

**БЮЛЛЕТЕНЬ
МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА
ИСПЫТАТЕЛЕЙ
ПРИРОДЫ**

**ОТДЕЛ
БИОЛОГИЧЕСКИЙ**

**ТОМ 112
ВЫПУСК**

5

2007

УЧРЕДИТЕЛИ:

**Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова;
Московское общество испытателей природы**

Редакционная коллегия:

Ю А Дубровский, Ф.Я. Дзержинский, Р Д. Жантиев,
В Г Кривенко, Н.Г. Куранова (*ответственный секретарь*), М.В. Мина,
Э Н Мирзоян, В Г. Онипченко, В Н Павлов (*зам главного редактора*),
А.В. Свиридов, А.С. Северцов (*главный редактор*),
Г.Н. Симкин, Д Д Соколов, П.С. Томкович

Редактор *О.В. Аленьева*

Технические редакторы *З.С. Кондрашова, Н И. Матюшина*

Корректоры *И.В. Бабаева, Н.И. Коновалова*

Адрес редакции:

*125009, Москва, ул. Б. Никитская, 5/7.
Тел. 203-34-52, 203-31-28*

Регистрирован в Министерстве печати и информации РФ.
Свидетельство о регистрации № 1545 от 14 февраля 1991 г.

² 07.2007. Подписано в печать 03.10 2007. Формат 60×90¹/₈.
,5. Усл. кр.-отт. 2,84. Уч.-изд. л. 10,07. Тираж 299 экз
Изд. № 8477. Заказ № 738 .

«Издательство «Знак Почета» Издательство Московского университета.
125009, Москва, ул. Б. Никитская, 5/7

Издательство ордена «Знак Почета» Издательства МГУ
119992, Москва, Ленинские горы

БЮЛЛЕТЕНЬ МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

Основан в 1829 году

ОТДЕЛ БИОЛОГИЧЕСКИЙ

Том 112, вып. 5 **2007** Сентябрь—Октябрь

Выходит 6 раз в год

BULLETIN OF MOSCOW SOCIETY OF NATURALISTS

Published since 1829

BIOLOGICAL SERIES

Volume 112, part 5 **2007** September—October

There are six issues a year

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Зиновьев А.В.</i> Случаи необычной конфигурации конечных сухожилий длинных сгибателей пальцев в двух группах птиц: морфофункциональный анализ и эволюционное приложение	3
<i>Калякин М.В., Корзун Л.П.</i> О специфике трофической адаптации веерохвостых мухоловок на примере <i>Rhipidura albicollis</i> (Vieillot, 1818) (Aves: Passeriformes: Rhipiduridae) ..	9
<i>Костина М.В.</i> Значение признаков генеративных побегов в систематике рода <i>Acer</i> L.	16
<i>Глазунова К.П., Абрамов Н.В., Кодочигова О.В.</i> Сравнительная характеристика ареалов микровидов рода манжетка (<i>Alchemilla</i> L., <i>Rosaceae</i>), произрастающих на территории Республики Марий Эл	26
<i>Жирнова Т.В., Ямалов С.М., Миркин Б.М.</i> Степи Башкирского государственного природного заповедника: анализ вклада ведущих факторов и синтаксономия	36

Научные сообщения

<i>Бахолдина В.Ю.</i> Признаки орбитной области черепа как таксономические маркеры больших антропологических вариантов	46
<i>Смирнов М.Н., Кожечкин В.В.</i> Смена рогов у марала (<i>Cervus elaphus sibiricus</i> Severtzov, 1873) в Восточном Саяне	50
<i>Чикурова Е.А.</i> Синхронизация действий у взрослых зубров (<i>Bison bonasus</i> (L.)) в условиях питомника	53
<i>Моисеева Е.В.</i> Структура комплексов полужесткокрылых насекомых (Heteroptera) древесных пород Воронежской нагорной дубравы	57
<i>Долгин М.М., Зиновьева А.Н.</i> Ареалогическая характеристика полужесткокрылых (Heteroptera) тундровой зоны европейского Северо-Востока России	61
<i>Джапова Р.Р.</i> Особенности сезонной и многолетней динамики продуктивности лерхополюнных сообществ на территории Республики Калмыкия	64

Юбилей

Феликс Янович Дзержинский. К 70-летию со дня рождения	68
---	----

Критика и библиография

<i>Миркин Б.М., Мартыненко В.Б., Ямалов С.М.</i> Рецензия: «Растительность России» — общероссийский геоботанический журнал	71
--	----

УДК 591.177

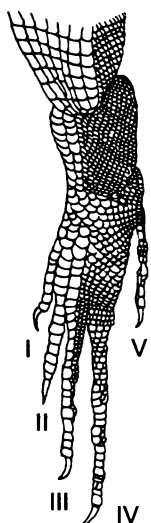
СЛУЧАИ НЕОБЫЧНОЙ КОНФИГУРАЦИИ КОНЕЧНЫХ СУХОЖИЛИЙ ДЛИННЫХ СГИБАТЕЛЕЙ ПАЛЬЦЕВ В ДВУХ ГРУППАХ ПТИЦ: МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ И ЭВОЛЮЦИОННОЕ ПРИЛОЖЕНИЕ

А.В. Зиновьев

Адаптация к полету в сочетании с сохранением, хотя и в модифицированном виде, двуногой локомоции предков определила базовый морфологический облик представителей класса Aves (Fürbringer, 1888; Gadow, Selenka, 1891). Описание этого облика немислимо без учета исходной адаптации стопы птиц к охватыванию ветви. В предковой рептилийной стопе все пять пальцев направлены в одну сторону и участвуют в пропульсивном толчке. Исключение может составлять лишь пятый палец, который при типичном для большинства рептилий расставленном положении конечностей не достигает земли, противопоставляется остальным пальцам и служит для обхватывания наподобие первого пальца у некоторых млекопитающих (рис. 1). В этом случае для сопротивления возникающей при толчке силе реакции опоры, стремящейся переразогнуть пальцы, оказывается достаточен лишь один общий длинный сгибатель всех пальцев — *m. flexor digitorum communis*. Противопоставление первого пальца второму, третьему и четвертому у птиц в результате адаптации стопы к охватыванию насеста (Зиновьев, 1999) обусловило расщепление упомянутого выше общего сгибателя на два мускула: *m. flexor digitorum longus*, обслуживающий второй, третий и четвертый пальцы, и *m. flexor hallucis longus*, сгибающий направленный назад первый палец (рис. 2). Между их конечными сухожилиями в подавляющем большинстве случаев сохранилась связь, обеспечиваемая сухожильной перемычкой — *vinculum tendineum flexorum*. Описанное взаимодействие конечных сухожилий длинных сгибателей пальцев, обозначенное Гадовым (Gadow, 1896) как тип I (рис. 2), является исходным и самым распространенным у птиц. Кроме него известно еще несколько типов, которые появляются при изменениях конфигурации стопы (Sundevall, 1835;

Garrod, 1875; Gadow, Selenka, 1891; Gadow, 1896; George, Berger, 1966; Raikow, 1985); их подробное описание и предполагаемый генезис приведены нами в другой работе (Зиновьев, 1999).

