

Основан в 1829 году

ОТДЕЛ БИОЛОГИЧЕСКИЙ

Том 121, вып. 1 2016 Январь – Февраль
Выходит 6 раз в год

BULLETIN
OF MOSCOW SOCIETY
OF NATURALISTS

Published since 1829

BIOLOGICAL SERIES

Volume 121, part 1 2016 January – February
There are six issues a year

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

С О Д Е Р Ж А Н И Е

<i>Романов А.А., Мелихова Е.В.</i> Фауна и население птиц гор Северо-Восточной Якутии	3
<i>Манасерян Н.У.</i> Домашние животные Армении в эпоху поздней бронзы и средневековья (мелкий рогатый скот – <i>Ovis aries</i> , <i>Capra hircus</i>)	13
<i>Бенедиктов А.А., Михайленко А.П.</i> Вибро-акустическая сигнализация сверчка <i>Meloimorpha japonica japonica</i> (Haan, 1842) (Orthoptera, Gryllidae)	21
<i>Леонтьева О.А., Сычевский Е.А., Колонин Г.В.</i> Динамика численности клещей <i>Hyalomma aegyptium</i> (Ixodidae), паразитирующих на средиземноморской черепахе <i>Testudo graeca nikolskii</i> на полуострове Абрау (Северо-Западный Кавказ)	26
<i>Ковалева М.А., Болтачева Н.А., Макаров М.В., Бондаренко Л.В.</i> Макрозообентос скал верхней сублиторали Тарханкутского полуострова (Крым, Черное море)	35
<i>Осипов С.В., Бисеров М.Ф.</i> Пойменные серии растительного покрова и населения птиц в горно-таежных ландшафтах Буреинского нагорья	43
<i>Костина М.В., Сафронова Г.А., Барабаницкова Н.С.</i> Влияние погодных и микроклиматических условий на величину годовых линейных приростов и строение побеговых комплексов некоторых бокоплодных мхов Московской области	53
<i>Алексеев Ю.Е.</i> Биология и внутривидовая изменчивость сердечниковидки песчаной – <i>Cardaminopsis arenosa</i> (L.) Hayek (Cruciferae Juss.)	65
<i>Асадулаев З.М., Садыкова Г.А., Маллалиев М.М.</i> Экологические группировки видов растений откосов автодорог Горного Дагестана	69
<i>Шхагансоев С.Х., Чадаева В.А.</i> Стратегия выживания <i>Allium saxatile</i> Vieb. на Кавказе	76

УДК 598.2.9591.553(571.56)

ФАУНА И НАСЕЛЕНИЕ ПТИЦ ГОР СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЯКУТИИ

А.А. Романов¹, Е.В. Мелихова²

Исследована авифауна гор Северо-Восточной Якутии: хребты Черского, Сунтар-Хаята, Сетте-Дабан и Эльгинское плоскогорье. Уточнены ареалы 16 видов птиц. В регионе установлено гнездование 93 видов птиц. Максимальное видовое разнообразие отмечено на хребте Черского ($n = 71$). В горно-таежном поясе разных гор Северо-Восточной Якутии гнездится 63–64 вида (89–97%), в подгольцовом – 13–33 вида (20–47%), гольцовом – 8–15 видов (12–21%). Выявлено сокращение с севера на юг числа видов, обитающих в широком диапазоне высот, охватывающем не менее двух высотных поясов. Сходство авифаун разных горных хребтов на уровне горно-таежного, подгольцового и гольцового поясов составляет соответственно 69% по Серенсену (53% по Жаккару), 26% по Серенсену (15% по Жаккару) и 52% по Серенсену (35% по Жаккару). Плотность населения птиц в горно-таежном, подгольцовом и гольцовом поясах Северо-Восточной Якутии составляет 521–526, 58–100 и 81–178 ос./км² соответственно.

Ключевые слова: авифауна, население, ареал, распространение, видовое разнообразие, горы Северо-Восточной Якутии, высотный пояс.

Результаты представленных исследований лежат в сфере изучения пространственной организации фауны и населения птиц. Они направлены на оценку биоразнообразия гор Северной Азии на примере обширной горной области, протянувшейся от хребта Черского на севере до хребтов Сунтар-Хаята и Сетте-Дабан на юге. Закономерности формирования фауны и населения птиц горных территорий этой обширной части суши до сих пор изучены неудовлетворительно. Специальных исследований авифауны на субмеридиональном трансекте хребет Черского – Эльгинское плоскогорье – хребет Сунтар-Хаята – хребет Сетте-Дабан почти нет. Немногочисленные разрозненные данные по распространению, обилию и экологии отдельных видов представлены в статьях (Брунов, 2001; Борисов и др., 2011) и фаунистических монографиях (Воробьев, 1963; Кишинский, 1988; Находкин и др., 2008; Рябицев, 2014). Существующие обзорные работы (Блинова, Равкин, 2008, 2009; Вартапетов, Гермогенов, 2011; Романов, 2013) очень генерализованы. При этом в сфере изучения биологического разнообразия познание фаунистических комплексов обширных горных регионов признается одним из актуальных вопросов (Гермогенов, Вартапетов, 2010). Очевидным вкладом в его решение может стать выявление биогеографических закономерностей формирования авифауны гор Северо-Восточной Якутии.

Основная цель исследований – комплексный анализ авифауны гор Северо-Восточной Якутии в свете эколого-географических закономерностей ее формирования для использования при мониторинге и разработке мер сохранения биологического разнообразия. В 2015 г. решались 4 основные задачи: 1) выполнение инвентаризации видового состава авифауны; 2) выявление или уточнение границ ареалов, особенностей распространения и обилия видов; 3) сравнение фауны и населения птиц ключевых горных систем; 4) установление высотно-поясной, широтной и меридиональной дифференциации фауны и населения птиц.

Объекты, материалы и методы исследований

Исследования проведены с 19 мая по 6 июля 2015 г. в горных районах трансекта, протянувшегося с северо-востока на юго-запад вдоль отрезка федеральной трассы «Колыма» (Якутск–Магадан) длиной 400 км. Самый северный район исследований – окрестности пос. Усть-Нера (64°40′ с.ш., 143°00′ в.д.), самый южный – окрестности пос. Развилка (63°00′ с.ш., 138°00′ в.д.). Территориально арена наших исследований в 2015 г. составила около 90 000 км² в пределах 63°00′–65°00′ с.ш., 138°00′–144°00′ в.д. Непосредственно обследовано около 5000 км² на высотах 400–1700 м над ур. моря.

¹Романов Алексей Анатольевич – профессор кафедры биогеографии географического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, докт. биол. наук (putorana05@mail.ru); ²Мелихова Евгения Владимировна – аспирант кафедры биогеографии географического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (max-kun@yandex.ru).

Объект исследований – авифауна горных систем Северо-Восточной Якутии (хребты Черского, Сунтар-Хаята, Сетте-Дабан, Эльгинское плоскогорье). Анализировались данные по гнездовой авифауне горных регионов, в пределах которых выражены гольцовый, подгольцовый и горно-таежный высотно-ландшафтные пояса. Для анализа привлечены результаты маршрутных учетов птиц по методике Ю.С. Равкина (1967). Суммарная протяженность учетных маршрутов составила 389 км (302, 58 и 29 км в горно-таежном, подгольцовом и гольцовом поясах соответственно). Сходство авифаун сравнимых горных систем определялось по коэффициенту фаунистической общности (КФО), рассчитанному по формулам Серенсена (КФО_С) и Жаккара (КФО_Ж) (Чернов, 2008). Для выявления различий в населении птиц разных участков был использован коэффициент сходства населения (КФН) (Наумов, 1964). Фауна гнездящихся птиц охарактеризована по типам фаун (Штегман, 1938) и в свете представлений о географо-генетических группах птиц (Чернов, 1975, 1978; Кишинский, 1988). В номенклатуре и при составлении списков птиц мы следовали рекомендациям Л.С. Степаняна (2003). Названия видов приняты по Списку птиц Российской Федерации (Коблик и др., 2006).

Результаты

Физико-географическая характеристика района исследований

Подробное описание физико-географических условий обследованного региона мы не приводим, так как оно содержится в ряде монографий (Гвоздецкий, Михайлов, 1987; Голубчиков, 1996; Куваев, 2006). Укажем лишь, что нашими исследованиями, проведенными в Северо-Восточной Якутии в 2015 г., были охвачены хребты Черского, Сунтар-Хаята, Сетте-Дабан, а также Эльгинское плоскогорье. Для обследованной территории, где по абсолютным высотам господствуют среднегорные участки, свойственно мозаичное сочетание горных хребтов с типично альпийскими формами рельефа и горных массивов с плоскими выровненными вершинами. Горы в исследованном регионе достигают высоты 2000 м над ур. моря. Общий характер климата эксцессивно-континентальный.

Обследованные части хребтов Черского, Сунтар-Хаята, Сетте-Дабан и Эльгинского плоскогорья лежат в подзоне северной тайги. В связи с распространением горного ландшафта здесь хорошо развита вертикальная поясность. При этом растительность принято подразделять на три высотно-ландшафтных пояса: горно-таежный (лесной),

подгольцовый (горные редколесья и кустарники) и гольцовый (горнотундровый) (Карта..., 1999; Куваев, 2006). Горно-таежный пояс, где повсеместно господствует лиственница Каяндера (*Larix dahurica* Turcz. ex Trautvetter) (здесь и далее названия растений – по В.Б. Куваеву, 2006), охватывает пространство от подножий склонов до 1000 м над ур. моря. С высотой горная лиственничная тайга постепенно переходит в лиственничные редколесья и редины.

Подгольцовый пояс расположен в пределах высот 1000–1200 м над ур. моря. Здесь господствует кедровый стланик (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) с участием березы карликовой (*Betula nana* L.), березы растопыренной (*Betula divaricata* Ledeb.), рододендрона мелколистного (*Rhododendron parvifolium* Adams), можжевельника (*Juniperus*). Пояс горных тундр и гольцовых пустынь (гольцовый пояс) расположен в пределах высот 1200–2000 м над ур. моря. В гольцовом поясе преобладают ерниковые тундры с карликовой березой, мохово-травяные тундры, дриадовые тундры с дриадой точечной (*Dryas punctata* Juz.), мертвые и накипно-лишайниковые пустыни. По глубоким речным долинам распространены галерейные лиственничные леса из благовонного тополя (*Populus suaveolens* Fisch.) и чозении (*Chosenia arbutifolia* (Pall.) A.K. Skvortsov).

Таксономическая структура авифауны

Из 197 видов птиц, гнездящихся в горах азиатской Субарктики (Романов, 2013), в горных районах Северо-Восточной Якутии гнездится 93 вида (47%). Таксономическая структура гнездовой авифауны в целом сохраняется на всем протяжении от хребта Черского на северо-востоке до хребта Сетте-Дабан на юго-западе. Показатель представленности общей гнездовой авифауны всего обследованного региона в отдельных горных хребтах составляет 71–76%, что указывает на значительное сходство авифаун отдельных горных хребтов между собой и общую однородность авифауны рассматриваемой части материковой суши.

Таксономическая структура гнездовой авифауны обследованного региона соответствует зональным и ландшафтным особенностям рассматриваемой части Азии. Здесь доминируют 4 отряда, характерные для бореального и гипоарктического поясов Палеарктики, среди которых: 54 вида воробьинообразных (58,1%), 10 видов ржанкообразных (10,7%), по 7 видов гусеобразных и соколообразных (7,5%). На Эльгинском плоскогорье из числа доминирующих отрядов выбывают гусеобразные, но появляются совообразные. Суммарно доля гу-

сеобразных, соколообразных, ржанкообразных и воробьинообразных во всех исследованных районах составляет 86–88%.

В горах азиатской Субарктики прослеживается закономерность увеличения к югу доли участия воробьинообразных и соколообразных и сокращения в этом же направлении доли участия гусеобразных и ржанкообразных (Романов, 2013). Наши исследования подтверждают эту закономерность. По направлению от хребта Черского к хребту Сетте-Дабан доля воробьинообразных и соколообразных возрастает с 65 до 71%, а доля ржанкообразных и гусеобразных уменьшается с 21 до 16%.

Прослежены изменения соотношения таксономических групп с высотой (табл. 1). Во всех высотных поясах наиболее значим отряд воробьинообразных.

Широтная и меридиональная дифференциация авифауны

Установлено, что в пределах Северо-Восточной Якутии центр относительного видового разнообразия расположен на хребте Черского (71 вид). К юго-западу, в сторону хребтов Сунтар-Хаята и Сетте-Дабан, видовое разнообразие авифауны снижается до 66 видов, т.е. на 12%, в том числе гнездовой – на 7%. Повышенное видовое разнообразие авифауны хребта Черского объясняется максимально высоким разнообразием экологических условий и, как следствие, весьма широким спектром местообитаний для самых разных видов птиц.

Видовой состав птиц, гнездящихся на самом северо-востоке (хребет Черского) и юго-западе (хребты Сунтар-Хаята и Сетте-Дабан) обследованного региона, совпадает более чем на 50%. Одновременно в двух районах гнездится 49 видов птиц, формирующих общее фаунистическое ядро. Большинство из них широко распространены в северной тайге, лесотундре и частично в южной тундре. Коэффициент общности авифаун этих районов составляет 72% по Серенсену и 56% по Жаккару. Формирование достаточно однородной авифауны в этой области Северной Азии связано, вероятно, с тем, что перестройки экосистем большинства горных систем Якутии в плейстоцене были менее катастрофичны, чем экосистем других гор Северной Азии. Это обусловило в целом относительно более стабильное развитие местной авифауны, отдельные элементы которой имели возможность почти беспрепятственно расселяться по региону (Романов, 2013). Несомненно, однородность авифауны указанных горных областей поддерживается также сходством современных экологических условий.

Выявлены также различия в составе авифауны северо-востока (хребет Черского) и юго-запада (хребты Сунтар-Хаята и Сетте-Дабан) обследованного региона. Исключительно на северо-востоке зарегистрировано гнездование 22 видов, а на юго-западе – 17 видов. Только один вид (обыкновенный канюк (*Buteo buteo* (Linnaeus))) отсутствовал и на северо-востоке и на юго-западе, но был зарегистрирован в центральной части обследованного региона – на Эльгинском плоскогорье.

В горах Северной Азии некоторые виды птиц проникают по нижней (лесной) части долин крупных рек значительно севернее, чем по водоразделам (Кищинский, 1988; Романов, 2013). Подобная ситуация была выявлена в горной части долины р. Индигирка, где ареалы ряда локально распространенных видов (рябинник (*Turdus pilaris* Linnaeus), белобровик (*Turdus iliacus* Linnaeus), певчий сверчок (*Locustella certhiola* (Pallas)), чеглок (*Falco subbuteo* Linnaeus), черныш (*Tringa ochropus* Linnaeus), пустельга (*Falco tinnunculus* Linnaeus), свиристель (*Bombycilla garrulus* (Linnaeus))) приобретают вид своеобразных максимально выступающих в северном направлении «языков». Другие виды (обыкновенный бекас (*Gallinago gallinago* (Linnaeus)), теньковка (*Phylloscopus collybita* (Vieillot)), вьюрок (*Fringilla montifringilla* Linnaeus), обыкновенная чечевица (*Carpodacus roseus* (Pallas))), распространенные на северо-востоке обследованного региона более широко, в горной части долины р. Индигирка достигают максимального обилия.

Границы гнездовых ареалов

В 2015 г. нами зарегистрирован ряд видов ($n = 16$), статус пребывания и характер географического распространения которых в горах Северо-Восточной Якутии до сих пор были не известны, не точны или крайне противоречивы (Степанян, 2003; Находкин и др., 2008; Рябицев, 2014). В пределах горных территорий обширного водораздела бассейнов рек Лена и Индигирка уточнена северная граница распространения (приблизительно по параллели $64^{\circ}40'$ с.ш.): большого улита (*Tringa nebularia* (Gunnerus)), малой чайки (*Larus minutus* Pallas), вертишейки (*Jynx torquilla* Linnaeus), лесного (*Anthus trivialis* (Linnaeus)) и сибирского (*Anthus gustavi* Swinhoe) коньков. На хребтах Черского и Сунтар-Хаята выявлены новые ранее неизвестные территориальные фрагменты ($64^{\circ}27'$ с.ш., $143^{\circ}20'$ в.д.; $63^{\circ}12'$ с.ш., $139^{\circ}27'$ в.д. соответственно) весьма мозаичного ареала альпийской завирушки (*Prunella collaris* (Scopoli)).

Т а б л и ц а 1

Изменение с высотой соотношения таксономических групп в гнездовой авифауне хребта Черского, хребтов Сунтар-Хаята и Сетте-Дабан (%)

Отряд	Хребет Черского			Хребты Сунтар-Хаята и Сетте-Дабан		
	горно-таежный пояс	подгольцовый пояс	гольцовый пояс	горно-таежный пояс	подгольцовый пояс	гольцовый пояс
Аистообразные (Ciconiiformes)	2	–	–	–	–	–
Гусеобразные (Anseriformes)	10	–	–	6	–	–
Соколообразные (Falconiformes)	4	12	–	5	8	–
Курообразные (Galliformes)	3	6	7	5	–	–
Ржанкообразные (Charadriiformes)	13	3	13	11	–	12,5
Кукушкообразные (Cuculiformes)	2	3	7	3	8	12,5
Совообразные (Strigiformes)	3	–	–	–	–	–
Стрижеобразные (Apodiformes)	2	–	–	–	–	–
Дятлообразные (Piciformes)	4	3	–	5	–	–
Воробьинообразные (Passeriformes)	57	73	73	65	84	75

Мы предположили, что некоторые виды, впервые зарегистрированные нами в горах Северо-Восточной Якутии, появились здесь в результате гнездования за пределами своего основного ареала или, возможно, даже расширения основной его части. Зеленая пеночка (*Phylloscopus trochiloides* (Sundevall)), соловей-свистун (*Luscinia sibilans* (Swinhoe)), оливковый дрозд (*Turdus obscurus* Gmelin), пестрый дрозд (*Zoothera varia* (Pallas)), чиж (*Spinus spinus* (Linnaeus)), желтобровая овсянка (*Ocyris chrysophrys* (Pallas)) зарегистрированы в тайге речных долин хребта Сетте-Дабан, расположенного на удалении 70–250 км от известных ранее северных границ основного ареала этих видов. Такие виды как рябинник, корольковая (*Phylloscopus proregulus* (Pallas)) и бурая (*Phylloscopus fuscatus* (Blyth)) пеночки проникают значительно севернее хребта Сетте-Дабан – вплоть до юго-восточных отрогов хребта Черского. Вероятно, существующая динамика границ ареалов указывает на продолженные расселения видов и формирования авифауны

гор Северо-Восточной Якутии. Недостаточный объем наблюдений не позволяет сделать репрезентативные выводы о положительных трендах динамики северных границ ареалов. Однако в пользу этого свидетельствует тот факт, что благодаря видам-иммигрантам, расселяющимся из более южных областей, за несколько прошедших десятилетий видовое разнообразие авифауны субарктических гор Якутии увеличилось на 6% (Романов, 2013).

Горные хребты Северо-Восточной Якутии представляют безусловный интерес в зоогеографическом плане. Выявленный в этом регионе характер распространения видов птиц позволяет констатировать, что здесь проходит не только северный, но и отчетливо выраженный южный предел распространения некоторых видов, например сибирского пепельного улита (*Heteroscelus brevipes* (Vieillot)). В качестве зоогеографического рубежа наиболее отчетлива роль хребта Сетте-Дабан. При этом остаются неизвестными закономерности распро-

странения отдельных видов. Например, не ясна причина того, что бурый дрозд (*Turdus eunomus* Temminck) не встречается севернее Эльгинского плоскогорья, в районах, где экологические условия потенциальных местообитаний абсолютно идентичны таковым на большей части гнездового ареала вида.

Формирование вертикальной неоднородности авифауны

В соответствии с господствующим типом высотной поясности во всех горах Северо-Восточной Якутии дифференцированы сменяющие друг друга с высотой авифауны горно-таежного, подгольцового и гольцового поясов. С высотой видовое разнообразие сокращается. Максимально разнообразна авифауна горно-таежного пояса, занимающего горные долины и нижние части горных склонов. С увеличением высоты в условиях снижения теплообеспеченности и сокращения продолжительности бесснежного периода в подгольцовом поясе, видовое богатство птиц понижается. В экстремальных условиях гольцового пояса формируется наиболее бедная гольцовая авифауна. Условия среды на практически безжизненных горных вершинах соответствуют условиям зональных арктических тундр и полярных пустынь.

Гнездовая авифауна северо-востока (хребет Черского) насчитывает 71 вид, авифауна горно-таежного, подгольцового и гольцового поясов – 63, 33 и 15 видов (89, 47 и 21%).

На юго-западе (хребты Сунтар-Хаята и Сетте-Дабан) гнездится 66 видов, в том числе в горно-таежном, подгольцовом и гольцовом поясах – 64, 13 и 8 видов (97, 20 и 12%).

Видовой состав авифауны на северо-востоке (хребет Черского) обследованного региона при переходе от одного к другому высотно-ландшафтному поясу меняется постепенно. При наличии в авифауне каждого вертикального пояса своих специфических видов, авифауны двух соседних поясов имеют в своем составе много общих видов. На хребте Черского из 63 видов птиц, гнездящихся в горно-таежном поясе, и 33 видов – в подгольцовом, 27 видов являются общими для авифаун обоих поясов. Из 33 видов птиц, гнездящихся в подгольцовом поясе, и 15 видов – в гольцовом поясе, 11 видов являются общими для авифаун этих поясов.

На юго-западе обследованного региона при переходе от одного к другому высотно-ландшафтному поясу видовой состав авифауны меняется значительно более резко. На хребтах Сунтар-Хаята и Сетте-Дабан из 64 видов птиц, гнездящихся в горно-таежном поясе, и 13 видов – в подгольцовом,

13 видов являются общими для авифаун обоих поясов. Из 13 видов птиц, гнездящихся в подгольцовом поясе, и 8 видов – в гольцовом поясе, 2 вида являются общими для авифаун этих поясов.

На хребте Черского 39 видов (55%) местной гнездовой авифауны обитают только в одном высотном поясе, не заходя в соседние. Горно-таежному поясу свойственны 34 таких вида, подгольцовому – 3, гольцовому – 2 вида. На хребтах Сунтар-Хаята и Сетте-Дабан только один высотный пояс населяют 49 видов (74%) местной гнездовой авифауны, из них горно-таежный населяют 47 видов, гольцовый – 2 вида. В подгольцовом поясе на юго-западе обследованного региона специфических видов не отмечено. На хребте Черского 24 вида (34%) местной гнездовой авифауны обитают одновременно в двух высотных поясах. На хребтах Сунтар-Хаята и Сетте-Дабан таких видов 15 (23%). Таким образом, установлено, что в горах Северо-Восточной Якутии с севера на юг сокращается число видов, обитающих в более широком диапазоне высот, охватывающем не менее двух высотных поясов. Ареалы таких видов, как правило, имеют явно выраженный трехмерный характер.

На северо-востоке (хребет Черского) обследованного региона два нижних пояса предпочитает 21 вид птиц. На юго-западе (хребты Сунтар-Хаята и Сетте-Дабан) – 15 видов птиц, в том числе зарничка (*Phylloscopus inornatus* (Blyth)) и синехвостка (*Tarsiger cyanurus* (Pallas)), которые оказывают это предпочтение в обоих районах. На северо-востоке в эту группу птиц также входят обыкновенная пустельга, белая куропатка (*Lagopus lagopus* (Linnaeus)), желна (*Dryocopus martius* (Linnaeus)), желтая трясогузка (*Motacilla flava* Linnaeus), кедровка (*Nucifraga caryocatactes* (Linnaeus)), сибирская завирушка (*Prunella montanella* (Pallas)), сероголовая гаичка (*Parus cinctus* Boddaert), щур (*Pinicola enucleator* (Linnaeus)), овсянка-ремез (*Ocyris rusticus* (Pallas)), овсянка-крошка (*Ocyris pusillus* (Pallas)) и др., а на юго-западе – сибирский пепельный улит (*Heteroscelus brevipes* (Vieillot)), обыкновенная (*Cuculus canorus* Linnaeus) и глухая (*Cuculus (saturatus) optatus* Gould) кукушки, горная (*Motacilla cinerea* Tunstall) и белая (*Motacilla alba* Linnaeus) трясогузки, пеночки (зарничка и корольковая), бурый дрозд, вьюрок, обыкновенная чечетка (*Acanthis flammea* (Linnaeus)) и др.

Виды (таковых три), одновременно населяющие два верхних пояса, зарегистрированы только на северо-востоке обследованного региона – на хребте Черского отмечены тундряная куропатка (*Lagopus mutus* (Montin)), американский конек (*Anthus rubescens* (Tunstall)) и обыкновенная ка-

менка (*Oenanthe oenanthe* (Linnaeus)). На юго-западе такие виды не встречались.

Выявлены виды, обитающие во всех трех высотных поясах. На северо-востоке подобный характер вертикального распространения имеют сибирский пепельный улит, обыкновенная кукушка, пятнистый конек (*Anthus hodgsoni* Richmond), горная трясогузка, ворон (*Corvus corax* Linnaeus), черноголовый чекан (*Saxicola torquata* (Linnaeus)), выюрок и обыкновенная чечетка, на юго-западе – кедровка и обыкновенная чечевица. На северо-востоке эти виды ($n = 8$) составляют 11% от всех гнездящихся видов, на юго-западе ($n = 2$) – 3%.

В процессе сравнения гнездовых авифаун горно-таежного, подгольцового и гольцового поясов обследованных горных территорий выявлено, что горно-таежные пояса северо-восточного (хребет Черского) и юго-западного (хребты Сунтар-Хаята и Сетте-Дабан) районов имеют 44 общих вида, подгольцовые – 6, гольцовые – 6 видов. Среди видов, гнездящихся в горно-таежном поясе обоих районов – пятнистый конек, зарничка, соловей-красношейка (*Luscinia calliope* (Pallas)), синехвостка, белокрылый клест (*Loxia leucoptera* Gmelin), овсянка-ремез, в подгольцах обоих районов – кедровка, зарничка, синехвостка, выюрок, обыкновенная чечетка, обыкновенная чечевица, в гольцах обоих районов – сибирский пепельный улит, обыкновенная кукушка, пятнистый и американский коньки, горная трясогузка, альпийская завирушка.

Анализ степени общности гольцовых, подгольцовых и горно-таежных авифаун северо-

восточных (хребет Черского) и юго-западных (хребты Сунтар-Хаята и Сетте-Дабан) частей обследованного региона, проведенный с использованием коэффициентов фаунистической общности Серенсена и Жаккара, выявил следующие закономерности. Максимальное сходство авифаун северо-востока и юго-запада проявляется на уровне горно-таежного пояса ($КФО_C = 69\%$, $КФО_Ж = 53\%$), несколько меньшее – на уровне гольцов ($КФО_C = 52\%$, $КФО_Ж = 35\%$), и минимальное – в средней части высотного профиля на уровне подгольцов ($КФО_C = 26\%$, $КФО_Ж = 15\%$).

В целом однородная горно-таежная авифауна в современном ее виде сформировалась в пределах единой области Северной Азии с повсеместным господством северо-таежных лесов и гипоарктических редколесий. В условиях непрерывности лесных ландшафтов и повсеместной сопряженности горных и равнинных типов лесов подавляющее большинство видов осваивает их повсеместно, так как не имеет непреодолимых преград, препятствующих расселению. Раздробленность, взаимная удаленность и изоляция участков подгольцовых и гольцовых поясов в совокупности с более разнообразными и нестабильными экологическими условиями предопределили меньшее взаимное сходство региональных авифаун на уровне каждого из этих поясов. Выявленные различия уровня общности соответствующих авифаун указывают на определенную автономность формирования авифауны на уровне каждого высотного-ландшафтного пояса.

Видовой состав ($n = 33$) таежной авифауны Эльгинского плоскогорья, расположенного в сре-

Т а б л и ц а 2

Соотношение фаунистических комплексов в гнездовой авифауне хребта Черского, хребтов Сунтар-Хаята и Сетте-Дабан (%)

Тип фауны	Хребет Черского			Хребты Сунтар-Хаята и Сетте-Дабан		
	Горно-таежный пояс	Подгольцовый пояс	Гольцовый пояс	Горно-таежный пояс	Подгольцовый пояс	Гольцовый пояс
Арктический	3	6	7	3	–	–
Сибирский	49	52	33	51	62	37,5
Европейский	2	–	–	5	–	–
Китайский	8	9	7	9	23	25
Тибетский	–	–	13	–	–	12,5
Широко распространенные	38	33	40	30	15	25
Сибирско-американский	–	–	–	2	–	–

динной части обследованного региона, включает 30 общих видов с горно-таежной авифауной хребта Черского и 26 видов, общих с горно-таежной авифауной хребтов Сунтар-Хаята и Сетте-Дабан. Таежная авифауна Эльгинского плоскогорья качественно ближе горно-таежной авифауне хребта Черского ($KFO_C = 62,5\%$, $KFO_{Ж} = 45,5\%$), чем авифауне хребтов Сунтар-Хаята и Сетте-Дабан ($KFO_C = 53,6\%$, $KFO_{Ж} = 36,6\%$).

Фаунистическая и географо-генетическая структура авифауны

Авифауна гор Северо-Восточной Якутии гетерогенна по происхождению. Она формируется видами восьми типов фаун (Штегман, 1938), наиболее значимы из которых на всех высотах элементы сибирского фаунистического комплекса (33–62%) и широко распространенные виды (15–40%). Элементы китайского типа фауны (7–25%) играют второстепенную роль, так как число их невелико, и в силу этого они не имеют определяющего значения в формировании сообществ птиц гор Северо-Восточной Якутии (табл. 2). При этом они приносят специфику в формирование качественного разнообразия видового состава птиц в пределах всех высотно-ландшафтных поясов.

Горы Северо-Восточной Якутии лежат в пределах подзоны северной тайги, и региональная ави-

фауна закономерно испытывает влияние элементов авифауны южной и средней тайги, а также лесотундры и южной тундры. Это обуславливает неоднородность авифауны региона по сочетанию формирующих ее представителей семи географо-генетических групп, из которых наиболее значимы на всех высотах: бореальные (12,5–54%), бореально-гипоарктические (12,5–23%), широко распространенные (15–50%). Доля альпийских и арктоальпийских видов существенна (20–25%) в формировании сообществ птиц гольцового пояса (табл. 3). Именно эта группа видов определяет в процессе формирования качественного разнообразия авифауны Северо-Восточной Якутии ее горную специфику.

Пространственная структура населения птиц

В горах Северо-Восточной Якутии с высотой поступательно сокращаются видовое богатство, плотность населения птиц, обилие абсолютного большинства видов. Сокращение плотности населения птиц с высотой соответствует общему понижению продуктивности животных сообществ от подножий к вершинам гор.

Как на северо-востоке (хребет Черского), так и на юго-западе (хребты Сунтар-Хаята и Сетте-Дабан) обследованного региона плотность населения птиц в горно-таежном поясе максимальна (526 и

Т а б л и ц а 3

Соотношение географо-генетических групп в гнездовой авифауне хребта Черского, хребтов Сунтар-Хаята и Сетте-Дабан (%)

Географо-генетическая группа	Хребет Черского			Хребты Сунтар-Хаята и Сетте-Дабан		
	горно-таежный пояс	подгольцовый пояс	гольцовый пояс	горно-таежный пояс	подгольцовый пояс	гольцовый пояс
Гемиаркты	–	3	–	–	–	–
Гипоаркты	10	6	–	6	8	–
Бореально-гипоарктические	22	21	13	23	23	12,5
Бореальные	27	24	7	34	54	12,5
Широко распространенные	41	37	47	34	15	50
Арктоальпийские	–	6	13	3	–	–
Альпийские	–	3	20	–	–	25

521 ос./км² соответственно), в гольцовом поясе минимальна (100 и 58 ос./км² соответственно), а в подгольцовом поясе имеет промежуточное значение (178 и 81 ос./км² соответственно). Плотность населения птиц в северной тайге обширных межгорных котловин Эльгинского плоскогорья составляет 279 ос./км². При переходе из горно-таежного пояса в подгольцовый происходит наиболее резкое сокращение плотности населения птиц (на 66 и 84% на северо-востоке и юго-западе региона соответственно). Сокращение плотности населения при переходе из подгольцового пояса в гольцовый менее существенно (на 44 и 28% на северо-востоке и юго-западе региона соответственно).

С помощью коэффициента сходства населения подтвержден высокий уровень автономности населения птиц разных высотных поясов во всех обследованных горах Северо-Восточной Якутии. На хребте Черского уровень сходства населения горно-таежного и подгольцового поясов составляет 21,1%, подгольцового и гольцового – 7,5%, горно-таежного и гольцового – 3,1%. В юго-западном направлении уровень сходства населения птиц понижается. На хребтах Сунтар-Хаята и Сетте-Дабан сходство населения горно-таежного и подгольцового поясов составляет уже не более 12,2%, подгольцового и гольцового поясов – 3,3%, горно-таежного и гольцового поясов – 2,8%.

Максимальное сходство населения птиц северо-восточных (хребет Черского) и юго-западных (хребты Сунтар-Хаята и Сетте-Дабан) районов обследованного региона проявляется на уровне горно-таежного пояса (32%), несколько меньшее – на уровне гольцов (24,4%), и минимальное – в средней части высотного профиля на уровне подгольцов (7,7%).

Выявлен лишь 1 вид (зарничка), доминирующий в горно-таежном поясе как на северо-востоке (хребет Черского), так и на юго-западе (хребты Сунтар-Хаята и Сетте-Дабан) обследованного региона. На северо-востоке в числе доминантов горно-таежных сообществ отмечены овсянка-крошка, а на юго-западе – корольковая пеночка, синехвостка, вьюрок. В горно-таежном поясе всех гор обследованного региона содоминируют горная трясогузка, обыкновенная чечевича, соловей-красношейка, пятнистый конек. На северо-востоке в эту группу видов входят также овсянка-ремез, синехвостка, теньковка, вьюрок, сибирская завирушка, черноголовый чекан, а на юго-западе – бурый дрозд, пеночки зеленая, бурая и таловка (*Phylloscopus borealis* (Blasius)), овсянка-крошка, кедровка.

Доминирующие виды в населении птиц подгольцового пояса северо-востока – овсянка-крошка, черноголовый чекан и зарничка, юго-запада – синехвостка, белая трясогузка, бурый дрозд. Содоминант подгольцовых сообществ обоих районов – кедровка. Только на северо-востоке в число содоминантов входят сибирская завирушка, пятнистый конек, обыкновенная чечевича, горная трясогузка, соловей-красношейка, шур, синехвостка, сибирская чечевича (*Carpodacus roseus* (Pallas)), тундряная куропатка, только на юго-западе – пеночки зарничка, таловка, зеленая и корольковая, вьюрок, дербник (*Falco columbarius* Linnaeus), обыкновенная чечевича.

Американский конек доминирует в населении птиц гольцового пояса как на северо-востоке (хребет Черского), так и на юго-западе (хребты Сунтар-Хаята и Сетте-Дабан) обследованного региона. На северо-востоке в числе доминантов гольцовых сообществ отмечены также обыкновенная каменка, горная трясогузка, а на юго-западе – альпийская завирушка, обыкновенная кукушка, кедровка. В группу видов, численно содоминирующих в населении гольцового пояса на северо-востоке, входят сибирский вьюрок (*Leucosticte arctoa* (Pallas)), альпийская завирушка, тундряная куропатка, вьюрок, обыкновенная кукушка, обыкновенная чечевича, черноголовый чекан, ворон, а на юго-западе – горная трясогузка, сибирский пепельный улит, обыкновенная чечевича и пятнистый конек.

Заключение

В горных районах Северо-Восточной Якутии гнездится 93 вида птиц, в том числе, на хребте Черского – 71 вид, на хребтах Сунтар-Хаята и Сетте-Дабан – 66 видов, на Эльгинском плоскогорье – 33 вида. Показатель представленности общей гнездовой авифауны всего обследованного региона в отдельных горных хребтах составляет 71–76%, что свидетельствует в пользу однородности авифауны рассматриваемой части материковой суши.

В горах Северо-Восточной Якутии с высотой сокращаются видовое богатство, плотность населения птиц, обилие абсолютного большинства видов. В горно-таежном поясе разных гор Северо-Восточной Якутии гнездится 63–64 (89–97%) вида, в подгольцовом – 13–33 (20–47%) вида, гольцовом – 8–15 (12–21%) видов. Плотность населения птиц в горно-таежном поясе разных гор Северо-Восточной Якутии составляет 521–526 ос./км², в подгольцовом – 58–100 ос./км², гольцовом – 81–178 ос./км². Выявлено сокраще-

ние с севера на юг числа видов, обитающих в широком диапазоне высот, охватывающем не менее двух высотных поясов. Сходство авифаун разных горных хребтов на уровне горно-таежного пояса – 69% по Серенсену (53% по Жаккару), на уровне подгольцового – 26% по Серенсену (15% по Жаккару), на уровне гольцового – 52% по Серенсену (35% по Жаккару).

Установлено, что по нижней (лесной) части долины р. Индигирка такие виды, как рябинник, белобровик, певчий сверчок, чеглок, черныш, обыкновенная пустельга, свиристель, проникают севернее своих основных ареалов. Предполагаем, что зеленая, корольковая и бурая пеночки, соловей-свистун, оливковый дрозд, рябинник, пестрый

дрозд, чиж, желтобровая овсянка, впервые зарегистрированные нами на гнездовье в горах Северо-Восточной Якутии, появились здесь в результате расширения ареала. Это согласуется с тем фактом, что благодаря видам, расселяющимся из более южных областей, за несколько прошедших десятилетий видовое разнообразие субарктических гор Якутии увеличилось на 6% (Романов, 2013).

Наиболее значимы в формировании авифауны всех высотных поясов гор Северо-Восточной Якутии элементы сибирского фаунистического комплекса (33–62%), а из географо-генетических групп – бореальные (12,5–54%), бореально-гипоарктические (12,5–23%) и широко распространенные (15–50%) виды.

Публикация подготовлена при поддержке гранта Российского научного фонда (проект № 14–50–00029).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ [REFERENCES]

- Блинова Т.К., Равкин Ю.С.* Орнитофаунистическое районирование Северной Евразии // Сибирский экологический журнал. Т. 15. № 1. 2008. С. 101–121 [Blinova T.K., Ravkin Yu.S. Ornitofaunisticheskoe raionirovanie Severnoi Evrazii // Sib. ekol. zhurn. T. 15. № 1. 2008. S. 101–121].
- Блинова Т.К., Равкин Ю.С.* Классификация птиц Северной Евразии по сходству распространения // Орнитогеография Палеарктики. Махачкала, 2009. С. 70–77 [Blinova T.K., Ravkin Yu.S. Klassifikatsiya ptits Severnoi Evrazii po skhodstvu rasprostraneniya // Ornitogeografiya Palearktiki. Makhachkala, 2009. S. 70–77].
- Борисов З.З., Исаев А.П., Борисов Б.З.* Распространение фауны гнездящихся птиц Верхоянского хребта // Труды ИСЭЖ СО РАН. Птицы Сибири: структура и динамика фауны, населения и популяций. М., 2011. С. 52–78 [Borisov Z.Z., Isaev A.P., Borisov B.Z. Rasprostranenie fauny gnezdyashchikhsya ptits Verkhoyanskogo khrebta // Trudy ISiEZh SO RAN. Ptitsy Sibiri: struktura i dinamika fauny, naseleniya i populyatsii. M., 2011. S. 52–78].
- Брунов В.В.* Результаты летней орнитологической разведки в Центральной и Восточной Якутии // Сибирский экологический журнал. № 1. Новосибирск, 2001. С. 53–68. [Brunov V.V. Rezul'taty letnei ornitologicheskoi razvedki v Tsentral'noi i Vostochnoi Yakutii // Sibirskii ekologicheskii zhurnal. № 1. Novosibirsk, 2001. S. 53–68.]
- Вартапетов Л.Г., Гермогенов Н.И.* Орнитофаунистическое районирование Средней и Восточной Сибири // Труды ИСЭЖ СО РАН. Птицы Сибири: структура и динамика фауны, населения и популяций. М., 2011. С. 7–28. [Vartapetov L.G., Germogenov N.I. Ornitofaunisticheskoe raionirovanie Srednei i Vostochnoi Sibiri // Trudy ISiEZh SO RAN. Ptitsy Sibiri: struktura i dinamika fauny, naseleniya i populyatsii. M., 2011. S. 7–28].
- Воробьев К.А.* Птицы Якутии. М., 1963. 335 с. [Vorob'ev K.A. Ptitsy Yakutii. M., 1963. 335 s.]
- Гвоздецкий Н.А., Михайлов Н.И.* Физическая география СССР. Ч. 2. М., 1987. 304 с. [Gvozdet'skii N.A., Mikhailov N.I. Fizicheskaya geografiya SSSR. Ch. 2. M., 1987. 304 s.]
- Гермогенов Н.И., Вартапетов Л.Г.* Некоторые итоги и основные направления изучения фауны и населения птиц Средней Сибири и Якутии // Актуальные вопросы изучения птиц Сибири. Барнаул, 2010. С. 41–44 [Germogenov N.I., Vartapetov L.G. Nekotorye itogi i osnovnye napravleniya izucheniya fauny i naseleniya ptits Srednei Sibiri i Yakutii // Aktual'nye voprosy izucheniya ptits Sibiri. Barnaul, 2010. S. 41–44].
- Голубчиков Ю.Н.* География горных и полярных стран. М., 1996. 304 с. [Golubchikov Yu.N. Geografiya gornykh i polyarnykh stran. M., 1996. 304 s.]
- Карта «Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий». Масштаб 1: 8 000 000 / Гл. редактор Г.Н. Огуреева. М., 1999 г. (Серия карт природы для высшей школы) [Karta «Zony i tipy poynasnosti rastitel'nosti Rossii i sopredel'nykh territorii». Masshtab 1: 8 000 000 / Gl. redaktor G.N. Ogureeva M., 1999 g. (Seriya kart prirody dlya vysshei shkoly)].
- Кищинский А.А.* Орнитофауна северо-востока Азии. М., 1988. 288 с. [Kishchinskii A.A. Ornitofauna severo-vostoka Azii. M., 1988. 288 s.]
- Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю.* Список птиц Российской Федерации. М., 2006. 256 с. [Koblik E.A., Red'kin Ya.A., Arkhipov V.Yu. Spisok ptits Rossiiskoi Federatsii. M., 2006. 256 s.]
- Куваев В.Б.* Флора субарктических гор Евразии и высотное распределение ее видов. М., 2006.

- 568 с. [Kuvaev V.B. Flora subarkticheskikh gor Evrazii i vysotnoe raspredelenie ee vidov. M., 2006. 568 s.]
- Наумов Р.Д. Птицы в очагах клещевого энцефалита Красноярского края. Дис. ... канд. биол. наук. М., 1964. 19 с. [Naumov R.D. Ptitsy v ochagakh kleshchevogo entsefalita Krasnoyarskogo kraya. Dis. ... kand. biol. nauk. M., 1964. 19 s.]
- Находкин Н.А., Гермогенов Н.И., Сидоров Б.И. Птицы Якутии: полевой справочник. Якутск., 2008. 384 с. [Nakhodkin N.A., Germogenov N.I., Sidorov B.I. Ptitsy Yakutii: polevoi spravochnik. Yakutsk, 2008. 384 s.]
- Равкин Ю.С. К методике учета птичьих ландшафтов // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск, 1967. С. 66–75 [Ravkin Yu.S. K metodike ucheta ptits lesnykh landshaftov // Priroda ochagov kleshchevogo entsefalita na Altae. Novosibirsk, 1967. S. 66–75].
- Романов А.А. Авифауна гор Азиатской Субарктики: закономерности формирования и динамики / Русское общество сохранения и изучения птиц имени М.А. Мензбира. М., 2013. 360 с. [Romanov A.A. Avifauna gor Aziatskoi Subarktiki: zakonomenosti formirovaniya i dinamiki / Russkoe obshchestvo sokhraneniya i izucheniya ptits imeni M.A. Menzbira. M., 2013. 360 s.]
- Рябицев В.К. Птицы Сибири. Справочник-определитель. Т. 2. Москва, Екатеринбург, 2014. 452 с. [Ryabitsev V.K. Ptitsy Sibiri: spravochnik-opredelitel'. T. 2. Moskva, Ekaterinburg, 2014. 452 s.]
- Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий. М., 2003. 727 с. [Stepanyan L.S. Konspekt ornitologicheskoi fauny Rossii i sopredel'nykh territorii. M., 2003. 727 s.]
- Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М., 1975. 222 с. [Chernov Yu.I. Prirodnaya zonal'nost' i zhivotnyi mir sushi. M., 1975. 222 s.]
- Чернов Ю.И. Структура животного населения Субарктики. М., 1978. 167 с. [Chernov Yu.I. Struktura zhivotnogo naseleniya Subarktiki. M., 1978. 167 s.]
- Чернов Ю.И. Экология и биогеография. Избранные труды. М., 2008. 580 с. [Chernov Yu.I. Ekologiya i biogeografiya. Izbrannye trudy. M., 2008. 580 s.]
- Штегман Б.К. Основы орнитографического деления Палеарктики // Фауна СССР. Птицы. Т. 1. Вып. 2. М.; Л. 1938. 157 с. [Shtegman B.K. Osnovy ornitograficheskogo deleniya Palearktiki // Fauna SSSR. Ptitsy. T. 1. Vyp. 2. M.; L. 1938. 157 s.]