Исследования показывают, что хорошо развитый первый палец обязательно обслуживается его специализированным длинным сгибателем — *m. flexor hallucis longus* (рис. 2). Потеря связи *m. flexor hallucis longus* с соответствующим пальцем происходит лишь в случае его сильной редукции или полного исчезновения (рис. 2, тип IV). На этом фоне интерес вызывают два сообщения, указывающие на отсутствие связи длинного сгибателя первого пальца с соответствующим пальцем при отличном развитии последнего. Митчелл (Mitchell, 1905), препарируя водяного фазанчика (*Hydrophasianus chirurgus*), обратил внимание на то, что конечное сухожилие *m. flexor hallucis longus* сливается с таковым *m. flexor digitorum longus* и не продолжается к первому пальцу. Четырнадцатью годами позже это подтвердил Риджуэй (Ridgway, 1919). Сообщение было столь необычным, что заставило Рэйкау (Raikow, 1985) усомниться в его корректности. Во втором случае Беддардом (Beddard, 1898a, 1898b), по данным Форбса, а затем и Берджером (Berger, 1960) был отмечен сходный случай для шпорцевой кукушки (*Centropus* sp.). Поскольку оба этих в высшей степени интересных случая не привлекли должного внимания исследователей, в нашей работе



случаев сохранилась связь, обеспечиваемая сухожильной перемычкой — *vinculum tendineum flexorum*. Описанное взаимодействие конечных сухожилий длинных сгибателей пальцев, обозначенное Гадовым (Gadow, 1896) как тип I (рис. 2), является исходным и самым распространенным у птиц. Кроме него известно еще несколько типов, которые появляются при изменениях конфигурации стопы (Sundevall, 1835;

Рис. 1. Левая задняя конечность теги (*Tupinambis teguixin*) дорсально (коленный сустав слегка согнут). Римскими цифрами обозначены порядковые номера пальцев. Обращает на себя внимание укороченный пятый палец, служащий для обхватывания

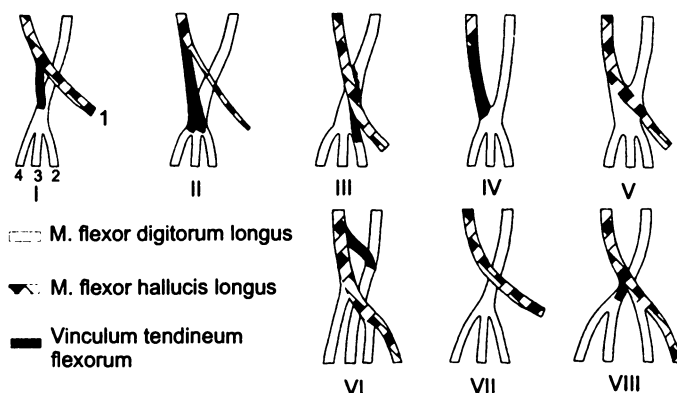


Рис. 2. Основные типы взаимодействия конечных сухожилий длинных сгибателей пальцев. Арабскими цифрами обозначены номера пальцев, к которым крепятся соответствующие сухожильные веточки. По Зиновьеву (1999), с изменениями

мы задались целью провести морфофункциональный анализ появления столь необычной конфигурации с выяснением возможных эволюционных сценариев ее приобретения в обеих группах.

За неимением водяного фазанчика, исследованного предшественниками авторами, нами была отпрепарирована стопа другого представителя семейства якановых, а именно желтолобой яканы (*Jacana spinosa* L.). Из представителей рода *Centropus* мы проанатомизировали стопу обыкновенной шпорцевой кукушки (*Centropus sinensis* Stephens). Стопы обеих птиц были предварительно зафиксированы в этиловом спирте с добавлением формалина. Анатомизирование проводилось под стереоскопическим микроскопом МБС-1. В ходе препарирования выполнялись карандашные рисунки, обведенные затем тушью.

В латинских названиях анатомических структур мы следовали *Nomina Anatomica Avium* II (1993) и нашей работе (Зиновьев, 1999); русские названия птиц взяты из Беме и Флинта (1994).

Поскольку в ходе исследования выяснилось, что причины и эволюционные сценарии возникновения сходных конфигураций длинных сгибателей пальцев у семейства *Jacanidae* и рода *Centropus* оказались различными, указанные случаи удобнее рассмотреть по отдельности, причем для лучшего освещения вопроса рациональнее начать с якан.

Случай с *Jacanidae*

Наши исследования (Зиновьев, 1999; Zinoviev, 2002) подтвердили корректность сообщений предыдущих авторов об отсутствии сухожилия *m. flexor hallucis longus* к первому пальцу у представителей сем. *Jacanidae* (рис. 3). Роль сгибателя означенного пальца берет на себя *m. flexor hallucis brevis*

(рис. 3: FHB), в норме крепящийся на плантарной поверхности основания его базальной фаланги. У якан сухожилие этого сгибателя крепится к когтевой фаланге, функционально заменяя *m. flexor hallucis longus*, конечное сухожилие которого сливается с таковым *m. flexor digitorum longus*, образуя конфигурацию IV (рис. 2), характерную для птиц с сильно редуцированным или исчезнувшим задним пальцем. Несмотря на то что *m. flexor hallucis brevis* у якан развит наилучшим образом в отряде *Charadriiformes*, по относительному развитию и положению он все же сравним с таковым представителей многих других отрядов, имеющих нормальное конечное сухожилие длинного сгибателя первого пальца; этот мускул не занимает место на медиальной поверхности цевки, оставшееся свободным после почти полной редукции *m. extensor hallucis longus* (рис. 3). В то же время от него требуется куда как более значительное усилие по предотвращению переразгибания когтевой фаланги при постановке стопы на мягкий субстрат (например, плавающая на поверхности воды растительность), чем от птиц с коротким когтем заднего пальца. Избежать усиления мускула, а значит, и утяжеления дистального отдела конечности якане помогает сухожильная лента, *lig. flexor hallucis* (рис. 3, A: LFH), начинающаяся на *lig. transversum metatarsoplantare* и *lig. rectum hallucis* и крепящаяся на флексорном отростке когтевой фаланги первого пальца совместно с *m. flexor hallucis brevis*.

Возникает закономерный вопрос о путях формирования указанных особенностей стопы якановых. Обзор отряда

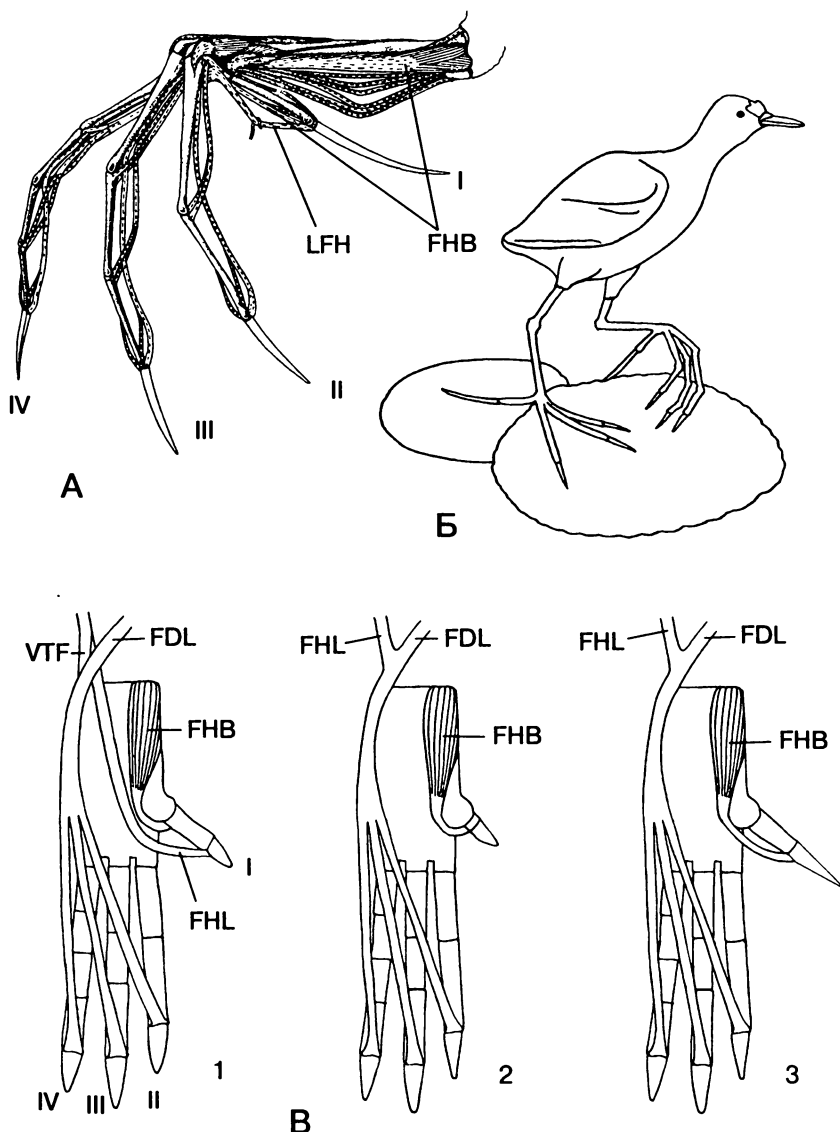


Рис. 3. Случай с *Jacanidae*.

A — мускулы и связки правой стопы желтолобой яканы медиально. Б — *Jacana spinosa* на плавающих листьях. В — стадии приобретения яканами необычной конфигурации конечных сухожилий длинных сгибателей пальцев. FDL — *m. flexor digitorum longus*, FHL — *m. flexor hallucis longus*, FHB — *m. flexor hallucis brevis*, VTF — *vinculum tendineum flexorum*, LFH — *lig. flexor hallucis*

Charadriiformes показывает, что только представители сем. Jacanidae обладают нормально развитым первым пальцем; в остальных же семействах он либо отсутствует (Haematorodidae, Burhinidae), либо слаб или имеет тенденцию к исчезновению (Rostratulidae, Scolopacidae, Recurvirostridae, Charadriidae, Dromadidae, Glareolidae, Thinocoridae, Chionidae, Stercorariidae, Laridae, Rhynchopidae, Alcidae). Как показывают исследования Хадсона (Hudson et al., 1969), редукция заднего пальца в отряде сопровождается утратой связи конечного сухожилия длинного сгибателя первого пальца с его рудиментом, причем такое зачастую опережает полную утрату пальца (Stercorariidae, Laridae, Alcidae) (рис. 3, В, 2). *M. flexor hallucis brevis*, напротив, сохраняется даже в случае полного исчезновения заднего пальца (Alcidae) (видимо, налицо явление гетерохронии), а конечное сухожилие теряется в соединительной ткани в месте, где некогда располагался первый палец (Hudson et al., 1969). По-видимому, задний палец предка якан претерпел редукцию, типичную для большинства современных ржанкообразных. Необходимость увеличения площади опоры при освоении новой кормовой станции на плавающей растительности (рис. 3, Б) потребовала от них восстановления заднего пальца. *M. flexor hallucis brevis*, единственный сгибатель, сохранивший к тому времени связь с первым пальцем, принял на себя всю полноту его обслуживания (рис. 3, В, 3). В предотвращении переразгибания когтевой фаланги и всего пальца короткому сгибателю стала помогать (а потом, вероятно, и полностью взяла на себя эту функцию) сухожильная лента, сформировавшаяся из части его сухожильного чехла.

Исчезновение веточки *m. flexor hallucis longus* к первому пальцу можно также связать с необходимостью независимого движения заднего пальца от передних. Однако вряд ли именно это привело к возникновению у якан обсуждаемой конфигурации сухожилий длинных сгибателей пальцев. Дело в том, что требуемая независимость легко обеспечивается более экономным и менее «экзотическим» способом, а именно посредством утраты *vinculum tendineum flexorum*, как это произошло, например, у Ardeidae и большинства воробьинообразных (рис. 2, тип VII) (Зиновьев, 1999).

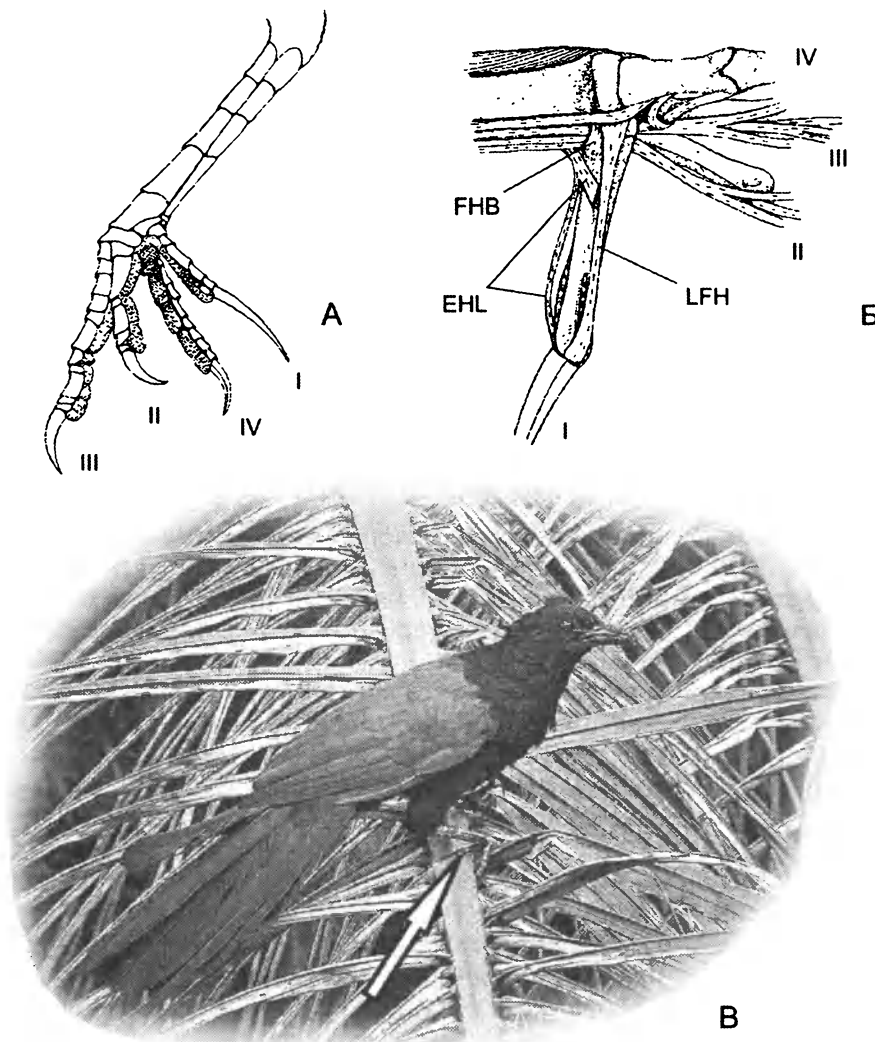
Случай с *Centropus*

Коготь первого пальца шпорцевых кукушек удлинен и выпрямлен, подобно таковому якан (рис. 4, А). Он также служит для увеличения площади опоры, поскольку кукушки этого рода предпочитают передвигаться в густых кустарниках по сплетениям ветвей растений (рис. 4, В). Внешнее сходство дополняется внутренним; помимо отсутствия веточки конечного сухожилия *m. flexor hallucis longus* к первому пальцу, наличествует *lig. flexorum hallucis* (рис. 4, Б), которая, как и у якан, предотвращает переразгиба-

ние удлиненной когтевой фаланги при опоре на неровную поверхность. Однако сходство не является полным, что указывает на возможные отличия от якан как в сценарии приобретения данной конфигурации шпорцевыми кукушками, так и в деталях ее использования. Дело в том, что *m. flexor hallucis brevis* шпорцевых кукушек сохраняет свое традиционное крепление на плантарной стороне проксимального конца базальной фаланги первого пальца. Таким образом, у когтевой фаланги первого пальца не остается мускульного сгибателя, и его отсутствие частично компенсирует упомянутая *lig. flexorum hallucis*.