Поступила в редакцию / Received 05.02.2015
Принята к публикации / Accepted 09.11.2015

BIRDS FAUNA AND POPULATION OF NORTH-EASTERN YAKUTIA MOUNTAINS

A.A. Romanov¹, E.V. Melikhova²

We examined mountain avifauna of north-eastern Yakutia: Chersky, Suntar-Khayata and Sette-Daban Ranges, and Elga Upland. We specified distribution ranges of 16 birds species. There are 93 breeding birds species in the region. Maximum species diversity is observed on the Chersky Range ($n = 71$). In the forest belt of north-eastern Yakutia mountains nest 63-64 species (89–97%), in the subalpine belt – 13–33 species (20–47%), in the alpine belt – 8–15 species (12–21%). From north to south number of species inhabited wide range of altitudes (two or more altitudinal belts) is decreasing. Avifauna similarity of different mountain ranges within forest belt is 69% (53%), within subalpine belt is 26% (15%), and within alpine belt is 52% (35%). In north-eastern Yakutia birds population density of the forest belt is 521–526 ind./km², subalpine belt is 58–100 ind./km², and alpine belt is 81–178 ind./km².

Key words: avifauna, population, range, distribution, species diversity, north-eastern Yakutia mountains, altitudinal belt.

Acknowledgement. The research was performed with the support of the Russian Science Foundation (project № 14-50-00029).

¹Romanov Aleksey Anatolyevich – Lomonosov Moscow State University, faculty of geography, department of biogeography, professor, doctor of biological sciences (putorana05@mail.ru); ²Melikhova Evgeniya Vladimirovna – Lomonosov Moscow State University, faculty of geography, department of biogeography, post-graduate student (max-kun@yandex.ru).

УДК 636.3:56

ДОМАШНИЕ ЖИВОТНЫЕ АРМЕНИИ В ЭПОХУ ПОЗДНЕЙ БРОНЗЫ И СРЕДНЕВЕКОВЬЯ (МЕЛКИЙ РОГАТЫЙ СКОТ – *OVIS ARIES*, *CAPRA HIRCUS*)

Н.У. Манасерян¹

Изучены многочисленные костные остатки овец и коз, найденные в культурном слое памятников от неолита до средневековья. Сохранность материала плохая, что обусловлено разрушением костей при использовании мяса животных в пищу. Значительный процент костей происходит от молодых особей, остатки которых сохраняются гораздо хуже, чем взрослых. Костные стержни рогов овец из раскопок энеолитических памятников принадлежат самцам и самкам. Костные стержни рогов самок с закругленными концами с хорошо выраженными в отдельных случаях бороздами по всей длине стержня. Обхват их у основания составляет от 60 до 97 мм, заметно превышая обхват стержня рога самок муфлона. Высота в холке овец из памятников эпохи бронзы колеблется в пределах 67–72 см. Высота в холке овец аборигенной армянской породы *Мазех* составляет 61–74 см, поэтому можно полагать, что овцы из памятников имели идентичный с современными животными физический облик. Достоверно определенных остатков диких коз в исследованных материалах не было обнаружено. Фрагменты стержней рогов козлов с заостренным передним ребром и характерным для домашних форм положительным скручиванием имеют обхват стержня у основания, идентичный обхвату стержня рогов *безоарового козла*. Высота в холке домашних коз (52–55 см) соответствует таковой *безоаровых козлов*, обитающих на территории Армении.

Ключевые слова: Армения, археологические памятники, кости овец и коз.

Костные остатки овец и коз в материалах из раскопок памятников древней Армении довольно многочисленны и образуют основную массу костных остатков в культурном слое всех памятников, начиная от неолита до средневековья включительно. Сохранность материала плохая, что обусловлено разрушением костей в результате использования мяса животных в пищу. Многие экземпляры лишены эпифизов, т.е. принадлежат молодым животным, в частности, это относится к плечевым, берцовым и бедренным костям, у которых эпифизы срастаются с диафизами сравнительно поздно. Более половины челюстей лишены последнего моляра и имеют еще молочные премоляры (резцы обычно не сохраняются). Поскольку постоянная зубная система формируется у овец и коз примерно в полугодовалом возрасте, становится очевидным, что значительная часть костных остатков принадлежит молодым особям. Экземпляры с сильно стертymi коронками коренных зубов, т.е. происходящие от старых особей, очень редки. Следовательно, плохая сохранность материала об-

условлена не только искусственным разрушением костей, но и молодым возрастом использовавшихся в пищу животных.

Материал и методы

В настоящей работе изучали костные остатки животных из раскопок разновременных археологических памятников, собранные при непосредственном участии автора, а также переданные археологами для определения видового состава.

Сбор и определение костного материала проводили по общепринятым в археозоологии методикам. Данные измерений серийного материала обрабатывались методом вариационной статистики.

Результаты и обсуждение

Различение и точное определение найденных в материалах из раскопок костей овец и коз, особенно когда приходится иметь дело с сильно разрушенными костями, представляет нередко трудную задачу (Цалкин, 1970). Черепа овец и коз

¹Манасерян Нина Усиковна – вед. науч. сотр. Института зоологии Научного центра зоологии и гидроэкологии Национальной Академии наук Республики Армения, докт. биол. наук (ninna_man@yahoo.com).

различаются без существенных затруднений – по строению и консистенции костных стержней рогов, по форме поверхности слезных костей и по форме венечного и лямбдовидного швов. Однако в остатках из раскопок целые черепа представляют исключительную редкость, а количество обломков, позволяющих использовать их для определения, обычно тоже невелико. Что касается численно преобладающих фрагментов нижних челюстей и выпавших из альвеол отдельных коренных зубов, то они до рода не определимы. К числу встречающихся в остатках из раскопок костей скелета, поддающихся определению, принадлежат дистальные части плечевых костей, проксимальные и дистальные части лучевых и бедренных костей, а также метаподии. Целые длинные трубчатые кости конечностей в остатках из раскопок тоже редки, поэтому обычно приходится иметь дело только с их обломками, определять которые, естественно, гораздо сложнее, чем целую кость. Кроме того, надо иметь в виду, что дифференциальные особенности, хорошо выраженные у диких овец и коз, сильно сглажены у домашних особей и тем более, молодых. Что же касается попыток обнаружить связанные с domestикацией структурные изменения на отдельных фрагментах, то они тоже не увенчались успехом (Манасерян, 1986). Одним из наиболее общих и характерных изменений, связанных с domestикацией, является уменьшение общих размеров тела и, естественно, уменьшение размеров костей скелета. Таким образом, если кости овец

и коз, встречающиеся при раскопках, уступают по размерам одноименным костям диких особей, можно считать, что они принадлежат домашним животным. Для проведения анализа необходимо иметь достаточно подробные данные о размерах костей посткраниального скелета у тех диких овец и коз, распространенных в горах Армении, костные остатки которых могут встречаться в культурном слое древних памятников. С этой целью были измерены скелеты армянских муфлонов и безоаровых козлов, принадлежащие взрослым самцам и самкам (табл. 1).

Как видно из результатов измерений, размеры плечевых, лучевых и бедренных костей у обоих видов довольно близки. Резко различаются по своей длине метаподии, которые у безоаровых козлов гораздо короче, чем у муфлонов. На основании данных табл. 1 все кости овец и коз, которые встречаются в культурном слое древних поселений и имеют меньшие размеры, будут рассматриваться как принадлежащие домашним особям.

После этих предварительных замечаний обратимся непосредственно к рассмотрению материалов из раскопок памятников эпох неолита, энеолита, бронзы, раннего железа и средневековья.

В исследуемом материале отсутствуют хорошо сохранившиеся черепа коз. Относительно многочисленны костные стержни рогов (иногда с прилегающими частями лобных костей). Костные стержни рогов самцов из поселения Мохраблур (середина IV тысячелетия до н.э.) имеют длину по

Таблица 1

Размеры некоторых костей конечностей у диких овец и коз, мм

Признак	Безоаровые козлы			Муфлоны		
	<i>n</i>	Lim	<i>M</i>	<i>n</i>	Lim	<i>M</i>
Длина плечевой кости	6	156–205	176,6	14	158–200	175,4
Ширина нижнего суставного блока	7	28–38	33,8	15	30–37	33,4
Ширина диафиза	7	14–22	16,8	15	14–19	16,7
Длина лучевой кости	3	158–185	171,6	12	155–204	178,1
Ширина диафиза	4	28–38	33,0	15	30–38	34,4
Ширина верхнего конца лучевой кости	4	16–25	19,7	15	16–24	19,6
Длина бедренной кости	6	178–234	202,5	14	179–240	212,6
Ширина диафиза	6	15–22	18,5	15	16–21	18,4
Длина пястной кости	4	123–131	127,2	20	145–170	156,0
Длина плюсневой кости	9	120–141	131,5	15	158–190	175,1

Обозначения. *n* – количество экземпляров; Lim – предел колебаний; *M* – среднее арифметическое.

переднему краю 145–186 мм, а костные стержни рогов самцов из памятников III тысячелетия до н.э. (Гарни, Ноемберян, Ширакаван и Аревик) имеют длину стержня более 100 мм. Обычны стержни длиной 140–160 мм. К сожалению, большая часть стержней рогов сильно повреждена в терминальной части, поэтому далеко не всегда удавалось установить их полную длину. Максимальная длина по переднему ребру, которую мы могли установить на имевшемся в нашем распоряжении материале, составляет 295 мм (памятник Ширакаван).

Обхват стержней у основания достигает 165 мм у упоминавшегося экземпляра из Ширакавана; у остальных измеренных стержней он колеблется от 110 до 159 мм. В поперечном разрезе стержни имеют линзовидную форму. Острое переднее ребро, как правило, хорошо выражено, заднее ребро – округленное. В большинстве случаев наблюдается положительное скручивание, характерное для домашних форм.

Отмеченные структурные признаки стержней рогов козлов из раскопок (форма поперечного сечения стержней, положительное направление скручивания), величина костного стержня у основания, находящаяся в пределах вариации данного показателя у современных безоаровых козлов, позволяют с уверенностью утверждать, что рассматриваемые стержни рогов принадлежат крупным особям домашних коз.

Исключение составляет фрагмент лобной части черепа с обломанными на концах ровными саблевидными стержнями рога, имеющими в обхвате у основания 195 мм и длину по переднему ребру свыше 320 мм (памятник Цамакаберд). Следует отметить, что у самцов современных безоаровых козлов длина костного стержня рога варьирует в пределах 145–565 мм, а обхват составляет 100–205 мм (Манасерян, 1989). Стержни рогов самок более многочисленны и однотипны. Длина их по переднему ребру достигает 165 мм (памятник Айгеван), а обхват у основания не превышает 95 мм. Обычны стержни длиной 130–140 мм с обхватом в основании 70–80 мм. Обе величины варьируют в пределах колебаний этих показателей самок безоаровых козлов (длина стержня 67–140 мм, обхват 61–130 мм). Поперечный разрез у основания имеет овальную форму, хорошо выражено острое (не только переднее, но и заднее) ребро и серповидный загиб стержней. Все сказанное в равной степени относится ко всем исследованным костным стержням из раскопок вне зависимости от времени и локализации памятника; обнаруживается тот же структурный тип и близкие размеры. Так, величина

на обхвата стержня рога в основании у самок из памятников Шенгавит, Кировакан, Севан, Айгеван и Ширакаван составляет соответственно 71–85, 73–84, 66–91, 75–92 и 56–88 мм.

Целые длинные трубчатые кости конечностей коз, как отмечалось выше, очень редки. Материал, относящийся к этим животным, ограничивается немногими экземплярами пястей и плюсен. Относительно хорошо сохранившихся пястных костей всего 8 (по 3 из памятников средней и поздней бронзы, 2 из памятников железного века). Их общая длина колеблется от 96 мм (памятник Лчашен и Енокаван) до 107 мм (памятник Мохраблур). Целых плюсневых костей еще меньше – по одному экземпляру из памятников Шенгавит, Лчашен, Енокаван и Аргиштихинили. Общая длина у них колеблется от 100 мм (памятник Енокаван) до 118 мм (памятник Аргиштихинили). Судя по длине сохранившихся метаподий, древние козы были мелкими. Высота в холке этих коз, определенная на основании коэффициентов, могла составлять в среднем от 50 до 52 см.

Анализ приведенных выше данных, несмотря на незначительное количество костных остатков (большинство изученных признаков характеризуется лишь одиночными измерениями), позволяет заключить, что физический облик домашних коз не претерпевал на протяжении ряда тысячелетий особо существенных изменений. Размеры посткраниального скелета домашних коз бронзового века почти не отличаются от энеолитических, а те, в свою очередь, от средневековых и современных, что проявляется как в границах изменчивости признака, так и в величине их средних значений.

Обращают на себя внимание стержни рогов, достигающие в своих высших пределах величин, наблюдающихся у безоаровых козлов. Это позволяет предположить, что домашние козы из раскопок произошли от безоаровых козлов, распространенных в горах Армении, и положительное скручивание стержней рога – всего лишь доместикационное изменение формы рога *Capra aegagrus* Erx1., произошедшее в результате мутации.

Костные остатки овец зарегистрированы практически во всех памятниках и их намного больше, чем остатков коз. Определены все элементы скелета (как осевого, так и периферического). Довольно многочисленны различные кости черепа, обычные нижние челюсти, представленные как фрагментами, так и целыми экземплярами. Фрагменты мозгового отдела черепа обнаружены в поселениях, а целые черепа – в погребениях.

Выше были отмечены трудности исследования материалов из раскопок, где встречаются костные

остатки овец и коз. Кроме вышесказанного, возникает проблема различения диких животных, являвшихся объектами охоты, и домашних особей. Если у коз в строении костных стержней рогов довольно отчетливо проявляются доместикационные признаки, то у овец попытки обнаружить изменения, связанные с доместикацией, не имели успеха. Структура и размерные показатели стержней рогов как самцов, так и самок овец настолько сильно варьируют, что трудно уловить разницу между дикими и домашними формами.

Костные стержни рогов, за исключением материала из раскопок памятников Шенгавит, Мецамор, Мохраблур, Севан и Лчашен, представлены небольшими обломками (стержни рогов овец, состоящие из рыхлой и пористой ткани, вообще сохраняются значительно хуже, чем стержни рогов коз, и экземпляры, на которых можно определить общую длину, довольно редки). Так, максимальная длина по передней поверхности костного стержня рога у взрослых самцов из памятников древней и средней бронзы не превышает 225 мм, а обхват стержня у основания варьирует в пределах 149–192 мм. На основании того, что примерно такой же обхват (150–220 мм) и длину (225–435 мм) имеют стержни рогов диких баранов-муфлонов ($n = 29$), стержни рогов, имеющие сходные показатели, идентифицированы как принадлежащие диким баранам (Манасерян, 1988). Костные стержни рогов со слабо выраженным или вовсе отсутствующим наружным ребром, лобная и височная поверхности которых не дифференцированы, образуя общую выпуклость принадлежат, вероятно, к домашним формам (обхват стержня у основания в пределах от 95 до 146 мм, а длина стержня 120–178 мм).

Стержни рогов самок – довольно редкое явление в материалах из раскопок памятников Восточной Европы и Средней Азии. В горной системе Армении и поныне распространен дикий баран-муфлон, среди самок которого встречаются как комолые, так и рогатые особи. В костных остатках из поселений Хатунарх, Техут, Адаблур были обнаружены фрагменты черепа овец с маленькими округлыми рожками и хорошо выраженными бороздами по всей длине стержня. У них, как и у самок овец из более поздних поселений Шенгавит, Мецамор, Кировакан, Норабац и Ширикаван (середина IV – III тысячелетие до н.э.), обхват стержня в основании варьирует в пределах от 52 до 105 мм. У исследованных самок армянского муфлона ($n = 5$) обхват стержня рога у основания варьирует в пределах 62–75 мм. Имеющиеся краниологические данные по овцам из памятников

неолита–энеолита крайне скудны: мы располагаем всего лишь двумя фрагментами мозгового отдела (обломки лобных и теменных костей) из памятника Адаблур и тринадцатью из Гарни. Судя по размерам сохранившихся оснований костных стержней рогов, два фрагмента из Адаблур и шесть из Гарни принадлежат самкам.

Особый интерес представляют параметры мозговой части черепа (табл. 2), которые не обнаруживают достоверной разницы при сравнении с современными домашними и дикими овцами.

Краниологический материал из остальных исследованных памятников представлен небольшими фрагментами лобно–теменного отдела, мало пригодными для измерений. Исключение составляют черепа овец из раскопок Лчашена и Айривана, полный краниометрический анализ которых был изложен в работах, опубликованных ранее (Манасерян, 1972, 1984). Отметим только, что раскопки последних лет добавили к исследованным черепам из погребений Лчашена еще 15 (7 комолых и 8 рогатых особей) относительно хорошей сохранности. Следует отметить, что черепа овец из погребений не имеют существенных повреждений, в основном, у них отсутствуют межчелюстные или носовые кости.

К сожалению, мало сохранилось неповрежденных длинных трубчатых костей конечностей взрослых животных. В совокупности по всем памятникам они представлены плечевыми, лучевыми, бедренными костями, а также метаподиями.

Длина плечевых костей (22 и 12 экз. из раскопок Лчашена и Лори Берда соответственно) составляет от 130 до 157 мм (минимальные и максимальные размеры встречаются в материалах из раскопок Лчашена и Лори Берда), в среднем 146,5 мм. Более крупные размеры (165 мм) отмечены только у одного экземпляра из раскопок Лори Берда.

Длина лучевых костей (1, 6 и 8 экз. из раскопок Мохраблур, Лчашена и Лори Берда) у большинства исследованных экземпляров изменяется от 136 мм (из раскопок Мохраблур) до 175 мм (из раскопок Лори Берда). Более крупные размеры встречаются в материалах из раскопок Лчашена, где одна кость имеет длину 190 мм, а две другие из раскопок Лори Берда – 179 и 207 мм.

Длина бедренных костей (41 и 3 экз. из раскопок Лчашена и Лори Берда) составляет от 162 до 187 мм, в среднем 173,2 мм.

К числу часто встречающихся в остатках из раскопок костей скелета, поддающихся определению, принадлежат метаподии. Принадлежащие овцам пять относительно хорошо сохранившихся пястных костей из памятников эпохи

Т а б л и ц а 2

Сравнительные параметры мозговой части черепа овец, мм

Промеры	Костные остатки из памятника Гарни <i>n</i> = 6	Муфлоны <i>n</i> = 14	Домашние <i>n</i> = 28
	Lim	Lim	Lim
Ширина черепа по яремным отросткам	61–69	61–70	58–78
Ширина черепа по височным ямкам	61–67	60–72	62–65
Длина basion–bregma	39–46	38–45	36–47
Ширина basion–opistion	19–21	18–23	15–23

Т а б л и ц а 3

Изменчивость общей длины пястных костей, мм

Памятник	Характеристика ряда				Коэффициент достоверности
	<i>n</i>	Lim	<i>M</i>	Памятники	
				Мохраблур/Лори Берд	3,69
Мохраблур	6	132–143	138,00	Мохраблур /Лчашен	6,09
Лори Берд	9	116–137	123,86	Мохраблур/Шамшадин	2,71
Лчашен	40	112–138	123,83	Лори Берд/Лчашен	0,49
Шамшадин	4	116–137	123,25	Лори Берд/Шамшадин	0,35
				Лчашен/Шамшадин	0,11

энеолит – древняя бронза имеют общую длину от 132 мм (Хатунарх) до 143 мм (Мохраблур). Несмотря на относительно крупные (разница статистически достоверна) по сравнению с пястными костями из памятников средней бронзы размеры, пясти из вышеуказанных раскопок заметно уступают по длине одноименным костям муфлонов, и есть все основания считать их принадлежащими домашним особям. Только две пястные кости из памятников Шенгавит и Аруч общей длиной 148 и 158 мм, возможно, принадлежали диким баранам-муфлонам.

Что касается пястных костей овец из памятников эпохи поздней бронзы и раннего железа, несмотря на сильное варьирование их общей длины от 112 до 138 мм (длина более 76% всех измеренных экземпляров находится в пределах 112–129 мм), нижние и верхние пределы изменчивости, а также их средние величины характеризуются примерно одинаковыми числами, и достоверные статистические различия не обнаружены (табл. 3).

За пределами нижней границы изменчивости, свойственной муфлонам, находятся размеры пястных костей из памятников Агавнатун (168 мм), Шенгавит (148 мм), Аруч (158, 172, 173, 174 мм), Лчашен (146 мм) и Лори Берд (162 мм, 173 мм). Относительная ширина диафиза составляет от 8,7

до 13,1%, в среднем 11,62%. Каких-либо существенных различий в относительной ширине диафиза пястей у овец из разновременных памятников обнаружено не было.

Общая длина плюсневых костей колеблется от 120 мм (из раскопок Лчашена) до 149 мм (из раскопок Шамшадина), в среднем 134,62 мм ± 0,92 (табл. 4). Относительная ширина диафиза составляет у них от 8,4 до 10,8% от общей длины (оба экземпляра из раскопок Лчашена), в среднем 9,5% (табл. 5).

За пределами нижней границы изменчивости, свойственной муфлонам, находятся плюсневые кости из памятников Хатунарх (153 мм), Аруч (170, 172, 173 мм), Мохраблур (177 мм), Лори Берд (162, 173, 178, 179, 192, 193 мм), Лчашен (156, 158 мм) Шамшадин (155 мм), Двин (179 мм) и Арташат (165, 166 мм).

В пределах имеющегося в нашем распоряжении материала в силу его неравнозначности довольно трудно установить какие-либо существенные различия между метаподиями овец из разных в хронологическом аспекте памятников. Как показывают приведенные ниже данные, пястные кости у овец из памятников эпохи средней бронзы, железного века и средневековья довольно сходны. Правда, средние значения ширины индексов диафиза у овец из памятников средней

Т а б л и ц а 4

Изменчивость общей длины плюсневых костей у овец

Вариационный ряд							Характеристика ряда		
Размер, мм	120–125	125–130	130–135	135–140	140–145	145–150	<i>n</i>	<i>M</i>	$\pm m$
<i>n</i>	8	8	21	12	11	6	66	134.62	0.92

Т а б л и ц а 5

Изменчивость ширины диафиза плюсневых костей (в процентном отношении к общей длине кости) у овец

Вариационный ряд							Характеристика ряда	
%	8,0–8,5	8,5–9,0	9,0–9,5	9,5–10,0	10,0–10,5	10,5–11,0	<i>n</i>	<i>M</i> , %
<i>n</i>	5	3	13	7	9	8	45	9,5

Т а б л и ц а 6

Сравнительная таблица промеров пястей и плюсен у овец из памятников эпохи средней бронзы, железного века и средневековья, мм

Промеры	Lim (<i>M</i>)			
	эпоха ранней бронзы	эпоха средней бронзы	железный век	античность–средневековье
Длина пясти	132–143 (138,00)	112–138 (123,83)	116–137 (123,86)	113–135 (123,25)
Индекс ширины диафиза пясти	–	9,4–13,1 (11,67)	8,7–10,9 (10,00)	11,2
Длина плюсны	122–148 (137,83)	120–146 (133,24)	137–145 140,60	–
Индекс ширины диафиза плюсны	9,0	8,4–10,8 (9,5)	8,6–9,6 (9,0)	–

бронзы немного выше, но при широкой изменчивости рассматриваемого признака и ограниченности сравниваемого материала этим различиям вряд ли можно придавать серьезное значение (табл. 6).

Более существенные различия были обнаружены при сравнении метаподий овец из раскопок памятников эпохи ранней бронзы и железного века. Различия в обоих случаях вполне достоверны, и коэффициент достоверности для длины пястных костей составляет соответственно 6,09 и 3,69.

Несколько иную картину дает сравнение изменчивости плюсневых костей. В этом случае мы также имеем возможность констатировать вполне реальные различия между овцами из памятников средней бронзы и железного века (коэффициент достоверности равен 3,48), в то время как достоверных отличий между овцами из памятников эпохи ранней и средней бронзы и железного века не установлено.

Для восстановления физического облика домашних животных древности существенный интерес представляет выяснение их роста. Вычисляя рост в холке овец из памятников древней Армении, мы получаем весьма показательные данные. Резко выделяются на общем фоне овцы из археологических памятников эпохи ранней и средней бронзы. Насколько позволяет судить материал (22 экз. метаподий), более 50% особей из этих памятников отличались крупными размерами, не уступающими в этом отношении диким (табл. 7).

Высота в холке, определенная на основании длины метаподий у экземпляров, достоверно принадлежащих домашним овцам, могла составлять примерно от 62 до 70 см, в среднем $66,93 \pm 0,59$ см. Среди них не было животных ростом менее 62 см, но были особи, рост которых достигал 77 см.

К сожалению, в настоящее время четко определить принадлежность метаподий дикой или до-

Т а б л и ц а 7

Высота в холке у овец, см

Памятник	Вариационный ряд							
	54–56	56–58	58–60	60–62	62–64	64–66	66–68	68–70
Эпоха ранней бронзы					1	1	7	5
Эпоха средней бронзы	3	12	7	30	8	9	10	3
Поздняя бронза – железный век	1	4	3	4	10	4	4	1
Античность – средневековье	–	1	1	–	2	1	–	1

Т а б л и ц а 8

Изменчивость роста в холке у овец, см

Памятники	Характеристика ряда				
	<i>n</i>	Lim	<i>M</i>	$\pm m$	σ
Эпоха ранней бронзы	14	62–70	66,93	0,59	2,20
Эпоха бронзы, железа					
Лчашен	82	55–68	61,48	0,39	3,54
Лори Берд	8	56–68	63,13	1,49	4,22
Севан	14	57–66	61,93	0,65	2,43
Шамшадин	5	55–69	61,80	2,63	5,89
Средневековье	4	59–65	62,75	1,31	2,63

машней форме животных вряд ли возможно, поскольку остеологические особенности домашних овец древности и современных пород, известны мало. Отсутствует исходный материал для сравнения с субфоссильными овцами, в частности, нет данных о размерах и строении метаподий домашних овец пород *Мазех* и *Балбас*, некогда широко распространенных в Армении. Относительно крупные метаподии скорее всего принадлежат диким баранам – объектам охоты, кости которых могут встречаться в материалах из раскопок памятников, расположенных в горных и предгорных районах республики. Одним словом, дифференциация овец на диких и домашних при современном состоянии научных знаний скорее всего нереальна, а делать выводы на единичных экземплярах при достаточно высокой изменчивости метаподий вряд ли правильно.

Более изменчивы по росту (табл. 8.) были овцы, разводившиеся в эпоху поздней бронзы и железа. По 109 определениям высота в холке у них могла варьировать в пределах 55–69 см. Более 90% вариантов сосредоточены в пределах

57–68 см. Среднее арифметическое значение равно $61,67 \pm 0,34$ см. Статистическая достоверность различий по росту между домашними овцами из памятников ранней и средней бронзы не вызывает сомнений (коэффициент достоверности составляет 7,7), хотя и в данном случае имеются очень крупные метаподии, скорее всего принадлежащие диким баранам.

Среди метаподий овец из памятников античности и средневековья также встречаются мелкие и крупные экземпляры. Высота в холке сравнительно мелких, скорее всего домашних, особей варьирует от 59 до 65 см при среднем арифметическом $62,75 \pm 1,31$ см. Характерно, что среди последних совершенно не попадаются овцы высотой в холке менее 58 см, и каких-либо различий при сравнении с таковыми из более ранних памятников как в строении метаподий, так и в росте овец в пределах исследованного материала не установлено (коэффициент достоверности составляет 0,80).

При подведении итогов морфометрического исследования костных остатков овец, не выходя за пределы объективных данных, мы должны огра-

ничиться констатацией факта, что в период от энеолита и до средневековья, т.е. примерно за 5 тыс. лет овцы не обнаруживают отчетливо выраженных изменений в размерах тела.

Итак, изучение костных остатков животных из раскопок позволило установить, что козы и овцы

принадлежат к числу древнейших сельскохозяйственных животных, их уже разводили жители неолитических поселений. С этого времени овцы и козы распространены в Армении повсеместно и играют весьма важную роль в хозяйственной жизни местного населения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Манасерян Н.У.* Материалы к изучению мелкого рогатого скота в хозяйстве древних племен населявших территорию Армении с VI по II тысячелетие до н.э. // Биол. журн. Армении. 1972. № 10. С. 82–85 [*Manaseryan N.H.* Materiali k izucheniu melkogo rogatogo skota v khoziaistve drevnikh plemen naseliavshikh territoriu Armenii s VI po II tis. do novoi e. // *Biologicheski jurnal Armenii.* 1972. № 10. S. 82–85].
- Манасерян Н.У.* Мелкий рогатый скот эпохи бронзы в Армении // Биол. журн. Армении. 1984. № 11. С. 966–975 [*Manaseryan N.H.* Melki rogati skot epokhi Bronzi v Armenii // *Biologicheski jurnal Armenii.* 1984. № 11. S. 966–975].
- Манасерян Н.У.* Распространение и хозяйственное использование диких и домашних представителей родов *Capra* и *Ovis*. // Зоосборник. 1986. Т. XX. С. 80–97 [*Manaseryan N.H.* Rasprostranenie i khoziaistvennoe ispolzovanie dikikh i domashnix predstavitelei rodov *Capra* i *Ovis* // *Zoosbornik.* 1986. T. XX. S. 80–97].
- Манасерян Н.У.* Морфологическая характеристика черепа армянского муфлона // Биол. журн. Армении. 1988. Т. 41. № 8. С. 668–675 [*Manaseryan N.H.* Morfolo-gicheskaia kharakteristika cherepa armenijskogo muflona // *Biologicheski jurnal Armenii.* 1988. T. 41. № 8. S. 668–675].
- Манасерян Н.У.* Морфологическая характеристика кавказского безоарового козла // Биол. журн. Армении. 1989. Т. 42. № 8. С. 727–733 [*Manaseryan N.H.* Morfolo-gicheskaia kharakteristika kavkazskogo bezoarovogo kozla // *Biologicheski jurnal Armenii.* 1989. T. 42. № 8. S. 727–733].
- Цалкин В.И.* Древнейшие домашние животные Восточной Европы // Материалы и исследования по археологии СССР. 1970. Т. 161. С. 278–280 [*Calkin V.I.* Drevneishie domashnie jivotnie Vostochnoi Evropi. Materiali i issledovania po arkhologii SSSR. 1970. T. 161. S. 278–280].

Поступила в редакцию / Received 05.02.2015
Принята к публикации / Accepted 09.11.2015

DOMESTIC ANIMALS OF ARMENIA DURING THE LATE BRONZE AND MIDDLE AGE (SMALL HORNED CATTLE – *OVIS ARIES*, *CAPRA HIRCUS*)

*N.H. Manaseryan*¹

Bones of sheep and goats are numerous among the studied materials. Bone preservation is poor because of already decomposed remains as a result of animals being used as food. A significant percentage of bones belong to the young species the remains of which are preserved even more poorly compared with the ones of adults. Horn core fragments of sheep from Eneolithic sites belong to both males and females. Female horn cores have curved endings and, in some cases, show well expressed fissures along the whole length of the axis. Horn core basal circumference is in the range of 60–97 mm, which is distinctly bigger compared with the horn core basal circumference of female moufflons. Withers height of sheep from the Bronze Age sites is in the range of 67–72 cm. Modern sheep *Mazekh* domesticated from the native Armenian sheep species have withers height of 61–74 cm. Hence, we can assume that the sheep from the archaeological sites have similar physical appearance close to their modern relatives. There is no verified data for wild goat remains in the studied samples. The fragments of horn cores belonging to goats with sharpened frontal edge and positive curling (characteristic of domestic forms) is identical to the ones of modern wild *Bezoar goats*. The horn core basal circumference does not differ from the modern wild goats either. The withers height of domesticated goats is 52–50cm which correspond to the withers height of modern *Bezoar goats*.

Key words: Armenia, archaeological sites, bones of sheep and goats.

¹Nina H. Manaseryan, Institute of Zoology, Scientific Center of Zoology and Hydroecology, National Academy of Armenia (ninna_man@yahoo.com).

УДК 595.728: 591.582.2

ВИБРО-АКУСТИЧЕСКАЯ СИГНАЛИЗАЦИЯ СВЕРЧКА *MELOIMORPHA JAPONICA JAPONICA* (НААН, 1842) (ORTHOPTERA, GRYLLIDAE)

А.А. Бенедиктов¹, А.П. Михайленко²

Впервые зарегистрированы и описаны звуковые призывные и смешанные вибро-акустические сигналы ухаживания самца японского сверчка *Meloimorpha japonica japonica* (Наан, 1842) из культуры Дюссельдорфского аквариума. Приведены осциллограммы.

Ключевые слова: Orthoptera, Gryllidae, *Meloimorpha*, стридуляция, тремуляция.

Долгое время основными объектами биоакустики насекомых были виды, издающие звуковые сигналы. Лишь в последние десятилетия стало очевидно, что представители большинства групп используют для коммуникации вибрационные сигналы, передающиеся не по воздуху, а через твердый субстрат (Drosopoulos, Claridge, 2006).

Вибрационные сигналы прямокрылых насекомых изучены пока недостаточно. Не так давно мы выяснили, что вибрационный канал связи у представителей некоторых надсемейств (Tetragoidea, Eumastacoidea) функционирует в качестве основного (Benediktov, 2009). В то же время даже у кузнечиковых (Tettigonioidea) и саранчовых (Acridoidea), обладающих хорошо развитой звуковой сигнализацией, пригодной для дальней связи, вибрационные сигналы используются наряду с акустическими для связи на близких расстояниях (Benediktov, 2014; Бенедиктов, Михайленко, 2014). В настоящей работе нами описана вибро-акустическая сигнализация одного из представителей надсемейства сверчковых (Grylloidea).

В составе рода *Meloimorpha* Walker, 1870 (Gryllidae, Sahooptistinae) известны 4 вида и 1 подвид сверчков, обитающих в Юго-Восточной и Восточной Азии (Gogochoy, 2003). Наиболее широкое распространение имеет номинативный подвид *M. japonica japonica* (Наан, 1842) (рис. 1). За свой громкий и характерный звуковой сигнал он получил тривиальное название сверчок-колокольчик (англ. – bell cricket). Это насекомое содержится в инсектариях разных стран, однако его сигнализация до сих пор не изучена.

В 2009 г. Инсектарием Московского зоопарка были получены особи *M. japonica japonica* из

лабораторной культуры Дюссельдорфского аквариума (Германия), часть из которых была любезно передана нам. Содержание в садках позволило впервые подробно изучить звуковые и вибрационные сигналы самцов этого вида.

Материалы и методы

Зарегистрированы и проанализированы сигналы трех самцов в разных ситуациях (одиночный самец, пара самцов, самец рядом с самкой). Запись проводили 2.X и 8.XI 2013 в затемненном садке. Кроме того, поставлено более 20 экспериментов в террариуме еще с пятью самцами и пятью самками для изучения поведения особей в группах во время ухаживания за самкой и конкурентных взаимоотношений. Использована разработанная методика (Benediktov, 2014; Бенедиктов, Михайленко, 2014) синхронной регистрации звуков и вибраций на два разных канала минидиск-рекордера Sony Hi-MD Walkman MZ-RH910 (20–20000 Гц). Звуковую составляющую регистрировали электретным



Рис. 1. Самец *Meloimorpha j. japonica* во время стридуляции. Фото: А. Бенедиктов

¹Бенедиктов Александр Александрович – мл. науч. сотр. кафедры энтомологии биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова (entomology@yandex.ru); ²Михайленко Андрей Петрович – вед. инженер по защите растений Ботанического сада МГУ (caelifera@yandex.ru).

конденсаторным микрофоном «Creative MC-1000» (100–16000 Гц), а вибросигналы – с помощью пьезокерамического адаптера «ГЗП-308» (50–12500 Гц), касавшегося сухих дубовых листьев – субстрата, на котором находились сверчки. При этом отчетливо регистрировались вибрации от движения насекомых, работы надкрылий во время стридуляции, а также тремюляционные движения самца. Температура во время записи составляла +24–+26°C. Обработку сигналов проводили на компьютере.

При описании осциллограмм использовали традиционную терминологию, предложенную Р.Д. Жантиевым (1981).

Результаты и обсуждение

Призывный сигнал. В самом начале эмиссии звукового сигнала одиночный самец издавал более 20 фраз длительностью 5–19 с из 3–17 дискретных коротких серий, состоящих из многочис-

ленных пульсов с периодом повторения 25–55 мс (рис. 2–6). Самые первые фразы не содержали в себе элементов частотной и амплитудной модуляции (рис. 5); паузы между ними составляли 8–15 с. Далее границы между дискретными сериями пропадали, и самец издавал продолжительные серии длительностью 9–18 с с амплитудной и частотной модуляцией, сохраняя прежние интервалы и период повторения пульсов (рис. 6). Во время стридуляции видимых тремюляционных движений телом не отмечено. Самец мог петь, не меняя своего местоположения, до нескольких десятков минут, после чего он перемещался на новое место, где вновь издавал продолжительные серии (как на рис. 7–13, но без тремюляции тела).

Поведение самцов при контакте друг с другом.

Специализированных звуковых сигналов агрессии у самцов мы не наблюдали, однако стычки между ними при тесном контакте иногда возникали. Во время таких стычек самцы отворачивались друг от

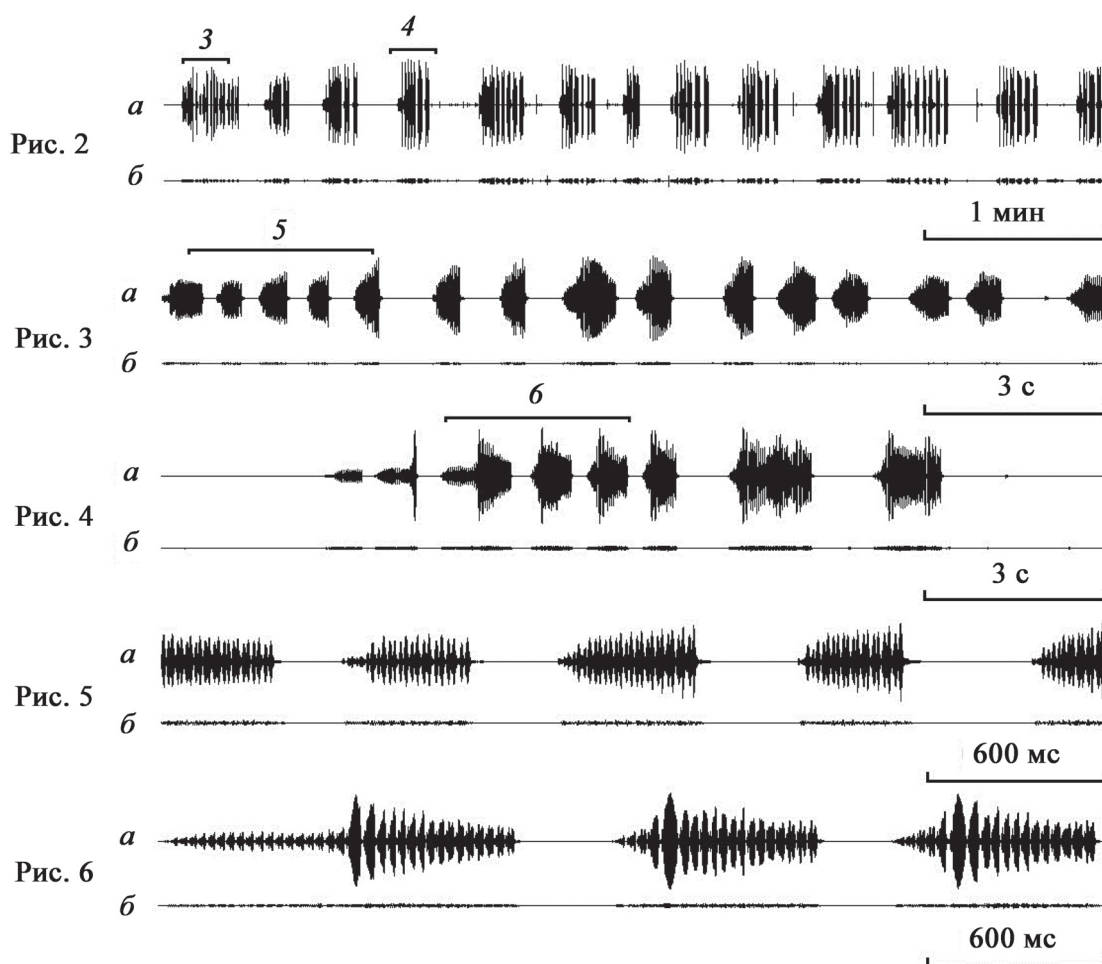


Рис. 2–6. Осциллограммы звукового (а) и вибрационного (б) сигналов одиночного самца сверчка *M. j. japonica* при разных скоростях развертки: 3, 5 – первые монотонные серии без частотной и амплитудной модуляции; 4, 6 – формирование сигнала с частотной и амплитудной модуляцией

друга и начинали драться задними конечностями. После такого поединка более слабый самец покидал территорию, а доминирующий начинал издавать звуковой сигнал, состоящий из серий без частотной модуляции и каких-либо заметных вибросигналов. Такой же частотно немодулированный сигнал продуцировал доминирующий самец, когда рядом с ним оказывался его побежденный конкурент (рис. 5).

Сигнал ухаживания. Когда на звуковой призыв самца приходила самка, самец синхронно со стридуляцией начинал издавать вибрационные элементы сигнала (рис. 7–10). Вибросигнал продуцировался за счет того, что самец приподнимался над субстратом, отводя тело немного назад с заметной тремулацией, после чего опускался и резко подавал его обратно вперед без касания им субстрата. В звуковой серии можно было выделить 6–11 высокоамплитудных и высокочастотных фаз с периодом повторения 0,9–1,4 с и частотой в диапазоне 4,3–4,5 кГц, между кото-

рыми следовало плавное понижение амплитуды и частоты до 4,1–4,2 кГц и нарастание их вновь (рис. 12, 13). Вибро-акустический сигнал продолжался, пока самка находилась возле самца, а также копулировала с ним. Этот же сигнал издавал одиночный самец в течение некоторого времени после ухода самки.

Сопоставление синхронно зарегистрированных звукового и вибрационного компонентов показало, что тремуляционные движения производились самцом только в момент низкоамплитудной и низкочастотной фазы звуковой серии, тогда как во время высокоамплитудной и высокочастотной фазы тремуляция не была отмечена (рис. 8–10). Во время одной низкоамплитудной фазы самец мог продуцировать до двух тремуляционных серий. Иногда в заключительных 1–2 низкоамплитудных фазах тремуляция могла отсутствовать, что особенно часто наблюдалось в сигналах самца в первые минуты после ухода от него самки.