Собственно, указанная связка присутствует и у других кукушек (Berger, 1952), а у близкой к *Centropus* голубой мадагаскарской кукушки (*Coua caerulea*) и вовсе выглядит как конечное сухожилие *m. flexor hallucis longus* (Berger, 1953), но у шпорцевых она достигает наилучшего развития. Наличие этой флексорной связки, однако, не объясняет отсутствия связи *m. flexor hallucis longus* с первым пальцем. Берджер (Berger, 1960) предположил, что отсутствие указанной связки частично компенсирует *m. extensor hallucis longus*, имеющий помимо типичного еще и дополнительное крепление на медиальной и плантарной поверхностях проксимальной фаланги первого пальца (рис. 4, Б, EHL). Как видно из рисунка, отмеченное крепление никоим образом не затрагивает когтевую фалангу, которую в первую очередь и сгибает *m. flexor hallucis longus*. Более того, проходя проксимальнее первого плюсно-фалангового сустава, это дополнительное крепление никак не может прижимать первый палец (в частности его базальную фалангу) к насесту. Скорее, оно может предотвратить побочный эффект натяжения флексорной связки. При опоре на субстрат вершиной когтя возможен случай, при котором связка все же позволит переразогнуться когтевой фаланге, а ее избыточное натяжение, возникающее при этом, согнет более податливый (в силу рычажных соотношений) базальный сустав пальца. В этой ситуации может быть полезным добавочное окончание разгибателя.

На наш взгляд, причина исчезновения указанной выше связки кроется, очевидно, в отсутствии необходимости захватывать насест с использованием первого пальца. Действительно, кукушки имеют зигодактильную стопу, так что направленный назад четвертый палец вместе со вторым и третьим оказывается достаточным для фиксации стопы на ветви. Это, кстати, объясняет, почему некоторые воробьинообразные, имеющие шпорообразный коготь заднего пальца (*Alauda arvensis*, *Motacilla flava* и т.д.), не потеряли связь его длинного сгибателя с когтевой фалангой; в анизодактильной стопе лишь первый палец направлен назад и поэтому должен участвовать в обхвате насеста, противостоя передним. Однако калифорнийская кукушка (*Geococcyx californianus*), ведущая наземный образ жизни и поэтому практически не обхватывающая насеста, сохранила традиционную связь

Рис. 4. Случай с *Centropus*.

А — правая стопа обыкновенной шпорцевой кукушки медиально. Б — некоторые сухожилия и связки ее правой стопы латерально. В — *Centropus sinensis* на листе пальмы (по фотографии Alister Benn 2003 г.) (стрелка указывает положение первого пальца). EHL — *m. extensor hallucis longus*. Остальные сокращения см. в подписи к рис. 3

длинного сгибателя с первым пальцем. Это позволяет предположить, что одной из причин исчезновения указанной связи у шпорцевых кукушек явилось именно удлинение и выпрямление когтя при условии, что таковое должно было сделать сгибание когтевой фаланги первого пальца не только излишним, но и вредным.

Чтобы понять, почему сгибание когтевой фаланги первого пальца могло стать для шпорцевых кукушек вредным, необходимо обратиться к особенностям их передвижения по спутанной растительности. Рис. 4, В удачно иллюстрирует дальнейшие наши рассуждения. Во-первых, мы видим, что передвижение по спутанной растительности над грунтом предполагает не простую опору лапы на поверхность, а частичный захват этой поверхности путем сгибания по меньшей мере когтевых фаланг пальцев. Это необходимо для предотвращения соскальзывания стопы во время опоры на неровную поверхность. Удлинение когтя

первого пальца сделало практически невозможным его использование для фиксации стопы при опоре на густо переплетенную растительность; при попытке согнуть когтевую фалангу птица с большой степенью вероятности упирается удлиненной когтевой фалангой в ближайшую ветку или стебель (на рис. 4, В это черешок листа пальмы). Таким образом, первый палец препятствует сгибанию когтевых фаланг остальных пальцев при попытке зафиксировать ногу на «ковре» из переплетенной растительности, поскольку конечные сухожилия длинных сгибателей пальцев объединены перемычкой — *vinculum tendineum flexorum*. Следовательно, удлинение заднего когтя в качестве «лыжи» автоматически сделало его невыгодным рычагом, недоступным мышечному контролю параллельно остальным, более коротким когтевым фалангам. Поэтому *lig. flexorum hallucis* представляется наилучшим средством решения проблемы, особенно при учете малоподвижности первого пальца при беге.

При всей очевидности и простоте данная гипотеза требует дополнительных пояснений. Дело в том, что *vinculum tendineum flexorum*, обеспечивающий синхронное сгибание пальцев, у большинства птиц функционально асимметричен (рис. 2, I, II). Благодаря своему косому расположению эта перемычка способна передавать силу натяжения с конечного сухожилия длинного

сгибателя первого пальца на таковые длинного сгибателя остальных пальцев, но не наоборот. Поэтому перемычка обеспечивает одновременное сгибание всех пальцев только в случае сокращения *m. flexor hallucis longus*. При этом в момент толчка, когда наибольшая разгибательная нагрузка приходится на передние пальцы, сухожилие обслуживающего их *m. flexor digitorum longus* не увлекает за собой таковое *m. flexor hallucis longus* и тем самым не вызывает нежелательного сгибания заднего пальца (Зиновьев, 1999). Указанная конфигурация присуща главным образом группам с анизодактильной стопой, в которой только первый палец направлен назад. В случае разворота какого-либо из передних пальцев конфигурация обычно меняется; например, появляется тип VI у *Piciformes* и VIII у *Trogoniformes* (рис. 2). У кукушек же, несмотря на облигатный разворот назад четвертого пальца, сохраняется исходная конфигурация (рис. 3, I), т.е. *m. flexor digitorum longus* про-

должает одновременно сгибать направленные вперед второй и третий пальцы, а также развернутый назад четвертый. В этом случае уже нельзя говорить о независимости сгибания пальцев, направленных назад от таковых, направленных вперед. А значит, в процессе эволюции действие первого пальца должно было быть синхронизовано с таковым четвертого, что и было достигнуто утратой асимметричности винкулума (Berger, 1952, 1953) у большинства кукушек. Казалось бы, нежелательного сгибания первого пальца при сгибании других в процессе передвижения по спутанному субстрату можно избежать, утратив винкулом и приобретя конфигурацию конечных сухожилий длинных сгибателей пальцев (рис. 3, VII), характерную для воробьинообразных (Зиновьев, 1999, 2006). Однако в случае с кукушками утрата *vinculum tendineum flexorum* означала бы значительное ослабление совокупной силы сгибания как двух передних, так и одного заднего (четвертого) пальца, поскольку *m. flexor hallucis longus* обслуживал бы один первый палец. И это при том, что брюшко *m. flexor hallucis longus* находится снаружи от такового *m. flexor digitorum longus*, а потому имеет больший простор для экспансии при необходимости увеличить силу захвата. Утрата его помощи длинному сгибателю передних пальцев означала бы, таким образом, ослабление схватывающей способности конечности кукушки. Поэтому решение указанной проблемы было достигнуто иным путем, а именно исчезновением веточки *m. flexor hallucis longus* к когтевой фаланге соответствующего пальца.

Выводы

В исходной анизодактильной стопе птиц *m. flexor digitorum longus*, крепясь к когтевым флангам направленных вперед второго, третьего и четвертого паль-

цев, отвечает за их сгибание, равно как *m. flexor hallucis longus* отвечает за сгибание направленного назад первого пальца. В двух случаях, однако, подобное правило не соблюдается и длинный сгибатель отлично развитого первого пальца на нем не крепится. И хотя в обоих случаях налицо адаптация к увеличению площади опоры за счет удлинения когтя первого пальца, причины исчезновения традиционной связи *m. flexor hallucis longus* с соответствующим пальцем различны.