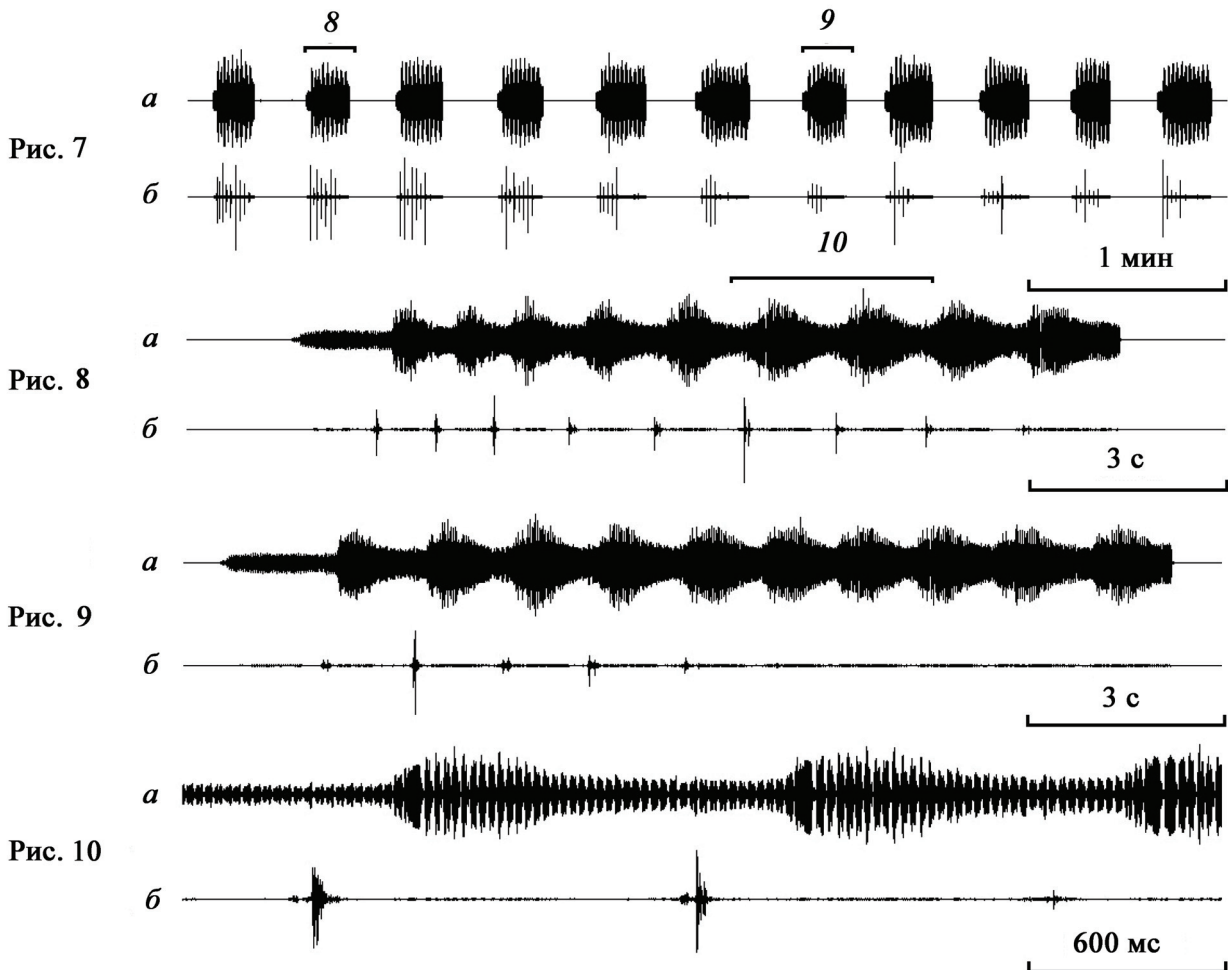


Рис. 7–10. Осциллограммы звукового (а) и вибрационного (б) сигналов ухаживания самца сверчка *M. j. japonica* на разных скоростях развертки

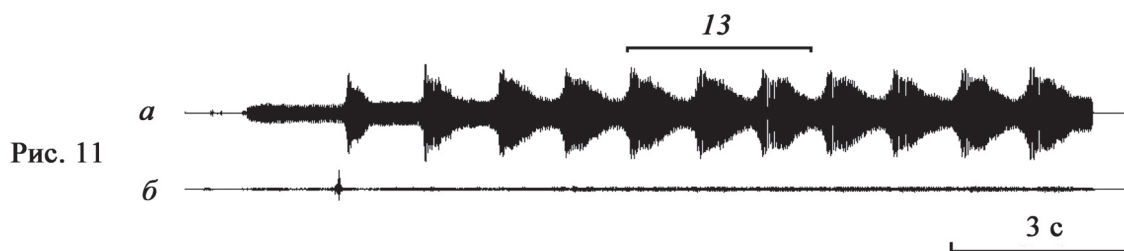


Рис. 11

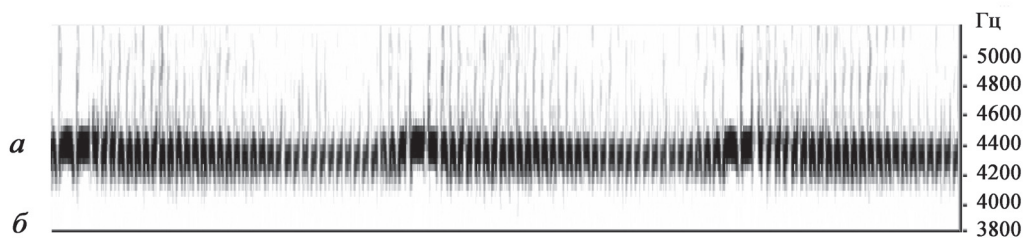


Рис. 12

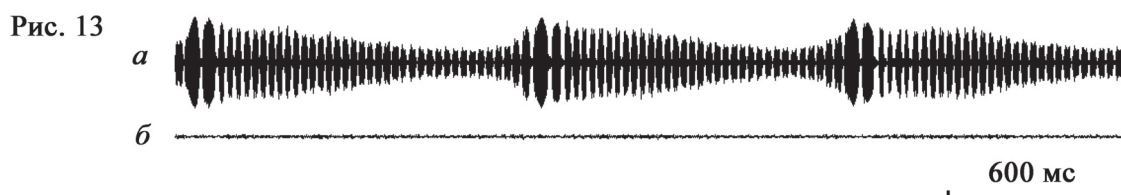


Рис. 13

Рис. 11–13. Осциллограммы (11, 13) и сонограмма (12) звукового (а) и вибрационного (б) сигналов самца сверчка *M. j. japonica* спустя 20 мин после ухода от него самки на разных скоростях развертки

После того как самка окончательно уходила, самец некоторое время (до получаса) продолжал издавать вибро-акустический сигнал, как во время ухаживания, после чего перемещался на новое место, не меняя характер сигнала. Однако со временем вибрационная часть постепенно исчезала, оставаясь только в самом начале сигнала (рис. 11). Спустя некоторое время самец переходил только к звуковому сигналу.

Исследование поддержано грантом Российского научного фонда (проект № 14-50-00029).

Вибрационная реплика стридуляции во всех случаях регистрировалась четко в виде низкоамплитудного сигнала.

Мы сердечно признательны М.В. Березину (Инсектарий Московского зоопарка) и О.С. Корсуновской (кафедра энтомологии МГУ) за предоставление сверчков для исследования, а также Д.Ю. Тишечкину (кафедра энтомологии МГУ) за ценные замечания по тексту статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Бенедиктов А.А., Михайленко А.П. Звуковая и вибрационная сигнализация самцов саранчового *Chorthippus macrocerus purpuratus* (Vorontsovsky, 1928) (Orthoptera, Acrididae, Gomphocerinae) из Московской области // Бюл. МОИП. отд. биол. 2014. Т. 119. Вып. 4. С. 30–36 [Benediktov A.A., Mikhailenko A.P., Zvukovaja i vibratsionnaja signalizatsija samtsov sарanчovogo *Chorthippus macrocerus purpuratus* (Vorontsovsky, 1928) (Orthoptera, Acrididae, Gomphocerinae) iz Moskovskoj oblasti // Bulletin MOIP. 2014. T. 119. Vyp. 4. S. 30–36].
- Жантиев Р.Д. Биоакустика насекомых М., 1981. 256 с. [Zhantiev R.D., 1981. Bioakustika nasekomykh. M., 256 pp.].
- Benediktov A.A. Vibration communication in Orthopteroide insects (Orthoptera) from suborder Caelifera // Mos. Univ. Biol. Sci. Bull. 2009. Vol. 64. N 3. P. 126–128.
- Benediktov A.A. Vibro-acoustical signals of the meadow katydids from the subfamily Conocephalinae (Orthoptera, Tettigoniidae) in the European part of Russia // Mos. Univ. Biol. Sci. Bull. 2014. Vol. 69. N 4. P. 180–183.
- Drosopoulos S., Claridge M.F. (Eds.). Insect sounds and communication. Physiology, behaviour, ecology and evolution // Boca Raton, L.; N.Y., 2006. 532 pp.
- Gorochov A.V. New and little-known Cachoiplistinae and Phaloriinae (Orthoptera: Gryllidae) // Zoosystematica Rossica. 2003. Vol. 12. N 1. P. 79–92.

**VIBRO-ACOUSTICAL SIGNALIZATION OF THE JAPAN
BELL-CRICKET *MELOIMORPHA JAPONICA JAPONICA* (HAAN, 1842)
(ORTHOPTERA, GRYLLIDAE)**

A.A. Benediktov, A.P. Mikhailenko

Calling and courtship vibro-acoustical mixed signals of the male Japan bell-cricket *Meloimorpha japonica japonica* (Haan, 1842) from culture Dusseldorf Aquarium are described at the first time. Oscillogramms are presented.

Key words: Orthoptera, Gryllidae, *Meloimorpha*, stridulation, tremulation.

Acknowledgement. The research was supported by the Russian Science Foundation (project № 14-50-00029).

¹Benediktov Aleksandr Aleksandrovich, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, department of Entomology (entomology@yandex.ru); ²Mikhailenko Andrei Petrovich, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, the Botanical Garden (caelifera@yandex.ru).

УДК 595.4: 598.13

**ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ КЛЕЩЕЙ *HYALOMMA*
AEGYPTIUM (IXODIDAE), ПАРАЗИТИРУЮЩИХ
НА СРЕДИЗЕМНОМОРСКОЙ ЧЕРЕПАХЕ *TESTUDO*
GRAECA NIKOLSKII НА ПОЛУОСТРОВЕ АБРАУ
(СЕВЕРО-ЗАПАДНЫЙ КАВКАЗ)**

О.А. Леонтьева¹, Е.А. Сычевский², Г.В. Колонин³

Распространение клеща *Hyalomma aegyptium* на Кавказе совпадает с ареалом его основного хозяина средиземноморской черепахи *Testudo graeca*. На полуострове Абрау (Северо-Западный Кавказ) за период исследований (1995–2014 гг.) *H. aegyptium* был обнаружен только на черепахе *T. g. nikolskii*. На ежах, домашних собаках, кошках и человеке вид не был отмечен. На черепахах были обнаружены все стадии развития этого треххозяинного эктопаразита. У *H. aegyptium*, как и у его хозяина, выражена сезонная активность. В течение всего периода активности черепах на них отмечали взрослых клещей (имаго). На зимовку прокормители уходили без эктопаразитов. Интенсивность пораженности половозрелыми клещами максимальна в начале сезона активности черепах (май–июнь) и постепенно снижается осенью. Личинки и нимфы появляются на черепахах в начале июня. За 20 лет работ наблюдались два пика численности клещей (в 1999 и 2010 гг.). Таким образом, можно говорить об их 11-летнем цикле активности. Соотношение полов и численность *H. aegyptium* на черепахе изменяются в течение сезона. Взрослые клещи в основном паразитируют на взрослых черепахах (крупнее 15 см). При этом пораженность клещами с возрастом практически не меняется. У самок она немного более выражена, чем у самцов. У молодых особей (мельче 15 см) пораженность клещами резко сокращается вплоть до полного ее отсутствия у черепахат (до 8 см).

Ключевые слова: *Testudo graeca nikolskii*, клещ *Hyalomma aegyptium*, эктопаразит, Северо-Западный Кавказ.

Род *Hyalomma* – группа клещей, приспособленных к обитанию в жарких и сухих, открытых ландшафтах (Колонин, 1983). Это самые массовые представители иксодовых клещей в аридных ландшафтах Азии и Северной Африки (Колонин, Леонтьева, 2001). Ареал *Hyalomma aegyptium* (L., 1758) как специфичного паразита сухопутных черепах зависит от распространения его главного хозяина рода *Testudo* (Колонин, 1983). Он занимает северо-восточную Африку, юг Восточной Европы, Малую и Центральную Азию. Этот клещ известен с Черноморского побережья (Краснодарский край), из Восточной Грузии, Армении, Азербайджана, Дагестана, Казахстана, Туркменистана, Киргизии, Узбекистана и Таджикистана (Колонин, 1983). Все стадии метаморфоза клеща проходят преимущественно на черепахах рода *Testudo*. В то же время наблюдаются некоторые несовпадения между ареалами хозяина и паразита. Например, в Западной

Европе (Испания, Франция, Греция, северная Италия и о. Сицилия), где обитает черепаха *T. graeca*, клещ *H. aegyptium* не был обнаружен (Колонин, 1983; наши данные). Его не нашли также в песчаных пустынях Туркменистана на черепахе *Testudo horsfieldii* (Бердыев и др., 1974; Куклина, 1976; Бердыев, 1980).

Развитие клещей протекает по треххозяинному циклу. Каждая стадия (имаго, личинка и нимфа) развивается на своем хозяине. Взрослые клещи встречались на черепахах в Таджикистане с апреля по июль (максимум в середине июня) (Лотоцкий, 1945), в Киргизии – с апреля по сентябрь (Гребенюк, 1966), в Узбекистане по одним источникам – с апреля по май (Берданская, 1959), а по другим – с апреля по сентябрь (Куклина, 1976), в Туркменистане – в марте–мае (Бердыев, 1980), в Грузии – с апреля до сентября (Джапаридзе, 1960).

¹Леонтьева Ольга Александровна – ст. науч. сотр. кафедры биогеографии географического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, канд. биол. наук, доцент (leontolga@mail.ru); ²Сычевский Евгений Александрович – ассистент отдела маркетинга ООО «Адамед Раша» (jack9206@mail.ru); ³Колонин Геннадий Владимирович – сотр. Федеральной службы по надзору в сфере природопользования, канд. биол. наук (kolonin@rpn.gov.ru).

Изредка взрослых клещей этого вида встречали на ежах и других млекопитающих, а преимагинальные стадии были обнаружены также на мелких рептилиях, млекопитающих и птицах. В Киргизии (Гребенюк, 1966), Таджикистане (Лотоцкий, 1945) и Грузии (Джапаридзе, 1960) этот клещ обнаружен только на черепахах.

Первые результаты исследований населения клеща *H. aegyptium*, паразитирующего на средиземноморской черепахе Никольского *Testudo graeca nikolskii* Chkhikvadze et Tuniyev, 1986, на полуострове Абрау Черноморского побережья Западного Кавказа (Краснодарский край) были опубликованы еще в конце прошлого – начале этого века (Robbins et. al., 1998; Leontyeva, Kolonin, 2002). В настоящей работе прослежена динамика численности клещей за весь период наблюдений (1995–2014).

Характеристика района исследований

Исследования проводились на северо-западе и в центральной части п-ва Абрау, в настоящее время относящейся к территории заповедника Утриш (рис. 1). Рельеф полуострова представляет собой низкогорье (максимальные высоты 500–700 м над ур. моря), образованное отрогами Главного Кавказского хребта, протянувшимися с северо-запада на юго-восток. Склоны отрогов изрезаны балками и ущельями с постоянными и временными водотоками, впадающими в Черное море. Средняя крутизна склонов составляет 25–35°. Климат территории умеренно теплый субсредиземноморского типа с сухим, жарким летом и мягкой влажной зимой без устойчивого снежного покрова. Наибольшее

количество осадков выпадает с ноября по март, а наименьшее – в мае и августе (Справочник..., 1967). Годовое количество осадков составляет 643 мм. Температура в июле изменяется от 22,9 до 23,6°C, достигая абсолютных максимумов в 36 и 39°C. В августе часто повторяется суховеино-засушливая погода (при среднесуточной температуре воздуха выше 22°C и относительной влажности воздуха ниже 40%) – до 20% в месяц, реже наблюдается влажнотропическая погода (10%). Зимой погода неустойчива. В зимний период на расстоянии 2–2,5 км от береговой линии проявляется отепляющее воздействие Черного моря. Абсолютный минимум температур в Абрау-Дюрсо составляет –26°C, а максимум +40°C. Горы покрыты ксерофитными лесами средиземноморского типа. Северный макросклон Навагирского хребта занят широколиственными широколиственными и редкотравными лесами с грабом, дубом, липой, ясенем и кленами, а южный – приморскими можжевельново-пушистодубовыми и низкогорными пушистодубово-скальнодубовыми и скальнодубовыми с буком лесами. Черепаха Никольского (*T. g. nikolskii*) предпочитает жить в ксерофитных можжевельново-фисташковых редколесьях с грабинником и держидеревом, а также в мезофильных дубово-грабовых лесах (Летняя..., 2015).

Материал и методы

Работы проводились в весенне-летне-осенние периоды 1995–2014 гг. в районе пос. Малый Утриш, а также осенью 2014 г. в районе пос. Варваровка.



Рис. 1. Участки исследований на п-ве Абрау

Учет черепах осуществлялся методом маршрутных и площадочных учетов в разных типах ландшафтов, представленных на полуострове. У животных, пойманных во время учетов, измеряли длину карапакса, длину и ширину пластрона, а также определяли пол. На каждой черепахе подсчитывали количество взрослых особей клещей разных полов на передней и задней частях тела черепах, отмечали наличие личинок и нимф. Клещей помещали в 70%-й спирт для определения в лабораторных условиях их вида, пола и стадии развития. Полученные данные обрабатывали в программах Excel и R. Дополнительно для 2000, 2010 и 2012 гг. был введен коэффициент пораженности, отражающий плотность населения клещей на 1 см² пластрона. За время работ было обследовано 550 черепах и снято с них 5422 клеща (табл. 1).

Результаты

За 20 лет исследований (1995–2014 гг.) среди половозрелых клещей на черепахе *T. g. nikolskii* на п-ве Абрау были обнаружены только особи вида *H. aegyptium*. Среди преимагинальных особей в дополнение к этому виду только с одной черепахи в 1999 г. была снята нимфа *Ixodes ricinus*. На ежах, домашних собаках, кошках и человеке не было клещей *H. aegyptium*, а паразитировали другие виды (*Rhipicephalus rossicus*, *R. sanguineus*, *Hyalomma marginatum*, *Ixodes ricinus*, *Haemaphysalis punctata*, *H. inermis*, *Dermacentor marginatus*) (Leontyeva, Kolonin, 2002).

Взрослые клещи кормились на черепахах *T. g. nikolskii* в течение всего периода наблюдений. Первые личинки были обнаружены в разные годы

Т а б л и ц а 1

Количество взрослых клещей на черепахах полуострова Абрау (1995–2014 гг.)

Год	Сроки работ (число дней)	Число черепах, ос. (>15 см)	Число клещей (ос.)		
			суммарное	максимальное на 1 черепахе	среднее на 1 черепахе
1995	20.05–9.06 (21)	22	214	39	9,7
1996	13.05–3.07 (52)	72	528	20	7,3
1997	8.06–12.06; 28.07–1.08 (10)	10	27	6	2,7
1998	10.06–20.06 (11)	21	133	19	6,3
1999	9.06–25.06; 27–31.07 (22)	35	562	53	16
2000	11.06–25.06 (15)	25	169	20	6,8
2001	4.05–3.07 (61)	60	554	29	9,2
2002	9.06–21.06 (13)	16	223	34	13,9
2003	7.06–22.06 (16)	12	115	16	9,6
2004	10.06–22.06 (13)	25	220	19	8,8
2005	9.06–24.06 (16)	29	166	21	5,7
2006	11.06–22.06 (12)	19	190	22	10
2007	8.06–21.06 (14)	45	285	18	6,3
2008	8.06–21.06 (14)	36	325	21	12,5
2009	14.06–24.06 (11)	20	232	50	11,6
2010	8.06–16.06 (9)	28	544	38	19,4
2011	10.06–26.06 (17)	30	383	28	12,8
2012	8.06–20.06 (13)	20	251	37	12,6
2013	14.06–25.06 (12)	9	78	14	8,7
2014	8.06–22.06 (15)	16	223	34	13,6
Итого	(367)	550	5422	53	9,9

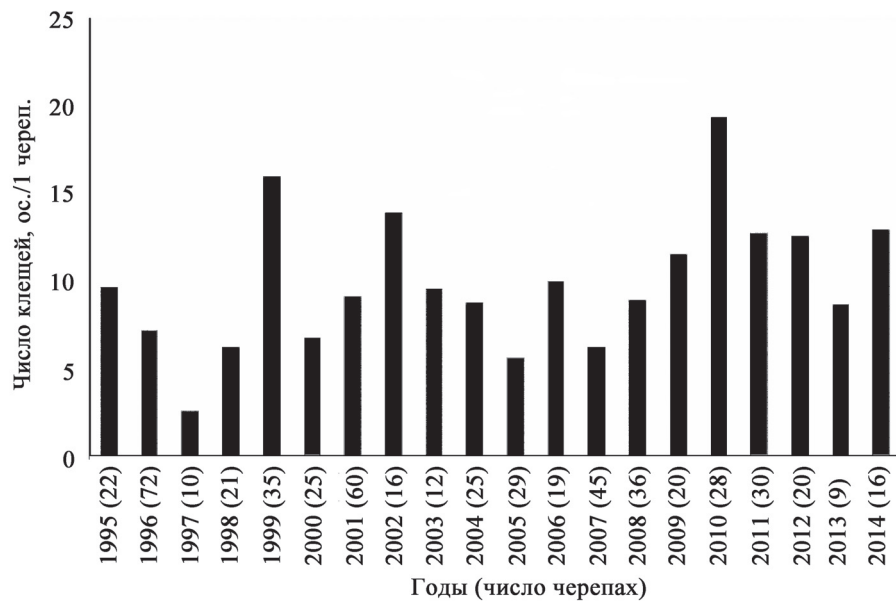


Рис. 2. Плотность населения клещей на взрослых черепахах (крупнее 15 см) на территории п-ва Абрау в мае–июле 1995–2014 гг.

в середине июня – 10.06.97, 16.06.98, 11.06.99, 11.06.00, 11.06.01, и 14.06.02, 10.06.04, 9.06.05, а нимфы – 28.06.99 и 14.06.00.

За весь период исследований наибольшая численность клещей зафиксирована на черепахах в 1999 и в 2010 г. (в среднем 16 и 19,4 особей на одну черепаху соответственно) (табл. 1, рис. 2), т.е. наблюдались два пика численности паразитов с одиннадцатилетним перерывом. В целом, на графике отражена общая тенденция увеличения средней численности клещей на черепахах за исследованный период (рис. 2). Максимальный спад численности в промежутке между двумя пиками наблюдался в 2005 г., когда средняя численность клещей на 1 черепаху составила 5,7 особей.

Для активности клещей *H. aegyptium*, обитающих на п-ве Абрау, характерна ярко выраженная сезонность. Она отображена на графике для 1999 г., когда был пик численности клещей (рис. 3). Больше всего клещей на черепахах было с 9 по 24 июня. После этого численность стала уменьшаться и составила всего 1–2 особи на 1 взрослую особь черепахи. Наблюдение за восемью черепахами в осенний период 2014 г. в районе пос. Варваровка показало, что они сбросили эктопаразитов примерно за 9 дней до ухода на зимовку. Весенние (апрель–май) находки некоторых черепах разных лет (с 1995 по 2014 г.) без клещей подтверждают тот факт, что черепахи зимуют без эктопаразитов. Клещи нападают на них вскоре после выхода с зимовки. На рис. 3 также видно, что на черепахах доминируют самцы клещей, их

в 2–5 раза больше, чем самок. Для анализа характера изменения интенсивности и экстенсивности пораженности черепах клещами в весенне-летние сезоны 1998–2000 гг. были взяты отрезки времени с примерно одинаковым числом отловленных взрослых черепах и подсчитано суммарное количество, обнаруженных на них клещей (табл. 2).

В начале мая 2000 г. клещами были заражены не все пойманные черепахи, зато в июне, июле и августе экстенсивность была стопроцентной. В то же время интенсивность зараженности во все годы была максимальной на первых этапах наблюдений (май–июнь), а затем с течением времени постепенно сокращалась.

Для сравнения числа клещей на разных размерных группах черепах был введен коэффициент

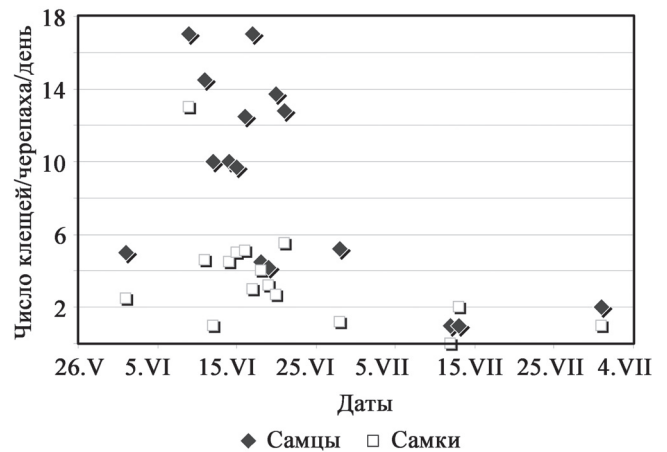


Рис. 3. Число клещей (самцов и самок) на взрослых черепахах в июне–июле 1999 г.

Т а б л и ц а 2

Интенсивность и экстенсивность пораженности черепах клещами в 1998–2000 гг.

Дата	Число черепашек (ос.)	Общее число клещей (ос.)	Интенсивность пораженности, %	Экстенсивность пораженности, %
2000 г.				
3.05–9.05	15	120	8,0	95
11.06–16.06	39	245	6,3	100
21.06–25.06	6	37	6,2	100
1999 г.				
9.06–13.06	12	263	22,0	100
14.06–19.06	18	324	18,0	100
20.06–1.07	10	138	13,8	100
11.07–1.08	12	55	4,6	100
1998 г.				
10.06	3	24	8,0	100
13.06–14.06	6	49	8,2	100
15.06–19.06	5	27	5,4	100
20.06	6	33	5,5	100

пораженности – число клещей на 1 см² площади пластрона. На рис. 4 видно, что у молодых особей (до 130 мм) коэффициент пораженности клещами меняется пропорционально их росту. У взрослых особей крупнее 130 мм этот показатель с возрастом не меняется. У черепахах мельче 110 мм было немного клещей имаго, на особях мельче 90 мм их вообще не обнаружили. Наблюдалась нечеткая зависимость числа клещей от размеров черепашек. Для более наглядного изображения пораженности клещами разных половозрастных групп черепашек в разные годы были построены боксплоты (Андреа и др., 2013) (рис. 5, 6).

При сравнении коэффициента пораженности клещами в 2007, 2010 и 2012 гг. оказалось, что он был выше в год наибольшей численности этих эктопаразитов (рис. 5, 6). Боксплоты демонстрируют, что молодые особи в среднем значительно меньше поражены клещами, чем взрослые. Минимальные значения пораженности клещами у самцов и самок одинаковы. В то же время максимальные и средние значения (медиана) у самок немного выше, чем у самцов (рис. 6). Возможно, это объясняется повышенной активностью самцов. На них клещам сложнее прикрепиться, а кроме того, самцы сбрасывают с себя клещей при перемещении.

Половой состав клещей на их хозяевах был не одинаков. Самцы доминировали в большинстве случаев. Из табл. 3 видно, что в 1999–2000 гг. они составляли от 58 до 82% от общей численности, при этом на самках черепашек самцов клещей было меньше (всего до 65%). За годы исследований клещи на черепашках (как самцах, так и самках) размещались в основном на задней части тела (от 59 до 95% от общей численности клещей), в паху задних конечностей и на краю моста. Клещи, присасывавшиеся с передней части тела, помещались в основном между передними конечностями и головой. На карапаксе было обнаружено всего около 35 особей за все время исследований. Единичны были находки клещей на голове и на хвосте. На самках черепашек доминировали самцы эктопаразитов (от 61 до 82% от общего числа). На самках черепашек также доминировали самцы клещей, но в меньшей степени (от 58 до 65%).

Несколько черепашек (*T. g. nikolskii*) были пойманы повторно несколько раз в 1999–2000 гг. (табл. 4). С учетом того, что при каждой встрече с черепашкой удаляли всех эктопаразитов, можно проследить, какое количество клещей появляется на их прокормителях со временем в течение сезона. За короткий промежуток времени (2 дня) в июне на самке черепашки № 1 не появилось новых клещей. А через 1,5 месяца после второй поимки мы

Т а б л и ц а 3

Половой состав клещей на черепках разных полов и возрастов в 1999 и 2000 гг.

Год (сроки наблюдений)	Число самцов черепках	Клещи на самцах черепках		Число самок черепках		Клещи на самках черепках	
		число (%) (♂/♀)	перед/зад	%	число (%) (♂/♀)	перед/зад	%
1999 (9.06–1.08)	26	186/57 (76/24)	–	–	27	300/202 и 60/40	–
2000 (3.05–25.06)	25	100/39 (72/28)	–	–	26	111 / 79 и 58/42	–
2001 (4.05–3.07)	34	215/98 (69/31)	–	–	22	138 /87 и 61/39	–
2002	10	–	17/104	16/84	6	–	7/61
2003 (7.06–22.06)	8	46/10 (82/18)	19/27	41/59	9	41/22 и 65/35	3/52
2004 (10.06–22.06)	16	91/64 (59/41)	–	–	6	30/20 и 60/40	–
2005	14	–	9/63	13/87	15	–	9/74

Т а б л и ц а 4

Повторные отловы черепках в 1999–2000 и число клещей на них

Номер черепках	Пол черепках	Длина карапакса черепках, мм	Даты находок черепках и число клещей (ос.) на них					
			первая находка		вторая находка		третья находка	
			дата	клещи	дата	клещи	дата	клещи
1	самец	208	16.06.1999	15	18.06.99	0	28.07	1
2	самка	162	1.07.1999	6	13.07.00	3	1.08	2
3	самец	185	16.06.1999	5	11.07.99	1	–	–
4	самец	224	11.06.2000	9	23.06.00	0	–	–
5	самка	198	13.06.2000	14	21.06.00	1	–	–

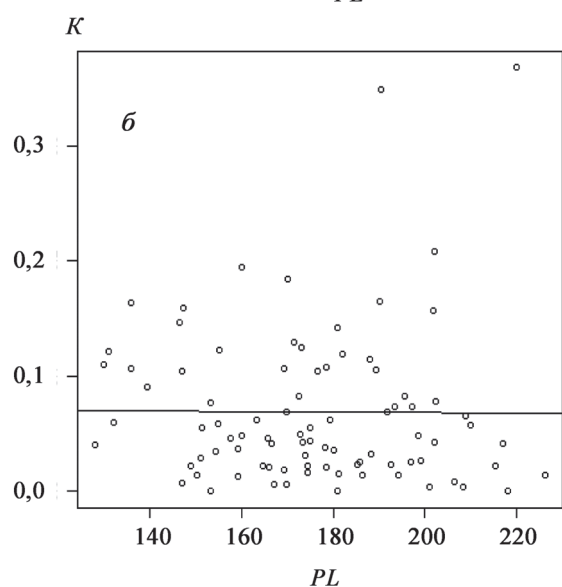
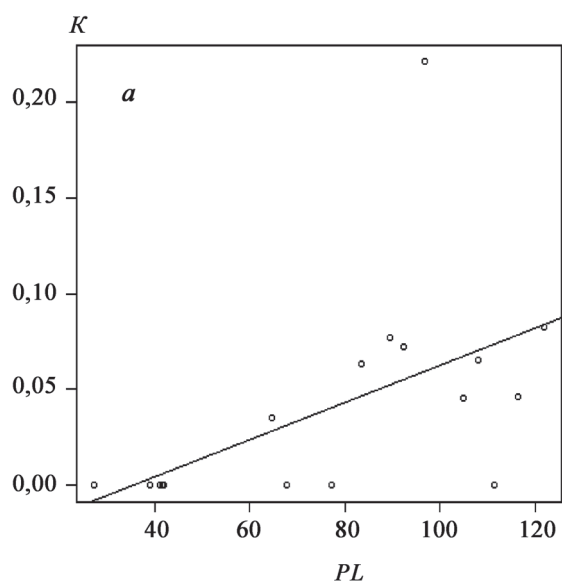


Рис. 4. Изменение коэффициента пораженности (K) клещами в зависимости от размера пластрона (PL) молодых (до 130 мм) и взрослых (более 130 мм) особей в 2007, 2010 и 2012 гг.

нашли на нем только одного нового клеща. На самце № 4 в июне за 12 дней новых эктопаразитов не появилось. У самца № 5 через 8 дней в июне был обнаружен один клещ. Самец № 3 примерно через месяц имел только одного клеща в июле. Мы обнаружили трех клещей на самке № 2 через 12 дней в июле и двух клещей более чем через 2 недели. Эти наблюдения подтверждают, что основное число эктопаразитов появлялось на черепахах в начале сезона, и совсем немногие из них находили своих хозяев в июне–августе.

Заключение

На полуострове Абрау клещ *Hyalomma aegyptium* видоспецифичен для средиземноморской черепахи *T. g. nikolskii*. За период исследо-

ваний с 1995 по 2014 г. наблюдалось два пика численности эктопаразитов (1999 и 2010 гг.) с интервалом в 11 лет. Наибольшее количество половозрелых клещей на черепахах появляется сразу после выхода последних с зимовки и сохраняется на высоком уровне в течение мая и июня. В этот период интенсивность паразитирования высокая, а экстенсивность практически абсолютна. Личинки и нимфы появляются на хозяине с начала–середины июня и кормятся на черепахах разных возрастных групп. С июля численность клещей начинает сокращаться, и в ноябре черепахи уходят на зимовку без эктопаразитов. На черепашатах мельче 90 мм половозрелых клещей не наблюдалось. Их численность постепенно воз-

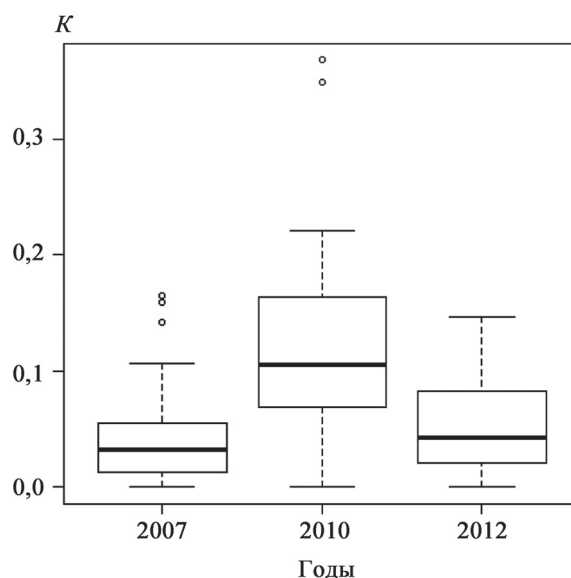


Рис. 5. Коэффициент пораженности черепах клещами в 2007, 2010 и 2012 гг.

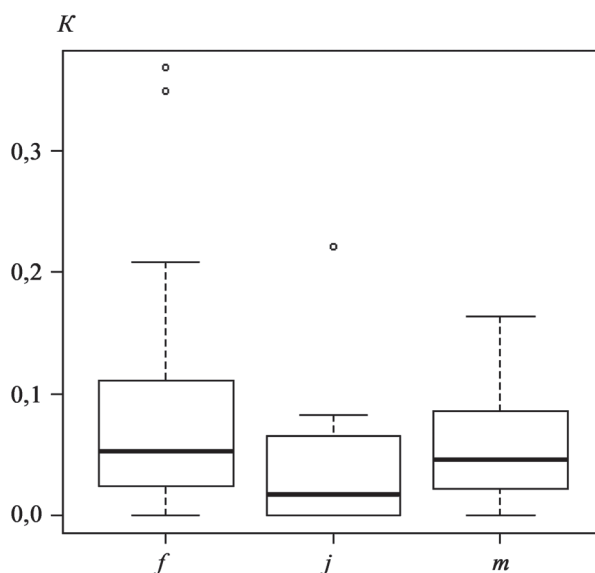


Рис. 6. Коэффициент пораженности черепах клещами: самок (f), самцов (m) и молодых особей (j) в 2010 г.

Т а б л и ц а 5

Повторные отловы черепах в 1999–2000 и число клещей на них

№	Пол черепахи	Длина карапакса черепахи (мм)	Даты находок черепах и число клещей на них (ос.)					
			Первая находка		Вторая находка		Третья находка	
			дата	клещи	дата	клещи	дата	клещи
1	самец	208	16.06.99	15	18.06.99	0	28.07	1
2	самка	162	1.07.99	6	13.07.00	3	1.08	2
3	самец	185	16.06.99	5	11.07.99	1	–	–
4	самец	224	11.06.00	9	23.06.00	0	–	–
5	самка	198	13.06.00	14	21.06.00	1	–	–

растала на более крупных черепахах. Больше всего (за некоторым исключением) клещей наблюдается на самках, чем на самцах прокормителей. Самцы клещей были более многочисленны, чем самки на черепахах обоих полов с некоторым доминированием на самках.

Статья подготовлена при поддержке гранта Российского научного фонда (проект № 14-50-00029).

Авторы выражают глубокую благодарность всем участникам экспедиций 1995–2014 гг. на п-ве Абрау, особенно Р. Галлямову, К.Б. Гонгальскому, И.В. Славинской, Е.А. Сидорчук, Д.С. Гусейн-Заде и С.-Г.Р. Пушкину за помощь в сборе клещей при изучении экологии средиземноморской черепахи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ
[REFERENCES]

Андреа К., Смирнов П.О., Шевляков Г.Л. Двумерный блокспот на основе высокоэффективных робастных оценок масштаба и корреляции // Вестн. Томского государственного университета. Управление, вычислительная техника и информатика. 2013. № 1 (22). С. 25–31 [Andrea K., Smirnov P.O., Shevljakov G.L. Dvumernyj blokspot na osnove vysokoeffektivnykh robastnykh ocenok masshtaba i korrelyacii // Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Upravlenie, vychislitel'naja tehnika i informatika. 2013. № 1 (22). S. 25–31].

Берданская З.М. Краткие итоги работы УзНИИВ по изучению иксодовых клещей Узбекистана // Сб. научных работ Узбекского Научно-исследовательского ветеринарного института. Вып. 13. Ташкент, 1959. С. 31–34 [Berdanskaja Z.M. Kratkie itogi raboty UzNIIV po izucheniju iksodovykh kleshchey Uzbekistana // Sbornik nauchnykh работ Uzbekskogo nauchno-issledovatel'skogo veterinarnogo instituta. Vyp. 13. Tashkent, 1959. S. 31–34].

Бердыев А. Экология иксодовых клещей Туркменистана и их роль в эпизоотологии природно-очаговых болезней. Ашхабад, 1980. 281 с. [Berdyev A. Jekologija iksodovykh kleshchey Turkmenistana i ih rol' v jepizootologii prirodno-ochagovykh boleznej. Ashhabad, 1980. 281 s.].

Бердыев А., Атаев Ч., Аннаев Д., Овезмухаммедов А. Пресмыкающиеся Туркмении как прокормители иксодовых клещей // Изв. АН ТуркмССР. Сер. биол. науки. 1974. № 6. С. 31–34 [Berdyev A., Ataev Ch., Annaev D., Ovezmuhammadov A. Presmykajushchiesja Turkmenii kak prokormiteli iksodovykh kleshchey // Izv. AN TurkmSSR, Ser. biol. nauki. 1974. № 6. S. 31–34].

Бондаренко Д.А. Взаимоотношения среднеазиатской черепахи (*Agrionemys horsfieldii*) с паразитами в природе // Зоол. журн. 2015. Т. 94. № 7. С. 801–815 [Bondarenko D.A. Vzaimootnosheniya sredneaziatskoj cherepakhi (*Agrionemys horsfieldii*) s parazitami v prirode. Zoologicheskij zhurnal. 2015. T. 94. № 7. S. 801–815].

Гребенюк Р.В. Иксодовые клещи Киргизии. Фрунзе, 1966. 328 с. [Grebenjuk R.V. Iksodovye kleshchi Kirgizii. Frunze, 1966. 328 s.].

Джапаридзе Н.И. Иксодовые клещи Грузии. Тбилиси, 1960. 295 с. [Dzhaparidze N.I. Iksodovye kleshchi Gruzii. Tbilisi, 1960. 295 s.].

Колонин Г.В. Мировое распространение иксодовых клещей. Роды *Hyalomma*, *Aponomma*, *Amblyomma*. М., 1983. 120 с. [Kolonin G.V. Mirovoe rasprostranenie iksodovykh kleshchey. Rody *Hyalomma*, *Aponomma*, *Amblyomma*. M., 1983. 120 s.].

Куклина Т.Е. Фауна иксодовых клещей Узбекистана. Ташкент, 1976. 145 с. [Kuklina T.E. Fauna iksodovykh kleshchey Uzbekistana. Tashkent, 1976. 145 s.].

Летняя практика по биогеографии на Западном Кавказе. Учебное пособие. М., 2015. 227 с. [Letnjaja praktika po biogeografii na Zapadnom Kavkaze: uchebnoe posobie. M., 2015. 227 s.].

Лотоцкий Б.В. Материалы по фауне, биологии клещей надсем. Ixodoidea в Гиссарской долине Таджикистана в связи с обоснованием мер профилактики пироплазмозов крупного рогатого скота // Комплексные исследования по вредителям животноводства и по борьбе с ними (Тр. Таджикского филиала АН СССР. Т. 14. Зоология и паразитология). М.; Л., 1945. С. 69–120

- [Lotockij B.V. Materialy po faune, biologii kleshchej nadsem. Ixodoidea v Gissarskoj doline Tadzhikestana v svjazi s obosnovaniem mer profilaktiki piroplazmozov krupnogo rogatogo skota // Kompleksnye issledovanija po vrediteljam zhivotnovodstva i po bor'be s nimi (Trudy Tadzhičskogo filiala AN SSSR. T. 14. Zoologija i parazitologija). M.; L., 1945. S. 69–120.].
- Справочник по климату СССР. Вып. 13. Ч. IV. Л., 1967. 363 с. [Spravočnik po klimatu SSSR. Vyp. 13. Ch. IV. L. 1967. 363 s.].
- Leontyeva O.A., Kolonin G.V. *Hyalomma aegyptium* (Acari: Ixodidae) as the parasite of *Testudo graeca* in the Western Caucasus // International Congress on the genus *Testudo*. Soptom. Chelonii. Vol. 3. 2002. P. 332–336.
- Robbins R.G., Karesh W.B., Calle P.P., Leontyeva O.A., Pereshkolnik S.L., Rosenberg S. First records of *Hyalomma aegyptium* (Acari: Ixodida: Ixodidae) from the Russian spur-thighed tortoise, *Testudo graeca nikolskii*, with an analysis of tick population dynamics // J. Parasitol. 1998. Vol. 84. N 6. P. 1303–1305.

Поступила в редакцию / Received 05.02.2015

Принята к публикации / Accepted 09.11.2015

**DYNAMIC OF THE NUMBER OF TICKS *HYALOMMA AEGYPTIUM*
(IXODIDAE), PARASITE OF MEDITERRANEAN TORTOISE *TESTUDO*
GRAECA NIKOLSKII IN THE PENINSULA ABRAU
(NORTHWEST CAUCASUS)**

O.A. Leontyeva¹, Je.A. Sichevskij², G.V. Kolonin³

Hyalomma aegyptium area at the Caucasus coincides with the same of its main host, Mediterranean tortoise *Testudo graeca*. The peninsula Abrau (Northwest Caucasus) during the study period (1995–2014). *H. aegyptium* was found only on the tortoise *T.g. nikolskii*. This tick species was not observed on hedgehogs, dogs, cats and humans at the studied region. All stages of the development of this ectoparasite were found on the tortoise. *H. aegyptium* like its host has seasonal activity. Imago ticks were found on the tortoises during the entire period of their activity. In wintering the last went without these ectoparasites. The intensity of the infestation by imago ticks maximal at the beginning of the tortoise season activity (May–June) and gradually decreases in the fall. Larvae and nymphs appear on the tortoises at the beginning of June. For 20 years there were two peaks of ticks' number – in 1999 and 2010. Thus it is possible to speak about their 11-year cycle of activity. Sex ratio and abundance of *H. aegyptium* on the tortoises change during the season. Adult ticks feed mainly on adult tortoises (over 15 cm). However ticks infestation does not change with age of this tortoise size category. At the same time in females it is a little bit more pronounced than in males. In young tortoises (smaller than 15 cm) tick infestation sharply reduced down to its complete lack in tortoises smaller than 8 cm.

Key words: *Testudo graeca nikolskii*, tick *Hyalomma aegyptium*, ectoparasite, North-Western Caucasus.

Acknowledgement. The research was performed with the support of the Russian Science Foundation (project № 14-50-00029).

¹Leontyeva Olga Aleksandrovna, Dep. Biogeography, Fac. Geography, Moscow Lomonosov State University (leontolga@mail.ru); ²Sichevskiy Jevgeniy Aleksandrovich, Ltd «Adamed Rasha», marketing department, jack9206@mail.ru; ³Kolonin Gennadiy Vladimirovich, The Federal Service for Supervision of Natural Resources (kolonin@rpn.gov.ru).