В случае с *Jacanidae* имело место восстановление заднего пальца из редуцированного состояния, после того как он утратил связь со своим длинным сгибателем.

В отношении *Centropus* подобная утрата была связана с совмещением зигодактилии и традиционного типа взаимодействия длинных сгибателей пальцев. Удлиненный коготь первого пальца в связи с конечным сухожилием *m. flexor hallucis longus* мешал одновременному сгибанию когтевых фаланг остальных трех пальцев при фиксации стопы на неровном переплетении стеблей и листьев. Приобретение им независимости от этих пальцев не могло осуществиться посредством утраты связи между конечными сухожилиями длинных сгибателей пальцев, поскольку это значительно ослабило бы силу схватывания стопы.

Необходимость противостояния гиперэкстензии удлиненного когтя при опоре на субстрат привела в обеих группах к параллельному усилению связки как пассивного флексора когтевой фаланги.

Автор благодарен своему учителю, доктору биологических наук профессору Ф.Я. Дзержинскому и доктору биологических наук Л.П. Корзуну (кафедра зоологии позвоночных, МГУ им. М.В. Ломоносова) за рецензирование и обсуждение излагаемых в статье идей и предоставление экземпляров яканы и шпорцевой кукушки для исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беме Р.Л., Флинт В.Е. Пятиязычный словарь названий животных. Птицы. Латинский–русский–английский–немецкий–французский. М., 1994. 845 с.

Зиновьев А.В. Задняя конечность птиц как орган двунгой локомоции: Дис... канд. биол. наук. М., 1999. 271 с.

Зиновьев А.В. Ключевая локомоторная адаптация воробьиных птиц в свете морфологии их задних конечностей // Орнитологические исследования в Северной Евразии. Ставрополь, 2006. С. 221–222 (Тезисы XII Междунар. орнитол. конф. Сев. Евразии).

Beddard F.E. On the anatomy of an Australian Cuckoo, *Scythrops novae-hollandiae* // Proc. Zool. Soc. Lond. 1898a. P. 44–49.

Beddard F.E. The Structure and Classification of Birds. Longmans. London, 1898b. 548 p.

Berger A.J. The comparative functional morphology of the pelvic appendage in three genera of Cuculidae // Amer. Midl. Nat. 1952. Vol. 47, N 3. P. 513–605.

Berger A.J. On the locomotor anatomy of the blue coua, *Coua caerulea* // Auk. 1953. Vol. 70, N 1. P. 49–83.

Berger A.J. The musculature // Biology and comparative physiology of birds / Ed. Marshall A.J. N.Y., 1960. Vol. 1, Ch. 8. P. 301–334.

Fürbringer M. Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, zugleich zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane. Van Holkema, Amsterdam, 1888. Vol. 1. 834 p.

Gadow H.F. Muscular system // A Dictionary of Birds. Adam and Charles Black / Ed. Newton A. London, 1896. P. 602–620.

Gadow H.F., Selenka E. Vögel. I. Anatomischer Teil // Bronn's Klassen und Ordnungen des Tier-reichs / Ed. Bronn H.G. Leipzig, 1891. Vol. 6. 1008 p.

Garrod A.H. On the disposition of the deep plantar tendons in different birds // Proc. Zool. Soc. Lond. 1875. P. 339–348.

George J.C., Berger A.J. Avian myology. N.Y., 1966. 500 p.

Hudson G.E., Hoff K.M., Vanden Berge J.C., Trivette E.C. A numerical study of the wing and leg muscles of Lari and Alcae // Ibis. 1969. Vol. 111, N 4. P. 459–524.

Mitchell P.C. On the anatomy of limicoline birds; with special reference to the correlation of modifications // Proc. Zool. Soc. Lond. 1905. P. 155–168.

Nomina Anatomica Avium II / Eds. Baumel J.J., King A.S., Lucas A.M., Breazile J.E., Evans H.E. Cambridge, 1993. 637 p.

Raikow R.J. Locomotor system // Form and function in birds / Eds. A.S. King, J. McLelland. N.Y.; London, 1985. Vol. 3. P. 57–146.

Ridgway R. The birds of North and Middle America. Part VIII // Bull. U.S. Natn. Mus. 1919. Vol. 50. 806 p.

Sundevall C.J. Ornithologiskt system // Kgl. Svenka Vetenskapsakad. Stockh. 1835. S. 43–130.

Zinoviev A.V. Stages in the evolution of the foot in jacanas (Jacanidae) // 23 Intern. Ornith. Congr. Abstract Volume. Beijing, China, 2002. P. 158.

Кафедра зоологии биологического ф-та
Тверского гос. ун-та

Поступила в редакцию
02.11.06

ON THE OCCASION OF THE UNUSUAL CONFIGURATIONS OF DEEP PLANTAR TENDONS IN TWO GROUPS OF BIRDS: MORPHO-FUNCTIONAL ANALYSIS AND EVOLUTIONARY IMPLICATIONS

A.V. Zinoviev

Summary

Two long flexors provide a flexion of ungual phalanges and entire digits in the ancestral anisodactyl avian foot: *m. flexor digitorum longus* flexes second, third and fourth digits directed forward, while *m. flexor hallucis longus* does the same with the first one. The connection of the latter muscle with the corresponding digit is usually lost in birds only in case of its reduction or disappearance. The present study deals with two unusual cases, when mentioned connection is absent under the presence of well-developed hallux. Both these cases, reported for Jacanidae and the genus *Centropus*, are linked with the requirement for an expansion of an area of contact between foot and substrate, which is achieved by the elongation of the hallucial claw. Despite the similar requirements, cases of acquiring of mentioned unusual configuration of deep plantar tendons in studied groups turned out to be different. Judged by the distal shift of the insertion of *m. flexor hallucis brevis*, jacanas secondarily elongated their earlier reduced hallux. Coucals, on the other hand, lost the connection of *m. flexor hallucis longus* with hallux due to the conflict of zygodactyl foot and traditional configuration of deep plantar tendons. The connection of *m. flexor hallucis longus* with the hallucial ungual phalanx hindered the effective flexion of ungual phalanges of other digits for grasping the intermingled vegetation. The necessity to prevent the hyperextension of the hallucial claw phalanx during stance phase resulted in the parallel strengthening of *lig. flexorum hallucis* in both groups.

УДК 591.5:591.53:598.283/.29

О СПЕЦИФИКЕ ТРОФИЧЕСКОЙ АДАПТАЦИИ ВЕЕРОХВОСТЫХ МУХОЛОВОК НА ПРИМЕРЕ *RHIPIDURA ALBICOLLIS* (VIEILLOT, 1818) (AVES: PASSERIFORMES: RHIPIDURIDAE)

М.В. Калякин, Л.П. Корзун

Трофические адаптации — один из важнейших компонентов биологической специфики животных. Под трофической адаптацией мы понимаем исторически сложившийся комплекс особенностей морфологии и поведения представителей таксона, обеспечивающий их эффективное питание в конкретной среде, — обнаружение, захват, обработку и проглатывание корма. Особенно важно устойчивое и регулярное получение энергии для воробьинообразных птиц, имеющих наивысший среди современных животных уровень обмена веществ (Гаврилов, 1996).