УДК 591.9 (262.5)

МАКРОЗООБЕНТОС СКАЛ ВЕРХНЕЙ СУБЛИТОРАЛИ ТАРХАНКУТСКОГО ПОЛУОСТРОВА (КРЫМ, ЧЕРНОЕ МОРЕ)

М.А. Ковалева, Н.А. Болтачева, М.В. Макаров, Л.В. Бондаренко¹

Впервые представлены данные о видовом составе и состоянии макрозообентоса на скалах осадочного происхождения в акватории Тарханкутского полуострова. Идентифицированы 78 видов макрозообентоса. На основании доминирования по биомассе и индексу функционального обилия выделено сообщество *Mytilaster lineatus*. Средняя численность всех видов сообщества составила 8610 ± 117 экз./м², биомасса – 585 ± 14 г/м². Относительно высокая выравненность видов в сообществе, а также разнообразие и высокие показатели численности ракообразных могут свидетельствовать о благоприятных условиях обитания макрозообентоса в этом биотопе.

Ключевые слова: сообщество скал, биоразнообразие, *Mytilaster lineatus*, Черное море.

Немаловажную роль в формировании бентосных сообществ играют свойства исходного субстрата, заселяемого организмами. Соответственно, состав фауны и количественные показатели развития видов могут отличаться на субстратах разной плотности и минералогического состава. При исследовании макрозообентоса скальных участков крымского побережья большинство авторов отдавало предпочтение изучению фауны вулканических скал (Шаронов, 1952; Синегуб, 2004; Ковалева и др., 2014) в районе Карадага (юго-восточный Крым). Это очень плотный субстрат и по шкале Мооса (0–10) имеет твердость 5 (Ковалева, 2014). Помимо магматических пород побережье Крыма представлено также известняками, скальные участки которых имеют значительную протяженность вдоль полуострова, преобладая в южной и западной его части. Эти субстраты имеют несколько иную твердость (3 по шкале Мооса), они более хрупкие и пористые, сильнее подвержены эрозиям, в том числе и биологическим. Макрозообентос этого биотопа практически не изучен. Прибрежную часть Тарханкутского полуострова можно считать оптимальным участком для подобного рода исследований. Эта акватория находится вдали от промышленных районов, испытывает сравнительно небольшую антропогенную нагрузку и может характеризоваться как относительно чистая. Своеобразный подводный рельеф, наличие пещер, гротов и останцев указывает на уни-

кальность здешних биотопов, что предполагает разнообразие местной фауны.

Цель данной работы – исследовать качественный и количественный состав макрозообентоса скал акватории Тарханкута.

Материал и методика

Материалом для исследования послужили 26 бентосных проб, выполненных в июле 2013 г. на скалах в акватории национального природного парка Прекрасная гавань (юго-восточная часть Тарханкута, координаты: $45^{\circ}20,04'$ с.ш., $32^{\circ}34,04'$ в.д.). Пробы взяты водолазом с 13 станций в диапазоне глубин 0–3 м (по 8 проб на глубине 0, 1, 2 м и 2 пробы на глубине 3 м) с помощью рамки, обшитой мельничным газом, площадью 0,04 м². Пробы промывали через сито 0,5 мм и фиксировали 4%-м раствором формальдегида. Представителей Bivalvia и Polyplacophora идентифицировала М.А. Ковалева, Gastropoda – М.В. Макаров, Annelida – Н.А. Болтачева, Arthropoda – Л.В. Бондаренко, Decapoda в качественных пробах определял В.А. Тимофеев. Во многих пробах присутствовали Bryozoa, Porifera, Hydrozoa, но количественный учет их в бентосных пробах затруднен, и мы их не учитывали. Отдельные представители этих групп определены Г.А. Добротиной и рассматриваются наряду с качественными сборами. Определен видовой состав, подсчитаны численность (N , экз./м²), биомасса (B , г/м²), встречаемость (%)

¹Все сотрудники Института морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН: Ковалева Маргарита Александровна – мл. науч. сотр. (kovalmargarita@mail.ru); Болтачева Наталья Александровна – ст. науч. сотр., канд. биол. наук (nboltacheva@mail.ru); Макаров Михаил Валериевич – науч. сотр., канд. биол. наук (mihaliksevast@inbox.ru); Бондаренко Людмила Васильевна – мл. науч. сотр. (bondarenko.luda@mail.ru).

всех видов, размерная структура *Mytilaster lineatus* (285 особей) и трофическая структура сообщества. Для характеристики энергетической роли видов в сообществах использован индекс функционального обилия (ИФО), равный $N^{0,25} \cdot B^{0,75}$, где N – численность, экз./м², B – биомасса таксона, г/м² (Мальцев, 1990). При построении кривой рангового распределения видов использован индекс плотности (ИП) в выражении ИФО $\times p$ (p – встречаемость видов, 0–1). Сообщества выделяли по доминирующему по биомассе виду (Воробьев, 1949) и показателям ИФО.

Результаты

Исследования проводили на обрывистых скалах, уходящих под воду примерно на 5–6 м. Полоса пляжа в этом месте отсутствовала, и доступ к морю был возможен только через балку, устье которой представляло собой цельный каменистый выступ. Под водой скала почти полностью покрыта обрастаниями, иногда образующими несколько слоев. Разноцветный налет представлен красными и бурыми корковыми водорослями, губками, мшанками (например, *Cryptosula pallasiana* (Moll, 1803), *Schizomavella auriculata* (Hassall, 1842)), гидроидными полипами (*Sertularella polyzonias* (Linnaeus, 1758) и *Campanularia volubilis* (Linnaeus, 1758)). У уреза воды (глубина 0–2 м) преобладают красная известковая водоросль рода *Corallina* и бурая водоросль рода *Cystoseira*, на больших глубинах помимо этих макрофитов встречаются водоросли родов *Cladostephus* (индикатор чистой воды) и *Phyllophora*. Все свободное пространство скал и таллом цистозеры покрыты щетками митилястера. В единичных экземплярах встречается крупная рапана, но обычно этот вид предпочитает большие глубины. Разнообразен состав обитающих здесь Decapoda: *Athanas nitescens* Leach, 1814, *Clibanarius erythropus* (Latreille, 1818), *Xantho poressa* (Olivi, 1792), *Eriphia verrucosa* Forscal, 1775, *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius, 1793), *Palaemon adspersus* Rathke, 1837, *Pisidia longimana* (Risso, 1815), *Pilumnus hirtellus* (Linnaeus, 1758).

Всего обнаружено 79 видов гидробионтов. Наиболее полно представлена группа ракообразных – 31 вид (36% от общего количества видов), многощетинковых червей – 20 видов (26%), моллюсков – 18 видов (23%). Представителей Actiniaria, Turbellaria, Nemertea, Oligochaeta, Acarina, Insecta до вида не идентифицировали, в общих подсчетах они фигурируют как один вид (таблица).

Средняя численность макробентоса на исследованном полигоне составила 8610 ± 117 экз./м², а биомасса – 585 ± 14 г/м². По численности и био-

массе преобладали моллюски – 4670 экз./м² (54,2%) и 580 г/м² (99%) соответственно. Те же количественные показатели у членистоногих составили 3260 экз./м² и 1,9 г/м², у аннелид – 622 экз./м² и 3,2 г/м² (рис. 1).

Доминирующее положение среди всех видов сообщества по численности (4353 экз./м², 55,5%) и по биомассе (552,5 г/м², 94,6%) занимает *M. lineatus*. ИФО этого вида самый высокий в сообществе (925). В исследуемом районе моллюск образует полноценное поселение, о чем свидетельствуют высокая встречаемость вида и разно-размерная структура популяции (рис. 2).

Очевидно, что большую численность митилястера можно объяснить наличием на момент сбора проб только что осевшей молодежи новой генерации. Максимальная длина моллюсков 20 мм, максимальный возраст, предположительно, 2–3 года.

Количественные показатели *M. galloprovincialis* в исследуемом районе незначительны: средняя численность – 27 экз./м², биомасса – 1,04 г/м². Максимальная длина раковины 28 мм, в основном нами отмечены неполовозрелые особи размером менее 20 мм. В наших пробах найден моллюск – камнеточец *P. lithophaga*, обитание которого отмечено внутри камней в исследуемом районе (Ковалева, 2012). Среди брюхоногих моллюсков по численности и биомассе преобладает *T. pullus*. В настоящее время среди гастропод этот вид часто доминирует в эпифитоне цистозеры. Обнаружены также три вида из семейства Pyramidellidae: *O. eulimoides*, *P. interstincta* и *P. indistincta*. Они считаются редкими на рыхлых грунтах и макрофитах, но на скалах в наше время встречаются регулярно. Обнаружены особи с высотой раковины 1,3–1,8 мм (*P. indistincta*) и 1,3–2,9 мм (*P. interstincta*). Обращает на себя внимание отсутствие в пробах *Gibbula divaricata* (Linnaeus, 1758) и *Melaraphe neritoides* (Linnaeus, 1758), которые ранее были типичными обитателями зоны уреза воды (Чухчин, 1984), а сейчас вдоль крымского побережья встречаются очень редко, что может свидетельствовать об изменениях экологических условий в контактной зоне «суша–море». Только в единичном экземпляре обнаружена *Rapana venosa* с высотой раковины 4,17 см.

Многощетинковые черви представлены 20 видами, из которых 9 видов являются руководящими. Это nereиды *N. zonata* и *P. dumerilii*, силлиды *S. hyalina*, *S. prolifera* и *S. clavata*, а также представитель сем. Opheliidae – *P. pictus*. Эти же виды имеют самую высокую плотность поселений. Абсолютные доминанты среди них – *S. prolifera* и *N. zonata* (115 и 109 экз./м²). Все перечисленные

Видовой состав и количественные показатели (*N* – средняя численность, экз./м², *B* – средняя биомасса, г/м², *P* – встречаемость, %) макрозообентоса на скалах Тарханкута, 2013 г.

Таксоны	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>P</i>
Cnidaria			
Actiniaria g.sp. 1	1	<0,001	8
Actiniaria g.sp. 2	16	0,020	30,8
Platyhelminthes			
Turbellaria g.sp.	9	0,050	15
Nemertea g.sp.			
Annelida			
Polychaeta			
<i>Dorvillea rubrovittata</i> (Grube, 1855)	3	0,010	23
<i>Eumida sanguinea</i> (Orsted, 1843)	20	0,04	69
<i>Haplosyllis spongicola</i> (Grube, 1855)	1	<0,001	8
<i>Harmothoe reticulata</i> (Claparède, 1870)	4	0,010	15
<i>Janua pagenstecheri</i> (Quatrefages, 1866)	15	<0,001	15
<i>Lysidice ninetta</i> Audouin & Milne-Edwards, 1833	11	0,200	54
<i>Myrianida prolifera</i> (O.F. Muller, 1788)	5	<0,001	31
<i>Nereis zonata</i> Malmgren, 1867	109	1,000	100
<i>Nudisyllis pulligera</i> (Krohn, 1852)	4	<0,001	15
<i>Pholoe inornata</i> Johnston, 1839	49	0,030	77
<i>Platynereis dumerilii</i> (Audouin & Milne Edwards, 1834)	81	1,400	85
<i>Polyophthalmus pictus</i> (Dujardin, 1839)	69	0,090	85
<i>Prionospio cirrifera</i> Wiren, 1883	3	<0,001	8
<i>Sabellaria taurica</i> (Rathke, 1837)	1	0,010	8
<i>Salvatoria clavata</i> (Claparède, 1863)	43	0,020	77
<i>Sphaerosyllis bulbosa</i> Southern, 1914	8	<0,001	31
<i>Spirobranchus triqueter</i> (Linnaeus, 1758)	15	0,070	38
Syllidae g.sp.	2	<0,001	8
<i>Syllis gracilis</i> Grube, 1840	9	0,020	31
<i>Syllis hyalina</i> Grube, 1863	56	0,080	77
<i>Syllis prolifera</i> Krohn, 1852	115	0,200	92
Clitellata			
Oligochaeta g.sp.	14	<0,001	46
Mollusca			
Polyplacophora			
<i>Lepidochitona (Lepidochitona) cinerea</i> (Linnaeus, 1767)	8	0,28	46
<i>Acanthochitona fascicularis</i> (Linnaeus, 1767)	5	0,1	23
Bivalvia			
<i>Mytilus galloprovincialis</i> Lamarck, 1819	27	6,8	92
<i>Mytilaster lineatus</i> (Gmelin, 1791)	4353	552,5	100
<i>Petricola lithophaga</i> (Retzius, 1788)	3	0,05	23
Gastropoda			
<i>Bittium reticulatum</i> (Da Costa, 1778)	28	0,07	77
<i>Caecum trachea</i> (Montagu, 1803)	1	<0,001	8
<i>Cerithiopsis minima</i> (Brusina, 1865)	2	0,00	15
<i>Cerithiopsis tubercularis</i> (Montagu, 1803)	1	0,00	8
<i>Parthenina interstincta</i> (J. Adams, 1797)	5	0,01	23
<i>Gibbula adriatica</i> (Linnaeus, 1758)	1	<0,001	8
<i>Marshallora adversa</i> (Montagu, 1803)	1	0,01	15
<i>Odostomia eulimoides</i> Hanley, 1844	2	<0,001	23

Окончание таблицы

Таксоны	N	B	P
<i>Parthenina indistincta</i> (Montagu, 1808)	5	0,01	23
<i>Rapana venosa</i> (Valenciennes, 1846),	1	18,08	8
<i>Rissoa parva</i> (Da Costa, 1779)	19	0,02	31
<i>Rissoa splendida</i> (Eichwald, 1830)	91	0,46	85
<i>Tricolia pullus</i> (Linnaeus, 1758)	114	0,92	69
Arthropoda			
Arachnida			
Acarina g.sp.	1	<0,001	8
Pycnogonida (Pantopoda)			
<i>Tanystylum conirostre</i> (Dohri, 1881)	1	0,001	8
Malacostraca			
Amphipoda			
<i>Ampithoe helleri</i> G. Karaman, 1975	15	0,023	46
<i>Ampithoe ramondi</i> Audouin, 1826	703	0,365	100
<i>Apherusa bispinosa</i> (Bate, 1857)	74	0,030	62
<i>Atylus guttatus</i> (Costa, 1851)	4	0,001	15
<i>Biancolina algicola</i> Della Valle, 1893	6	0,001	31
<i>Caprella acanthifera ferox</i> (Czernjavski, 1868)	42	0,008	77
<i>Dexamine spinosa</i> (Montagu, 1813)	34	0,025	54
<i>Erichthonius difformis</i> M.-Edwards, 1830	1	<0,001	8
<i>Hyale perieri</i> (Lucas, 1846)	330	0,139	31
<i>Hyale pontica</i> (Rathke, 1837)	2	0,002	8
<i>Jassa ocia</i> (Bate, 1862)	50	0,011	31
<i>Microdeutopus gryllotalpa</i> Costa, 1853	31	0,010	62
<i>Microprotopus minutus</i> Sowinsky, 1893	1	<0,001	8
<i>Stenothoe monoculoides</i> (Montagu, 1815)	955	0,087	100
Decapoda			
<i>Athanas nitescens</i> Leach, 1814	63	0,034	69
<i>Hippolyte longirostris</i> (Czerniavsky, 1868)	1	0,008	8
<i>Pilumnus hirtellus</i> (Linnaeus, 1758)	21	0,500	69
<i>Pisidia longimana</i> (Risso, 1815)	36	0,17	46
Tanaidacea (Anisopoda)			
<i>Leptochelia savignyi</i> (Kroyer, 1842)	61	0,009	77
<i>Tanais dulongii</i> (Audouin, 1826)	99	0,050	38
Cumacea			
<i>Nannastacus euxinicus</i> Bacescu, 1951	19	0,002	31
<i>Cumella (Cumella) limicola</i> G.O.Sars, 1879	1	<0,001	8
<i>Cumella pygmae euxinica</i> Bacescu, 1950	3	<0,001	23
Isopoda			
<i>Dynamene bidentata</i> (Adams, 1800)	695	0,406	100
<i>Elaphognathia bacescoi</i> (Kussakin, 1969)	2	<0,001	23
<i>Stenosoma capito</i> (Rathke, 1837)	8	0,024	46
Mysida			
Mysidacea g.sp.	2	<0,001	8
Insecta	2	0,001	15
Chironomidae larvae, gen. sp.	4	<0,001	24

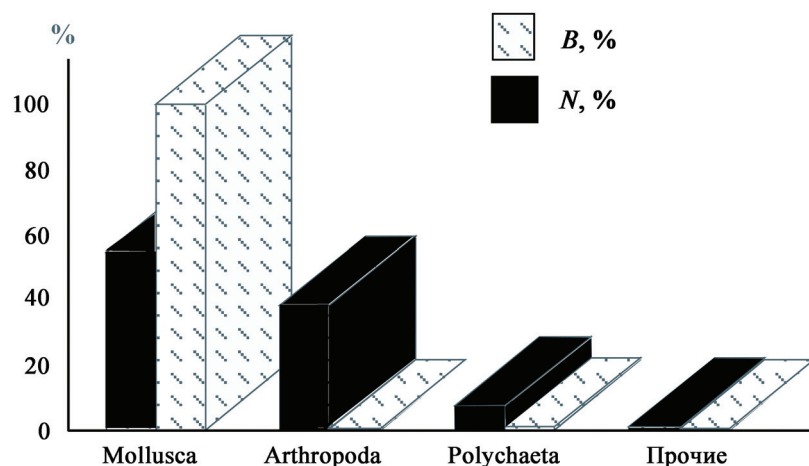


Рис. 1. Процентное соотношение численности (N) и биомассы (B) таксонов макрозообентоса скал акватории Тарханкута, 2013 г.

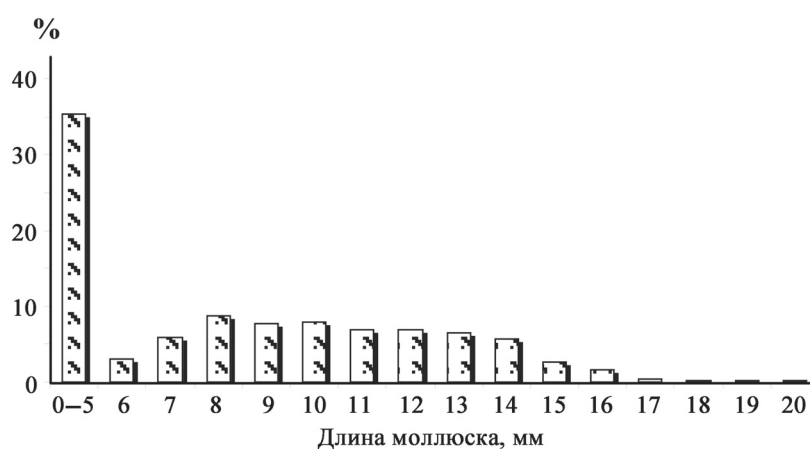


Рис. 2. Размерная структура поселения митилястера на скалах акватории Тарханкута

виды являются обычными для зарослей макрофитов. Помимо этого высокая встречаемость зарегистрирована у *Lysidice ninetta*, обитающего в камнях и считающегося камнеточцем (Ковалева и др., 2014). Из относительно редких обитателей зоны зарослей отмечены *H. spongicola* и *D. rubrovittata*. Как характерный зарегистрирован *Myrianida prolifera* (встречаемость 31%). Этот представитель сем. Syllidae до настоящего времени был обнаружен в Черном море дважды – в Севастопольской бухте (Якубова, 1930) и у берегов Турции, в районе п-ва Синоп (Cinar et al., 2005).

Высшие ракообразные представлены 27 видами, которые относятся к 6 основным отрядам. Ранжированный список встречаемости представителей отрядов возглавляют Amphipoda и Isopoda (100%). Далее следуют Tanaidacea (92%), Decapoda (84%), Cumacea (38%), и лишь на одной станции были обнаружены мизиды. Кроме высших ракообразных из представителей Arthropoda обнаружены Pantopoda и личинки насекомых.

Наиболее многочисленным является отряд Amphipoda, на долю которого приходится более половины (52%) всех отмеченных видов ракообразных. Данное соотношение соответствует сходной относительной представленности амфипод как у берегов Крыма, так и в целом в акватории Черного моря. Доминирующие на скальном субстрате по численности виды являются обычными для зарослей макрофитов.

Трофическая структура макрозообентоса скал Тарханкута весьма разнообразна и включает в себя 6 групп: фитофаги, сестонофаги, плотоядные, детритофаги, полифаги и прочие. К прочим мы отнесли эктопаразитов (Gastropoda из семейства Puyamidellidae) и виды с неизвестным спектром питания. Кроме того, ряд таксонов, не определенных до вида, и таксоны, которые могут включать в себя виды с разным типом питания, мы в трофической структуре не учитывали. Трофическую принадлежность организмов определяли по литературным источникам (Грезе, 1977; Чухчин, 1984; Киселева, 2004). По численности и биомассе явно

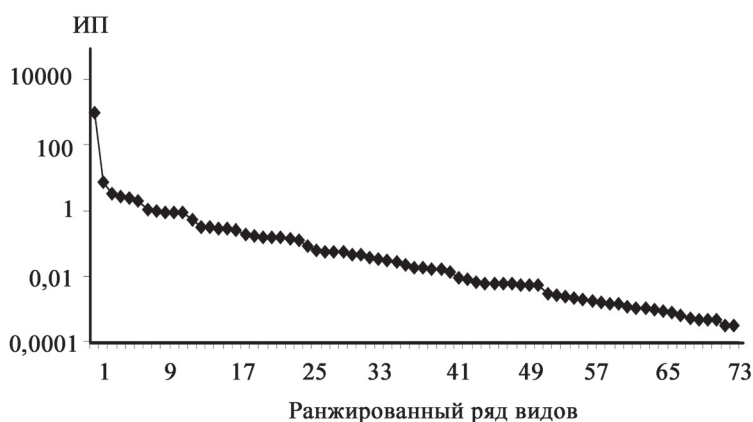


Рис. 3. Ряд видов макрозообентоса, ранжированный по индексу плотности, ИП

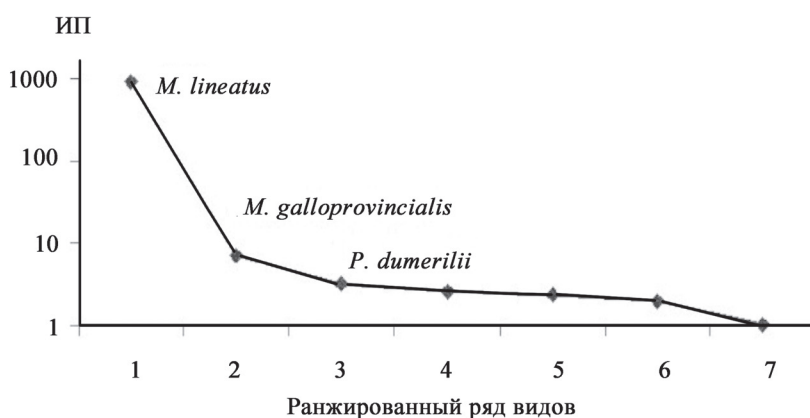


Рис. 4. Ряд видов макрозообентоса ранжированный по индексу плотности, с наибольшим показателем ИП

преобладают сестонофаги, в основном за счет двустворчатых моллюсков – фильтраторов. По численности доля сестонофагов составляет 51%, а по биомассе – 97%. Обращает на себя внимание достаточно высокая доля фитофагов (24%) от общей численности и 19% от числа видов. Это может говорить об относительно благоприятных условиях обитания макробентоса в этом районе.

Структура сообщества такова: в число руководящих (встречаемость 50–100%) входят 24 вида, в число характерных (встречаемость 25–50%) – 17 видов, в число редких (встречаемость менее 25%) – 34 вида. В целом, мы имеем структуру, позволяющую говорить о высоком таксономическом разнообразии макрофауны, где доля руководящих видов составила 32%, характерных – 23%, редких – 45%.

Для оценки выравненности видов построили график доминирования – разнообразия макрозообентоса по индексу плотности (рис. 3, 4) (Whittaker, 1965).

Протяженность кривой доминирования–разнообразия для сообщества относительно велика,

что свидетельствует о большом числе видов в его составе. Выравненность видов в целом удовлетворительная, однако «островерхость» кривой обусловлена наличием одного ярко выраженного вида-доминанта. Это двустворчатый моллюск *M. lineatus* (ИП = 925). К субдоминантам отнесли *M. galloprovincialis* (ИП = 7) и полихету *P. dumerilii* (ИП = 3,3). Выделены также виды, параметры развития которых по биомассе, численности и частоте встречаемости в сообществе относительно высоки (ИП > 1). Это изопода *D. bidentata* (ИП = 2,6), амфипода *A. ramondi* (ИП = 2,4), гастропода *T. pullus* (ИП = 2) и полихета *S. prolifera* (ИП = 1,04). Считается, что высокое доминирование одного вида – признак ухудшения качества среды, ведущий к нарушению баланса в сообществе. Однако экстраполировать этот вывод на характеристику всех сообществ нельзя. Возможно, такой результат объясняется спецификой биотопа изучаемого сообщества.

Как уже отмечалось, данные по макрозообентосу известняковых скал для крымского побережья

в литературе отсутствуют. Однако есть данные по качественному и количественному составу макрозообентоса в зоне каменистых россыпей в акватории Тарханкута (Ковалева, 2012). Мы сравнили количественные показатели макрозообентоса, собранного с вертикально расположенной известняковой поверхности и с горизонтально расположенных валунов. Оказалось, что численность всех видов сообщества на скалах в 29 раз больше, чем на камнях с открытых участков Тарханкутского побережья, а биомасса – в 8 раз. Основная доля численности и биомассы организмов в сообществе приходится на митилястера. Вероятно, валуны не являются удовлетворительным субстратом для этого моллюска, так как подвергаются физическому воздействию во время штормов.

Таким образом, в составе сообщества макрозообентоса скал в акватории Тарханкута в диа-

пазоне глубин 0–3 м идентифицированы 79 видов. Средняя численность бентоса составила 8610 ± 117 экз./м², а биомасса – 585 ± 14 г/м². Резкое доминирование одного вида (*M. lineatus*) дает возможность выделить в данном биотопе сообщество митилястера. В целом можно отметить, что биомасса сообщества известняковых скал ниже таковой на скалах вулканического происхождения в районе Карадага, но выше, чем в сообществах рыхлых субстратов на этих глубинах и характеризуется значительным таксономическим разнообразием. Относительно высокая выравненность видов в сообществе, а также разнообразие и высокие показатели численности ракообразных, могут свидетельствовать о благоприятных условиях обитания макрозообентоса в этом биотопе.

Авторы выражают благодарность В.А. Тимофееву и Т.П. Гетьману за помощь в сборе материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ [REFERENCES]

- Воробьев В.П. Бентос Азовского моря // Тр. Азово-Черноморского научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии. Вып. 13. Симферополь, 1949. С. 5–95 [Vorobyov V.P. Benthos Azovskogo morya // Trudi Azovo-Chernomorskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta morskogo ribnogo hozyastva i okeanografii. Vyp. 13. Simferopol, 1949. S. 5–95].
- Грезе И.И. Амфиподы Черного моря и их биология. Киев, 1977. 156 с. [Greze I.I. Amphipody Chernogo morya. Kiev, 1977. 156 s.].
- Киселева М.И. Многощетинковые черви (Polychaeta) Черного и Азовского морей. Апатиты, 2004. 409 с. [Kiselyova M.I. Mnogochetinkovye chervi (Polychaeta) Chernogo i Azovskogo morey. Apatity, 2004. 409 s.].
- Ковалева М.А. Предварительные данные о распределении моллюска – камнеточца *Petricola lithophaga* (Philippson, 1788) у западного берега Крыма // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Сер. Біол. 2012. № 2 (51). С. 132–136 [Kovalyova M.A. Predvaritelnie dannye o raspredelenii molluska-kamnetochca *Petricola lithophaga* (Philippson, 1788) u zapadnogo berega Kryma // Naukovi zapyski Ternopil'skogo nacional'nogo pedagogichnogo uneverситetu imeni Volodymira Gnatyuka. Seriya Biologiya. 2012. S. 132–136].
- Ковалева М. А. Влияние твердости субстрата на распространение двустворчатых моллюсков в акватории крымского побережья (Черное море) // Регіональні аспекти флористичних і фауністичних досліджень: Матеріали Першої міжнародної науково-практичної конференції (м. Хотин, 10–12 квітня 2014 р.) / відп. ред. І.В. Скільський. Чернівці, 2014. С. 215–217 [Kovalyova M.A. Vliyanie tverdsti substrata na rasprostranenie dvustvorchatih mollus-
- kov kamnetochcev v akvatorii krim'skogo poberezhya (Chernoe more) // Regionalni aspekti floristichnih i faunistichnih doslidzhen: Materiali Pershoi naukovopraktichnoi konferencii (Khotin, 10–12.04.2014) // Vid. red. I. V. Skil'skiy, Min. ekologii i prirodni resursov Ukrainy, Nacionalniy prirodniy park Khotinskiy ta in. Chernivci, Druk art. S. 215–217].
- Ковалева М.А., Вдодович И.В., Рилькова О.А., Муханов В.С. Экология обитания и спектр питания полихеты *Lysidice ninetta* Audouin & Milne-Edwards, 1833 (Севастопольская бухта, Черное море) // Зоология. Мат-лы XLIII науч. конф. профессорско-преподавательского состава, аспирантов и студентов Таврического национального университета им. В.И. Вернадского. Секция Зоология (Симферополь, 25 апреля 2014 г.). Симферополь, 2014. С. 10–11 [Kovalyova M.A., Vdodovich I.V., Ril'kova O.A., Murhanov V.S. Ekologiya obitaniya i spektr pitaniya polichety *Lysidice ninetta* Audouin & Milne-Edwards, 1833 (Sevastopolskaya buhta, Chernoe more) // Zoologiya. Materialy XLIII nauchnoy konferencii professorsko-prepodovatel'skogo sostava, aspirantov i studentov Tavricheskogo nacional'nogo universiteta im V.I. Vernad'skogo. Sekciya zoologiya (Simferopol, 25.04.2014). Simferopol, 2014. S. 10–11].
- Мальцев В.И. О возможности применения показателя функционального обилия для структурных исследований зооценозов // Гидробиологический журнал. 1990. Т. 26. № 1. С. 87–89 [Maltsev V.I. O vozmozhnosti primeneniya pokazatelya funktsional'nogo obiliya dlya strukturnykh issledovaniy zoocenozov // Gidrobiologicheskii zhurnal. 1990. T. 26. № 1. S. 87–89].
- Синегуб И.А. Макрофауна зоны верхней сублиторали скал в Черном море у Карадага // Карадаг. Гидробиологические исследования. Сб.

- науч. тр., посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Кн. 2. Симферополь, 2004. С. 121–133 [Sinogub I.A. Makrofauna zony verhney sublitoral'noy skal v Chernom more u Karadaga // Karadag. Hidrobiologicheskie issledovaniya. Sbornik nauchnykh trudov, posvyacshenniy 90-letiyu Karadag'skoy nauchnoy stancii i 25-letiyu Karadag'skogo prirodnogo zapovednika NAN Ukrainy. Кн. 2. Simferopol, 2004. S. 121–133].
- Чухчин В. Д. Экология брюхоногих моллюсков Черного моря. Киев, 1984. 176 с. [Chuhchin V.D. Ekologiya bryuhonogih molluskov Chernogo morya. Kiev, 1984. 176 s.].
- Шаронов И. В. Фауна скал и каменистых россыпей у Карадага // Тр. Карадагской биологической станции. 1952. Вып. 12. С. 68–77 [Sharonov I.V. Fauna skal i kamenistyyh rossipey u Karadaga // Trudi Karadag'skoy biologicheskoy stancii. 1952. Vyp. 12. S. 68–77].
- Якубова Л.И. Список Archiannelidae и Polychaeta в Севастопольской бухте Черного моря // Изв. АН СССР. Сер. 7. Отд. физ.-мат. наук. 1930. № 9. С. 863–881 [Yakubova L.I. Spisok Archiannelidae i Polychaeta v Sevastopolskoy buhte Chernogo morya // Izv. AN SSSR. Ser. 7. Otd. fiz.-mat. nauk. 1930. № 9. S. 863–881].
- Cinar M.E., Gonlugur-Demirci G. Polychaete assemblage on shallow-water benthic habitats along the Sinop Peninsula (The Black sea, Turkey) // Cah. Biol. Mar. 2005. Vol. 46. P. 253–263.
- Whittaker R.H. Dominance and diversity in land plant communities // Science. 1965. 147. P. 250–260.

Поступила в редакцию / Received 05.02.2015
Принята к публикации / Accepted 09.11.2015

THE MACROZOOBENTHOS OF ROCKS OF THE UPPER SUBLITTORAL OF THE TARKHANKUT PENINSULA (CRIMEA, THE BLACK SEA)

M.A. Kovalyova, N.A. Boltacheva, M.V. Makarov, L.V. Bondarenko¹

The data about species composition and state of macrozoobenthos of rocks of fallouts origin in aquatorium of the Tarkhankut peninsula were presented at the first. The 79 species of macrozoobenthos were identified. On the basis of prevailing on biomass and index of functional abundance the community of *Mytilaster lineatus* was distinguished. The abundance of all species of this community in average was 8610±117 ind./m², the biomass – 585±14 g/m². The relatively high uniformity of species in this community, diversity and high abundance of Crustacea and high percent of phytophags can testify about favourable conditions of habitation of macrozoobenthos in this biotope.

Key words: The community of rocks, biodiversity, *Mytilaster lineatus*, the Black sea.

¹All from the A.O. Kovalevsky Institute of marine biological researches RAS, Sevastopol: Kovalyova Margarita Alexandrovna (kovalmargarita@mail.ru), Boltachova Nataliya Aleksandrovna (nboltacheva@mail.ru), Makarov Mikhail Valerievich (mihaliksevast@inbox.ru), Bondarenko Lyudmila Vasilyevna (bondarenko.luda@mail.ru).

УДК 574.42+598.2+581.52 (235) (571.6)

ПОЙМЕННЫЕ СЕРИИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА И НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ В ГОРНО-ТАЕЖНЫХ ЛАНДШАФТАХ БУРЕЙНСКОГО НАГОРЬЯ

С.В. Осипов¹, М.Ф. Бисеров²

Изучены пойменные смены экосистем в речных долинах бореально-лесного пояса Буреинского нагорья. Лесообразующими древесными породами, играющими ведущую роль в сменах растительности, являются чозения толокнянколистная (*Chosenia arbutifolia*), тополь душистый (*Populus suaveolens*), лиственница Каяндера (*Larix cajanderi*) и ель аянская (*Picea ajanensis*). Наиболее обильные виды птичьего населения – пеночка корольковая (*Phylloscopus proregulus*), гаичка буроголовая (*Parus montanus*), мухоловка таежная (*Ficedula mugimaki*) и овсянка седоголовая (*Emberiza spodocephala*). Охарактеризованы особенности растительного покрова и населения птиц на разных стадиях двух пойменных серий.

Ключевые слова: сукцессионные серии, динамика, экологические градиенты, экосистема, растительность, орнитофауна, авифауна, долинный, горный, бореальный, тайга, природный заповедник Буреинский.

Долины рек – это всегда особые географические комплексы, контрастирующие со своим окружением. Генеральное направление природному развитию и смене экологических систем задает жизнедеятельность реки, которая формирует серию речных террас и тем самым обуславливает один из наиболее значительных экологических и сукцессионных градиентов в долинах рек. В биогеографии хорошо известна специфика биоты речных долин, прежде всего пойм, в сравнении с биотой окружающих ландшафтов. Однако знания о структуре и динамике растительного покрова речных долин горно-таежных ландшафтов довольно фрагментарны (Сочава, 1934; Нечаев, 1963, 1967; Шага, 1967, 1968; Крауклис, 1979; Губанов, 1981; и др.). Еще менее изучены структура и динамика птичьего населения в этих ландшафтных условиях, несмотря на внимание к пойменным местообитаниям в других ландшафтных зонах (Равкин, 1984; Измайлов, Сальников, 1986; Рогачёва, 1988; Равкин, Равкин, 2005; Равкин и др., 2007; Бурский, 2009; и др.). Задача данной статьи – охарактеризовать пойменные серии растительного покрова и населения птиц в горно-таежных ландшафтах Буреинского нагорья.

Характеристика района исследований

Район исследования охватывает бассейн рек Правая и Левая Бурей, которому соответствует

территория природного заповедника Буреинский и его охранной зоны. Эта территория расположена в месте сочленения Монголо-Охотской и Сихотэ-Алинской складчатых систем и Буреинского массива. Она представляет собой складчато-глыбовые среднегорья с участием высокогорий и характеризуется весьма гетерогенным геологическим строением: здесь представлены плотные осадочные породы разного возраста и разной степени метаморфизма, крупные гранитные интрузивы и липаритовые эффузивы мелового возраста (Красный, 1980; Ивашинников, 1992, 1999). Наименьшая и наибольшая высотные отметки района равны примерно 550 и 2200 м над ур. моря.

Главные водные артерии рассматриваемой территории – Правая и Левая Бурей, а также трехкилометровый отрезок Буреи ниже их слияния. Правая Бурей в нижнем течении – водоток 6-го порядка, Левая Бурей в нижнем течении – водоток 7-го порядка по классификации А.Н. Strahler. Для Правой Буреи от устья до верховьев характерно чередование относительно широких участков долины с поймой и выраженной надпойменной (как правило, заболоченной) террасой и узких участков, где дно долины занято главным образом руслом и прирусловой поймой. Длялевой Буреи в нижнем и среднем течении характерна более широкая долина с пойменными и надпойменной

¹Осипов Сергей Владимирович – сопр. Дальневосточного федерального университета и Тихоокеанского института географии ДВО РАН, докт. биол. наук (sv-osipov@yandex.ru); ²Бисеров Марат Фаридович – сопр. Государственного природного заповедника Буреинский, канд. биол. наук (marat-biserov@mail.ru).

(как правило, дренированной, реже заболоченной) террасами (Осипов, 2012а).

Формирование климата этой части региона происходит под влиянием муссонных процессов, а также западных и юго-западных циклонов, поступающих сюда из Прибайкалья и Монголии (Петров и др., 2000). Из-за холодной, сухой и солнечной зимы, прохладного и влажного лета эта территория, несмотря на довольно южные широты, получает относительно мало тепла. Климат характеризуется весьма высокой континентальностью. Две ближайшие метеостанции – Софийский прииск и Иппата – характеризуются следующими значениями климатических параметров: средняя годовая температура воздуха составляет $-7,5$ и $-4,6^{\circ}\text{C}$, средняя температура воздуха самого холодного месяца (января) составляет $-33,3$ и $-27,1^{\circ}\text{C}$, средняя температура воздуха самого теплого месяца (июля) составляет $+15,1$ и $+16,2^{\circ}\text{C}$, атмосферные осадки 722 и 702 мм/год (Петров и др., 2000).

В растительном покрове выражены три высотных пояса (зоны). Бореально-лесной пояс протянулся от наименьших высот до 1400 м над ур. моря, подгольцовый пояс – от 1400 до 1600 м над ур. моря, тундровый пояс – от 1600 м над ур. моря до максимальных высот (Осипов, 2012а, 2012в). В бореально-лесном поясе довольно ясно выделяются 2 подпояса: нижний, в котором зональными являются таежные ельники и лиственничники, и верхний, в котором зональными являются подгольцовые ельники и лиственничники. Граница между подпоясами проходит на высоте 800–1000 м над ур. моря.

В пределах района исследования зарегистрировано гнездование 87 видов птиц, которые относятся к шести орнитофаунистическим комплексам (арктическому, сибирскому, китайскому (маньчжурскому), высокогорному (тибетскому), европейскому, широко распространенных видов) и пяти экологическим комплексам (лесному, водно-болотному, луго-полевому, горно-тундровому и скальных местообитаний) (Бисеров, 2007).

Материалы и методы

Первичный материал представлен оригинальными геоботаническими, почвенно-геоботаническими и ландшафтными описаниями пробных площадей и трансект (около 100 описаний) и дневниками учета летнего населения птиц (примерно 140 км маршрутов). Также использованы спутниковые снимки и топографические карты.

В процессе изучения динамики или смен растительности, растительного покрова (Сукачев, 1942; Александрова, 1964) исследователю неиз-

бежно приходится сталкиваться с неполнотой, фрагментарностью информации, даже когда применяется широкий спектр соответствующих методов. В настоящем исследовании для выявления динамических связей и построения динамических серий и циклов использован метод, который В.Д. Александрова (1964) назвала «Установление сукцессионных (временных) связей на основании изучения пространственных (экологических и фитоценологических) рядов сообществ». Большую роль в отображении динамики растительного покрова сыграли классификация растительности, разработанная для рассматриваемой территории, и карта растительного покрова исследуемого района (масштаб 1 : 200000) (Осипов, 2012а, 2012б, 2014).

При изучении населения птиц пользовались методикой маршрутных учетов Ю.С. Равкина (1967). Протяженность маршрутов по стадиям сукцессионных серий составляет ~20 км (Н1, Н3, Н4, В1, В4), ~15 км (Н2, В3) и ~10 км (В2).

Типы орнитофаун приведены по Б.К. Штегману (1938). В сибирский комплекс объединены виды восточно-сибирской и охотской фаун, поскольку принято считать, что современная лиственничная тайга Восточной Сибири не имеет присущей только ей специфической таежной орнитофауны, и все элементы такой фауны в равной мере представлены в елово-пихтовой тайге (Штегман, 1966). В составе китайской фауны рассматриваются также немногочисленные представители индо-малайской фауны. При анализе структуры населения птиц рассмотрены фаунистические и экологические комплексы и ярусные группировки птиц (Кулешова, 1968; Равкин, Лукьянова, 1976). В качестве фоновых приняты виды, обилие которых составляет не менее одной особи на 1 км^2 . Доминантные виды – это виды, доля которых составляет 10% и более от общего обилия (Кузякин, 1962).

Названия птиц приведены по Л.С. Степаняну (1990) с небольшими изменениями по Е.А. Коблику с соавт. (2006), названия растений – в основном по Л.И. Малышеву с соавт. (2012).

Результаты и обсуждение

Пойменные смены экосистем рассматриваются в соответствии со стадиями развития растительности и географических комплексов в целом: 1) раннесукцессионные экосистемы на русловом аллювии, 2) раннесукцессионные экосистемы на пойменных террасах, 3) среднесукцессионные экосистемы на пойменных террасах, 4) поздне-сукцессионные и климаксовые экосистемы на

надпойменных террасах. При этом различаются серии Н и В. Первая тяготеет к нижнему подполюсу бореально-лесного пояса и встречается в долинах водотоков 4–7-го порядка, а вторая тяготеет к верхнему подполюсу бореально-лесного пояса и встречается в долинах водотоков 3–5-го порядка. Экосистемы этих серий преобладают по площади, но кроме них в речных долинах района исследования встречаются экосистемы пирогенных серий и серий заболачивания (Осипов, 2012а, 2012б), которые в данной работе не рассматриваются.

В экосистемах обеих пойменных серий всего зарегистрировано 55 видов гнездящихся птиц. В экосистемах серии Н гнездятся все 55 видов птиц, серии В – 34 вида. Все эти виды относятся к сибирскому, китайскому (маньчжурскому) и европейскому орнитофаунистическим комплексам и группе широко распространенных видов и принадлежат двум экологическим комплексам – лесному и околородному (Бисеров, 2007). При этом околородный экологический комплекс представлен только двумя видами с невысокой плотностью населения, это перевозчик и трясогузка горная (приложение).

Раннесукцессионные экосистемы на русловом аллювии

Наиболее крупные прирусловые косы имеют площадь несколько тысяч квадратных метров. Аллювиальные отложения образованы в основном галькой с участием валунов и песка. На большей площади растительный покров представлен лишь отдельными растениями или их куртинами (растительными агрегациями и семиагрегациями). Возвышенные участки заняты зарослями подрастающей ив сердцелистной (*Salix cardiophylla*), удской (*S. udensis*), Шверина (*S. schwerinii*), росистой (*S. rorida*), чозении толокнянколистной (*Chosenia arbutifolia*), тополя душистого (*Populus suaveolens*), лиственницы Каяндера (*Larix cajanderi*). Помимо отмеченных массовых видов растений на аллювии в обоих подполюсах регулярно встречаются и другие виды (иван-чай широколистный (*Chamerion latifolium*), полевица Кудо (*Agrostis kudoii*)). Обычны завалы плавника из принесенных рекой деревьев. Гнездование птиц в этих экосистемах не зарегистрировано и не может успешно завершиться из-за частых летних паводков.

Раннесукцессионные экосистемы на пойменных террасах

В раннесукцессионных экосистемах серии Н растительный покров сложен чистыми и смешан-

ными молодняками чозении толокнянколистной, тополя душистого и, в меньшей степени, лиственницы Каяндера, березы плосколистной (*Betula platyphylla*). Древостои в основном высоко сомкнутые, высотой до 12–16 м и более. Подчиненные ярусы не развиты или фрагментарны, наиболее обычные виды – рябинник рябинолистный (*Sorbaria sorbifolia*), малина сахалинская (*Rubus sachalinensis*), смородина печальная (*Ribes triste*), вейник пурпурный (*Calamagrostis purpurea*), грушанка круглолистная (*Pyrola rotundifolia*), ракомитрий седоватый (*Racomitrium canescens*) и др. Эти экосистемы населяют 22 вида птиц, фоновых видов 13. Доминантами являются пеночка корольковая, овсянка седоголовая и трясогузка горная.

В раннесукцессионных экосистемах серии В растительный покров сложен чистыми и смешанными молодняками чозении толокнянколистной, тополя душистого, лиственницы Каяндера и ивы сердцелистной. Древостои неравномерно сомкнутые, высотой до 7 м и более. Подчиненные ярусы не развиты или фрагментарны, наиболее обычные такие виды, как ольховник кустарниковый (*Duschekia fruticosa*), вейник пурпурный, грушанка круглолистная, ракомитрий седоватый и др. Эти экосистемы населяют 11 видов птиц, фоновых видов 5. Доминирующими видами являются гаичка буроголовая, пеночка корольковая, трясогузка горная и пеночка-зарничка.

Раннесукцессионные экосистемы на пойменных террасах характеризуются наиболее низким видовым разнообразием птиц и наименьшей плотностью их населения (таблица). Особенностью населения птиц раннесукцессионных экосистем является наиболее высокая доля подлещников (55% от общего обилия птиц в серии Н и 36% в серии В). Связано это, вероятно, с относительно небольшой высотой и вертикальной сомкнутостью древостоя. Захламленность лесов плавником создает благоприятные условия, обеспечивающие высокую численность овсянки седоголовой, конька пятнистого, рябчика и соловья синего. Большое разнообразие подлещников отмечается в серии Н, только здесь отмечены рябчик, крапивник, пеночка толстоклювая, соловей синий, синица длиннохвостая. Несмотря на относительно небольшую высоту древостоев, доля кронников в птичьем населении довольно высокая (31% общего обилия в серии Н и 35,2% в серии В). Вследствие молодости древостоев древолазы представлены лишь одним видом – дятлом малым (с минимальной плотностью). Состав населения обеих серий формируется в основном

Соотношение фаунистических комплексов и ярусных группировок гнездящихся птиц двух пойменных серий в горно-таежных ландшафтах Бурейнского нагорья

Фаунистические комплексы и ярусные группировки		Серия Н			Серия В		
		Н2	Н3	Н4	В2	В3	В4
Всего		22 / 85,4	34 / 129,5	48 / 571,9	11 / 12,5	25 / 82,1	27 / 75,6
Фаунистические комплексы	С	8 / 43,1	14 / 81,7	25 / 374,2	5 / 8,6	14 / 61,4	19 / 59,9
	К	8 / 27,4	10 / 32,6	13 / 107,7	2 / 1,1	4 / 7,4	4 / 6,0
	Е	1 / 0,6	2 / 3,8	3 / 39,8	–	2 / 5,7	1 / 4,2
	Ш	5 / 14,3	8 / 11,4	7 / 50,2	4 / 2,8	5 / 7,6	3 / 5,5
Ярусные группировки	К	7 / 26,5	15 / 49,0	20 / 295,3	2 / 4,4	11 / 42,7	12 / 44,3
	П	11 / 47,0	12 / 21,8	19 / 139,1	6 / 4,5	8 / 12,8	8 / 20,4
	Д	1 / 0,2	3 / 11,9	5 / 47,2	2 / 0,4	3 / 7,5	3 / 1,8
	В	3 / 11,7	4 / 46,8	4 / 90,3	1 / 3,2	3 / 19,1	4 / 9,1

Примечания. Цифра над чертой – число видов, под чертой – плотность, число особей на 1 км². Прочерк означает, что вид не обнаружен.

Обозначения. Стадии пойменных серий Н и В: Н2 и В2 – раннесукцессионные экосистемы на пойменных террасах, Н3 и В3 – среднесукцессионные экосистемы на пойменных террасах, Н4 и В4 – поздне-сукцессионные и климаксовые экосистемы на надпойменных террасах. Фаунистические комплексы видов: С – сибирский, К – китайский, Е – европейский, Ш – широко распространённые виды. Ярусные группировки видов: К – кронники, П – подлесочники, В – всеярусники, Д – древолазы.

видами сибирской фауны. Число видов китайской фауны заметно больше в серии Н.

Среднесукцессионные экосистемы на пойменных террасах

В среднесукцессионных экосистемах серии Н растительный покров сложен тополевыми и лиственничниками (далее приведена их обобщенная характеристика). **Топольники.** Древо-стой: II–IV класс бонитета, высота 24–30 м, сомкнутость крон 80–100%, образован тополем душистым обычно с участием ели аянской (*Picea ajanensis*). Подрост черемуховый, еловый и пихтовый. Кустарниковый ярус: сомкнутость крон 40–90%, высота 1–2 м, образован свидиной белой (*Swida alba*), шиповником иглистым (*Rosa acicularis*), смородиной печальной, рябинником рябинолистным и др. Травяной ярус имеет надземную сомкнутость 70–90%, высоту 20–70 см, образован вейником пурпурным, осокой серповидной (*Carex falcata*), грушанкой круглолистной, кочедыжником китайским (*Athyrium sinense*) и др. Мохово-лишайниковый ярус обычно не развит. **Лиственничники.** Древо-стой: III–IV классы бонитета, высота 12–20 м, сомкнутость крон 80–90%, образован лиственницей Каяндера. Подрост лиственничный и еловый. Кустарниковый ярус: сомкнутость крон 20–80%, высота 1–3 м, образован спиреей иволистной (*Spiraea salicifolia*), смородиной печальной, шиповником иглистым, жимолостью съедобной (*Lonicera edulis*), ольховником кустарниковым и др. Травяной или травя-

но-кустарничковый ярус имеет надземную сомкнутость 80–100%, высоту 20–60 см, образован вейником пурпурным, борцом южносахалинским (*Aconitum karafutense*), золотарником таволголистным (*Solidago spiraeifolia*), брусникой (*Vaccinium vitis-idaea*) и др. Моховой ярус: надземная сомкнутость 10–50%, высота 8–12 см, образован гилокомием блестящим (*Hylocomium splendens*). Всегда присутствуют древесный сухостой и валеж. Эти экосистемы населяют 34 вида птиц. Фоновых видов 24. Доминантами являются гаичка буроголовая, дрозд оливковый, пеночка зеленая.

В среднесукцессионных экосистемах серии В растительный покров сложен тополевыми и лиственничниками (далее приведена их обобщенная характеристика). **Топольники.** Древо-стой: IV–V класс бонитета, высота 12–20 м, сомкнутость крон 60–90%, образован тополем душистым, часто с участием ели аянской. Подрост еловый. Кустарниковый ярус: сомкнутость крон 20–60%, высота 1–3 м, образован рябинником рябинолистным, шиповником иглистым, смородиной печальной, ольховником кустарниковым и другими видами. Травяной ярус имеет надземную сомкнутость 50–90%, высоту 20–70 см, образован вейником пурпурным, грушанкой круглолистной, осокой бледной (*Carex pallida*), брусникой и др. Мохово-лишайниковый ярус обычно не развит. **Лиственничники.** Древо-стой: IV–V класс бонитета, высота 12–18 м, сомкнутость крон 40–90%, образован лиственницей Каяндера, часто с участием ели аянской. Подрост лиственничный и

еловый. Кустарниковый ярус: сомкнутость крон 20–80%, высота 1–3 м, образован ольховником кустарниковым, кедровым стлаником (*Pinus pumila*), шиповником иглистым, спиреей Бовера (*Spiraea beauverdiana*) и др. Травяной или травяно-кустарничковый ярус имеет надземную сомкнутость 90–100%, высоту 20–50 см, образован вейником пурпурным, чемерицей острокопной (*Veratrum oxysepalum*), кровохлебкой прилистниковой (*Sanguisorba stipulata*), брусникой и др. Моховой ярус: надземная сомкнутость 30–60%, высота 7–10 см, образован гилокомием блестящим и плеурозиом Шребера (*Pleurozium schreberi*). Присутствуют древесный сухостой и валеж. Эти экосистемы населяют 25 видов птиц, фоновых видов 17. Доминантами являются пеночка корольковая, гаичка буроголовая, пеночка-зарничка.

Среднесукцессионные экосистемы рассматриваемых пойменных серий Н и В характеризуются более высоким, чем в раннесукцессионных экосистемах, видовым разнообразием и плотностью населения птиц. Особенностью населения птиц среднесукцессионных экосистем обеих серий является преобладание доли кронников (37,8% от общего обилия в серии Н и 52,0% в серии В). Это обусловлено хорошо развитым древостоем. Для серии Н характерно большее видовое разнообразие кронников, среди которых отмечены перепелятник малый, кукушка ширококрылая, мухоловка ширококлювая, чечевица обыкновенная. Для обеих серий характерно существенное сокращение доли подлесочников в общем обилии (до 16,9% в серии Н и 15,6% в серии В), при незначительном увеличении их видового разнообразия. Значительно возрастает в общем обилии доля древолазов (до 9,2% от общего обилия в серии Н и 9,1% в серии В) и всеярусников.

Состав населения обеих серий формируется в основном видами сибирской фауны (63,1% общего обилия в серии Н и 74,8% в серии В). Доля в населении видов китайской фауны заметнее сокращается в серии Н (до 25,2%) и остается практически неизменной в серии В (9,0%). Характерно значительное сокращение в населении обеих серий широко распространенных видов (соответственно до 8,8% общего обилия в серии Н и до 9,3% в серии В). Доля участия видов европейской фауны в населении наиболее заметно увеличивается в серии В, за счет вселения чижа (до 6,9%).

Позднесукцессионные и климаксовые экосистемы на надпойменных террасах

В растительном покрове позднесукцессионных и климаксовых экосистем серии Н преобла-

дают лиственничники таежные зеленомошные и сфагновые (далее приведена их характеристика), редко – ельники таежные зеленомошные (Осипов, 2012а). **Лиственничники таежные зеленомошные.** Древостой: II–IV класс бонитета, высота 14–28 м, сомкнутость крон 40–95%, образован лиственницей Каяндера, довольно часто с участием ели аянской. Подрост лиственничный и еловый. Кустарниковый ярус: сомкнутость крон от незначительной до 95%, высота 1–2 (0,2–4) м, образован шиповником иглистым, кедровым стлаником и другими видами. Травяно-кустарничковый ярус имеет надземную сомкнутость 30–100%, высоту 10–70 см, образован брусникой, багульником подбелом (*Ledum hypoleucum*), багульником болотным (*Ledum palustre*), вейником пурпурным и другими видами. Моховой ярус: надземная сомкнутость 40–100%, высота 4–15 см, образован гилокомием блестящим и плеурозиом Шребера. **Лиственничники сфагновые.** Древостой: IV–Va класс бонитета, высота 11–20 м, сомкнутость крон 30–85%, образован лиственницей Каяндера. Подрост лиственничный и еловый. Кустарниковый ярус: сомкнутость крон 20–95%, высота 0,8–3,5 м, образован кедровым стлаником, березой растопыренной (*Betula divaricata*) и ольховником кустарниковым. Травяно-кустарничковый ярус: надземная сомкнутость 10–100%, высота 10–60 см, образован багульником болотным, багульником подбелом, брусникой, осокой круглой (*Carex globularis*), морошкой (*Rubus chamaemorus*). Моховой ярус: надземная сомкнутость 50–100%, высота 7–13 см, образован сфагном узколистным (*Sphagnum angustifolium*) или Гиргензона (*S. girgensohnii*). Эти экосистемы населяют 48 видов птиц, фоновых видов 37. Доминантами являются пеночка корольковая, мухоловка таежная, гаичка буроголовая.

В растительном покрове позднесукцессионных и климаксовых экосистем серии В преобладают подгольцовые зеленомошные лиственничники и ельники (далее приведена их характеристика). **Лиственничники подгольцовые зеленомошные.** Древостой: IV–Vб класс бонитета, высота 8–20 м, сомкнутость крон 30–90%, образован лиственницей Каяндера, довольно редко с участием ели аянской. Подрост лиственничный и еловый. Кустарниковый ярус: сомкнутость крон 20–100%, высота 0,6–2 м, образован кедровым стлаником и березой растопыренной. Травяно-кустарничковый ярус: надземная сомкнутость 30–100%, высота 20–50 см, образован рододендромом золотистым (*Rhododendron*

aureum), голубикой (*Vaccinium uliginosum*), брусничкой и другими видами. Моховой ярус: надземная сомкнутость 60–100%, высота 5–15 см, образован плеуроэрием Шребера с участием других видов. **Ельники подгольцовые зеленомошные.** Древостой: V–Va класс бонитета, высота 10–18 м, сомкнутость крон 40–90%, образован елью аянской, редко с участием лиственницы Каяндера и берёзы каменной (*Betula lanata*). подрост преимущественно еловый. Кустарниковый ярус: сомкнутость крон 10–90%, высота 2,5–5 м, образован ольховником кустарниковым и кедровым стлаником. Травяно-кустарничковый ярус: надземная сомкнутость 70–90%, высота 15–40 см, образован кустарничками и низкими кустарниками (рододендрон золотистым, брусничкой, спиреей Бовера) с участием трав (вейника пурпурного). Моховой ярус: надземная сомкнутость 80–95%, высота 4–8 см, образован плеуроэрием Шребера или/и гилокомием блестящим. Эти экосистемы населяют 27 видов птиц, фоновых видов 15. Доминантами являются пеночка корольковая, пеночка-зарничка, мухоловка таежная.

Позднесукцессионные и климаксовые экосистемы рассматриваемых пойменных серий Н и В характеризуются наиболее высоким видовым разнообразием птиц, соответственно 48 и 27 видов. Примечательно, что общая плотность населения птиц в серии Н возрастает в несколько раз, в то время как в серии В немного снижается (таблица). Более суровыми экологическими условиями можно объяснить отсутствие в серии В, в отличие от серии Н, вальдшнепа, рябчика, дикущи, личинкоеда, соловья (синего и свистуна), мухоловки сибирской, пеночки (бледноногой и толстоклювой), королька желтоголового, дрозда бледного и клеста обыкновенного. Особенностью обеих серий является максимальная доля кронников (51,6% от общего обилия в серии Н и 58,6% в серии В), а также некоторое увеличение доли подлесочников. Доли древолазов и всеярусников в сериях В и Н минимальны.

Отличительной особенностью фаунистического состава населения является максимальная доля участия представителей сибирской фауны (65,4 и 79,2% от общего обилия в сериях Н и В соответственно), доля представителей китайской фауны минимальна.

Исследования выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 13-05-00677).

Выводы

Таким образом, в речных долинах горно-таежных ландшафтов Буреинского нагорья выделены и охарактеризованы четыре стадии развития экосистем: раннесукцессионные экосистемы на русловом аллювии, раннесукцессионные экосистемы на пойменных террасах, среднесукцессионные экосистемы на пойменных террасах, позднесукцессионные и климаксовые экосистемы на надпойменных террасах. При этом различаются две пойменные серии: серия Н, тяготеющая к нижнему подполюсу бореально-лесного пояса и встречающаяся в долинах водотоков 4–7-го порядка, и серия В, тяготеющая к верхнему подполюсу бореально-лесного пояса и встречающаяся в долинах водотоков 3–5-го порядка.

Ведущую роль в пойменных сменах растительности и развитии экосистем играют такие древесные породы, как чозения толокнянколистная, тополь душистый, лиственница Каяндера и ель аянская. Эти лесообразующие породы формируют одинаковый набор растительных формаций в обеих пойменных сукцессионных сериях. Наиболее существенные различия рассматриваемых серий растительности связаны с ухудшением роста древесных пород от серии Н к серии В, и это во многом обуславливает другие различия строения и функционирования экосистем аналогичных стадий двух серий.

Наиболее обильными видами птичьего населения в серии Н являются пеночка корольковая, гаичка буроголовая, мухоловка таежная и овсянка седоголовая, в серии В – пеночка корольковая, пеночка зарничка, гаичка буроголовая и сине-хвостка. В серии Н число видов и плотность населения птиц значительно возрастают от раннесукцессионных к позднесукцессионным и климаксовым экосистемам. В серии В число видов и плотность населения птиц существенно увеличиваются от раннесукцессионных к среднесукцессионным экосистемам, среднесукцессионные экосистемы по данным параметрам весьма близки к позднесукцессионным и климаксовым. Видовое разнообразие птиц значительно выше в серии Н по сравнению с серией В (на отдельных стадиях и в целом), что связано с более благоприятными климатическими условиями и, вероятно, с большей площадью речных долин.

Приложение
Видовой состав и плотность гнездящихся птиц двух пойменных серий в горно-таежных ландшафтах
Буреинского нагорья

Название вида	Ф	Я	Серия Н			Серия В		
			Н2	Н3	Н4	В2	В3	В4
<i>Accipiter nisus</i> – перепелятник	Ш	К	0,1	0,2	–	–	0,1	–
<i>Accipiter gularis</i> – перепелятник малый	К	К	0,1	1,2	2,2	–	–	–
<i>Actitis hypoleucos</i> – перевозчик	Ш	П	0,4	0,5	4,8	0,2	0,1	1,5
<i>Aegithalos caudatus</i> – синица длиннохвостая	Ш	П	3,2	0,5	0,6	–	–	–
<i>Anthus hodgsoni</i> – конёк пятнистый	С	П	4,8	1	3,1	0,3	0,1	1,2
<i>Bombycilla japonica</i> – свиристель амурский	С	К	–	–	10,4	–	–	–
<i>Bradypterus thoracicus</i> – пестрогрудка малая	К	П	–	–	0,1	–	–	–
<i>Buteo buteo</i> – канюк	Ш	К	–	–	1	–	–	–
<i>Caprimulgus indicus</i> – козодой большой	К	П	–	0,1	0,1	–	–	–
<i>Carpodacus erythrinus</i> – чечевица обыкновенная	К	К	–	2,2	16,2	–	–	–
<i>Carpodacus roseus</i> – чечевица сибирская	С	П	–	–	0,1	–	–	0,1
<i>Certhia familiaris</i> – пищуха обыкновенная	Е	Д	–	–	8,2	–	–	–
<i>Cuculus canorus</i> – кукушка	Ш	К	–	–	6	–	–	–
<i>Cuculus saturatus</i> – кукушка глухая	С	К	1,4	3	5,6	–	2,4	0,2
<i>Dendrocopos leucotos</i> – дятел белоспинный	С	Д	–	1,6	2,6	–	0,1	0,2
<i>Dendrocopos minor</i> – дятел малый	Ш	Д	0,2	4	–	0,1	1,4	–
<i>Dryocopus martius</i> – желна	С	Д	–	–	3,6	–	–	0,1
<i>Emberiza spodocephala</i> – овсянка седоголовая	К	П	14,4	2,4	40,4	1	1,2	5,6
<i>Falci pennis falci pennis</i> – дикуша	С	П	–	–	0,4	–	–	–
<i>Ficedula albicilla</i> – мухоловка малая восточная	С	К	–	7	19	–	2,8	2,5
<i>Ficedula mugimaki</i> – мухоловка таёжная	С	К	–	2,3	62,8	–	1	8,8
<i>Fringilla montifringilla</i> – юрок	С	К	–	3,2	18,2	–	5,6	3,4
<i>Hierococcus fugax</i> – кукушка ширококрылая	К	К	0,1	0,1	–	–	–	–
<i>Jynx torquilla</i> – вертишейка	Ш	Д	–	0,1	–	–	–	–
<i>Loxia curvirostra</i> – клёт обыкновенный	С	К	–	–	10,6	–	–	–
<i>Loxia leucoptera</i> – клёт белокрылый	С	К	–	–	0,1	–	–	0,1
<i>Luscinia calliope</i> – соловей-красношейка	К	П	0,6	–	0,8	0,1	–	0,2
<i>Luscinia cyane</i> – соловей синий	К	П	6,8	1,2	6,8	–	–	–
<i>Luscinia sibilans</i> – соловей-свистун	С	П	–	–	14,4	–	–	–
<i>Motacilla cinerea</i> – трясогузка горная	Ш	П	10,4	–	8,4	2,2	–	2,6
<i>Muscicapa latirostris</i> – мухоловка ширококлювая	К	К	0,4	2,4	–	–	–	–
<i>Muscicapa sibirica</i> – мухоловка сибирская	С	К	–	3	8	–	1,2	–
<i>Nucifraga caryocatactes</i> – кедровка	С	П	–	0,1	6,8	–	0,1	0,4
<i>Parus montanus</i> – гайчка буроголовая	С	В	5,8	24,5	60	3,2	10,2	6,6

<i>Pericrocotus divaricatus</i> – личинкочед	К	К	–	–	1,2	–	–	–
<i>Perisoreus infaustus</i> – кукушка	С	В	–	0,1	4,8	–	0,1	0,4
<i>Phylloscopus inornatus</i> – пеночка-зарничка	С	К	1,8	4,8	4,8	1,6	9,8	10,4
<i>Phylloscopus fuscatus</i> – пеночка бурая	К	П	–	2,8	–	–	0,2	–
<i>Phylloscopus proregulus</i> – пеночка корольковая	С	К	22,6	6,4	72,8	2,8	12,2	14,1
<i>Phylloscopus tenellipes</i> – пеночка бледноногая	К	П	–	–	10,4	–	–	–
<i>Phylloscopus trochiloides</i> – пеночка зелёная	К	К	–	10,2	12,4	–	2	0,1
<i>Phylloscopus schwarzi</i> – пеночка толстоклювая	К	П	1,2	–	0,2	–	–	–
<i>Picoides tridactylus</i> – дятел трёхпалый	С	Д	–	–	4	–	–	0,1
<i>Prunella montanella</i> – завирушка сибирская	С	П	–	–	0,1	–	–	1,6
<i>Pyrrhula pyrrhula</i> – снегирь	С	К	–	–	12,4	–	–	0,5
<i>Regulus regulus</i> – королёк желтоголовый	Е	К	–	–	15,6	–	–	–
<i>Scolopax rusticola</i> – вальдшнеп	Ш	П	–	0,1	0,6	–	–	–
<i>Sitta europaea</i> – поползень обыкновенный	Ш	Д	–	6,2	28,8	0,3	6	1,4
<i>Spinus spinus</i> – чиж	Е	К	–	3	16	–	5,6	4,2
<i>Tarsiger cyanurus</i> – синехвостка	С	П	0,4	3,2	23,2	0,7	7,8	7,2
<i>Tetrastes bonasia</i> – рябчик	С	П	4,2	9,1	17,8	–	3,2	–
<i>Troglodytes troglodytes</i> – крапивник	Е	П	0,6	0,8	–	–	0,1	–
<i>Turdus pallidus</i> – дрозд бледный	К	В	3,8	9,8	16,8	–	4	–
<i>Turdus obscurus</i> – дрозд оливковый	С	В	2,1	12,4	8,6	–	4,8	2
<i>Zoothera dauma</i> – дрозд пестрый	К	В	–	–	0,1	–	–	0,1

П р и м е ч а н и я. Цифрами показана плотность видов, число особей на 1 км². Прочерк означает, что вид не обнаружен.

О б о з н а ч е н и я. Стадии пойменных серий Н и В: Н2 и В2 – раннесукцессионные экосистемы на пойменных террасах, Н3 и В3 – среднесукцессионные экосистемы на пойменных террасах, Н4 и В4 – поздне-сукцессионные и климаксовые экосистемы на надпойменных террасах. Фаунистические комплексы видов (Ф): С – сибирский, К – китайский, Е – европейский, Ш – широко распространённые виды. Ярусные группировки видов (Я): К – кронники, П – подлесочники, В – всеярусники, Д – древолазы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ [REFERENCES]

- Александрова В.Д. Изучение смен растительного покрова // Полевая геоботаника. Т. 3. М.; Л., 1964. С. 300–447 [Aleksandrova V.D. Izuchenie smen rastitel'nogo pokrova // Polevaya geobotanika. T. 3. M.; L., 1964. S. 300–447].
- Бисеров М.Ф. Структура авифауны Хингано-Буреинского нагорья // Труды гос. природн. заповедника Буреинский. Вып. 3. Хабаровск, 2007. С. 29–46 [Biserov M.F. Struktura avifauny Khingano-Bureinskogo nagor'ya // Trudy gos. prirodn. zapovednika Bureinskii. Vyp. 3. Khabarovsk, 2007. S. 29–46].
- Бурский О.В. Структура и динамика популяций воробьиных птиц Центральной Сибири // Автореф. дис. ... док. биол. наук. М., 2009. 28 с. [Burskii O.V. Struktura i dinamika populyatsii vorob'inykh ptits Tsentral'noi Sibiri // Avtoref. dis. ... dok. biol. nauk. M., 2009. 28 s.].
- Губанов И.А. (отв. ред.). Флора и растительность хребта Тукурингра (Амурская область). М., 1981. 268 с. [Gubanov I.A. (otv. red.). Flora i rastitel'nost' khrebtu Tukuringra (Amurskaya oblast'). M., 1981. 268 s.].
- Измайлов И.В., Сальников Г.М. Население птиц речных пойм // Птицы Волжско-Окского междуречья. Владимир, 1986. С. 46–60 [Izmailov I.V., Sal'nikov G.M. Naselenie ptits rechnykh poim // Ptitsy Volzhsko-Okskogo mezhdurech'ya. Vladimir, 1986. S. 46–60].
- Ивашинников Ю.К. Структурно-геоморфологические особенности строения и районирования юга Дальнего Востока // Вопросы географии и геоморфологии советского Дальнего Востока. Владивосток, 1992. С. 108–132 [Ivashinnikov Yu.K. Strukturno-geomorfologicheskie osobennosti stroeniya i raionirovaniya yuga Dal'nego Vostoka // Voprosy geografii i geomorfologii sovetskogo Dal'nego Vostoka. Vladivostok, 1992. S. 108–132].
- Ивашинников Ю.К. Физическая география Дальнего Востока России. Районирование, характеристика

- природных стран и провинций. Владивосток, 1999. 324 с. [Ivashinnikov Yu.K. Fizicheskaya geografiya Dal'nego Vostoka Rossii. Raionirovanie, kharakteristika prirodnykh stran i provintsii. Vladivostok, 1999. 324 s.].
- Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. Список птиц Российской Федерации. М., 2006. 256 с. [Koblik E.A., Red'kin Ya.A., Arkhipov V.Yu. Spisok ptits Rossiiskoi Federatsii. M., 2006. 256 s.].
- Красный Л.И. Геология региона Байкало-Амурской магистрали. М., 1980. 159 с. [Krasnyi L.I. Geologiya regiona Baikalo-Amurskoi magistrali. M., 1980. 159 s.].
- Крауклис А.А. Проблемы экспериментального ландшафтоведения. Новосибирск, 1979. 172 с. [Krauklis A.A. Problemy eksperimental'nogo landshaftovedeniya. Novosibirsk, 1979. 172 s.].
- Кузякин А.П. Зоогеография СССР // Ученые записки Моск. обл. пед. ин-та. 1962. Т. 109. Вып. 1. Биогеография. С. 3–182 [Kuzyakin A.P. Zoogeografiya SSSR // Uchenye zapiski Mosk. obl. ped. in-ta. 1962. T. 109. Vyp. 1. Biogeografiya. S. 3–182].
- Кулешова Л.В. Анализ структуры птичьего населения в связи с ярусностью леса (на примере широколиственно-кедровых лесов среднего Сихотэ-Алиня) // Орнитология. Вып. 9. М., 1968. С. 108–120. [Kuleshova L.V. Analiz struktury ptich'ego naseleniya v svyazi s yarusnost'yu lesa (na primere shirokolistvenno-kedrovykh lesov srednego Sikhote-Alinya) // Ornitologiya. Vyp. 9. M., 1968. S. 108–120].
- Мальшев Л.И., Доронькин В.М., Зуев В.В. и др. Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения. Новосибирск, 2012. 640 с. [Malyshev L.I., Doron'kin V.M., Zuev V.V. i dr. Konspekt flory Aziatskoi Rossii: Sosudistye rasteniya. Novosibirsk, 2012. 640 s.].
- Нечаев А.П. Формирование лесной растительности в пойме реки Амгуни // Вопросы географии Дальнего Востока. Сб. 5. Хабаровск, 1963. С. 46–61 [Nechaev A.P. Formirovanie lesnoi rastitel'nosti v poime reki Amguni // Voprosy geografii Dal'nego Vostoka. Sb. 5. Khabarovsk, 1963. S. 46–61].
- Нечаев А.П. Семенное возобновление ивовых на галечниках реки Буреи // Лесоведение. 1967. № 1. С. 54–63 [Nechaev A.P. Semennoe vozobnovlenie ivovykh na galechnikakh reki Burei // Lesovedenie. 1967. № 1. S. 54–63].
- Осипов С.В. Растительный покров природного заповедника Буреинский (горные таежные и гольцовые ландшафты Приамурья). Владивосток, 2012 а. 219 с. [Osipov S.V. Rastitel'nyi pokrov prirodного zapovednika Bureinskii (gornye taezhnye i gol'tsovye landshafty Priamur'ya). Vladivostok, 2012a. 219 s.].
- Осипов С.В. Динамика растительного покрова таежных и гольцовых ландшафтов в верховьях реки Бурея (дальневосточный сектор Азии) // Сибирский экологич. журн. 2012б. № 3. С. 325–335 [Osipov S.V. Vegetation dynamics of taiga and alpine landscapes in the upper part of the Bureya River basin // Contemporary Problems of Ecology. 2012. Vol. 5. Is. 3. P. 235–243].
- Осипов С.В. Ботанико-географические районы и зональность растительного покрова в верховьях реки Буреи (Дальний Восток) // География и природные ресурсы. 2012в. № 2. С. 74–81 [Osipov S.V. Botaniko-geograficheskie raiony i zonal'nost' rastitel'nogo pokrova v verkhov'yakh reki Burei (Dal'nii Vostok) // Geografiya i prirodnye resursy. 2012v. № 2. S. 74–81].
- Осипов С.В. Экологическая структура растительного покрова гольцово-таежной территории: выявление и отображение основных закономерностей методом картографирования // Сибирский экологич. журн. 2014. № 3. С. 363–372 [Osipov S.V. Ecological structure of vegetation cover of taiga and alpine territory: detection and representation of basic peculiarities by the mapping method // Contemporary Problems of Ecology. 2014. Vol. 7. Is. 3. P. 275–281].
- Петров Е.С., Новороцкий П.В., Ленишин В.Т. Климат Хабаровского края и Еврейской автономной области. Владивосток; Хабаровск, 2000. 174 с. [Petrov E.S., Novorotskii P.V., Lenshin V.T. Klimat Khabarovskogo kraia i Evreiskoi avtonomnoi oblasti. Vladivostok; Khabarovsk, 2000. 174 s.].
- Равкин Е.С., Равкин Ю.С. Птицы равнин Северной Евразии. Новосибирск, 2005. 304 с. [Ravkin E.S., Ravkin Yu.S. Ptitsy ravnin Severnoi Evrazii. Novosibirsk, 2005. 304 s.].
- Равкин Ю.С. К методике учетов птиц в лесных ландшафтах // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае (северо-восточная часть). Новосибирск, 1967. С. 66–74 [Ravkin Yu.S. K metodike uchetov ptits v lesnykh landshaftakh // Priroda ochagov kleshchevogo entsefalita na Altae (severo-vostochnaya chast'). Novosibirsk, 1967. S. 66–74].
- Равкин Ю.С. Пространственная организация населения птиц лесной зоны (Западная и Средняя Сибирь). Новосибирск, 1984. 264 с. [Ravkin Yu.S. Prostranstvennaya organizatsiya naseleniya ptits lesnoi zony (Zapadnaya i Srednyaya Sibir'). Novosibirsk, 1984. 264 s.].
- Равкин Ю.С., Цыбулин С.М., Вартапетов Л.Г., Ливанов С.Г., Торопов К.В. Пространственная структура и организация населения птиц Алтая и Западно-Сибирской равнины // Сибирский экологич. журн. 2007. № 6. С. 877–884 [Ravkin Yu.S., Tsybulin S.M., Vartapetov L.G., Livanov S.G., Toropov K.V. Prostranstvennaya struktura i organizatsiya naseleniya ptits Altaya i Zapadno-Sibirskoi ravniny // Sibirskii ekologich. zhurn. 2007. № 6. S. 877–884].
- Равкин Ю.С., Лукьянова И.В. География позвоночных южной тайги Западной Сибири. Новосибирск, 1976. 360 с. [Ravkin Yu.S., Luk'yanova I.V. Geografiya pozvonochnykh yuzhnoi taigi Zapadnoi Sibiri. Novosibirsk, 1976. 360 s.].
- Рогачёва Э.В. Птицы Средней Сибири: распространение, численность, зоогеография. М., 1988. 309 с. [Rogacheva E.V. Ptitsy Srednei Sibiri: rasprostranenie, chislennost', zoogeografiya. M., 1988. 309 s.].
- Сочава В.Б. Растительный покров Буреинского хребта к северу от Дульниканского перевала // Амгунь-Селемджинская экспедиция Академии наук СССР. Ч. 1. Буреинский отряд. Л., 1934. С. 109–242 [Sochava V.B. Rastitel'nyi pokrov Bureinskogo khrebta k severu ot Dul'nikanskogo perevala // Amgun'-Sелемджинская ekspeditsiya Akademii Nauk SSSR. Ch. 1. Bureinskii otryad. L., 1934. S. 109–242].
- Степанян Л.С. Состав и распределение птиц фауны СССР. М., 1990. 746 с. [Stepanyan L.S. Sostav i raspredelenie ptits fauny SSSR. M., 1990. 746 s.].
- Сукачев В.Н. Идея развития в фитоценологии // Сов. ботаника. 1942. № 1–3. С. 5–17 [Sukachev V.N. Ideya

- razvitiya v fitotsenologii // Sov. botanika. 1942. № 1–3. S. 5–17].
- Шага В.С.* Естественные смены лесов в пойме среднего течения реки Буреи // Изв. СО АН СССР. Сер. биол.-мед. наук. 1967. № 10. Вып. 2. С. 86–90 [Shaga V.S. Estestvennye smeny lesov v poime srednego techeniya reki Burei // Izv. SO AN SSSR. Ser. biol.-med. nauk. 1967. № 10. Vyp. 2. S. 86–90].
- Шага В.С.* Пойменные леса среднего течения реки Буреи // Геоморфологические, ландшафтные и биогеохимические исследования в Приамурье. М., 1968. С. 135–139 [Shaga V.S. Poimennye lesa srednego techeniya reki Burei // Geomorfologicheskie, landshaftnye i biogeokhimicheskie issledovaniya v Priamur'e. M., 1968. S. 135–139].
- Штегман Б.К.* Основы орнитогеографического деления Палеарктики // Фауна СССР. Птицы. Т. 1. Вып. 2. М.; Л., 1938. С. 1–74 [Shtegman B.K. Osnovy ornitogeograficheskogo deleniya Palearktiki // Fauna SSSR. Ptitsy. T. 1. Vyp. 2. M.; L., 1938. S. 1–74].
- Штегман Б.К.* О закономерностях в распространении авифауны тайги // Изв. АН ЭССР. Сер. биол. 1966. Т. 15. № 2. С. 265–271 [Shtegman B.K. O zakonornostyakh v rasprostranenii avifauny taigi // Izv. AN ESSR. Ser. biol. 1966. T. 15. № 2. S. 265–271].

Поступила в редакцию / Received 05.02.2015

Принята к публикации / Accepted 09.11.2015

FLOODPLAIN SERIES OF VEGETATION COVER AND BIRD POPULATION IN MOUNTAIN-TAIGA LANDSCAPES OF THE BUREYA MOUNTAINS

S.V. Osipov¹, M.F. Biserov²

Floodplain successional changes of ecosystems in river valleys of the boreal forest belt of the Bureya mountains have studied. The main forest forming species of trees are chosenia (*Chosenia arbutifolia*), fragrant poplar (*Populus suaveolens*), Cajander larch (*Larix cajanderi*), and Ajan spruce (*Picea ajanensis*). The most abundant species of bird population are Pallas's leaf warbler (*Phylloscopus proregulus*), willow tit (*Parus montanus*), mugimaki flycatcher (*Ficedula mugimaki*), and black-faced bunting (*Emberiza spodocephala*). Features of vegetation cover and bird population at different stages of the two floodplain series have characterized.

Key words: successional series, dynamics, ecological gradients, ecosystem, vegetation, ornithofauna, avifauna, valley, mountain, boreal, taiga, Bureya nature reserve.

Acknowledgement. The research was performed with the financial support from the Russian Foundation for Basic Research (project № 13-05-00677).

¹Osipov Sergei Vladimirovich, Far Eastern Federal University, Pacific Geographical Institute FEB RAS (sv-osipov@yandex.ru); ²Biserov Marat Faridovich, State Nature Reserve Bureinsky (marat-biserov@mail.ru).

УДК [581.44:581.54]:582.32(470.311)

ВЛИЯНИЕ ПОГОДНЫХ И МИКРОКЛИМАТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ НА ВЕЛИЧИНУ ГОДИЧНЫХ ЛИНЕЙНЫХ ПРИРОСТОВ И СТРОЕНИЕ ПОБЕГОВЫХ КОМПЛЕКСОВ НЕКОТОРЫХ БОКОПЛОДНЫХ МХОВ МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

М.В. Костина, Г.А. Сафронова, Н.С. Барабанищикова¹

Результаты исследования прироста мхов в мезофильном лесном сообществе в Московской обл. 2013–2014 гг. показали, что у *Rhytidiadelphus squarrosus*, *R. subpinnatus*, *R. triquetrus*, *Thuidium assimile*, *Cirriphyllum piliferum*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* и *Ptilium crista-castrensis* увеличение линейных размеров при температуре ниже +5–6°C осенью практически полностью прекращается. Начало ростовых процессов весной происходит у мхов после 3–4-недельного пребывания при температуре выше +5–6°C. Наиболее интенсивно мхи растут при дневной температуре выше 20°C. Длина дня не влияет на способность мхов к удлинению. Во время дождливых периодов побеги мхов способны к скачкообразному увеличению линейных размеров, после чего их рост замедляется или приостанавливается, если даже и сохраняется дождливая погода. Величины годовых приростов одних и тех же видов в одном местообитании в 2013 г. и 2014 г. отличались не более чем на 19%. В разных по микроклиматическим условиям местообитаниях годовые приросты у одних и тех же видов различались в 1,5–5 раз.

Ключевые слова: бокоплодные мхи, годовые линейные приросты, динамика нарастания, Московская область.

Бокоплодные мхи играют существенную роль в функционировании лесных сообществ, в том числе и хвойно-широколиственных лесов, занимающих значительные территории Московской обл. и испытывающих мощнейшее антропогенное воздействие. При исследовании способности экосистем поддерживать свою структуру и функции относительно неизменными при внешних воздействиях, а также для выявления пределов устойчивости экосистем необходимо изучение роли всех слагающих ее растительных компонентов, в том числе и мхов. Знание величин годовых линейных приростов, особенностей нарастания и ветвления мхов, а также влияния погодных и микроклиматических условий на эти характеристики позволит объяснить, как пойкилогидричные гаметофиты мхов приспосабливаются к изменяющимся условиям окружающей среды. Полученные данные необходимы также для всесторонней и объективной оценки таких важных параметров экосистем, как годовая продукция и фитомасса.

В зоне хвойно-широколиственных лесов в Московской обл. исследование ростовых процессов

некоторых видов мхов в связи с их микроценотическим окружением проводили Ю.Е. Борисова и Д.М. Мирин (2007). Изучению величин годовых приростов и динамики нарастания *Rhytidiadelphus squarrosus* (Hedw.) Warnst., *R. subpinnatus* (Lindb.) T.J. Kop., *R. triquetrus* (Hedw.) Warnst., *Thuidium assimile* (Mitt.) A. Jaeger, *Cirriphyllum piliferum* (Hedw.) Grout, *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. и *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not. в 2011–2012 гг. была посвящена работа авторов данной статьи (Костина, Сафронова, Агапов, 2013).

Цель настоящего исследования состояла в продолжении изучения ростовых процессов у тех же видов, а также у *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al. Наблюдения проводили в 2013–2014 гг., весьма контрастные по погодным условиям. Кроме того, скорость нарастания и особенность ветвления мхов в природе сопоставлялись с этими параметрами тех же видов в культуре.

Материалы и методы

Исследования проводили в период с начала апреля по начало ноября в 2013–2014 гг. на одних

¹Все сотрудники кафедры биологии и биотехнологии МГГУ им. М.А. Шолохова: Костина Марина Викторовна – профессор, докт. биол. наук (mkostina@list.ru); Сафронова Галина Алексеевна – аспирант (galyasafronova@mail.ru); Барабанищикова Наталия Сергеевна – доцент, канд. биол. наук (baraba@list.ru).

и тех же группах растений, произрастающих в мезофильно-разнотравно-черничном сосняке с елью вблизи ж.-д. станции Бахчиванджи Щелковского р-на Московской обл.

В районе проведения исследования наиболее массовыми и образующими обширные почвенные покровы являются *Rhytidiadelphus subpinnatus* и *Pleurozium schreberi*, а *Ptilium crista-castrensis*, *Hylocomium splendens* и *Rhytidiadelphus triquetrus* встречаются редко (несколько небольших микроценопопуляций). *Thuidium assimile* и *Cirriphyllum piliferum* встречаются чаще последних трех видов, но в более однообразных условиях, чем *Rhytidiadelphus subpinnatus* и *Pleurozium schreberi*. *Rhytidiadelphus squarrosus* и *R. subpinnatus* относятся к мезогигрофильным мхам, остальные виды – к мезофильным мхам лесной подстилки (Игнатов, Игнатова, 2004).

Определение величин годовых приростов проводили для всех перечисленных выше видов. Для

этого использовали метод перевязок (Корчагин, 1960). На расстоянии 2–3 мм от верхушки побеги перевязывали пластиковыми ленточками, используемыми при оформлении букетов, предварительно расщепив эти ленточки на узкие полоски. Каждый побег отмечали ленточкой определенного цвета. Для выявления особенностей динамики нарастания побегов в течение вегетационного периода в каждой микроценопопуляции маркировали по 20 побегов и измеряли длину прироста от перевязки 3–4 раза в месяц, с середины апреля по ноябрь. Краткая характеристика местообитаний приведена в табл. 1. Измерения проводили в периоды между дождями, а также в начале и в конце дождливого периода. Непосредственно в районе исследования в течение всего вегетационного периода отмечали дневные температуры и дождливые дни. Температуру измеряли термометром в 400 м от лесного массива, где проводились наблюдения, 1 раз в день с 15 до 16 ч, в тени на

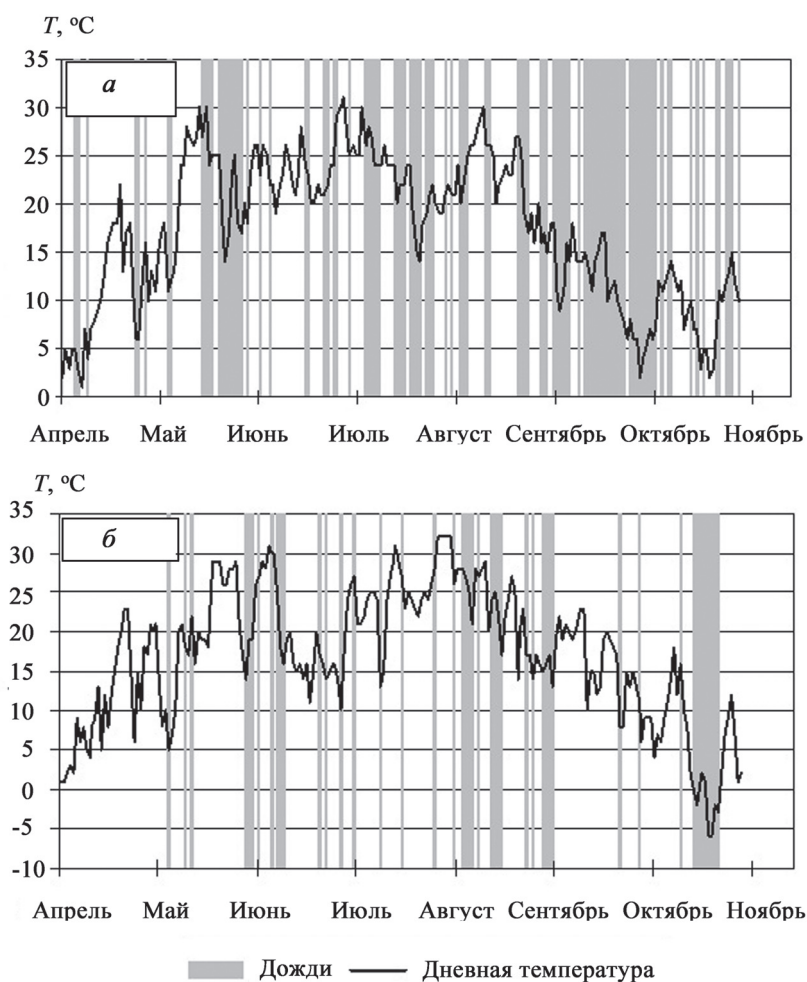


Рис. 1. Периоды дождей и дневные температуры в Щелковском р-не с середины апреля по конец октября 2013 г. (а) и 2014 г. (б) (по данным собственных наблюдений в районе проведения исследования). Риски на оси абсцисс соответствуют началу каждого месяца

Т а б л и ц а 1

Годичные линейные приросты побегов у исследованных видов мхов за 2013–2014 гг.