Мелкие воробьиные птицы обычно тратят на поиски корма значительное время, поэтому первое, что можно получить при полевых наблюдениях за ними, — это сведения о местах и способах сбора корма. Множество приемов кормодобывания, лабильность пищевого поведения и разнообразие кормовых стадий настолько велики, что для полного описания используемых данным видом приемов добычи корма необходимы длительные полевые наблюдения и (или) тщательно продуманные вольерные эксперименты. Можно надеяться, что при полевых наблюдениях мы отмечаем наиболее часто практикуемые птицами варианты питания. Тем не менее далеко не всегда имеется уверенность в том, что мы наблюдаем именно глубоко специфичные аспекты трофической адаптации, а не ее частное сезонное или ситуационное проявление. Весомый вклад в надежность суждений о трофических адаптациях вносит сочетание прямых наблюдений с морфофункциональным анализом биомеханического узла, обеспечивающего питание птиц, — челюстного и подъязычного аппарата (Держинский, 1972, 1982, 1997; Корзун, 1998; Калякин, 2002). Эта в высокой степени интегрированная костно-мышечная система настроена не только на захват, удержание, обработку и проглатывание определенного корма, но и на выполнение соответствующих манипуляций в конкретных физических и структурных условиях той среды, из которой он извлекается. Важно, что в строении этой системы сохраняются следы былых последовательных адаптивных состояний, через которые прошла та или иная группа в своем филогенезе. Логично поэтому при описании трофической адаптации конкретного вида применить комплексный подход, ориентированный на использование как данных полевых наблюдений, так и ре-

зультатов морфологических исследований. При дефиците данных полевых наблюдений роль морфофункционального анализа в расшифровке содержания трофической адаптации вида существенно возрастает.

Данная работа посвящена эколого-морфологической характеристике трофической адаптации относительно компактного семейства певчих птиц — веерохвостых мухоловок (*Rhipiduridae*), основанной на материалах по биологии белошейной веерохвостой мухоловки (*Rhipidura albicollis*), полученных во Вьетнаме и дополненных литературными данными. Мы попытались извлечь максимум информации из результатов полевых наблюдений, выполненных в ходе исследований птиц как одного из важнейших элементов сложных экосистем тропических муссонных лесов в рамках работ совместного Российско-вьетнамского тропического центра. Необходимым этапом этих исследований мы считаем выявление биологической специфики лесных видов птиц, в первую очередь — специфики их трофических адаптаций, во многом определяющей положение и роль отдельных видов в лесных экосистемах и их вовлеченность в процессы передачи вещества и энергии.

Род *Rhipidura* — четко очерченный таксон, ареал которого охватывает Австралию, Южную и Юго-Восточную Азию в границах Индо-Малайской зоогеографической области, а также лежащие между ними островные системы, на которых отмечено максимальное видовое разнообразие веерохвосток (Boles, 2006). В настоящее время группа трактуется в качестве отдельного семейства *Rhipiduridae*, родственного монархам (*Monarchidae*) и дронго (*Dicruridae*) (Dickinson, 2003; Boles, 2006). Это мелкие насекомоядные, внешне сходные между собой птицы массой от 6 до 25 г, населяющие лесные и опушечные местообитания и выделяющиеся в первую очередь необычными размерами и ориентацией хвоста — широкого, закругленного или ступенчатого, у большинства видов практически постоянно развернутого и поднятого вертикально и даже немного наклоненного вперед. Окраска обычно неяркая, черно-буро-белой гаммы, лишь два филиппинских вида имеют в оперении синие тона, а один, самый мелкий азиатский представитель — желтые. Крылья относительно короткие и закругленные (наши данные); ноги относительно длинные,

длина плюсны немногим больше, чем у настоящих мухоловок (*Muscicapidae*); пальцы короткие и тонкие, «слабые»; клюв невысокий, расширенный в основании, с маленьким крючком на конце, окружен двумя рядами длинных жестких щетинок. Посадка у большинства видов скорее горизонтальная, чем вертикальная; специально отмечается высокая подвижность птиц, перелетающих и перескакивающих по кронам (обычно невысоко над землей) или вертящихся на одном месте из стороны в сторону с расправленным и задраным вверх хвостом (Boles, 2006).

Белошейная веерохвостая мухоловка и внешне, и по манере держаться — типичный представитель семейства. Вид населяет леса разных типов, а также опушечные местообитания в основном на высотах от 600 до 3000 м над ур. моря в Юго-Восточной Азии — от Северной Индии до Южного Китая, Суматры и Борнео (Robson, 2000; Boles, 2006; и др.). Во Вьетнаме встречается в горах, на высотах более 1000–1200 м, и очень редко регистрируется в равнинных лесах, очевидно появляясь здесь в ходе вертикальных сезонных миграций. Работы, в которых специально обсуждались бы детали биотопической приуроченности и другие особенности биологии данного вида веерохвостых мухоловок, нам неизвестны.

Данные о кормовом поведении и других особенностях биологии белошейной веерохвостой мухоловки получены в ходе экспедиционных работ, проводимых в СРВ Российско-Вьетнамским тропическим центром с 1989 по 2006 г. Этот вид мы регистрировали в январе 1997 г. на высотах 1400–1500 м над ур. моря в окрестностях вершины Фансипан¹ (22°20' с.ш., 103°50' в.д., провинция Лао Кай); в июле–сентябре 1997 г. на высотах 1200–1400 м в национальном парке Ву Куанг (18°20' с.ш., 105°20' в.д., провинция Ха Тинь); в апреле 2002 г. на высотах 1400–2287 м на склонах и у вершины горы Би Дуп (12°08' с.ш., 108°40' в.д., провинция Лам Донг); в апреле 2003 г. на высотах 1200–1574 м над ур. моря у вершины горы Хон Ба (12°06' с.ш., 108°56' в.д., провинция Кхань Хоа); а также в апреле 2004 г. на высотах 1700–2000 м на склонах горы Нгок Линь (18°20' с.ш., 105°20' в.д., провинция Кон Тум). Единичные встречи зафиксированы в двух равнинных районах — две птицы обнаружены 31 октября 1990 г. в лесхозе Ма Да на юге страны (11°18' с.ш., 107°04' в.д., провинция Донг Най) и одна — 18 января 1997 г. у пос. Мьонг Ча на северо-западе Вьетнама (21°50' с.ш., 102°50' в.д., провинция Лай Тяу). В ходе ежедневных экскурсий, обычно с 5 ч 30 мин (предрассветное время) до вечерних сумерек (около 17 ч), при встрече птиц регистрировали биотоп и растительный подъярус (высота над землей (в метрах)), характер деятельности птиц, их число, кратко описывали манеру перемещений и способы кормодобывания. Результаты орнитологического об-

следования этих территорий частично опубликованы (Калякин, Корзун, 2001; Калякин, 2006). Морфология ротового аппарата одного экземпляра веерохвостки изучена методом послойной препаровки и зарисовки составляющих его скелетных и мускульных элементов. В итоге мы располагали данными о 54 встречах птиц в полевых условиях, о трех жилых гнездах, о составе желудков четырех отловленных сетями птиц и о внешней морфологии 5 экземпляров, доставленных в коллекцию Зоологического музея МГУ.

Большинство наблюдений сделаны в период размножения вида: в окрестностях вершин Би Дуп и Хон Ба в апреле 2002 и 2003 гг. найдены 3 жилых гнезда; состояние гонад отловленных в марте и апреле паутинными сетями птиц ($n=5$) также указывает на их участие в размножении. В этот период веерохвостки встречались в парах или поодиночке, более крупных объединений не отмечено. Наблюдения в национальном парке Ву Куанг в августе относятся, очевидно, к периоду, когда гнездование уже завершилось.

Гнездовые биотопы и растительные подъярусы, населяемые этими птицами в сложноструктурированных лесах с высотой древостоя 40–50 м, заслуживают специального обсуждения. Определение ключевых элементов биотопов или важнейших структурных и физических параметров среды, с которыми органично связаны используемые птицами данного вида приемы кормодобывания, в тропическом лесу представляет собой нетривиальную задачу. Сложная пространственная структура, мозаичность, разнообразие древесных и прочих пород создают повышенные трудности при попытках выявить параметры, названные С.М. Смиренским (1986) «ведущими экологическими требованиями» вида к его биотопу. А выявить именно эти, ключевые, особенности биотопов представляется крайне важным в связи с тем, что реализация ключевых трофических адаптаций птиц происходит в конкретных условиях среды, т.е. в таких стациях и при наличии такой кормовой базы, которым соответствуют способности данного вида к добыче корма.