Номер вида	Название вида	Характеристика места произрастания	2013 г.		2014 г.	
			Mean ± Std.Err	Min-Max	Mean ± Std. Err	Min-Max
1	<i>Rhytidiadelphustriquetrus</i>	в просвете между кронами елей; светло, умеренно влажно	41,2±1,5	37–48	40,8±1,8	32–45
2	<i>Rhytidiadelphustriquetrus</i>	под кроной ели; темно, суховато	31±1	26–36	27,1±0,5	24–31
3	<i>Rhytidiadelphussquarrosus</i>	под кроной черемухи; темно, суховато	69,8±1,6	60–85	57,2±2	45–72
4	<i>Hylocomium splendens</i>	на светлой сырой лужайке среди малины	97,8±1,9	70–114	89±1,9	66–112
5	<i>Hylocomium splendens</i>	под кроной ели; темно, суховато	39±0,9	30–45	34±0,9	25–40
6	<i>Rhytidiadelphussubpinnatus</i>	в просвете между кронами; светло, умеренно влажно	55±1,6	45–75	50±1,2	40–65
7	<i>Rhytidiadelphussubpinnatus</i>	в траве, в микропонижении; светло, очень влажно	94±2,6	81–110	90±2,4	80–110
8	<i>Thuidium assimile</i>	на светлой влажной лужайке	–35,4±0,7	33–38	33,3±0,4	29–33
9	<i>Thuidium assimile</i>	под кроной ели; темно и сухо	25,6±1,2	22–30	23,5±1,1	19–26
10	<i>Cirriphyllum piliferum</i>	под кроной ели; темно и сухо	36±1,2	25–45	35±1,2	23–44
11	<i>Cirriphyllum piliferum</i>	на влажной лужайке	51,3±1,5	45 – 65	43,6±0,9	40–55
12	<i>Ptilium crista-castrensis</i>	под кроной ели; темно и сухо	35,6±1,9	31–43	34,43±1,7	28–39–
13	<i>Ptilium crista-castrensis</i>	в просвете между кронами сосны и ели; светло, умеренно влажно	43,8±1,2	37–56	41,7±1,7	35–52
14	<i>Hylocomium splendens</i>	в просвете между кронами сосны; полутень, влажновато; нарастание симподильное	57,4±0,9	53–68	55,2±0,5	50–60
14	<i>Hylocomium splendens</i>	там же; нарастание моноподильное	77,7±1,7	63–98	69,8±1,9	60–81
15	<i>Pleurozium schreberi</i>	на пригорочке; сухо, полутень	20,6±0,5	18 – 23	19,6±0,6	17–22
16	<i>Pleurozium schreberi</i>	под кроной сосны, в чернике; полутень, влажновато.	43,2±1,5	41–56	40,9±1,5	34–50

высоте 2 м от уровня почвы. Графики строили по средним величинам.

Погодные условия вегетационных периодов 2013–2014 гг. кратко можно охарактеризовать следующим образом. Весной 2013 г. снег сошел в конце апреля, а в 2014 г. – в конце марта, т.е. на месяц раньше. Лето и осень 2014 г. в целом были менее дождливыми и более теплыми по сравнению с 2013 г. Осенью 2014 г. дневные температуры +5–6°C впервые были отмечены в конце сентября, а в 2013 г. – на неделю раньше (рис. 1).

Для выяснения влияния продолжительности светового дня на способность мхов к нарастанию их перенесли из природных местообитаний в пластиковые кюветы. Это было сделано дважды: 8 января и 9 октября 2014 г. Кюветы были поставлены на подоконник и освещались только через окно. При таких условиях выращивания долгота дня для растений в кюветах соответствовала таковой в природе. Температура в помещении колебалась от 18 до 20°C. Для поддержания побегов во влажном состоянии 3–4 раза в неделю мхи опрыскивали дистиллированной водой.

Для выявления особенностей нарастания и ветвления побегов мхов в культуре 8 января 2014 г. растения всех изучаемых нами видов были взяты из микроценопопуляций 1, 4, 6, 8, 11, 13, 14, 16 (табл. 1) и помещены в две закрытые, но не герметичные пластиковые кюветы. Одна кювета со всеми видами была размещена на подоконнике в помещении с температурой воздуха 18–20°C, другая, в которой также были все виды, находилась в климокамере «Сапуо MLR32» (8 ч с освещением при 12°C и 16 ч без света при 8°C). Наблюдения за началом возобновления роста побегов проводили для всех видов, но динамику нарастания и ветвления изучали только у шести побегов *Rhytidiadelphus squarrosus* и шести побегов *R. triquetrus*, отмеченных разноцветными пластиковыми ленточками, с 8 января по 20 апреля 2014 г. Продолжительность дня, при которой мхи находились в кюветах на подоконнике с января до середины февраля, колебалась от 7 ч 20 мин до 9 ч 40 мин и примерно соответствовала таковой в климокамере. Этот опыт был частично повторен с 9 октября по 10 ноября 2014 г., когда была определена скорость нарастания всех видов мхов.

Результаты исследования

Динамика нарастания и величины линейных годовичных приростов. Результаты исследования показали, что в 2013 г. динамика нарастания у всех изученных нами видов мхов в целом совпала; различались лишь количественные показате-

ли приростов. Следует отметить, что *Hylocomium splendens* начинает расти несколько раньше других видов, но подснежного роста у этого вида, как и у других, мы не наблюдали.

Мхи в 2013 г. начали активно удлиняться в конце мая во время обильных дождей. В этот период увеличение линейных размеров происходило скачкообразно. Так, побеги *Rhytidiadelphus subpinnatus*, произрастающего в микропонижении, за 4–5 дней выросли на 17–22 мм (рис. 2), а побеги *R. triquetrus* (в просвете между кронами) – на 6–10 мм (рис. 3).

Июнь 2013 г. был жарким и сухим, и мхи практически не росли. В дождливом июле, несмотря на регулярно выпадавшие осадки, скачкообразные периоды нарастания сменялись периодами покоя или периодами замедления роста побегов. Так, линейные размеры *Rhytidiadelphus subpinnatus* (в микропонижении) с 29.06 по 28.07 увеличились на 20–28 мм, а *R. triquetrus* (в просвете между кронами) – на 10–13 мм. В более сухом по сравнению с июлем августе рост мхов совпадал с дождливыми днями. В начале сентября, с приходом весьма дождливой погоды, наблюдались два скачкообразных увеличения линейных размеров побегов. После 20 сентября, когда ночная температура воздуха на несколько дней опустилась ниже +5–6°C, заметное (при измерении линейкой в природных условиях) удлинение мхов прекратилось и больше не возобновлялось, хотя октябрь был достаточно теплым (рис. 2, 3).

В 2014 г. динамика нарастания побегов у всех изученных нами видов мхов имела сходный характер и, как и в 2013 г., различались только количественные показатели приростов. В 2014 г. небольшое увеличение линейных размеров побегов мхов мы наблюдали в первой декаде мая. Максимальный прирост *Hylocomium splendens* достигал 6 мм, *Rhytidiadelphus squarrosus* – 4 мм, *R. subpinnatus* – 2–3 мм, *Cirriphyllum piliferum* – 2 мм, остальных – 1,5 мм. Во второй половине мая дождей не было, и мхи не росли. Небольшое удлинение побегов было отмечено в конце мая. Затем скачкообразный рост побегов был отмечен в самом начале июня, когда установилась дождливая погода. В середине и в конце июня было достаточно прохладно, дождей немного; темпы нарастания побегов снизились. С конца июня и до начала августа с приходом жаркой и сухой погоды мхи росли медленно. Несколько скачкообразных периодов роста пришлись на дождливое начало августа, а затем на конец августа и начало сентября, когда прошли обильные дожди. В сухом сентябре мхи росли очень медленно, и увеличение их линейных размеров завершилось в конце сентября, когда температура воздуха

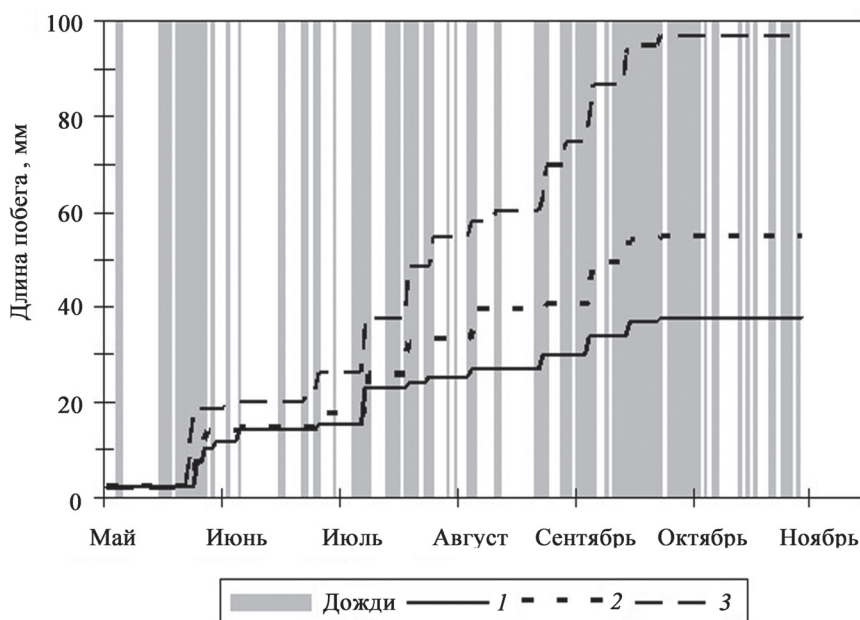


Рис. 2. Динамика нарастания побегов *Rhytidiadelphus subpinnatus* в 2013 г.: 1 – под елью (темно, суховато); 2 – на опушке (светло, умеренно влажно); 3 – в микропонижении, в траве (светло, очень влажно). Риски на оси абсцисс соответствуют началу каждого месяца

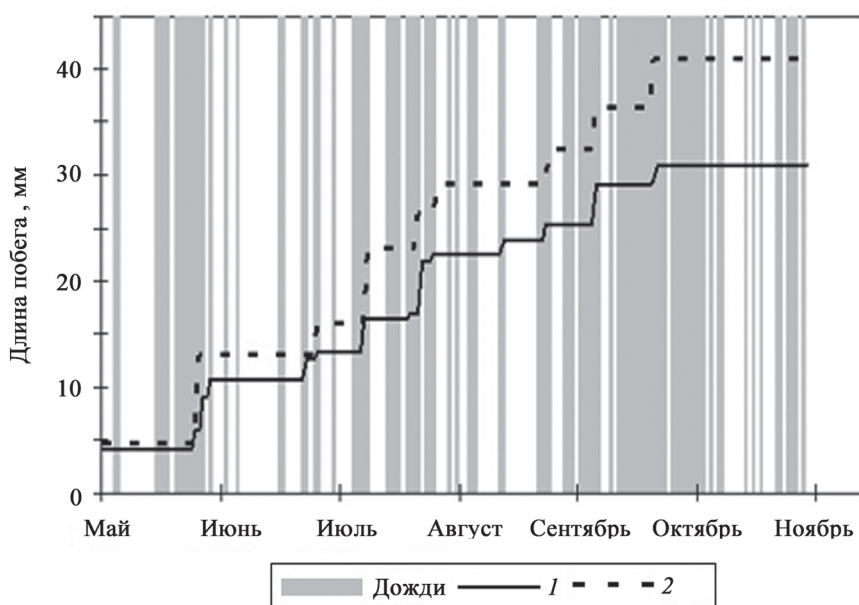


Рис. 3. Динамика нарастания побегов *Rhytidiadelphus triquetrus* в 2013 г.: 1 – под кронами ели (темновато, суховато); 2 – в просвете между кронами (светло, влажновато). Риски на оси абсцисс соответствуют началу каждого месяца

в ночное время опустилась ниже +6°C. В октябре заметный рост побегов мхов не возобновлялся. В качестве примеров, демонстрирующих динамику нарастания мхов в 2014 г., мы приводим графики нарастания побегов *Rhytidiadelphus subpinnatus* и *R. triquetrus* в разных по микроклиматическим условиям местообитаниях (рис. 4, 5).

Результаты сравнения величин годовых линейных приростов в 2013 и 2014 гг. показали, что в более сухом 2014 г. годовые приросты

мхов оказались меньше (до 19%), чем в 2013 г. (табл. 1).

У *Hylocomium splendens* величины годовых приростов определяются не только погодными и микроклиматическими условиями, но и особенностями нарастания скелетных осей, которое может происходить симподиально и моноподиально. В районе проведения исследования у *H. splendens* скелетные оси нарастают в основном симподиально. Обычно они появляются на материнском ске-

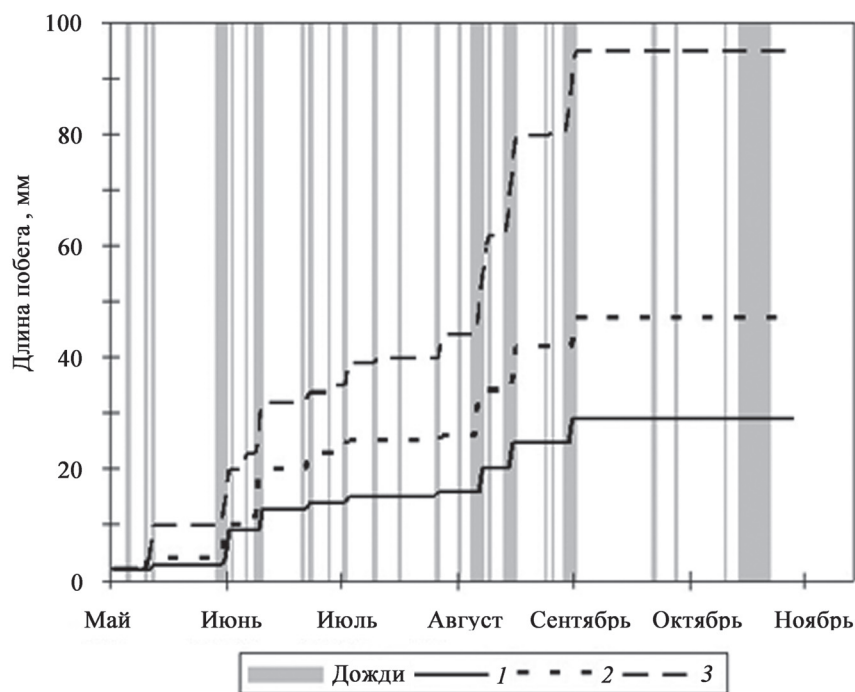


Рис. 4. Динамика нарастания побегов *Rhytidiadelphus subpinnatus* в 2014 г.: 1 – под елью (темно, суховато); 2 – на опушке (светло, умеренно влажно); 3 – в микропонижении, в траве (светло, очень влажно). Риски на оси абсцисс соответствуют началу каждого месяца

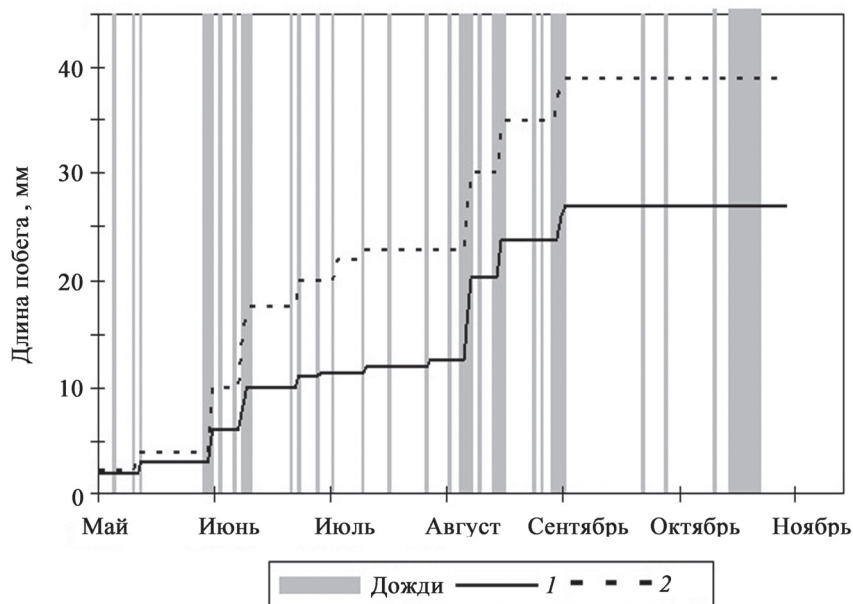


Рис. 5. Динамика нарастания побегов *Rhytidiadelphus triquetrus* в 2014 г.: 1 – под кронами ели (темновато, суховато); 2 – в просвете между кронами (светло, влажновато). Риски на оси абсцисс соответствуют началу каждого месяца

летном побеге в середине августа и к концу вегетационного сезона достигают в длину от 1 до 15 мм. В следующем сезоне скелетные оси продолжают удлиняться, затем ветвятся, а в конце августа верхушечные почки у них израстаются, и они теряют способность к нарастанию (Корчагина, 1960). Однако в просвете между кронами елей нами была обнаружена микроценопопуляция *H. splendens*,

у растений которой одни скелетные побеги в течение нескольких лет нарастали моноподиально, а у других развитие скелетных осей протекало описанным выше типичным образом. Годичные побеги, нарастающие моноподиально, как и у других видов, заметно удлинялись до конца сентября и имели большую величину годичных приростов по сравнению с побегами растений,

у которых ежегодно происходило перевершинивание (табл. 1). Однако в целом длина скелетной оси, образовавшейся при моноподиальном нарастании за вегетационный период с мая по конец сентября, была почти такой же, как и при симподиальном нарастании.

Особенности нарастания мхов в кюветах.

Опыты по выявлению влияния долготы дня на способность мхов к нарастанию показали, что побеги *Rhytidiadelphus triquetrus*, *R. subpinnatus*, *R. squarrosus*, *Cirriphyllum piliferum*, *Pleurozium schreberi* и *Thuidium assimile*, взятые из природы 8 января 2014 г., в кювете на подоконнике возобновили рост немного раньше, чем в кювете в климокамере – в конце января 2014 г. Побеги *Hylocomium splendens* стали расти через неделю после перенесения их в кюветы. Увеличение линейных размеров побегов всех остальных видов мхов, перенесенных из природы в кюветы 9 октября 2014 г., стало отчетливо заметно уже через 5–7 дней.

Эксперименты по выращиванию мхов в кюветах показали, что после возобновления роста у всех видов мхов практически полностью переста-

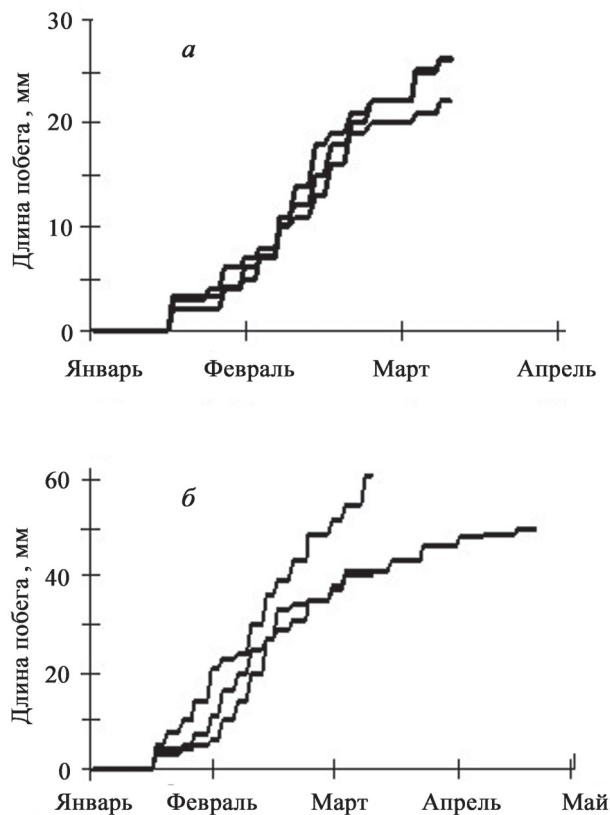


Рис. 6. Динамика нарастания побегов *Rhytidiadelphus squarrosus* в кюветах: б – на подоконнике с 27.01 по 20.04 2014 г.; а – в климокамере с 27.01 по 09.03 2014 г. Риски на оси абсцисс соответствуют началу каждого месяца

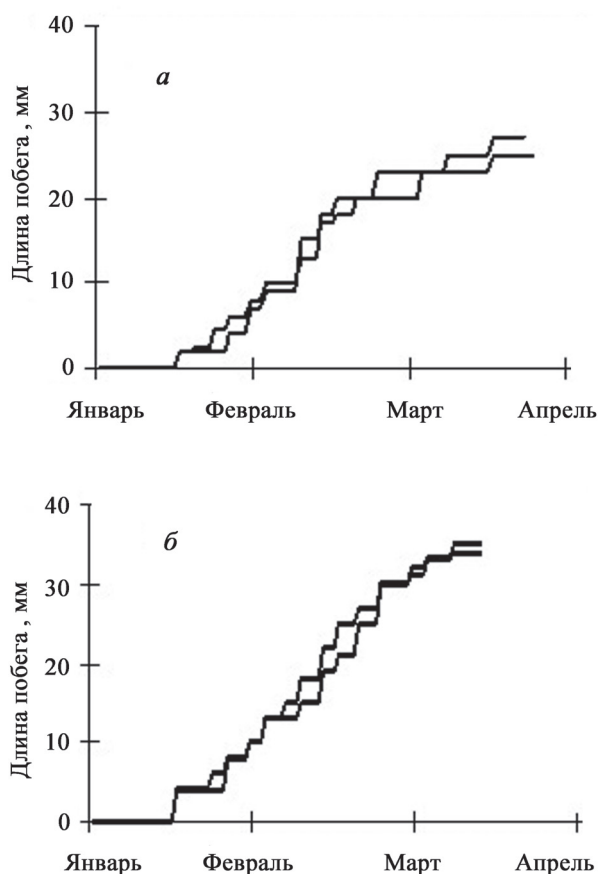


Рис. 7. Динамика нарастания побегов *Rhytidiadelphus triquetrus* в кюветах: а – в климокамере с 27.01 по 09.03 2014 г.; б – на подоконнике с 27.01 по 09.03 2014 г. Риски на оси абсцисс соответствуют началу каждого месяца

ли образовываться веточки и наблюдалось изростание скелетных побегов.

Наблюдения за динамикой нарастания *Rhytidiadelphus triquetrus* и *R. subpinnatus* при выращивании на подоконнике и в климокамере позволили установить, что в течение 4–5 недель после возобновления роста побеги удлинялись очень быстро, но при этом у них утончались стебли, а листья становились все более и более мелкими. Так, один из побегов *Rhytidiadelphus squarrosus* в кювете, стоявшей на окне, с 27.01 по 9.03 2014 г. вырос на 58 мм, а затем его верхушка погибла. Скорость роста этого побега составила 37,8 мм в месяц. Остальные побеги росли медленнее. К середине марта 2014 г. нарастание побегов прекратилось, поскольку у них погибли верхушки. Лишь один побег продолжал нарастать до 20.04.2014 г. (рис. 6, а). Затем у большинства отмеченных нами побегов верхушки стали засыхать или обламываться при измерении длины побегов. После гибели верхушек поддержание ростовых процессов происходило за счет боковых меристем, из которых вы-

Т а б л и ц а 2

Максимальная скорость роста побегов *Rhytidiadelphus triquetrus* и *R. squarrosus* в кюветах и в природе

Название вида	Кювета на подоконнике температура 18–20°C		Кювета в климокамере температура 8–12°C		Щелковский р-н 29.06–28.07 2013 г.
	длина прироста, мм 27.01–9.03 2014 г.	скорость роста в месяц, мм	длина прироста, мм 27.01–9.03 2014 г.	скорость роста в месяц, мм	максимальная длина прироста и скорость роста в месяц, мм
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	34	24	21	15	12,5
<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>	53	37,8	26	18,5	28

растали истонченные побеги. Благодаря этому процессу существование мхов продолжалось в кюветах в течение года. В климокамере побеги *Rhytidiadelphus squarrosus* росли медленнее, чем на подоконнике. Один из побегов с 27.01. по 09.03 2014 г. вырос на 26 мм. Скорость роста этого побега составляла 18,5 мм в месяц. Рост прекратился из-за гибели апикальной клетки. Остальные побеги росли медленнее (рис. 6, б).

Побеги *Rhytidiadelphus triquetrus* в кювете на подоконнике росли быстрее, чем в климокамере (рис. 7, а, б). Два побега на подоконнике с 31.01 по 9.03 2014 г. выросли почти на 34 мм. Затем их верхушки погибли. Скорость роста этих побегов составила более 23 мм в месяц. Остальные побеги в кювете на подоконнике росли медленнее. Максимальная скорость роста побегов в кювете в климокамере составила 15 мм в месяц.

Для сравнения скорости роста побегов в кюветах и в природе мы взяли максимальную скорость роста побегов *Rhytidiadelphus triquetrus* (в просветах между кронами) и *R. squarrosus* (на сырой лужайке) с 29.06. по 28.07 2013 г. В этот период осадки выпадали часто и обильно, и мхи практически не пересыхали. Было установлено, что в кюветах, стоящих на подоконнике, отдельные побеги растут быстрее, чем в природе. Скорость роста побегов в кюветах в климокамере оказалась сопоставима с природной (таб. 2).

При выращивании всех видов мхов в кювете на подоконнике с 9.10 по 10.11 2014 г. при температуре 18–20°C были выявлены все те же особенности нарастания и ветвления, что и в предыдущем опыте. Мхи практически не ветвились, для них была характерна высокая скорость нарастания (табл. 3), и к 25.11 2014 г. более чем у половины побегов засохли или обломались при измерении хрупкие верхушки.

Обсуждение

Результаты проведенного исследования показали, что фактором, приостанавливающим рост побегов в конце вегетационного сезона, является температура. Так, осенью 2013 и 2014 гг. удлинение побегов, которое можно было обнаружить путем измерения линейкой, завершилось после того, как минимальная температура воздуха в течение одного-двух дней стала ниже 5–6°C. В предыдущих исследованиях мы указывали, что рост мхов лимитируется температурами, близкими к 0°C (Костина и др., 2013; Kostina et al., 2013).

Температура определяет и начало весеннего роста побегов, который возобновляется приблизительно через месяц после того, как сходит снег, и температура перестает опускаться ниже +5–6°C.

Т а б л и ц а 3

Величина максимальных линейных приростов мхов в кюветах на подоконнике с 9.10 по 10.11 2014 г.

Название вида	Максимальная длина прироста в кювете на подоконнике, мм
<i>Hylocomium splendens</i>	38
<i>Thuidium assimile</i>	19
<i>Pleurozium schreberi</i>	30
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	22
<i>Cirriphyllum piliferum</i>	38
<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>	38
<i>R. subpinnatus</i>	34
<i>R. triquetrus</i>	22

По данным Ермолаевой и др. (Ermolaeva et al., 2013), проводивших наблюдения за динамикой нарастания *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi* в лесном поясе Хибин, побеги этих видов продолжают очень медленно удлиняться и при температуре ниже $+6^{\circ}\text{C}$, а рост побегов у *Hylocomium splendens* весной возобновляется на месяц раньше, чем у *Pleurozium schreberi*. У всех изученных нами мхов заметное удлинение побегов и завершение их роста происходят практически одновременно. Исключение представляет *Hylocomium splendens*, который начинает расти примерно на неделю раньше других видов.

Температура также влияет и на скорость нарастания мхов. Так, в дождливом и теплом июле 2013 г., когда средние дневные температуры были выше 20°C , мхи росли быстрее, чем в не менее дождливом, но более прохладном сентябре того же года, в котором дневные температуры были значительно ниже $+20^{\circ}\text{C}$. О влиянии температуры на рост мхов свидетельствуют и наши данные, полученные при выращивании мхов в искусственных условиях: мхи в климокамере при температуре $8\text{--}12^{\circ}\text{C}$ росли медленнее, чем на подоконнике при температуре $18\text{--}20^{\circ}\text{C}$. R.E. Longton, S.W. Greene (1979) также отмечали, что при выращивании *Pleurozium schreberi* в климокамере скорость роста побегов возрастала с повышением температуры от $+5^{\circ}\text{C}$ до $+20^{\circ}\text{C}$ независимо от фотопериода. По данным S.B. Furness, J.P. Grime (1982b), которые экспериментировали с мхами в климокамере, оптимальная температура для роста многих мхов находится в диапазоне $15\text{--}25^{\circ}\text{C}$, однако у *Brachythecium rutabulum* (Hedw) Bruch et al. скорость роста при температурах ниже $+5^{\circ}\text{C}$ снижается всего на 40% (Furness, Grime, 1982a).

Как показали проведенные нами опыты по выращиванию мхов в кюветах, поставленных на подоконник в январе и октябре 2014 г., продолжительность дня не влияет на способность мхов к нарастанию. Побеги в кювете удлинялись в октябре–ноябре; удлинение происходило также и в январе–марте. Однако следует отметить, что возобновление способности мхов к увеличению линейных размеров прямо зависело от времени их пребывания при низких температурах. В работе Proctor (1990) также указывается на то, что скорость и полнота восстановления мхов зависят от интенсивности и продолжительности высыхания.

Величина линейных приростов изученных нами мхов определяется видовой принадлежностью и достигает максимальных значений у *Rhytidiadelphus subpinnatus* и *R. squarrosus*. Однако все изученные виды сходным образом реагируют

на изменение внешних условий, что определяет сходство динамики их нарастания. Так, кратковременные дожди и выпадение росы по утрам в жаркую погоду не вызывают видимого увеличения линейных размеров мхов, или оно происходит очень медленно. Способность мхов к быстрому росту наблюдается, когда на смену засушливой погоде приходит дождливая, и мхи в течение нескольких дней находятся в обводненном состоянии. Скачкообразный рост побегов у мхов во время дождливой погоды может продолжаться не более 5–6 дней. За этот период они могут вырасти на 1/6 от общей длины их годового прироста. Даже если дожди не прекращаются, рост мхов приостанавливается или идет с меньшей скоростью. Можно предположить, что способность мхов к быстрому увеличению линейных размеров обусловлена тем, что во время кратковременного увлажнения росой или небольшими дождями апикальная клетка делится, но образующиеся клетки остаются мелкими. Во время дождливой погоды наряду с образованием новых клеток происходит быстрое увеличение размеров всех недавно поделившихся клеток, что вызывает скачкообразный рост линейных размеров самих побегов.

По нашим данным, от погодных условий зависит не только динамика нарастания побегов мхов, но и величина годовых приростов изученных видов мхов. Сопоставление величин годовых приростов показало, что во многих местообитаниях в засушливом и теплом 2014 г. мхи выросли на меньшую величину, чем в дождливом и прохладном 2013 г. При этом особенности ростовых процессов мхов в значительной степени сглаживали эти различия. В дождливом 2013 г. мхи росли более или менее постоянно, но медленно, а в засушливом 2014 г. их рост происходил скачкообразно и совпадал с дождливыми периодами.

В большей степени на линейные размеры изучаемых нами мхов влияли микроклиматические условия произрастания. Например, длина годовых приростов в микроценопопуляциях *Rhytidiadelphus subpinnatus*, находящихся на расстоянии 1–3 м друг от друга, различалась в 1,5–5 раз (табл. 1). Это связано, вероятно, с разной скоростью обсыхания побегов. При обсыхании, которое начинается с дистальной части побега, листья теряют тургор и «сжимаются», т.е. уменьшаются их длина и объем. В процессе измерения длины приростов мы нередко сталкивались с такой картиной: в микропонижении побеги *Rhytidiadelphus subpinnatus* после дождя находились во влажном состоянии, на опушке у них начинали обсыхать верхушки, а под кроной ели они уже успевали полностью обсохнуть.

На зависимость годовых линейных приростов зеленых мхов от погодных условий обращали внимание многие исследователи (Корчагин, 1960; Гончарова, Беньков, 2005; Гончарова, 2006; Шпак, Шмакова, 2010; Asada et al., 2003). На различия более чем в полтора раза в величинах годовых приростов у *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi* в разных местообитаниях указывали О.В. Ermolaeva et al. (2013). Сходные данные по *H. splendens* и некоторым другим бокоплодным мхам приводили И.А. Гончарова и А.В. Беньков (2005). Подчеркивая влияние микроклиматических условий произрастания на развитие мхов, В.Р. Филин (1978) отмечал, что напочвенные мохообразные живут в условиях более мягкого и ровного микроклимата, факторы которого (температура, влажность воздуха, сила ветра и т.п.) существенно отличаются от соответствующих показателей, сообщаемых в метеосводках.

Многие исследователи обращали внимание на то, что темпы роста мхов коррелируют с уровнем грунтовых вод, определяются балансом между количеством осадков, проникшим сквозь полог, густотой этого полога и интенсивностью испарения (Корчагин, 1960; Кнорре, Ваганов, 2005; Гончарова, Беньков, 2005; Гончарова, 2006; Busby et al., 1978; Proctor, 1990; Ermolaeva et al., 2013). Весь этот комплекс факторов, трудно поддающихся оценке и учету, определяет различия в количестве осадков и интенсивности испарения воды в каждом конкретном местообитании, а следовательно, и длительность пребывания побегов мхов во влажном состоянии, что сказывается на величине годовых линейных приростов. В мезофитных сообществах, по данным Т.В. Callaghan et al. (1997), К.Дж., Stewart, А.У. Mallik (2006), рост и жизнеспособность лесных мхов, таких как, например, *Hylocomium splendens*, зависят прежде всего от микроклимата приземного слоя воздуха, так как эти мхи не в состоянии при удалении легкого затенения, даваемого подлеском, компенсировать потерю воды из почвы, как это может сделать *Polytrichum commune* Hedw.

Результаты проведенного исследования, показывающие меньшую зависимость величины годовых приростов от погодных условий, в целом сопоставимы с нашими собственными данными по *Pleurozium schreberi* (Kostina et al., 2013) и другим видам мхов (Костина и др., 2013). Есть расхождение с данными за 2011 г., когда методика измерения длины побегов и выбор микроценопопуляций только обрабатывались. Можно высказать предположение, что особенности ростовых про-

цессов мхов обеспечивают стабильность их годичной продукции. На незначительное изменение годичной продукции *Hylocomium splendens* в одних и тех же местообитания указывали А.А. Кнорре и Е.А. Ваганов (2005). О.В. Ermolaeva et al. (2013) также указывали на мало различающиеся величины линейных приростов у *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* и *Polytrichum commune* в схожих условиях в разные годы.

Результаты исследования показали, что при выращивании мхов в кюветах они практически сразу теряют способность к образованию веточек. Нарушение морфофункциональных процессов проявляется также и в том, что в кюветах скорость роста побегов длительное время (до полутора месяцев) остается высокой, а затем снижается. Во время интенсивного нарастания побеги быстро израстаются – стебли становятся тонкими и хрупкими, листья уменьшаются в размерах. У многих побегов верхушки засыхают или обламываются при измерении их длины. На вытягивание побегов и слабое ветвление *Pleurozium schreberi* при выращивании в климокамере обращали внимание R.E. Longton и S.W. Greene (1979). Такой характер нарастания сильно отличается от природного. В природе, как уже отмечалось выше, после периодов быстрого увеличения линейных размеров побегов следуют периоды замедленного их роста. На высокую скорость роста *Pleurozium schreberi* при выращивании в фитотроне указывали R.E. Longton, S.W. Greene (1979): за 8 недель побеги вырастали на 40–57 мм, что было сопоставимо с величинами годовых приростов в природных местообитаниях в Британии. S.B. Furness и J.P. Grime (1982) отмечали, что многие мхи при абсолютной влажности воздуха и температуре +35° С после периода очень быстрого роста, темпы которого у *Brachythecium rutabulum* были сравнимы с темпами роста рассады некоторых видов сосудистых растений, быстро погибали.

Заключение

Заметное увеличение линейных размеров изученных видов мхов происходит при температуре воздуха выше +5–6°С. Температура воздуха определяет начало и завершение ростовых процессов в весенне-осенний период, а также скорость нарастания мхов в летний период. Долгота дня на широте Московской обл. в осенне-зимне-весеннее время не препятствует удлинению побегов изученных нами видов в культуре.

Величины годовых линейных приростов зависят от погодных условий, но в большей степени определяются комплексом микроклиматических условий каждого конкретного местообитания, от

которых зависит длительность пребывания побегов мхов во влажном состоянии.

Динамика нарастания определяется также биологическими особенностями ростовых процессов мхов, специфика которых состоит в том, что в засушливый период видимого увеличения их линейных размеров практически не происходит. Во время затяжных дождей в течение 3–5 дней мхи способны к скачкообразному увеличению линейных размеров, после которого рост по-

бегов на некоторое время приостанавливается или протекает медленно, даже если сохраняется дождливая погода.

При выращивании мхов в кюветах происходят серьезные нарушения морфофизиологических процессов, связанных с ветвлением и нарастанием побегов.

Авторы выражают признательность М.С. Игнатову (ГБС РАН им. Н.В. Цицина) за критическое чтение и конструктивное обсуждение рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ [REFERENCES]

- Борисова Ю.Е., Мирин Д.М. Связь ростовых характеристик некоторых видов мхов с микроценоотическим окружением // Актуальные проблемы геоботаники. III всероссийская школа-конференция. Ч. I. Петрозаводск, 2007. С. 74–77 [Borisova Yu.E., Mirin D.M. Svyaz' rostovykh kharakteristik nekotorykh vidov mkhfov s mikrotsenoticheskim okruzheniem // Aktual'nye problemy geobotaniki. III vserossiiskaya shkola-konferentsiya. Ch. I. Petrozavodsk, 2007. S. 74–77.]
- Гончарова И.А., Беньков А.В. Динамика приростов зеленых мхов в лесоболотных комплексах юга Западной Сибири // Лесоведение. 2005. № 1. С. 43–51. [Goncharova I.A., Ben'kov A.V. Dinamika prirostov zelenykh mkhfov v lesobolotnykh kompleksakh yuga Zapadnoi Sibiri // Lesovedenie. 2005. № 1. S. 43–51].
- Гончарова И.А. Продуктивность некоторых мхов в местообитаниях с избыточным увлажнением в Томской области // Растительные ресурсы, 2006. Вып. 1. С. 35–43 [Goncharova I.A. Produktivnost' nekotorykh mkhfov v mestoobitaniyakh s izbytochnym uvlazhneniem v Tomskoi oblasti // Rastitel'nye resursy. 2006. Vyp. 1. S. 35–43].
- Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов средней части европейской России. М., 2003. Т. 1. 608 с. [Ignatov M.S., Ignatova E.A. Flora mkhfov srednei chasti evropeiskoi Rossii. M., 2003. T. 1. 608 s.].
- Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов средней части европейской России. М., 2004. Т. II. С. 609–944 [Ignatov M.S., Ignatova E.A. Flora mkhfov srednei chasti evropeiskoi Rossii. M., 2004. T. II. S. 609–944].
- Кнорре А.А., Вагинов Е.А. Особенности роста и годичная продукция *Hylocomium splendens* (Hylocomiaceae) в северных экосистемах // Растительные ресурсы. 2005. Вып. 4. С. 12–21 [Knorre A.A., Vaginov E.A. Osobennosti rosta i godichnaya produktsiya *Hylocomium splendens* (Hylocomiaceae) v severnykh ekosistemakh // Rastitel'nye resursy. 2005. Vyp. 4. S. 12–21].
- Корчагин А.А. Определение возраста и длительности жизни мхов и печеночников. Полевая геоботаника. М.; Л., 1960. С. 279–314 [Korchagin A.A. Opredelenie vozrasta i dlitel'nosti zhizni mkhfov i pechenochnikov. Polevaya geobotanika. M.; L., 1960. S. 279–314].
- Костина М.В., Сафронова Г.А., Агапов П.А. Годичные приросты, строение и динамика развития побеговых систем бокоплодных мхов // Бот. журн. 2013. Т. 98. № 11. С. 1370–1384 [Kostina M.V., Safronova G.A., Agapov P.A. Godichnye prirosty, stroenie i dinamika razvitiya pobegovykh sistem bokoplodnykh mkhfov // Bot. Zhurn. 2013. T. 98. № 11. S. 1370–1384].
- Шпак О.В., Шмакова Н.Ю. Первичная продукция мхов в Хибиных (Кольский полуостров) // Растительные ресурсы. 2010. Вып. 2. С. 42–49 [Shpak O.V., Shmakova N.Yu. Pervichnaya produktsiya mkhfov v Khibinakh (Kol'skii poluostrov) // Rastitel'nye resursy. 2010. Vyp. 2. S. 42–49].
- Филин В.П. Мохообразные / Водоросли, лишайники и мохообразные СССР. М., 1978. С. 154–343 [Filin V.P. Mokhoobraznye / Vodorosli, lishainiki i mokhoobraznye SSSR. M., 1978. S. 154–343].
- Asada T., Warner B.G., Bannerc A. Growth of Mosses in Relation to Climate Factors in a Hypermaritime Coastal Peatland in British Columbia, Canada // The Bryologist. 2003. Vol. 106. N 4. P. 516–527.
- Busby J.R., Bliss L.C., Hamilton C.D. Microclimate control of growth rates and habitats of boreal forest mosses, *Tomenthypnum nitens* and *Hylocomium splendens* // Ecological Monographs. 1978. Vol. 48. N 2. P. 95–110.
- Callaghan T. V., Collins N.J., Callaghan C.H. Photosynthesis, Growth and Reproduction of *Hylocomium splendens* and *Polytrichum commune* in Swedish Lapland. Strategies of Growth and Population Dynamics of Tundra Plants 4 // Oikos 1978. Vol. 31. Fasc. 1. P. 73–88.
- Ermolaeva O.V., Shmakova N.Yu., Lukyanova L.M. On the growth of *Polytrichum*, *Pleurozium* and *Hylocomium* in the forest belt of the Khibiny Mountains // J. Bryology. 2013. Vol. 22. P. 7–14.
- Furness S. B., Grime J. P. Growth Rate and Temperature Responses in Bryophytes: I. An Investigation of *Brachythecium rutabulum* // J. Ecology. 1982. Vol. 70. N 2. P. 513–523.
- Furness S.B., Grime J.P. Growth Rate and Temperature Responses in Bryophytes: II. A Comparative Study of Species of Contrasted Ecology // J. Ecology. 1982. Vol. 70. N 2. P. 525–536.
- Kostina M.W., Safronova G.A., Agapov P.A. On the growth of *Pleurozium schreberi* (Bryophyta) in

- Moscow Province // J. Bryology. 2013. Vol. 22. P. 15–22.
- Longton R.E., Greene S.W. Experimental studies of growth and reproduction in the moss *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. // J. Bryology. 1979. Vol. 8. Issue 3. P. 337–356.
- Proctor M.C.F. The physiological basis of bryophyte production // Botanical Journal of the Linnean Society. 1990. Vol. 104. Issue 1–3. P. 61–77.
- Stewart K.J., Mallik A.U. Bryophyte responses to microclimatic edge effects across riparian buffers // Ecological Applications. 2006. Vol. 16. N 4. PP. 1474–1486.

Поступила в редакцию / Received 05.02.2015
Принята к публикации / Accepted 09.11.2015

WEATHER AND MICROCLIMATE INFLUENCE ON THE ANNUAL GROWTH OF PLEUROCARPOUS MOSSES IN MOSCOW REGION

*M.V. Kostina, G.A. Safronova, N.S. Barabanshchikova*¹

The observations in mesic forests of Moscow regions revealed that *Rhytidiadelphus squarrosus*, *R. subpinnatus*, *R. triquetrus*, *Thuidium assimile*, *Cirriphyllum piliferum*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Ptilium crista-castrensis* stop their growth in the autumn after temperature drops below +5...6°C. In spring the growth resumes after 3–4 weeks after temperature exceeds +5...6°C. The maximal growth occurs when day temperature is above +20°C, while the day-time length shows no effect on the moss shoot elongation. Rainy periods result in abrupt linear growth accelerations, which is however soon slowing down to complete interruption even if rains continue. The annual increments of the same species in 2013 and 2014 differs not more than 19%, while the variation among different habitat types was 1.5–5 times. Microclimate corresponding to high air humidity keeps plants moist and affects much on their elongation.