В литературе биотопическая приуроченность белошейной веерохвостки охарактеризована как связь с широколиственными вечнозелеными лесами, а также с разнообразными вариантами вторичной древесной растительности — садами, парками, посадками технических культур и даже с зарослями бамбука среди сельхозугодий (Robson, 2000; Boles, 2006). Обращает на себя внимание широта спектра используемых видом местообитаний; к сожалению, нет отдельных указаний на гнездовые биотопы и на биотопы, занимаемые представителями вида во внегнездовое время. В целом то же относится и к другим пред-

¹ Все географические названия в этой статье приводятся в авторской редакции.

ставителям семейства, спектр занимаемых ими местообитаний охватывает разнообразные лесные формации и их производные; лишь некоторые виды «выходят» в открытые лишенные древостоя местообитания (Boles, 2006).

Мы отмечали белошейную веерохвостку в качестве обычного вида в горных вечнозеленых лесах на высотах 1200–2600 м над ур. моря; гнезда обнаружены на высотах 1450 и 2500 м. Две встречи имели место на небольших высотах (200–300 м), одна из них, очевидно, относилась к мигрирующим особям (единственная регистрация в ходе длительных наблюдений в лесхозе Ма Да). Специфику лесной растительности горных муссонных вечнозеленых лесов мы охарактеризуем на примере лесов в окрестностях вершины Би Дуп как типичных для населяемого видом горного пояса.

Склоны хребтов относительно крутые, выровненных участков мало, и они невелики по площади, в узких долинах протекают небольшие сезонные или постоянные ручьи. Лес на склонах сомкнутый, высокоствольный, полидоминантный, с участием небольшого числа хвойных пород, влажный — на стволах и ветвях хорошо развит моховой покров. Высота самого высокого сомкнутого подъяруса примерно 30 м, в нем доминируют мелколиственные породы. На кромках хребтов древостои ниже, 15–20 м, в основном сохраняются три растительных подъяруса, нижний из которых, как и на склонах, обычно разрежен и сложен невысокими деревьями и древесным подростом высотой 3–4 м. На некоторых участках кромок хребтов и на вершине Би Дуп, а также на небольшой по площади вершине с местным названием Би Дуп I (2000 м над ур. моря) высота деревьев 10–12 м, древостой представлен одноярусным криволесьем, местами с хорошо развитой приземной растительностью в виде тонкостебельного густого бамбука cf. *Arundinaria* (*Bambusoideae*). Имеются небольшие по площади выходы скал, лесной полог в таких местах разорван. На нижнем пределе обследованных в этом районе высот располагалась небольшая выровненная площадка размером 3–4 га, лес на которой был вырублен или выжжен, а его сменили кустарники, высокотравье и участки невысоких сосен *Pinus kesiya* (Кузнецов и др., 2006). В целом обследованный район представляет собой в основном сомкнутый высокоствольный лесной массив с небольшим числом участков, на которых в лесном пологе имеются разрывы и развивается приземная растительность. В том же районе на высотах 1200–1500 м в сохранившихся участках леса увеличивается доля широколиственных пород, в связи с некоторым понижением общей влажности воздуха уменьшается обилие мхов и эпифитов на стволах и в кронах деревьев, а из-за повышенного антропогенного воздействия древостои во многих местах нарушены или имеют вторичный характер: они ниже, более разре-

женные, образуют сложную мозаику полей и перелесков, в них велико участие сосны.

Лесные формации других горных территорий, в которых мы отмечали веерохвосток, могут быть охарактеризованы примерно также. К ним вполне применимы классические описания горных муссонных лесов, характерными особенностями которых могут считаться полидоминантность древостоя, сомкнутость крон, слабое развитие приземной растительности (кроме осветленных участков), а также меньшая по сравнению с расположенными по соседству равнинными территориями сезонность климата. Чередование сухого (декабрь–апрель) и дождливого (с мая или июня по октябрь–ноябрь) сезонов на заселяемых видом высотах сглаженно: в разгар дождевого сезона возможны перерывы в выпадении осадков разной длительности, а в ходе «сухого» сезона на горных склонах периодически оседают небольшие облака, проливающиеся в виде дождей разной продолжительности.

Ключевым эпизодом для выявления биотопических предпочтений вида стали наблюдения в самом верхнем высотном поясе влажных горных лесов близ вершины Би Дуп, на высотах 1700–2280 м над ур. моря. Численность белошейной веерохвостки здесь низка (менее 5 пар/км²), отдельные пары распределены спорадично, что облегчало выявление параметров местообитаний, общих для участков, в которых были отмечены птицы данного вида. Всего за 16 дней наблюдений в указанном высотном поясе состоялось 15 регистраций вида, в том числе пары у гнезда, обнаруженного 15 апреля 2002 г. А.Н. и С.П. Кузнецовыми.

Анализ пространственного, в том числе ярусного, распределения птиц, характера субстрата, используемого при перемещениях, позволил заключить, что данный вид в этом высотном поясе приурочен к участкам, на которых в достаточном количестве представлена густая мелкостебельная растительность: мелкий бамбучник на вершине Би Дуп I; густая поросль на двух лесных вырубках, в том числе на берегу небольшой реки; место выхода скал с небольшим обрывом и участком густого подроста и лиан в приземном растительном ярусе; опушка массива лиственного леса у края обширной поляны с разреженным сосняком и кустарниками по краям. Перемещения птиц в целом локализованы в нижних растительных подъярусах ($n = 15$): на высоте до 2 м от земли птицы зарегистрированы 7 раз, от 2 до 5 м — 3, от 5 до 10 — 3, от 10 до 15 м — 2 раза.

Ниже в том же районе (1200–1550 м над ур. моря) веерохвосток чаще отмечали в более высоких растительных подъярусах ($n = 7$): в 2–5 м от земли — 2 встречи, в 6–10 м — 4, и однажды птицу отметили в составе смешанной стайки более чем в 30 м над землей. В последнем случае она типичным для вида способом перемещалась по наиболее густой части

кроны. Помимо связи вида с местами, в которых из-за нарушения сомкнутого полога образовались участки с повышенной концентрацией приземной растительности, в данном высотном поясе он несколько раз отмечен и под пологом леса. Наметившаяся тенденция — подниматься в более высокие растительные подъярусы с потерей абсолютной высоты — обнаруживается при оценке всех встреч вида в 7 лесных районах Вьетнама. На высотах 1200–1600 м над ур. моря 5 из 41 встречи приурочены к подъярусу высотой до 2 м, 8 — к подъярусам высотой 2–5 м, 15 — от 5 до 10 м, 10 встреч — от 10 до 20 м и 3 — более 20 м от земли. На высотах более 1700 м 7 встреч из 16 приходится на растительный подъярус высотой до 2 м, 3 — от 2 до 5 м, 3 — от 5 до 10 м, 2 — от 10 до 20 м и 1 — более 20 м от земли. Иными словами, чем выше местность, тем в большей степени вид приурочен к приземной растительности: на высотах более 1700 м не выше чем в 5 м над землей держались 62,5% встреченных птиц, а на высотах 1200–1600 м — лишь 31,7%.