Key words: pleurocarpous mosses, annual increment, growth dynamics, Moscow Province.

¹All the members of the Chair of Biology and Biotechnology of MSGU after M. Sholokhov: Kostina Marina Viktorovna (mkostina@listl.ru), Safronova Galyna Alekseevna (galyasafronova@mail.ru), Barabanshchikova Natalya Sergeevna (baraba@listl.ru).

УДК 582.683.2:581.15

**БИОЛОГИЯ И ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ
ИЗМЕНЧИВОСТЬ СЕРДЕЧНИКОВИДКИ
ПЕСЧАНОЙ – *CARDAMINOPSIS ARENOSA* (L.)
HAYEK (CRUCIFERAE JUSS.)**

Ю.Е. Алексеев¹

На территории Смоленской обл. (Россия) в составе отдельной популяции изучены биоморфология и изменчивость особей вида *Cardaminopsis arenosa* (L.) Hayek. Среди особей данного вида исследованы как двулетние, так и многолетние экземпляры. Последние имели несколько укороченных вегетативных и несколько репродуктивных побегов. На основе этих признаков многолетние экземпляры следует относить к отдельному виду – *C. petrogena* (A. Kerner) Mesiček. Для окончательного решения вопроса о статусе последнего таксона необходимы дополнительные исследования внутривидовой и межвидовой изменчивости сердечниковидок данного цикла в разных экологических условиях и в разных частях ареала.

Ключевые слова: *Cardaminopsis arenosa*, онтогенез, жизненная форма, вивипария, изменчивость.

Сердечниковидка песчаная – *Cardaminopsis arenosa* (L.) Hayek (Cruciferae Juss.) (*Arabis arenosa* (L.) Scop., *Arabidopsis arenosa* (L.) Lawal.) имеет европейский тип ареала, который размещен главным образом в лесной зоне. Этот вид обитает в составе травянистых вторичных фитоценозов с разреженным травостоем и преимущественно на легких почвах. В европейской части России он сравнительно часто является «железнодорожным растением», так как поселяется вдоль насыпей железных дорог на луговинах и пустырях, постепенно расширяя свой ареал. Например, 40 лет назад сердечниковидка песчаная не упоминалась в издании «Арктическая флора СССР» (Толмачев, 1975), однако в последние десятилетия она достигла Мурманской обл. (гербарий МГУ, MW). Кроме того, она обнаружена в азиатской части России – в Омске, в Ботаническом саду ОмГАУ, 10.V 2013 (Интернет, сайт www.plantarium.ru).

Характерной биологической особенностью сердечниковидки песчаной является специализированное вегетативное размножение с помощью выводковых почек, которые формируются на побегах растения. Л.И. Крупкина (2006), по наблюдениям в Ленинградской обл., считает, что этот способ размножения у сердечниковидки преобладает над семенным размножением. Другой биологической особенностью этого растения является жизненная форма, которой прида-

ется важное значение (Котов, 1979; Дорофеев, 2002, 2006, 2012). Многие исследователи считают, что к сердечниковидке песчаной следует относить только двулетние растения, тогда как многолетние особи с несколькими укороченными побегами и несколькими розетками листьев следует относить к отдельному близкому виду – сердечниковидке камнелюбивой *C. petrogena* (A. Kerner) Mesiček или как к подвиду – *C. arenosa* subsp. *petrogena* (A. Kerner) Soo. В обработках всех авторов для разграничения указанных таксонов кроме признаков жизненной формы и числа листовых розеток никакие другие признаки не используются, вероятно, поэтому Н.Н. Цвелев считает сердечниковидку камнелюбивую сомнительным видом (Цвелев, 2000). Очевидно, что для выяснения взаимоотношений между названными видами сердечниковидок необходимо изучение их биологии и изменчивости. Именно этой проблеме и посвящено наше сообщение, которое носит предварительный характер, поскольку необходимый материал собран только в одном географическом пункте и в одной популяции.

Материал и методы

Материал собран в 2012 г. в Смоленской обл., в 1 км к западу от г. Вязьма на песчаной луговине по соседству с путями железной дороги.

¹Алексеев Юрий Евгеньевич – доцент кафедры геоботаники биологического факультета МГУ имени М.В.Ломоносова, канд. биол. наук (zhmylev@gmail.com).

Было собрано в данном месте и изучено сравнительно-морфологическим методом более 30 разновозрастных особей растения на площади 6–7 м². Взрослые особи в конце июля находились в стадии отцветания, имели зрелые плоды и семена, а также сформированные выводковые почки. Осенью того же года, в сентябре семена сердечниковидки были высеяны в горшок с землей в комнатных условиях. Через неделю после посева семена проросли и сформировались проростки, которые в своем дальнейшем развитии не достигли репродуктивной фазы.

Гербарные образцы изученных нами растений переданы в гербарий Московского государственного университета (MW).

Результаты исследования

Семена сердечниковидки характеризуются наземным прорастанием. Проростки имеют удлинено-продолговатые семядоли 4–5 мм длиной на черешках такой же длины. Первые листья черешковые, их пластинки овальные с 3–5 зубцами. Ювенильные особи в природных условиях представляют собой укороченные розеточные побеги с радиально распростертыми по поверхности субстрата обратно-ланцетными перистораздельными листьями. В таком состоянии

молодые особи растения зимуют. Такие особи изредка собирают в гербарий наряду со взрослыми особями.

На следующий (второй) год жизни у растений из верхушечной почки вырастает удлинённый репродуктивный побег, который может быть простым или представлять систему годичного побега. В последнем случае он имеет несколько паракладиев, которые могут располагаться только в верхней половине главного побега или на всех узлах главного побега. В некоторых случаях паракладии развиваются из пазушных почек верхних розеточных листьев. Таким образом, зона торможения на главном побеге растения отсутствует, а схемы его ветвления очень разнообразны. Постоянным сохраняется только число метамеров (7–8) до основания верхушечного соцветия (рисунок, *а*). Изменчивость самих паракладиев заключается в том, что на них могут возникать паракладии III порядка, или же вместо нормального паракладия на узле главного побега формируется одиночный цветок на короткой цветоножке, несущей 1–2 (3) боковых выводковых почки (рисунок, *б*). Обращаясь к вопросу о местах заложения выводковых почек, следует констатировать, что здесь не наблюдается четкой закономерности. Они могут



Морфология сердечниковидки песчаной: *а* – схема строения двулетней особи (белые кружки – цветки, черные кружки – выводковые почки; листья на нижней укороченной части побега удалены); *б* – боковой репродуктивный побег без кроющего листа в нижней части верхушечного соцветия (побег представлен терминальным цветком и боковыми выводковыми почками); *в* – боковой репродуктивный побег с кроющим листом из средней части главного побега (побег имеет разнотипные плоды, выводковые почки и верхушечные цветки); *г* – боковой репродуктивный побег с кроющим листом из средней части главного побега (побег имеет предлист, выводковые почки и группу цветков в своей дистальной части)

закладываться ниже верхушечного соцветия вне листовых пазух (у сердечниковидки, как и у подавляющего большинства крестоцветных, цветки не имеют кроющих листьев) и в таком же положении на паракладях. Однако на паракладях иногда наблюдается «смешанное расположение» всех органов – стручков, выводковых почек и цветков, правда, выводковые почки, вероятно, не занимают терминального положения (рисунок, з).

Изменчивость выражена и в строении стручков, которые формируются на паракладях. В этом случае самые нижние стручки нередко втрое короче верхних. Как квалифицировать такую изменчивость (как гетерокарпию или как химеру), для нас остается неясным.

Существует определенная закономерность в размещении различных типов волосков на органах сердечниковидки, которая расценивается как видовой признак. На стебле растения размещены только простые длинные волоски, а на листьях – двуконечные волоски на ножках. Простые волоски в небольшом количестве присутствуют и на чашелистиках, тогда как на внешних листочках выводковых почек находятся почти исключительно двуконечные волоски. На рисунке двуконечные волоски по отношению к другим органам изображены крупнее, чем в реальности.

Все рассмотренные выше признаки цветорасположения выводковых почек и монокарпических побегов в целом свойственны как двулетним, так и многолетним особям. Последние имеют разветвленное корневище и несколько укороченных вегетативных и удлинённых репродуктивных побегов. У одних особей корневище укороченное, оно состоит из прямых вертикальных разновозрастных осей и имеет вид дерновинки. Другие особи имеют корневища с горизонтальными участками длиной около 2 см, состоящими из 1–2 метамеров. Все типы многолетних особей имеют сохраняющиеся прошлогодние побеги и несколько побегов текущего года. Общее число побегов у многолетних особей сердечниковидки варьирует от 4 до 16. Наблюдавшиеся нами многолетние особи сердечниковидки имели возраст, предположительно, 3–4 года, а их дезинтеграции (сарментации) не происходило.

В свете изложенных фактов поднимается старый вопрос о взаимоотношении видов сердечниковидок – песчаной и камнелюбивой, а также вопрос о возможности вегетативного неспециализированного размножения в изучаемом комплексе на основе дезинтеграции корневищ, т.е. можно ли рассматривать сарментацию как третий тип размножения.

Обсуждение

Популяция сердечниковидки песчаной в Смоленской обл. представлена двулетними и многолетними особями. Последние, по существующему мнению, можно отнести к отдельному виду – *Cardaminopsis petrogena*. В этом случае пополняется число примеров, когда в одной популяции семейства крестоцветных симпатрично обитают близкие формы, различающиеся жизненной формой (*Erysimum altum*, *E. cheiranthoides*), ритмом развития (*Alyssum diversicaule*, *A. gymnopodium*), характером опушения (*Velarum officinale*, *V. tzvelevii*) или другими признаками. Мы полагаем, что в случае с сердечниковидками целесообразно продолжить изучение их изменчивости в разных географических пунктах и в разных экологических условиях. Только при таком подходе можно будет отличить экологическую пластичность растения от экотипической изменчивости. При современном уровне знаний можно лишь предположить, что многолетние формы могут формироваться у сердечниковидок в условиях гумидного, а не аридного климата. Именно поэтому они встречаются главным образом в лесной зоне и очень редко в лесостепной. Будучи мезофитами, они не проникают в степную зону.

Изученные таксоны сердечниковидки имеют выводковые почки, т.е. характеризуются вегетативной вивипарией (Батыгина, Брагина, 2000). Эти почки имеют небольшие ножки и этим отличаются от сидячих почек, которые встречаются у зубянки *Dentaria bulbifera* и от «растеньиц», которые развиваются на сегментах листьев у некоторых видов сердечников *Cardamine* (Кернер фон-Марилаун, 1896; Ильинский, 1926). Наличие ножек у выводковых почек сердечниковидок целесообразно учитывать при классификации морфологических типов пропагул у представителей семейства крестоцветных.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 12-04-00467).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Батыгина Т.Б., Брагина Е.А. Выводковая почка // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т.3. Системы репродукции / Ред. Т.Б. Батыгина. СПб., 2000. С. 315–321 [Batygina T.B., Bragina E.A. Vyvodkovaya pochka // Embriologiya tsvetkovykh rastenii. Terminologiya i kontseptsii. T. 3. Sistemy reproduksii / Red. T.B. Batygina. SPb., 2000. S. 315–321].
- Дорофеев В.И. Крестоцветные (Cruciferae Juss.) Европейской России // Turczaninowia. 2002. Т. 5. Вып. 3. С. 1–114 [Dorofeev V.I. Krestotsvetnye (Cruciferae Juss.) Evropeiskoi Rossii // Turczaninowia. 2002. T. 5. Vyp. 3. S. 1–114].
- Дорофеев В.И. Сем. 65. Cruciferae Juss. (Brassicaceae Burnett) – Крестоцветные // Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. М., 2006. С. 256–283 [Dorofeev V.I. Sem.65. Cruciferae Juss. (Brassicaceae Burnett) – Krestotsvetnye / Maevskii P.F. Flora srednei polosy evropeiskoi chasti Rossii. 10-e izd. M., 2006. S. 256–283].
- Дорофеев В.И. Brassicaceae Burnett (Cruciferae Juss.) – Крестоцветные // Конспект флоры Восточной Европы. Т. 1 (под ред. Н.Н. Цвелева). М.; СПб., 2012. С. 364–437 [Dorofeev V.I. Brassicaceae Burnett (Cruciferae Juss.) – Krestotsvetnye // Konspekt flory Vostochnoi Evropy. T. 1 (pod red. N.N. Tsvleva). M.; SPb., 2012. S. 364–437].
- Ильинский А.П. О вегетативном размножении и филогении некоторых *Cardamine* // Изв. Глав. бот. сада. Т. 25. Вып. 4. 1926. С. 363–372 [Il'inskii A.P. O vegetativnom razmnozhenii i filogenii nekotorykh *Cardamine* // Izv. Glav. bot. sada. T. 25. Vyp. 4. 1926. S. 363–372].
- Кернер фон-Марилаун А. Жизнь растений. Т. 2. СПб., 1896. 838 с. [Kerner fon-Marilaun A. Zhizn' rastenii. T. 2. SPb., 1896. 838 s.].
- Котов М.И. Сем. 66. Brassicaceae Burnett (Cruciferae Juss.) – Крестоцветные // Флора европ. части СССР. Т. 4. Л., 1979. С. 30–148 [Kotov M.I. Sem. 66. Brassicaceae Burnett (Cruciferae Juss.) – Krestotsvetnye // Flora evrop. chasti SSSR. T. 4. L., 1979. S. 30–148].
- Крупкина Л.И. Сем. Cruciferae Juss. (Brassicaceae Burnett) – Крестоцветные. Иллюстрированный определитель растений Ленинградской области / Под ред. А.Л. Буданцева и Г.П. Яковлева. М., 2006. С. 204–255 [Krupkina L.I. Sem. Cruciferae Juss. (Brassicaceae Burnett) – Krestotsvetnye / Illyustrirovannyi opredelitel' rastenii Leningradskoi oblasti / Pod red. A.L. Budantseva i G.P. Yakovleva. M., 2006. S. 204–255].
- Толмачев А.И. Род 14. *Arabis* L. – Резуха // Арктическая флора СССР. Вып. 7. Л., 1975. С. 92–99 [Tolmachev A.I. Rod 14. *Arabis* L. – Rezhukha // Arkticheskaya flora SSSR. Vyp. 7. L., 1975. S. 92–99].
- Цвелев Н.Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб., 2000. 781 с. [Tsvlev N.N. Opredelitel' sosudistykh rastenii Severo-Zapadnoi Rossii (Leningradskaya, Pskovskaya i Novgorodskaya oblasti) SPb., 2000. 781 s.]

Поступила в редакцию / Received 05.02.2015

Принята к публикации / Accepted 09.11.2015

BIOLOGY AND INTRAPOPULATIONAL VARIABILITY OF *CARDAMINOPSIS ARENOSA* (L.) HAYEK (CRUCIFERAE JUSS.)

Yu.E. Alexeyev¹

Biomorphology and variability of *Cardaminopsis arenosa* (L.) Hayek. Individuals were studied at the territory of Smolensk region (Russia) within separate population. Both biennial and perennial plants were present among the individuals of this species. Perennial plants had several brachytic vegetative and several generative shoots. On the basis of these characteristics perennial individuals should be classified as a separate species – *C. petrogena* (A.Kerner) Mesiček. Additional study of intrapopulation and interpopulation variability of *Cardaminopsis* from this cycle in different environmental conditions and different parts of area is needed for final decision on the status of the latter species.

Key words: *Cardaminopsis arenosa*, ontogeny, life form, viviparity, variability.

Acknowledgement. The research was supported by the Russian Foundation for Basic Research (project № 12-04-00467).

¹ Alekseev Yury Evgenievich, Moscow State University Lomonosov Moscow State University, Faculty of Biology, Department of Geobotany (alinaaksanova@ya.ru).

УДК 574.24(470.67)

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППИРОВКИ ВИДОВ РАСТЕНИЙ ОТКОСОВ АВТОДОРОГ ГОРНОГО ДАГЕСТАНА

З.М. Асадулаев, Г.А. Садыкова, М.М. Маллалиев¹

Приведены результаты многолетних исследований процессов зарастания выемочных и насыпных откосов автодорог Предгорного, Внутреннегорного и Высокогорного Дагестана на основе геоботанических описаний. На придорожных откосах автодорог Дагестана обнаружено 135 видов высших растений, формирующих экологические группировки, приспособленные к химико-механическим условиям грунта и экспозиции склонов. Приведены виды-доминанты определяющие характерную для высотного уровня специфику обрастания откосов в зависимости от диссеминационного потенциала растительности, механического и химического состава обнажений.

Ключевые слова: обрастание откосов, проективное покрытие, экологические группировки, выемочные и насыпные откосы, механический состав грунта, Предгорный Дагестан, Внутреннегорный Дагестан, Высокогорный Дагестан, флористический анализ, пробные площадки, геоботаническое описание.

Важность изучения процессов обрастания выемочных и насыпных откосов автодорог Горного Дагестана продиктована тем, что эта территория имеет обширную сеть различных дорог с протяженностью более 6000 км и густо населена (Атаев, 2009). При этом площадь территории, подвергнутая осыпно-обвальным нарушениям и выемочным обнажениям при прокладке автодорог, в настоящее время составляет более 30 000 га, или примерно 1,1% от общей территории Горного Дагестана. Опасность таких нарушений связана с тем, что 37% территории Республики Дагестан представлена склонами крутизной более 25°, которые подвержены эрозионным процессам (Баламирзоев, 2009). Во Внутреннегорном Дагестане опасность эрозии усугубляется еще и слабым развитием растительности из-за засушливости климата.

Обрастание выемочных и насыпных откосов горных автодорог, закрепление их растениями, а в дальнейшем и формирование устойчивых сообществ, имеет важное экономическое и экологическое значение (Ванин и др., 1987). На горных автодорогах эрозионные процессы проявляются достаточно активно. В настоящее время они усиливаются в связи с прокладкой новых и расширением старых автодорог. Эти процессы способствуют накоплению вдоль обочин щебнистых и глинистых отложений, возникновению обвалов и микроселей с выносом обломков. Условия, причины и количественные показатели естественных осыпных про-

цессов изучены довольно полно (Душевский и др., 1974; Творогов, 1988; Клюкин, 2007; Блага, 2008; Тищенко, 2011). Вопросы зарастания придорожных откосов в горных условиях в литературе освещены недостаточно, не выявлен видовой состав растений, не изучены закономерности естественных демулационных процессов. Последнее важно для снижения отрицательных гравитационных явлений на склонах. Геоботаническая оценка растительных группировок на выемочных и насыпных откосах вдоль автодорог в Дагестане ранее не проводилась.

Настоящая работа посвящена оценке активности пионерных видов растений на выемочных откосах горных автодорог Дагестана, результаты которой могут быть применены для разработки методов ускоренного их обрастания в целях снижения интенсивности оползневых процессов.

Методы исследования

Основные исследования проводили в 2009–2014 гг. (Асадулаев и др., 2013) вдоль откосов автодорог Предгорного (Губден–Леваши), Внутреннегорного (Гимри–Ботлих, Гимри–Цудахар) и Высокогорного (Глярата–Камилух) Дагестана от 400 до 2100 м над ур. моря.

Для закладки пробных площадок, выявления масштабов деградационных и оползневых процессов и их картирования совершено 6 экспедиционных выездов. Общая площадь территории,

¹Все сотрудники Горного ботанического сада ДНЦ РАН: Асадулаев Загирбег Магомедович – директор, докт. биол. наук, профессор (asgorbs@mail.ru); Садыкова Гульнара Алиловна – ученый секретарь, канд. биол. наук (sadykova_gula@mail.ru); Маллалиев Максим Маллалиевич – зав. Гербарием (maxim.mallaliev@yandex.ru).

подвергнутой визуальной и метрической оценке, составила более 50 000 га, а геоботаническому и флористическому анализу – 3000 га.

Сроки проведения геоботанических исследований (вторая декада июня) определены с учетом наибольшего сезонного разнообразия растений. Для оценки видового состава и их участия в обрастании откосов пробные площадки заложены вдоль высотного градиента с учетом разнообразия биотопов. Размеры учетных площадок были определены по методу вписанных квадратов до определения характерного набора видов от 1 до 100 м² в зависимости от характера растительности. Всего заложено 26 учетных площадок. Площадки закладывали на склонах разных экспозиций в зависимости от расположения горной дороги примерно через каждые 15 км с учетом типичности участка и разнообразия материнского грунта.

Результаты и обсуждение

Обрастание откосов автодорог Предгорного Дагестана. Обрастание выемочных откосов горных автодорог начинается прежде всего с обочин, различных неровностей и расщелин, где семена защищены от смыва и выдувания. При этом видовой состав растений формируется в зависимости от гранулометрического состава грунта, диссеминационного потенциала прилегающих территорий и продолжительности процесса обрастания.

В условиях Предгорного Дагестана на откосах автодороги Губден–Леваши за четыре года наблюдений выявлено 78 видов сосудистых растений, относящихся к 63 родам и 24 семействам. В табл. 1 приведены первые 20 видов с встречаемостью более 20%. При этом на незначительном расстоянии (в пределах 4 км) нет видов со 100%-й встречаемостью, что объясняется, прежде всего, различием по гранулометрическому составу почв площадок. Более константными (с встречаемостью выше 60%) оказались *Elytrigia gracillima*, *Cirsium echinus*, *Teucrium polium*, *Artemisia taurica* и *Pimpinella saxifraga*. Несколько реже (40–60%) встречаются *Sonchus arvensis*, *Artemisia absinthium*, *Galium brachyphyllum*, *Cichorium intybus*, *Reseda lutea*, *Calamagrostis caucasica*, *Bupleurum polyphyllum*, *Melilotus officinalis* и *Astrodaucus orientalis*.

В отдельные годы и на отдельных площадках высокие показатели проективного покрытия имели *Calamagrostis caucasica*, *Sonchus arvensis*, *Artemisia taurica*, *Cirsium echinus*. *C. caucasica* встречается на трех из четырех площадках разного гранулометрического состава и представленность его по годам не снижается, что объясняется его вегетативной подвижностью и конкурентностью. В

дальнейшем этот вид может занять ведущее место в обрастании откосов исследованной части автодороги Губден–Леваши. *S. arvensis* произрастает только на откосе с сыпучим сланцем. Его обилие здесь мы объясняем тем, что сланцевый грунт сохраняет больше влаги, а *S. arvensis* предпочитает условия со значительной влажностью. *A. taurica* является типичным растением полупустынно-степных сообществ южных склонов хребтов Предгорного Дагестана, прилегающих к изученной автодороге. Этот вид также представлен на трех площадках, и с годами его присутствие усиливается. *C. echinus* – типичный рудерал территорий Горного Дагестана, по мере стабилизации осыпных процессов присутствие этого вида будет снижаться.

На первой площадке за 20 лет существования автодороги наблюдается стабилизация видового богатства на уровне 30 видов (рис. 1). При этом увеличение общего покрытия и колебание числа видов по годам определяются подвижностью сланцевого грунта площадки и осыпанием грунта с верхнего обрыва. В целом можно предполагать, что дальнейшие изменения растительности на данном участке автодороги будут незначительными. Другие три площадки с мелкообломочным известняковым грунтом сохраняют тенденцию к увеличению видового богатства, что связано с их более сложным гранулометрическим составом. В любом случае характер обрастания откосов определяется не только климатическими условиями, но и крутизной откосов и их гранулометрическим составом.

Обрастание откосов автодорог Внутреннегорного Дагестана. В 2014 г. исследования проводили на выемочных и насыпных откосах вдоль автодороги Гимри–Ботлих (Внутреннегорный Дагестан). Здесь их зарастание также зависит от высоты над уровнем моря (400–1145 м), крутизны откосов (35–80°), гранулометрического и хи-

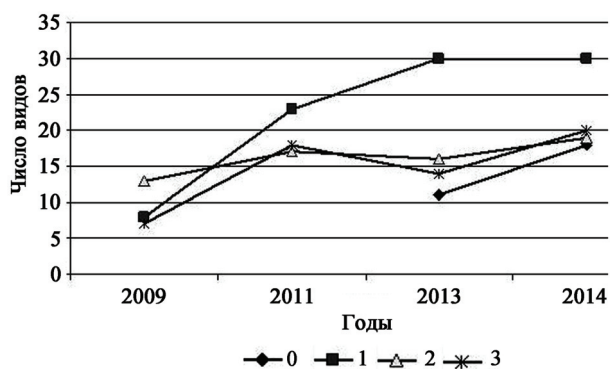


Рис. 1. Динамика видового богатства на площадках за 2009–2014 гг. (0, 1, 2, 3 – нумерация площадок по высотам 722, 763, 745 и 727 м над ур. моря соответственно)

Т а б л и ц а 1

Встречаемость и проективное покрытие видов растений на откосах автодороги Губден–Леваши (Предгорный Дагестан)

Высота над ур. моря, м	722	727	745	763	Среднее проективное покрытие, %	Встречаемость, %
Экспозиция склона	СЗ (N = 2)	ЮВ (N = 4)	Ю (N = 4)	ЮЗ (N = 4)		
Крутизна откоса, град.	40	50	55	40		
Субстрат	ми	ми	ки	сс		
Проективное покрытие, %						
<i>Elytrigia gracillima</i> (Nevski) Nevski	–	2,0	0,5	0,9	1,0	79
<i>Cirsium echinus</i> (Bieb) Hand.-Mazz.	10,5	4,6	0,6	0,1	3,0	71
<i>Teucrium polium</i> L.	1,5	0,1	0,1	0,1	0,3	71
<i>Artemisia taurica</i> Willd.	–	1,0	2	23	7,4	64
<i>Pimpinella saxifraga</i> L.	1,7	0,5	0,3	0,5	0,6	64
<i>Sonchus arvensis</i> L.	–	27,5	0,7	–	8,1	57
<i>Artemisia absinthium</i> L.	–	1,1	3,6	–	1,3	57
<i>Galium brachyphyllum</i> Roem. et Schult.	–	–	0,8	1,5	0,7	50
<i>Cichorium intybus</i> L.	–	0,6	0,7	–	0,4	50
<i>Calamagrostis caucasica</i> Trin.	2	–	15	8,8	7,1	43
<i>Bupleurum polyphyllum</i> Ledeb.	0,5	1,6	0,6	–	0,7	43
<i>Melilotus officinalis</i> (L.) Pall.	–	–	1,4	0,4	0,5	43
<i>Astrodaucus orientalis</i> (L.) Drude	0,5	0,7	0,4	0,4	0,5	43
<i>Reseda lutea</i> L.	–	1,1	–	0,1	0,4	43
<i>Tussilago farfara</i> L.	–	1,5	2	–	1,0	36
<i>Scrophularia rupestris</i> Bieb. ex Willd.	1,4	–	–	1,6	0,7	36
<i>Cachrys microcarpos</i> Bieb.	–	0,5	–	0,5	0,3	36
<i>Anthemis fruticulosa</i> Bieb.	0,3	–	–	0,8	0,3	29
<i>Salvia canescens</i> C. A. Mey.	–	2	–	–	0,6	21
<i>Spiraea hypericifolia</i> L.	–	1,3	–	–	0,4	21

О б о з н а ч е н и я: ми – мелкообломочный известняк, ки – крупнообломочный известняк, сс – сыпучий сланец.

мического состава грунтов. На протяжении всей дороги в большей части обнажений преобладают глинистые отложения с известняковыми, песчаниковыми и сланцевыми включениями (табл. 2). Обнажение из сыпучего сланца обнаружено только на высоте 550 м над ур. моря (окрестности пос. Шамилькала).

Общее проективное покрытие растений на площадках существенно варьировало (от 6,1 до 61,3%) и составило с крутизной склона значимую отрицательную корреляцию ($r = -0,53$) (рис. 2). При этом нами не выявлено зависимости проективного покрытия и формирования устойчивых

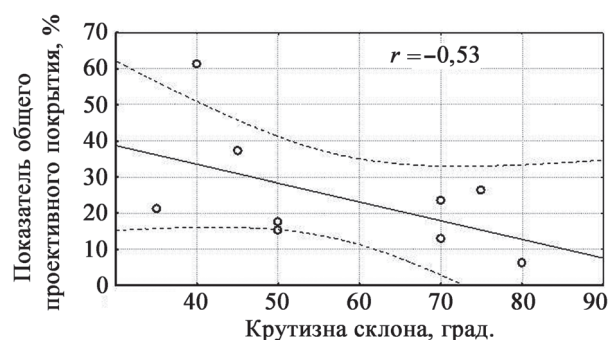


Рис. 2. Зависимость показателей общего проективного покрытия от крутизны выемочных откосов автодороги Горного Дагестана

Т а б л и ц а 2

Проективное покрытие и встречаемость видов растений на откосах автодорог Внутреннегорного Дагестана

Высота над ур. моря, м	400	550	600	885	1008	1094	1094	1145	1145	Встречаемость, %
Экспозиция склона	Ю	В	Ю	СВ	В	С	ЮЗ	СВ	ЮЗ	
Крутизна откоса, град.	40	50	35	45	50	70	80	75	75	
Субстрат обнажений	ги	сс	сп	гс	гс	гп	гп	ги	ги	
Проективное покрытие, %										
<i>Parietaria judaica</i> L.	0,5	0,7	–	25	0,5	4	0,1	5	20	67
<i>Onobrychis cornuta</i> (L.) Desv.	–	–	–	–	0,3	1	1,3	15	–	42
<i>Gypsophila capitata</i> Bieb.	40	–	3	2,5	–	–	–	0,2	–	33
<i>Botriochloa ischaemum</i> (L.) Keng	15	–	8	–	–	–	1	–	–	33
<i>Salvia canensis</i> C. A. Mey.	–	–	–	–	0,2	0,1	–	0,2	0,2	33
<i>Crepis sonchifolia</i> (Bieb.) C. A. Mey.	–	0,1	–	2	1	–	–	0,4	–	33
<i>Setaria viridis</i> (L.) Beauv.	0,8	–	1	0,3	–	0,3	–	–	–	33
<i>Clematis orientalis</i> L.	0,4	1	0,4	0,4	–	–	–	–	–	33
<i>Myosotis sparsiflora</i> Pohl	–	–	–	–	–	0,2	0,4	0,3	0,4	33
<i>Teucrium polium</i> L.	–	0,2	0,7	0,1	–	–	–	–	–	26
<i>Artemisia marschalliana</i> Spreng	1	–	3	1,5	–	–	–	–	–	25
<i>Cirsium echinus</i> (Bieb) Hand.-Mazz.	–	6	–	–	–	1	–	–	–	25
<i>Diploaxis muralis</i> (L.) DC.	–	–	–	–	3	–	1,5	–	1	25
<i>Mellilotus officinalis</i> (L.) Pall.	–	–	–	4	–	2	–	–	–	17
<i>Convolvulus arvensis</i> L.	–	–	–	–	–	1,5	0,3	–	–	17
<i>Lactuca serriola</i> L.	–	–	0,2	–	–	–	0,1	–	–	17
<i>Artemisia salsoloides</i> Willd.	–	–	–	0,3	9	–	–	–	–	17
<i>Gypsophila acutifolia</i> Fisch. ex Spreng.	–	–	–	–	–	–	0,4	–	1,5	17

О б о з н а ч е н и я: сс – сыпучий сланец, ги – глинисто-известняковый, гс – глинисто-сланцевый, гп – глинисто-песчаный, сп – сланцево-песчаный.

растительных группировок на нарушенных склонах от близости естественных сообществ с видами, способными заселять эти территории.

На выемочных откосах автодороги Гимри–Ботлих повсеместное распространение (89%) имеет один вид – *Parietaria judaica*. Встречаемость видов *Myosotis sparsiflora*, *Onobrychis cornuta*, *Gypsophila capitata*, *Salvia canensis*, *Setaria viridis* и *Crepis sonchifolia* колеблется в пределах 40–50%. Несколько ниже (33%) встречаемость видов *Clematis orientalis*, *Artemisia marschalliana*, *Botriochloa ischaemum* и *Artemisia salsoloides*.

Участие древесных видов здесь в целом незначительное. Единично или небольшими группами встречаются *Onobrychis cornuta* (44), *Clematis orientalis* (44), *Tamarix smyrnensis* Bunge (22), *Hippophae rhamnoides* L. (11), *Krascheninnikovia ceratoides* (L.) Gueldenst. (11), *Paliurus spina-christi* Mill. (11) и *Spiraea hypericifolia* (11%) без определенной закономерности их присутствия.

По результатам анализа многомерного шкалирования с точечным картированием распределения площадок выемочных придорожных откосов в двумерном пространстве первый фактор интер-

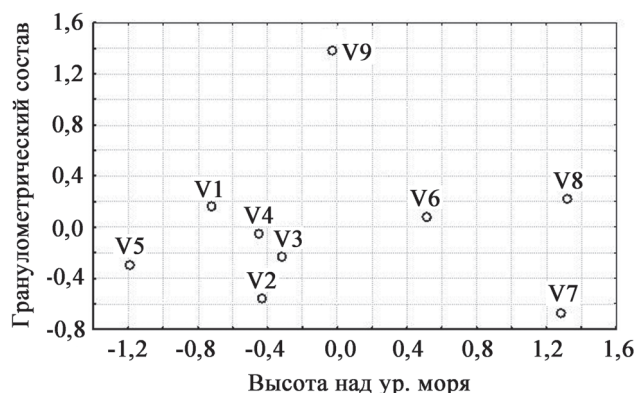


Рис. 3. Ординационная матрица факторного распределения геоботанических описаний площадок выемочных придорожных откосов Внутреннегорного Дагестана (ось абсцисс интерпретируется как высота над уровнем моря, ось ординат – гранулометрический состав грунта)

претирован нами как высота над уровнем моря, а второй – как гранулометрический состав грунта (рис. 3). По первому фактору выделились две группы. Первая группа образована пятью площадками в пределах высот от 1008 до 1145 м над ур. моря. Шестая, седьмая и восьмая площадки образуют вторую группу (от 400 до 885 м над ур. моря). Сходство геоботанических показателей площадок этих групп связано с пространственной близостью участков и общностью природной флоры территории. При этом обращает внимание сходство координат 2-й, 4-й и 7-й, 8-й площадок по оси абсцисс, что соответствует в первом случае юго-западной, а во втором – южной экспозиции. Несомненно, что на положение геоботанических площадок в ортогональном ординационном пространстве кроме двух указанных выше факторов влияют и характеристики, приобретаемые растительными сообществами придорожных откосов под воздействием других скрытых факторов. Отсутствие строгой последовательности площадок вдоль оси абсцисс по их высотным показателям является следствием именно такого влияния. Обособленное расположение девятой площадки по отношению ко второму фактору объясняется нами специфическим составом видов растений и их характеристик в связи со сланцевым составом грунта, в отличие от известнякового грунта на других площадках.

Дендрограмма, составленная на основе кластерного анализа, выявила следующую группировку площадок (рис. 4). В первый кластер сгруппированы четыре площадки (1-я, 2-я, 4-я и 3-я) южного макросклона Андийского хребта (окрестности с. Ботлих). Внутрикластерную близость 2-й и 4-й площадок можно объяснить сходством микроусловий откосов юго-западной соларности.

Обособление 5-й площадки мы связываем с восточной экспозицией откоса и спецификой его обрастания. Дендрограмма не позволила визуализировать особые характеристики девятой площадки в группе, сформированной остальными четырьмя площадками. Здесь мы отмечаем важность использования обоих методов для интерпретации геоботанической информации.

Сравнительная оценка обрастания откосов автодорог Горного Дагестана. При объединении геоботанических описаний всех площадок откосов автодорог Горного Дагестана картина встречаемости видов несколько меняется. Сохраняют наибольшее участие в обрастании виды *Cirsium echinus*, *Crepis sonchifolia* и *Elytrigia gracillima*. Участие других видов с высоким постоянством на отдельных участках автодорог Предгорного (*Teucrium polium*, *Artemisia taurica*, *Pimpinella saxifraga*) и Внутреннегорного Дагестана (*Parietaria judaica*, *Onobrychis cornuta*) несколько снижается.

Объединение описаний площадок по гранулометрическому составу грунта позволило выделить группы видов-доминантов, определяющих специфику их обрастания. На известняковом мелкообломочном грунте откосов автодорог Предгор-

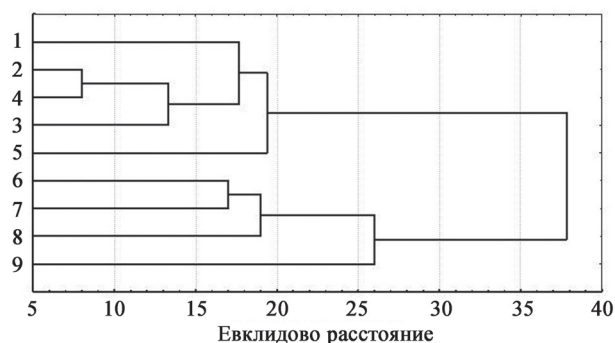


Рис. 4. Дендрограмма близости флористических составов выемочных откосов автодороги Ботлих–Шамилькала Внутреннегорного Дагестана (по методу Уорда с использованием дистанций сити-блок Манхетенна)

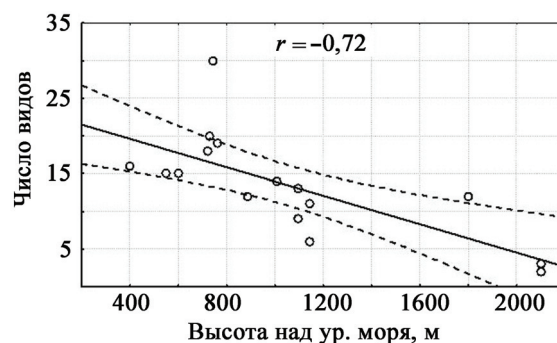


Рис. 5. Зависимость числа видов сосудистых растений на площадках выемочных откосов автодорог Горного Дагестана от высоты над уровнем моря

Т а б л и ц а 3

Проективное покрытие растений (%) на откосах автодорог Высокогорного Дагестана (N = 9)

Высота над ур. моря, м	1800	2100	2100	Встречаемость, %
Экспозиция склона	ЮВ	Ю	Ю	
Крутизна откоса, %	75	55	45	
Субстрат	сс	сс	сс	
<i>Crepis caucasigena</i> Czer.	–	4	23	67
<i>Rumex scutatus</i> L.	–	12	15	67
<i>Cirsium echinus</i> (Bieb) Hand.-Mazz.	1,0	–	–	33
<i>Onobrychis cornuta</i> (L.) Desv.	0,8	–	–	33
<i>Botriochloa ischaetum</i> (L.) Keng	0,5	–	–	33
<i>Gypsophila capitata</i> Bieb.	0,5	–	–	33

ного Дагестана, преобладают *Artemisia taurica*, *Cirsium echinus*, *Elytrigia gracillim*, *Pimpinella saxifraga* и *Teucrium polium*. На глинисто-валунном известняково-скальном грунте откосов автодорог Внутреннегорного Дагестана – *Parietaria judaica*, *Myosotis sparsiflora*, *Onobrychis cornuta*, *Salvia canensis* и *Gypsophila capitata*. В условиях Высокогорного Дагестана на участках автодорог с выходами сыпучего и глинистого сланца встречаются явно однотипные группировки с преобладанием только двух видов – *Rumex scutatus* и *Cirsium echinus* (табл. 3).

Всего на придорожных выемочных откосах Горного Дагестана выявлено 135 видов сосудистых растений, из которых только 14 имеют общее для трех территорий распространение: вдоль автодорог Предгорного Дагестана (Губден) обнаружено 78 видов, во Внутреннегорном Дагестане (Унцукульский, Гумбетовский и Ботлихский районы) – 66 видов, в Высокогорном Дагестане (Тля-

ратинский и Ботлихский районы) – 15 видов. Выявлено уменьшение видового богатства с высотой над уровнем моря ($r = -0,72$) (рис. 5) при менее значимой ($p = 0,013$) зависимости проективного покрытия площадок от этого фактора, но при сохранении сходной тенденции ($r = -0,39$).

Выводы

1. На придорожных откосах автодорог Предгорного, Внутреннегорного и Высокогорного Дагестана выявлено 135 видов растений, формирующих экологические группировки в зависимости от химических и гранулометрических свойств грунта и экспозиции склонов.

2. Показано уменьшение видового богатства с высотой над уровнем моря при относительной независимости проективного покрытия. Экологическое и экономическое значение зарастания откосов обусловлено необходимостью принятия мер против деградированности горных склонов.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы Фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития». Подпрограмма «Биоразнообразие: состояние и динамика».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ
[REFERENCES]

- Асадулаев З.М., Садыкова Г.А., Маллалиев М.М. Флористические и структурные особенности пионерных и демутиационных сообществ нарушенных известняковых склонов Дагестана // Вестник Дагестанского научного центра. 2013. № 51. С. 80–85 [Asadulaev Z.M., Sadykova G.A., Mallaliev M.M. Floristicheskie i strukturnye osobennosti pionernykh i demutatsionnykh soobshchestv narushennykh izvestnyakovykh sklonov Dagestana // Vestnik Dagestanskogo nauchnogo tsentra. 2013. № 51. S. 80–85].
- Атаев З.В. Ландшафтно-оползневые комплексы Дагестана и пути их экологической оптимизации // Труды Географического общества Дагестана. 2009. Вып. 37. С. 7–13 [Ataev Z.V. Landshaftno-opolznevye komplekсы Dagestana i puti ikh ekologicheskoi

- optimizatsii // Trudy Geograficheskogo obshchestva Dagestana, 2009. Вып. 37. S. 7–13].
- Баламирзоев М.А. Зонирование эрозионных процессов в Дагестане // Труды Географического общества Дагестана, 2009. Вып. 37. С. 26–32 [Balimirzoev M.A. Zonirovanie erozionnykh protsessov v Dagestane // Trudy Geograficheskogo obshchestva Dagestana, 2009. Вып. 37. S. 26–32].
- Блага Н.Н. Морфогенез осыпей в верхнемеловых мергелях внутренней гряды крымских гор // Культура народов Причерноморья. 2008. № 147. С. 153–154 [Blaga N.N. Morfogenez osypei v verkhnemelovykh mergelyakh vnutrennei gryady krymskikh gor // Kul'tura narodov Prichernomor'ya. 2008. № 147. S. 153–154].
- Ванин Д.Е., Майоров Ю.И., Солощенко В.М. Экономические основы оценки эффективности почвозащитных мер. М., 1987. 152 с. [Vanin D.E., Maiorov Yu.I., Soloshchenko V.M. Ekonomicheskie osnovy otsenki effektivnosti pochvozashchitnykh mer. M., 1987. 152 s.]
- Душевский В.П., Клюкин А.А., Толстых Е.А. О скорости денудации верхнемеловых мергелей и современном формировании рельефа Внутренней куэсты Крымских гор // Динамика природы и проблемы освоения территорий Крыма. Л., 1974. С. 24–29 [Dushevskii V.P., Klyukin A.A., Tolstykh E.A. O skorosti denudatsii verkhnemelovykh mergelei i sovremennom formirovanii rel'efa Vnutrennei kuesty Krymskikh gor // Dinamika prirody i problemy osvoeniya territorii Kryma. L., 1974. S. 24–29].
- Клюкин А.А. Экзогеодинамика Крыма. Симферополь, 2007. 320 с. [Klyukin A.A. Ekzogeodinamika Kryma. Simferopol', 2007. 320 s.]
- Творогов В.А. Естественное зарастание нарушенных участков тундры в районе Ямбургского газоконденсатного месторождения (полуостров Тазовский) // Бот. журн. 1988. № 11. С. 1577–1583 [Tvorogov V.A. Estestvennoe zarastanie narushennykh uchastkov tundry v raione Yamburgskogo gazokondensatnogo mestorozhdeniya (poluostrov Tazovskii) // Bot. zhurn. 1988. № 11. S. 1577–1583].
- Тищенко М.П. Растительный покров обочин автомобильных дорог в тундровой и таежной зонах Западной Сибири // Journal of Siberian Federal University. Biology 1. 2011. № 4. С. 36–53 [Tishchenko M.P. Rastitel'nyi pokrov obochin avtomobil'nykh dorog v tundrovoi i taezhnoi zonakh Zapadnoi Sibiri // Journal of Siberian Federal University. Biology 1. 2011. № 4. S. 36–53].

Поступила в редакцию / Received 05.02.2015

Принята к публикации / Accepted 09.11.2015

ENVIRONMENTAL GROUPS OF PLANT SPECIES ON THE FOULING SLOPES OF ROADS IN THE MOUNTAINOUS DAGESTAN

Z.M. Asadulaev, G.A. Sadykova, M.M. Mallaliev¹

The paper presents the results of years of research of the process of overgrowth of the excavation and bulk slopes of roads in the pre-mountain, inner-mountain and high-mountain Dagestan on the basis of geo-botanical descriptions. On the roadside slopes in Dagestan found are 135 species of higher plants, which form the ecological groups, adapted to chemical and mechanical conditions of the slope grounds and exposures. Presented are the dominant species which define the characteristic specificity of fouling in altitude levels, depending on dissemination potential of the vegetation as well as the mechanical and chemical compositions of the material.

Key words: slope fouling; project covering; ecological groups; excavation and bulk slopes; mechanical composition of the ground; pre-mountain, inner-mountain, high-mountain Dagestan; floristic analysis; sample sites; geo-botanical description.

Acknowledgement. The research was supported by the Program of Basic Research of the RAS Presidium “Wildlife: Current State and Problems of Development”, subprogram “Biodiversity: State and Dynamics”.

¹ All the staff of the Mountain Botanical Garden of DSC RAS: Asadulaev Zagirbeg Magomedovich (asgorbs@mail.ru); Sadykova Gulnara Alilovna (sadykova_gula@mail.ru); Mallaliev Maxim Mallalievich (maxim.mallaliev@yandex.ru).

УДК 581.5; 581.55

СТРАТЕГИЯ ВЫЖИВАНИЯ *ALLIUM SAXATILE* VIEB. НА КАВКАЗЕ

С.Х. Шхагапсоев¹, В.А. Чадаева²

На примере *Allium saxatile* Bieb. показано, что устойчивость ценопопуляций зависит от биологического потенциала изменчивости вида, а также характера, силы и длительности внешнего воздействия. Биологический потенциал изменчивости реализуется в организменных и популяционно-онтогенетических механизмах устойчивости, которые обуславливают гетерогенность (морфологическую, физиологическую и функциональную гетерогенность растений) и лабильность (изменчивость популяционно-онтогенетических параметров) ценопопуляций. Эти механизмы взаимосвязаны и взаимообусловлены, что позволяет изучить формирование растениями комплексного адаптивного ответа на воздействие условий среды, который может рассматриваться как жизненная стратегия вида. Жизненная стратегия направлена на выживание, сохранение видом своего места в ценозе, восстановление структуры и функций после стрессовых воздействий, т.е. является способом достижения устойчивости на биоценотическом уровне.

Ключевые слова: *A. saxatile*, ценопопуляция, биологический потенциал изменчивости, механизмы устойчивости, стратегия выживания.

Любой вид дикорастущих растений обладает генетически закрепленным биологическим потенциалом изменчивости, который проявляется в комплексе взаимосвязанных и взаимообусловленных организменных и популяционно-онтогенетических механизмов устойчивости и обеспечивает формирование единого адаптивного ответа вида на воздействие факторов среды.

Изучение подобного комплексного ответа позволит перейти от описательных к аналитическим исследованиям стратегии выживания видов растений как способа достижения устойчивости на биоценотическом уровне. Это важно при разработке и реализации научно-обоснованных методов оценки функциональной роли и состояния видов в фитоценозах, выявления критических значений силы и длительности воздействия лимитирующих факторов и границ надежности механизмов устойчивости видов, определения степени устойчивости и характера дальнейшего развития биоценоза в целом.

Цель исследования – изучение на примере *Allium saxatile* жизненной стратегии видов дикорастущих растений как единого адаптивного ответа на изменение условий произрастания, реализующегося в комплексе механизмов устойчивости, направленных на выживание, сохранение

видом своего места в фитоценозе, восстановление структуры и функций после стрессовых воздействий.

Материал и методика

Исследования проводились нами в период с 2008 по 2014 г. на территории Кабардино-Балкарской и Карачаево-Черкесской Республик (КБР и КЧР), Республик Северной Осетии-Алании (РСО-Алания) и Дагестан. Обследовано 12 ценопопуляций (ЦП) многолетнего поликарпического вида *Allium saxatile* Bieb. (*Alliaceae* L.) (табл. 1).

A. saxatile – лук скальный, многолетнее корневищно-луковичное косовертикально нарастающее партикулирующее растение, представляющее собой систему последовательно сменяющихся друг друга монокарпических розеточных побегов, ветвящихся за счет развития пазушных почек ассимилирующих листьев. Вегетативное размножение, наиболее интенсивное в генеративном периоде, проявляется на всех стадиях индивидуального развития, за исключением проростков. Уже на стадии ювенильных растений отмечается акротонное ветвление (термин по М.В. Барановой (1999)). В результате зрелой партикуляции в виргинильном периоде форми-

¹Шхагапсоев Сафарби Хасанбиевич – Заместитель председателя Комитета Кабардино-Балкарской Республики по аграрной политике, экологии, природопользованию и земельным отношениям, профессор, докт. биол. наук; ²Чадаева Виктория Александровна – зав. отделом экологии ГКОУ ДОД «Республиканский детский эколого-биологический центр» Министерства образования, науки и по делам молодежи КБР (balkarochka0787@mail.ru).

Т а б л и ц а 1

Характеристика ценопопуляций *A. saxatile*

Номер ЦП	Фитоценоз (высота над ур. моря, м)	Экспозиция (крутизна склона, град.)	$S_{\text{ЦП}}, \text{ м}^2$	N , тыс. ос.	M , ос./ м^2	Антропологическое воздействие	Уровень межвидовой конкуренции	IVC
10	Ф (1450)	восток (45)	450 000	3600	8	слабое	низкий	1,44
7	Ф (900)	юго-восток (35–40)	10 000	120	12	слабое	низкий	1,33
3	СОЛ (2100)	юг (25–35)	13 387,50	152,84	11,42	умеренное	средний	1,21
4	Ф (1400)	восток (35–40)	300 000	1181	6,27	умеренное	низкий	1,21
11	КПР, 350	юг (35)	90 000	282,60	3,14	слабое	низкий	1,18
6	Ф (1100)	юг (35–40)	600 000	210	0,35	сильное	низкий	1,06
2	Ф (1750)	юг (35–40)	1237	136,99	11,07	слабое	низкий	1,03
1	КПР (1860)	юг (30)	497,81	60,58	121,70	сильное	средний	0,96
8	СОЛ (1500)	юг (20–25)	600	0,67	1,12	сильное	высокий	0,80
5	ОЛ (1550)	юго-восток (10–15)	30 000	21,00	0,70	сильное	высокий	0,72
12	ОЛ (700)	юг (0)	2250 000	5657,10	2,51	умеренное	высокий	0,55
9	АЛ (3100)	юг (45–60)	600	69,60	1,16	слабое	высокий	0,51

О б о з н а ч е н и я: ЦП1 и ЦП3, ЦП2 – окрестности сел Эльбрус и Тегенкли, пос. Нейрино соответственно, ЦП5 – окрестности с. Былым, ЦП9 – окрестности Альплагеря Уллу-Тау (ущелье Адыр-Су) (КБР); ЦП4 – окрестности с. Фиангон, ЦП6 и ЦП7 – окрестности с. Чми, ЦП12 – окрестности с. Нижний Задалеск (РСО-Алания); ЦП8 – окрестности г. Теберда (КЧР); ЦП10 – окрестности ГЭС Цудахари, ЦП11 – ущелье Талги (Дагестан); КПР – ксерофитная растительность; ОЛ – остепненный, СОЛ – субальпийский остепненный, АЛ – альпийский луг; Ф – фриганOIDное сообщество; S – площадь, N – численность, M – плотность особей ЦП; IVC – индекс виталитета ЦП; ЦП10-ЦП9 – эколого-ценотический градиент.

руются компактные моноцентрические клоны, представленные 3–4 разновозрастными растениями, реже включающие рамы имматурного состояния. Партикуляция в генеративном периоде чаще без омоложения дочерних клонистов уже на стадии молодых генеративных растений сопровождается постепенным отмиранием базальной части единого корневища. Таким образом, старые генеративные особи представлены отдельными партикулами – бывшими клонистами, состоящими из 2–3 разновозрастных растений. Старческая партикуляция нередко протекает с образованием старых генеративных растений (Шхагапсоев, Чадаева, 2014).

A. saxatile – длительно вегетирующее растение с вынужденным зимним покоем. Особую ценность как декоративный и медоносный вид имеет в период цветения (июль–август), наиболее продолжительного (более 40 дней) в горных ЦП на высоте 1800–2100 м над ур. моря (Шхагапсоев, Чадаева, 2014). Произрастает на скалах, каменистых местах, на песках, в степях европейской части России, Кавказа и Средней Азии (Введенский, 1935).

В качестве счетной единицы использовали морфологическую особь. Возрастные состояния растений нами выделены на основании комплекса качественных и количественных морфологических признаков, согласно методикам А.А. Уранова (1975) и Т.А. Работнова (1992). Онтогенетический спектр ЦП изучали методом учетных площадок (не менее 20 квадратов размером 1 м² для каждой ЦП). Онтогенетическую структуру ЦП анализировали по критерию Δ–ω Л.А. Животовского (2001), а также с использованием некоторых демографических показателей: индексы замещения (I_z) и восстановления (I_v) (Жукова, 1987), индекс старения (I_c) (Глотов, 1998), эффективная плотность (M_c) (Животовский, 2001), коэффициент генеративности ($g/g+v$) (Трулевич, 1991). Оценка виталитетной структуры и жизненности ЦП дана с опорой на морфометрические параметры с использованием метода двумерной ранжировки особей на три класса виталитета (Злобин, 1989) и метода средневзвешенного на основе 16 морфологических параметров с вычислением коэффициента IVC (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004). Далее проводилась координация ценопопуляций по градиенту комплексного фактора благоприятности условий (установление экоклина). При установлении фенологических особенностей вида проводились регулярные наблюдения за ростом и развитием растений (Бейдеман, 1974).

При изучении семенной продуктивности определяли число цветков и плодов в соцветии, потенциальную (ПСП) и реальную (РСП) семенную продуктивность согласно методикам И.В. Вайнагия (1974), Т.А. Работнова (1992) и др. В каждом пункте проводили сборы соцветий не менее 30 средневозрастных генеративных растений и учитывали как общее число плодов на побеге, так и число семян в одном плоде. Урожай оценивали по числу семян на 1 м², реализацию урожая (рождаемость) – по числу всходов на 1 м², реализацию семенной продуктивности – по отношению числа проростков к числу жизнеспособных семян (Левина, 1981; Жукова, 1995). Для оценки изменчивости анализировали 16 морфологических признаков 30 средневозрастных генеративных особей каждой ЦП: 1, 2 – диаметр и высота луковиц (см); 3 – длина корневой системы (см); 4 и 5 – длина и ширина нижнего и верхнего листьев (см); 8 и 9 – высота побега и диаметр его основания (см); 10 – диаметр цветоноса (см); 11 – число цветков в соцветии; 12 и 13 – длина и ширина долей околоцветника (см); 14 – длина цветоножки (см); 15 и 16 – высота и диаметр соцветия (см). Уровни варьирования признаков приняты по Г.Н. Зайцеву (1973). Для определения онтогенетических тактик вида (Злобин, 1989) средние значения коэффициента вариации признаков особей ценопопуляций CV, % располагали на экоклин. Структуру изменчивости морфологических признаков определяли по соотношению общей индивидуальной ($CV_{cp}, \%$) и согласованной ($R^2 ch_{cp}$) изменчивости (Ростова, 2002). Определение типа онтогенетической стратегии проводили на основе оценки характера изменения коэффициента детерминации R^2_m на экоклин (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004). Названия жизненных форм *Allium saxatile* даны в соответствии с классификацией В.А. Черемушкиной (2001). Стратегии выживания рассмотрены в рамках концепции Л.Г. Раменского (1935) и Дж. Грайма (Grime, 1979). Для обработки первичного материала использовали пакеты программ Statistica 6, EXCEL.

Результаты и обсуждение

Исследования показали, что на уровне изменчивости и пластичности морфологических признаков биологический потенциал *A. saxatile* обуславливает наличие механизмов, обеспечивающих поддержание в основном лабильности ценопопуляций в неоднородных условиях среды (высокая фитоценотическая пластичность I_p морфологических признаков растений

Т а б л и ц а 2

Показатели морфологических признаков особей *A. saxatile*

Порядковый номер признака	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	I_p	CV_{cp}	$CV_{x_{cp}}$
1	0,80±0,12	0,57	8,70	22,50
2	3,61±0,18	0,75	14,45	38,82
3	13,49±3,26	0,82	18,57	34,77
4	16,21±4,16	0,71	17,94	33,87
5	0,17±0,05	0,65	8,51	29,41
6	19,17±7,74	0,69	19,59	39,70
7	0,14±0,03	0,67	10,55	28,57
8	34,02±10,12	0,76	13,66	33,69
9	0,23±0,10	0,97	13,45	35,14
10	0,17±0,04	0,58	10,55	23,52
11	42,90±16,64	0,87	27,97	38,31
12	0,51±0,09	0,47	8,65	9,80
13	0,22±0,02	0,43	6,84	9,09
14	0,73±0,10	0,56	15,09	23,28
15	1,96±0,33	0,63	19,85	26,53
16	2,54±0,59	0,66	12,39	27,55

О б о з н а ч е н и я: $\bar{x} \pm S\bar{x}$ – среднее арифметическое признака \pm его стандартное отклонение; I_p – индекс фитоценотической пластичности; CV_{cp} – показатель общей внутривидовой изменчивости; $CV_{x_{cp}}$ – показатель общей межвидовой изменчивости.

(0,43–0,97) (табл. 2), характерное соотношение внутри- и межвидовой изменчивости ($CV_{cp} < CV_{x_{cp}}$), в меньшей степени поддержание их гетерогенности (средние значения общей индивидуальной изменчивости признаков ($10\% \leq CV_{cp} \leq 20\%$)). Соответственно для вида должны быть хорошо выражены такие популяционно-онтогенетические механизмы устойчивости, как изменчивость виталитетной структуры и виталитета ЦП, онтогенетические тактики и онтогенетические стратегии.

Значительная представленность в структуре изменчивости вида признаков – биологических и эколого-биологических индикаторов с высокими значениями коэффициента детерминации $R^2_{ch_{cp}}$ (подверженных влиянию в основном внутренних факторов), а также наличие в корреляционной структуре организмов положительных сильных ($r \geq 0,70$) и средних ($0,70 > r \geq 0,50$) корреляций (подсчет соответствующих значений коэффициентов корреляций в матрицах) обеспечивают смену для вида распространенных в природе отрицательных взаимовлияний роста и репродукции

(Жукова, 1995) на положительные. Тем самым определяется влияние особенностей согласованной изменчивости *A. saxatile* на репродуктивную стратегию вида, в частности на изменчивость характеристик семенного размножения.

В определенной степени снижению конкуренции за пластические и энергетические материалы между органами вегетативной и генеративной сфер организма способствует также формирование двух поколений побегов *A. saxatile*, позволяющее разграничить во времени фенологические фазы роста и репродукции.

На уровне поливариантности развития особей в онтогенезе биологический потенциал изменчивости *A. saxatile* характеризуется разнообразием форм. Морфологическая поливариантность проявлялась в отдельных случаях в развитии растений с выраженными красными жилками на влагалищах листьев и чехлами соцветий с очень длинными (в 5 раз длиннее основания чехла) носиками (окрестности г. Махачкала), а также в изменении жизненной формы при усилении межвидовой конкуренции. Временная по-

ливариантность вида выражается в омоложении рамет (зрелая партикуляция в виргинильных и генеративных дерновинах нередко сопровождается омоложением дочерних особей на 1–2 возрастных состояния), замедлении и ускорении их развития (в зависимости от уровня межвидовой конкуренции). Ритмологическая поливариантность проявляется в асинхронности сроков наступления и разной длительности фаз разных ЦП, поливариантность способов размножения – в смене способа самоподдержания в зависимости от субстрата и степени задернованности почвы. Данные формы поливариантности обуславливают наличие таких организменных и популяционно-онтогенетических механизмов устойчивости, как биоморфологическая и возрастная дифференциация особей, изменчивость биоморфологической и возрастной структур ЦП, семенное размножение и репродуктивные стратегии, изменчивость виталитета ЦП (IVC), изменчивость численности, плотности и пространственной структуры ЦП, изменчивость ритма сезонного развития ЦП.

Рассмотрим проявление и взаимосвязь различных механизмов устойчивости вида в разных условиях произрастания.

Наиболее типичными местами произрастания *A. saxatile* являются песчано-каменистые склоны с природно-антропогенно эродированными

нередко подвижными почвами. Поэтому особый интерес для выявления адаптивных реакций вида представляют случаи развития растений в пределах луговых фитоценозов с сильно задернованными почвами (ЦП5, ЦП8, ЦП9, ЦП12). Широкое распространение в подобных местообитаниях получают растения одноосной непартикулирующей жизненной формы, что определяет переход ЦП на преимущественно семенной, отчасти вегетативный способ самоподдержания (II тип по Л.А. Жуковой (1995)). Падение интенсивности партикуляции и угнетение особей *A. saxatile* со стороны растений сопутствующих видов негативно сказываются на эффективности самоподдержания и плотности ЦП5, ЦП8, ЦП9, ЦП12 (табл. 3). Так, подавленность ювенильной и зрелой партикуляции во многом обуславливает уменьшение доли ювенильных и генеративных особей в возрастных спектрах, повышенная межвидовая конкуренция – гибель проростков, снижение представленности растений репродуктивного периода за счет падения темпов развития молодых особей (накопление имматурных, виргинильных растений, повышение индексов восстановления и замещения I_B и I_3) и ускорения темпов старения (накопление сенильных и отмирающих особей, повышение индекса старения I_C) (рис. 1).

Устойчивость ЦП5, ЦП8, ЦП9 и ЦП12 в подобных неблагоприятных условиях определя-

Т а б л и ц а 3

Демографические показатели ценопопуляций *A. saxatile*

Номер ЦП	Δ	ω	M_c	I_B	I_3	I_C	$g/(v+g)$	Тип ЦП
ЦП1	0,20	0,49	59,65	1,98	1,94	0,01	0,65	молодая
ЦП2	0,30	0,40	4,43	1,70	1,25	0,09	0,69	молодая
ЦП3	0,18	0,38	4,34	0,86	0,83	0,01	0,81	молодая
ЦП4	0,38	0,64	4,01	0,53	0,50	0,04	0,74	переходная
ЦП5	0,33	0,60	0,42	1,02	0,97	0,06	0,70	зреющая
ЦП6	0,39	0,66	0,23	0,58	0,53	0,03	0,67	переходная
ЦП7	0,32	0,63	7,56	0,54	0,52	0,02	0,86	зреющая
ЦП8	0,32	0,61	0,41	0,67	0,59	0,11	0,69	зреющая
ЦП9	0,35	0,52	0,60	0,87	0,60	0,20	0,63	молодая
ЦП10	0,36	0,63	5,04	0,59	0,54	0,05	0,80	переходная
ЦП11	0,39	0,67	4,11	0,37	0,31	0,08	0,87	переходная
ЦП12	0,21	0,44	1,10	2,11	2,03	0,06	0,42	молодая

О б о з н а ч е н и я: Δ и ω – индексы возрастности и эффективности, M_c , ос./м² – эффективная плотность; I_B , I_3 , I_C – индексы восстановления, замещения, старения; $g/(v+g)$ – коэффициент генеративности.

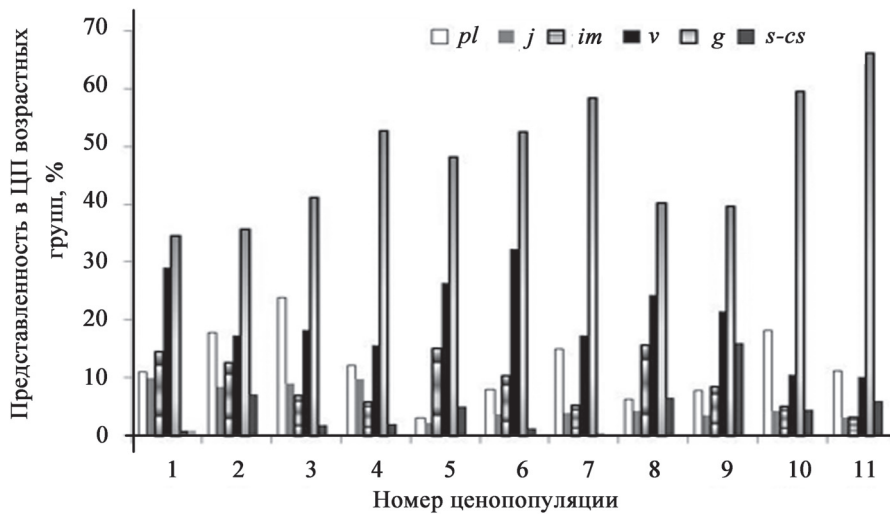


Рис. 1. Возрастные спектры ЦП (1–12) *A. saxatile* (pl, j, im, v, g, s-cs – онтогенетические состояния)

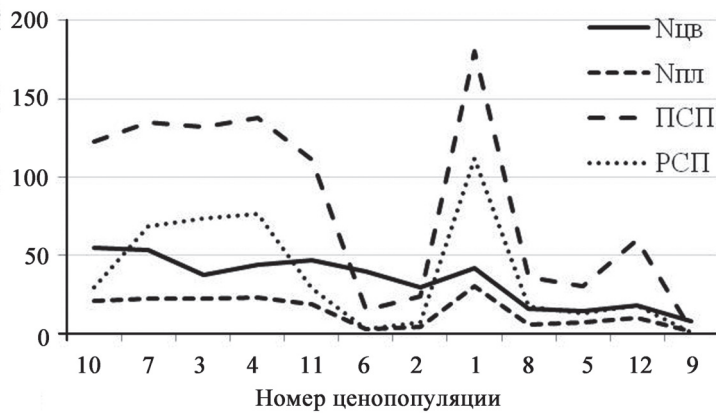


Рис. 2. Динамика показателей семенной продуктивности *A. saxatile* на эколого-ценопотическом градиенте (ЦП10-ЦП9). Nцв и Nпл – число цветков и плодов на побеге (шт.), ПСП и РСП – потенциальная и реальная продуктивность семян (шт.)

ется совокупностью механизмов экономии и оптимизации перераспределения энергетических и пластических ресурсов на поддержание минимально необходимого для существования ЦП базового уровня ростовых и репродуктивных процессов, а также реализацию защитных реакций – предупреждение морфологической дезинтеграции особей (защитная составляющая онтогенетической стратегии) и поддержание изменчивости вегетативных органов (конвергентно-дивергентная онтогенетическая тактика). Среди этих механизмов устойчивости особенности корреляционной структуры организмов, определяющие возможность одновременного понижения параметров роста (минимальные показатели IVC) и семенной репродукции (низкие семенная продуктивность (рис. 2) и качество семян), а также левосторонность виталитетных спектров (рис. 3) и онтогенетические тактики

(дестабилизация генеративных признаков растений). Определенную положительную роль при этом играют снижение энергетических и ресурсных затрат на партикуляцию и уменьшение внутривидовой конкуренции.

Таким образом, в крайне неблагоприятных условиях высокой межвидовой конкуренции результат реализации биологического потенциала изменчивости *A. saxatile* направлен на обеспечение базового уровня ростовых и репродуктивных процессов, защитных реакций, необходимых для существования и сохранения ЦП своего места в фитоценозе. При этом усиление детерминированности в развитии морфологических структур особей в условиях сильного стресса, подавление процессов роста и размножения в ответ на обострение межвидовых конкурентных отношений, подчиненное положение в фитоценозах и способность избегать фитоценотической

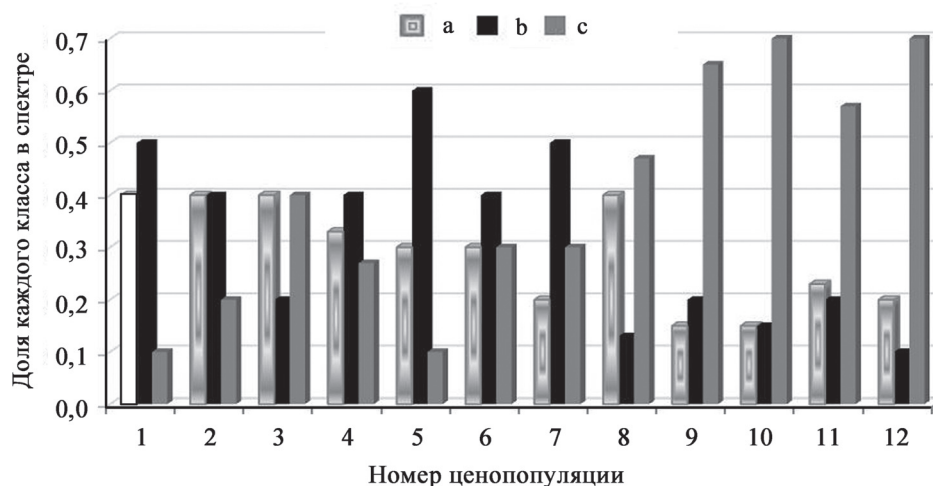


Рис. 3. Виталитетные спектры ЦП (1–12) *A. saxatile* (a, b, c – классы виталитета)

конкуренции через формирование листьев летне-осенней генерации являются явными признаками проявления фитоценотической патиентности *A. saxatile*.

В пределах типичных мест произрастания в возобновлении ЦП *A. saxatile* преобладает характерный для вида IV тип самоподдержания (вегетативное, отчасти семенное по Л.А. Жуковой (1995)). Соответственно, в биоморфологической структуре большинства ЦП в основном представлены особи характерной моноцентрической рыхлодерновинной партикулирующей биоморфы (ЦП1, ЦП2, ЦП3, ЦП4, ЦП6, ЦП7, ЦП10, ЦП11), в виталитетных спектрах значительно возрастает доля растений среднего класса виталитета «b» (40–60%), способных к активной партикуляции при низкой межвидовой конкуренции, в возрастных спектрах увеличивается доля генеративных растений (зрелая партикуляция без омоложения рамет).

При этом в наиболее благоприятных условиях произрастают растения, слабо подверженные антропогенному воздействию (ряд ЦП10–ЦП7–ЦП3–ЦП4–ЦП11); высота над уровнем моря и внутривидовая конкуренция (плотность особей в ЦП) имеют меньшее значение в определении степени реализации ростовых потенциалов особей. При этом положительное влияние снижения межвидовой конкуренции, антропогенного давления и комплекс организменных и популяционно-онтогенетических механизмов устойчивости способствуют интенсификации процессов роста и семенной репродукции в ЦП3, ЦП4, ЦП7, ЦП10 и ЦП11, несмотря на увеличение энергетических и пластических затрат на партикуляцию. Благодаря особенностям корреляционной структуры вида, онтогенетическим тактикам,

направленным на стабилизацию генеративных признаков растений, возрастанию доли вегетативно развитых особей класса жизненности «a», обладающих, по определению, большим репродуктивным потенциалом, в ЦП наблюдаются максимальные показатели виталитета IVC и высокие параметры семенной продуктивности, размера и всхожести семян (табл. 4). Определенную роль при этом может играть также изменчивость ритма сезонного развития *A. saxatile*. Благодаря более раннему появлению всходов (подфаза Ve_{g1}) на равнине (ЦП11) и среднегорье (ЦП4, ЦП7, ЦП10), подфаза интенсивного роста листьев (Ve_{g2}) приходится на наиболее благоприятный по температурно-водному режиму период, а фаза летней вегетации (Ve_{g3}) несколько растягивается, в результате чего растениям удается сформировать более мощные вегетативные побеги, накопить больше запасных веществ для развития генеративных органов текущего вегетационного периода и увеличения габитуса растений последующего сезона. В горной ЦП3 повышению качества семян и семенной продуктивности способствует также более продолжительное цветение особей.

Повышение одновременно количества и качества сформированных на побеге семян, а также увеличение плотности генеративных особей во многом определяют возрастание урожая и его реализацию, несмотря на постоянную угрозу засыпания семян песком, смыва дождевыми водами и иссушения. В свою очередь, довольно успешное семенное возобновление обеспечивает длительное поддержание высокой жизненности ЦП3, ЦП4, ЦП7, ЦП10 и ЦП11, так как, согласно мнению ряда авторов (Стецук, 2006; и др.), переход особей на высший уровень жизнен-

Т а б л и ц а 4

Качество свежесобранных семян и семенное возобновление ЦП

ЦП	Всхожесть семян, %	$L_{\text{сем.}} \times B_{\text{сем.}}$, мм	N_g , ос./м ²	У, шт./м	РУ, ос./м ²	РСП, %
ЦП1	76,50	0,34×0,15	54,21	6071,52	12,11	0,20
ЦП2	54,50	0,30×0,16	4,14	28,98	2,71	9,35
ЦП3	40	0,38×0,16	4,12	301,79	4,24	1,40
ЦП4	19	0,33×0,15	3,18	244	0,71	0,29
ЦП5	8	0,30×0,16	0,34	4,42	0,03	0,68
ЦП6	2	0,31×0,15	0,15	0,45	0,02	4,44
ЦП7	48	0,35×0,16	8,00	548	3,31	0,60
ЦП8	10	0,30×0,16	0,52	8,84	0,07	0,79
ЦП9	0	0,23×0,13	0,32	0,18	0,05	27,72
ЦП10	68	0,31×0,16	5,12	151,04	1,67	1,10
ЦП11	15	0,29×0,17	3,82	424,02	0,63	0,15
ЦП12	7	0,25×0,12	0,89	16,02	0,01	0,06

О б о з н а ч е н и я: всхожесть семян, % – число проросших семян от общего числа заложенных в опыт; $L_{\text{сем.}} \times B_{\text{сем.}}$, мм – длина и ширина семени; N_g , ос./м² – число генеративных особей на 1 м²; У, шт./м² – урожай (число семян на 1 м²); РУ, ос./м² – реализация урожая (число проростков на м²); РСП, % – реализация семенной продуктивности (процентное отношение реализации урожая к урожаю).

ности осуществляется семенным путем. Семенное возобновление определяет и генетическую, морфо-функциональную гетерогенность ЦП. На передний план при этом выходят элементы гетероспермии – разнокачественности семян, проявляющиеся, в частности, в разновременности их созревания (табл. 5).

Часть семян (в основном бóльшая) прорастает в осеннее время, часть – последующей весной, что обеспечивает возможность семенного возобновления ЦП на случай резких колебаний температурно-водного режима. Разная продолжительность периода покоя определяет для части семян ЦП длительное (более четырех лет) сохранение всхожести, способствуя созданию почвенного банка семян и являясь важным механизмом поддержания буферных возможностей ЦП, что также характерно для видов с пациентной стратегией жизни. Рост показателей семенного возобновления приводит к увеличению участия проростков в возрастных спектрах ЦП3, ЦП4, ЦП7, ЦП10 и ЦП11, а ускорение темпов развития рамет в благоприятных условиях вносит вклад в возрастание доли генеративных растений, коэффициента генеративности, индексов возрастности и эффективности, определяющих повышение средовлияния ЦП. Однако стоит отметить, что значительную роль в поддержании

плотности особей и эффективности самоподдержания ЦП на песчаных, каменистых склонах играет партикуляция с образованием рамет, более устойчивых к неблагоприятным абиотическим воздействиям за счет развитых вегетативных органов и прочной связи с материнским растением (нередко общие луковичные оболочки и корневая система).

Таким образом, удержание территории, поддержание численности, средовлияния ЦП *A. saxatile* и их участия в жизнедеятельности фитоценоза в благоприятных для роста и развития местообитаниях с каменистыми, песчаными почвами и на скалах достигается в основном за счет экологической специализации вида. Подобная специализация обеспечивается биоморфологической, размерной дифференциацией особей, адаптивной изменчивостью жизненной формы растений, виталитетной, возрастной структуры, изменчивостью жизненного состояния ЦП, репродуктивной стратегии онтогенетических тактик вида и свидетельствует о наличии в жизненной стратегии вида пациентной составляющей (экологической пациентности). Довольно низкая плотность особей, характерная для вида, и неспециализированное вегетативное размножение не позволяют говорить об интенсивном захвате свободных территорий и эксплерентной компо-

Т а б л и ц а 5

Интенсивность прорастания семян *A. saxatile* урожая 2008 г.

ЦП	Число дней		Число дней от появления первого проростка				Всхожесть семян, %
	от сбора до посева	от посева до прорастания	10	20	30	40	
Осень 2008 г.							
ЦП1	30	3	58,50	69	76,50	76,50	76,50
ЦП2		5	24	39	51,50	54,50	54,50
ЦП3		9	10	25	40	40	40
Весна 2009 г.							
ЦП1	224	4	65	66,50	66,50	66,50	66,50
ЦП2		5	29	35,50	35,50	35,50	35,50
ЦП3		6	12	20	20	20	20
Осень 2009 г.							
ЦП1	390	3	33	58	72	72	72
ЦП2		6	40	42	45	45	45
ЦП3		4	25	34	34	34	34
Весна 2010 г.							
ЦП1	618	5	39	55	59	68	68
ЦП2		11	33	38	38	38	38
ЦП3		2	12	25	25	25	25
Осень 2012 г.							
ЦП1	1140	-	0	0	0	0	0
ЦП2		-	0	0	0	0	0
ЦП3		7	5	9	10	10	10

ненте в стратегии выживания. ЦП6, ЦП2, ЦП1, занимающие на эколого-ценотическом градиенте промежуточное положение, характеризуются средними значениями основных популяционных характеристик, продолжением снижения морфологической интеграции растений, стабилизацией генеративных и вегетативных признаков (благоприятные для произрастания условия). В то же время для ЦП1, приуроченной к небольшим скальным террасам с ограниченными жизненными пространствами и слабо развитыми почвами, одним из главных экологических факторов становится высокая внутривидовая конкуренция (121,73 ос./м²). Взаимное угнетение особей в плотных партикулах приводит к снижению виталитета ЦП, преобладанию растений низкой жизнеспособности «с» в виталитет-

ных спектрах, задержке в развитии молодых особей. В подобных специфических условиях основные ресурсы растений перераспределяются на повышение семенной продуктивности и всхожести семян, выполняющих функцию расселения. Этому способствует также более длительное цветение растений, характерное для горных территорий.

Выводы

Исследование формирования жизненной стратегии *A. saxatile* в неоднородных условиях среды показало, что реализация потенциала изменчивости вида приводит к становлению патентной (стресс-толерантной) стратегии жизни, обеспечивающей ему возможность длительно выживать в неблагоприятных экологических

условиях (экологическая пациентность) и под прессом у виолентов в благоприятных условиях (фитоценотическая пациентность). О пациентной стратегии выживания свидетельствуют также жизненная форма вида (геофит с аллокацией запасных питательных веществ в луковице), медленное разрастание с низкой скоростью захвата и длительным удержанием территории.

Выражаем искреннюю благодарность профессору МГУ Владимиру Гертрудовичу Онищенко и сотрудникам Горного ботанического сада ДНЦ РАН в лице директора Загирбека Магомедовича Асадулаева за помощь, оказанную в организации полевых исследований и сбора материала на территории Карачаево-Черкесской Республики и Республики Дагестан.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Баранова М.В. Луковичные растения семейства Лилейных (география, биоморфологический анализ, выращивание). СПб., 1999. 229 с. [Baranova M.V. Lukovichnye rasteniya semeistva Lileinykh (geografiya, biomorfologicheskii analiz, vyrashchivanie). SPb, 1999. 229 s.].
- Бейдеман И.Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск, 1974. 155 с. [Beideman I.N. Metodika izucheniya fenologii rastenii i rastitel'nykh soobshchestv. Novosibirsk, 1974. 155 s.].
- Вайнагий И.В. К методике изучения семенной продуктивности растений // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 6. С. 826–831. [Vainagii I.V. K metodike izucheniya semennoi produktivnosti rastenii // Bot. Zhurn. 1974. T. 59. № 6. S. 826–831].
- Введенский А.И. Род *Allium* L. // Флора СССР. 1935. Т. 4. С. 112–280 [Vvedenskii A.I. Rod *Allium* L. // Flora SSSR. 1935. T. 4. S. 112–280].
- Глотов Н.В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде (Ч. I). Сб. мат-лов II Всерос. популяц. семинара. Йошкар-Ола, 1998. С. 146–149 [Glotov N.V. Ob otsenke parametrov vozrastnoi struktury populyatsii rastenii // Zhizn' populyatsii v geterogennoi srede (Chast' I): sb. materialov II Vseros. populyats. seminar. Ioshkar-Ola. 1998. S. 146–149].
- Животовский Л.А. онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. 2001. № 1. С. 3–7 [Zhivotovskii L.A. Ontogeneticheskie sostoyaniya, effektivnaya plotnost' i klassifikatsiya populyatsii // Ekologiya. 2001. №1. S. 3–7].
- Жукова Л.А. Динамика ценопопуляций луговых растений в естественных фитоценозах // Динамика ценопопуляций травянистых растений. Киев, 1987. С. 9–19 // [Zhukova L.A. Dinamika tsenopopulyatsii lugovykh rastenii v estestvennykh fitotsenozakh // Dinamika tsenopopulyatsii travyanistykh rastenii: sb. tr. Kiev. 1987. S. 9–19].
- Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 224 с. [Zhukova L.A. Populyatsionnaya zhizn' lugovykh rastenii. Ioshkar-Ola, 1995. 224 s.].
- Зайцев Н.Г. Методика биометрических расчетов. М., 1973. 256 с. [Zaitsev N.G. Metodika biometricheskikh raschetov. M., 1973. 256 s.].
- Злобин Ю.А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 6. С. 769–781 [Zlobin Yu.A. Teoriya i praktika otsenki vitalitetnogo sostava tsenopopulyatsii rastenii // Bot. zhurn. 1989. T. 74. № 6. S. 769–781].
- Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М. Адаптивный морфогенез и эколого-ценотические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии. Сб. мат-лов VII Всерос. популяц. семинара (Сыктывкар, 16–21 февр. 2004 г.). Сыктывкар, 2004. С. 113–120 [Ishbirdin A.R., Ishmuratova M.M. Adaptivnyi morfogenez i ekologo-tsenoticheskie strategii vyzhivaniya travyanistykh rastenii // Metody populyatsionnoi biologii: sb. materialov VII Vseros. populyats. seminar (Syktyvkar, 16–21 fevr. 2004 g.). Syktyvkar. 2004. S. 113–120].
- Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. М., 1981. 96 с. [Levina R.E. Reprodukativnaya biologiya semennykh rastenii. M., 1981. 96 s.].
- Работнов Т.А. Фитоценология. М., 1992. 352 с. [Rabotnov T.A. Fitotsenologiya. M., 1992. 352 s.].
- Раменский Л.Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель // Сов. ботаника. 1935. № 4. С. 25–42 [Ramenskii L.G. O printsipial'nykh ustanovkakh, osnovnykh ponyat'yakh i terminakh proizvodstvennoi tipologii zemel' // Sov. botanika. 1935. № 4. S. 25–42].
- Ростова Н.С. Корреляции: структура и изменчивость. СПб., 2002. 308 с. [Rostova N.S. Korrelyatsii: struktura i izmenchivost'. SPb., 2002. 308 s.].
- Стецук Н.П. К вопросу об оценке состояния ценопопуляций орхидных Южного Приуралья // Особь и популяция – стратегии жизни. Сб. мат-лов IX Всерос. популяц. семинара (Уфа, 2–6 октября 2006 г.). Уфа, 2006. С. 361–365 [Stetsuk N.P. K voprosu ob otsenke sostoyaniya tsenopopulyatsii orkhidnykh Yuzhnogo Priural'ya // Osob' i populyatsiya – strategii zhizni: sb. materialov IX Vseros. populyats. seminar (Ufa, 2–6 oktyabrya 2006 g.). Ufa. 2006. S. 361–365].
- Трулевич Н.В. Эколого-фитоценологические основы интродукции растений. М., 1991. 216 с. [Trulevich N.V. Ekologo-fitotsenoticheskie osnovy introduktsii rastenii. M., 1991. 216 s.].
- Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34 [Uranov A.A. Vozrastnoi spektr fitotsenopopulyatsii kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov // Nauch. dokl. Vish. Shkoly. Biol. nauki. 1975. № 2. S. 7–34].
- Черемушкина В.А. Биоморфология видов рода *Allium* L. Евразии и структура их ценопопуляций: дис. ... док. биол. наук. Новосибирск, 2001. 354 с. [Cheremushkina V.A. Biomorfologiya vidov roda *Allium* L. Evrazii i struktura ih tsenopopulyatsii: dis. ... dok. biol. nauk. Novosibirsk, 2001. 354 s.].

i struktura ikh tsenopulyatsii: dis. ... dok. biol. nauk. Novosibirsk. 2001. 354 с.].
Шхагапсоев С.Х., Чадаева В.А. Экология луков (*Allium* L.) Кабардино-Балкарии. Нальчик, 2014. 170 с.

[Shkhagapsoev S.Kh., Chadaeva V.A. Ekologiya lukov (*Allium* L.) Kabardino-Balkarii. Nal'chik, 2014. 170 s.].
Grime J.P. Plant strategies and vegetation processes. N.Y., 1979. 222 p.

Поступила в редакцию / Received 05.02.2015
Принята к публикации / Accepted 09.11.2015

SURVIVAL STRATEGY OF *ALLIUM SAXATILE* BIEB. ON CAUCASUS

S.H. Shhagapsoev¹, V.A. Chadaeva²

On the example of *Allium saxatile* Bieb it is shown that stability of cenopopulations depends on the biological potential of variability and character, force, duration of external influence. Biological potential of variability of species is realized in organismal and population-ontogenetic stability mechanisms causing heterogeneity (morphological, physiological and functional heterogeneity of plants) and lability (variability of population-ontogenetic parameters) of cenopopulations. These mechanisms are interconnected and interdependent that allows studying the complex adaptive response of plants to influence of environment conditions that can be considered as vital strategy of species. Vital strategy of species is directed to survival, preservation of the place in phytocenosis, restoration of structure and functions after stressful influences. Therefore it is a way of species stability achievement at the biocenosis level.

Key words: *A. saxatile*, cenopopulations, biological potential of variability, mechanisms of stability, survival strategy.

¹Shhagapsoev Safarbi Hasanbievich – Deputy Chairman of the Parliament Committee on Agrarian Policy, Ecology, Environment and Land Affairs; ²Chadaeva Victoria Alexandrovna – Head of the ecology department of Republican Ecological-biological centre (balkarochka0787@mail.ru).

Biological series
Volume 121. Part 1
2016

C O N T E N T S

<i>Romanov A.A., Melikhova E.V.</i> Birds Fauna and Population of North-eastern Yakutia Mountains	3
<i>Manaseryan N.H.</i> Domestic Animals of Armenia During the Late Bronze and Middle Age (Small Horned Cattle – <i>Ovis aries</i> , <i>Capra hircus</i>)	13
<i>Benediktov A.A., Mikhailenko A.P.</i> Vibro-Acoustical Signalization of the Japan Bell-Cricket <i>Meloimorpha japonica japonica</i> (Haan, 1842) (Orthoptera, Gryllidae)	21
<i>Leontyeva O.A., Sichevskij Je.A., Kolonin G.V.</i> Dynamic of the Number of Ticks <i>Hyalomma aegyptium</i> (Ixodidae), Parasite of Mediterranean Tortoise <i>Testudo graeca nikolskii</i> in The Peninsula Abrau (Northwest Caucasus)	26
<i>Kovalyova M.A., Boltacheva N.A., Makarov M.V., Bondarenko L.V.</i> Macrozoobenthos of Rocks of the Upper Sublittoral of the Tarkhankut Peninsula (Crimea, the Black Sea)	35
<i>Osipov S.V., Biserov M.F.</i> Floodplain Series of Vegetation Cover and Bird Population in Mountain-taiga Landscapes of the Bureya Mountains	43
<i>Kostina M.V., Safronova G.A., Barabanshchikova N.S.</i> Weather and Microclimate Influence on the Annual Growth of Pleurocarpous Mosses in Moscow Region	53
<i>Alexeyev Yu.Ye.</i> Biology and Intrapopulational Variability of <i>Cardaminopsis arenosa</i> (L.) Hayek (Cruciferae Juss.)	65
<i>Asadulaev Z.M., Sadykova G.A., Mallaliev M.M.</i> Environmental Groups of Plant Species on The Fouling Slopes of Roads in the Mountainous Daghestan	69
<i>Shhagapsoev S.H., Chadaeva V.A.</i> Survival Strategy of <i>Allium saxatile</i> Bieb. on Caucasus	76

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Толмачев А.И. 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.