Гнезда также обычно располагаются невысоко над землей на тонких опорах (Robson, 2000). Найденные нами гнезда были укреплены на горизонтальных веточках деревьев у места их развилки (крона живого дерева в 2,5 м от земли и крона срубленного дерева в 1,1 м от земли) или на вертикальных стеблях бамбука (в 1,2 м от земли). Диаметр опор во всех случаях не превышал 8–9 мм, они были плотно оплетены гнездовым материалом и входили в состав стенок гнезда — аккуратной чашечки, не имеющей опоры снизу. Полученные выводы о биотопической приуроченности вида подтверждаются при учете данных для других лесных районов Вьетнама. На участках сомкнутого высокоствольного леса он отмечается у небольших водотоков с густой растительностью по берегам (древесный подрост и деревца высотой 3–4 м), а также на опушках, полянах или в «окнах» в местах с нарушенным лесным пологом.

Прямые наблюдения свидетельствуют о том, что птицы ловят в основном мелкую добычу, которую обычно не видно или почти не видно в клюве, взлетая, падая или фактически прыгая (короткий бросок) за ней с присады. Кроме того, они иногда склеивают с поверхности растительного субстрата мелкий малоподвижный корм. Отмечен один прямой горизонтальный полет на расстояние примерно 5 м над самой землей и 2 случая посадки (не дольше чем на 1 с) на боковую поверхность толстой ветви и на вертикальную поверхность ствола дерева. В желудках четырех птиц, отловленных паутинными сетями, содержались хитиновые остатки мелких муравьев (в 2 желудках), мелкие хитиновые части (в 3 желудках) и остатки крупного двукрылого с длиной крыла 1,5 см. Однако мягкие членистоногие и их части перевариваются быстрее, чем толстые хитиновые детали; к тому же птица, находясь в сетке, имеет запас времени для переваривания корма. Поэтому остатки корма в же-

лудке не дают полной информации о составе корма. В целом подтверждается мнение о веерохвостках как о сугубо насекомоядных птицах (Boles, 2006).

Главные способы поиска и визуализации добычи сводятся к комбинации двух вариантов. Птицы почти безостановочно перемещаются по тонким ветвям и стеблям прыжками и время от времени с помощью взмахов крыльев либо, вспорхнув на веточку, некоторое время (редко дольше 5 с) сидят на месте, вертясь всем корпусом в горизонтальной плоскости и сопровождая эти осмотры резкими взмахами полураскрытых крыльев и подергиваниями вправо-влево развернутого веером длинного широкого ступенчатого хвоста, поднятого вертикально. В отличие от большинства мухоловок — настоящих (*Muscicapidae*) или райских (*Monarchidae*) — у веерохвостки нет столь типичного для мухоловок варианта подкарауливания или ожидания добычи при длительном неподвижном пребывании на присаде. Перелеты обычно короткие и прямые, в кронах это перепархивания, которые трудно отделить от прыжков; ни разу не пришлось видеть птицу, перелетающую более чем на 4–5 м, — видимо, это случается достаточно редко. Взлеты за добычей также обычно короткие, не более 1 м, в основном горизонтальные или направленные вниз, реже наклонно вверх. Вертикальных взлетов или полетов по сложной траектории мы не отмечали. Схватывание добычи — чаще мелкой или очень мелкой — происходит или в положении «сидя» с поверхности листьев, стеблей и ветвей, а также из воздуха, или в коротком полете на небольшом расстоянии от субстрата (сантиметры, реже десятки сантиметров, в единичных случаях метры). Отметим, что ноги у этих птиц несколько длиннее, чем у настоящих мухоловок (*Muscicapidae*), — тех же размеров (длина цевки у 5 экземпляров от 18,6 до 19,9 мм, средняя 19,18 мм), что соответствуют представлениям о повышенной роли задних конечностей в обеспечении перемещений по сравнению с таковой у настоящих мухоловок. Крыло у веерохвосток имеет значительно более закругленную форму, характерную для птиц, практикующих маломаневренные короткие перепархивания, — первое первостепенное заметно выдается назад за границы больших верхних кроющих первостепенных маховых, вершину крыла образуют 5-е или 5-е и 6-е (счет — от дистального края крыла) первостепенные маховые, формула крыла имеет вид $5 = 6 > 4 > 7 > 3 > 8$, $5 = 6 > 4 > 7 > 3 = 8$ или $5 > 4 > 6 > 7 > 3 > 8$. Это значит, что веерохвостки не ориентированы на длительное преследование добычи в воздухе, сопровождаемое сложными пируэтами, а используют короткие прямые резкие («внезапные») взлеты.

Специфика локомоции и способов кормодобычания веерохвосток оказывается еще более очевидной при сравнении с кормовыми методами других мелких воробьиных, в том числе тех, которые обычно объединяются с ними в смешанные стайки. Об-

суждаемый вид — характерный участник многовидовых стаяк насекомоядных птиц, в том числе иногда и в период размножения: 11 из 13 встреч в негнездовой период и 8 из 41 — в гнездовое время. В стайках отмечали не более двух веерохвосток, очевидно, в период гнездования пары или один из партнеров (оба члена пары держатся у гнезд и кормят птенцов) временно присоединяется к таким межвидовым объединениям, оказавшимся на их территории. Мухоловки за единицу времени успевают обследовать значительно больший объем пространства крон, чем перемещающиеся вместе с ними мелкие тимелии (*Alcippe peracensis*, *Stachyris nigricollis*) и другие птицы их размеров, явно ориентируясь на выпугивание или «вытряхивание», «вытрясание» из листвы потенциальных жертв — мелких членистоногих. Очевидно, они могут ловить и тех насекомых, которых вспугивают другие члены стаи. Тем самым и в этом отношении они оказываются типичными представителями семейства, многие виды которого известны присоединением к смешанным стайкам или ловлей насекомых, которых выпугивают другие птицы, млекопитающие или человек (Boles, 2006).

Итак, стратегия кормодобывания у данного вида сводится к активной охоте за мелкими, в основном летающими членистоногими. Сбор корма происходит в густых и тонкостебельных элементах крон преимущественно в приземных растительных ярусах; в средней части древостоя и высоко в кронах веерохвостки появляются редко или очень редко, видимо в тех случаях, когда их «увлекают» туда при перемещении смешанные стайки мелких насекомоядных птиц. Приуроченность к самым нижним растительным подъярусам особенно отчетлива в период размножения и на наибольших абсолютных высотах, т.е. когда птицы находятся в состоянии наибольшей зависимости от быстрого и эффективного получения корма. При перемещении по субстрату и его осмотре происходит визуализация кормовых объектов и взятие малоподвижных и неподвижных объектов, при взлетах или бросках схватываются летающие насекомые или взлетающие с субстрата, по которому движется птица. Прыгая по субстрату и встряхивая его, а также производя специальные движения: резкие, «ненаправленные» виляния корпусом, помахивание из стороны в сторону «веером» из широких и длинных рулевых перьев, иногда дополненное подергиванием сложенных или чуть раскрытых крыльев, птица вспугивает потенциальных жертв. Поскольку отличительной чертой этих мухоловок служит не столько подкарауливание, сколько перемещение по субстрату, одно из ведущих экологических требований вида можно определить как наличие на территории достаточного объема растительности, тонкостебельные элементы которой имеют определенную степень густоты. Такие «сгущения» формируются в местах, где древесный полог имеет разрывы, а также на опушках; в приземных растительных ярусах сгущения обра-

зуются значительно чаще, чем высоко в кронах. В таких же загущенных участках тонкостебельной растительности размещаются изящные глубокие гнезда, плотно приплетенные к тонким опорам и замаскированные в той степени, которая обусловлена степенью густоты растительности.

Выводы в целом согласуются с литературными сведениями об особенностях кормодобывания других представителей рода *Rhipidura* (Boles, 2006). Большинство из них использует в общем ту же стратегию активного поиска и выпугивания добычи, состоящей в основном из мелких членистоногих. Отсутствие указаний на четкую биотопическую приуроченность и для белешейной веерохвостки, и для многих других представителей группы, а также специальное подчеркивание широкого использования веерохвостками самых разнообразных лесных и опушечных биотопов представляются вполне объяснимыми. И в сложноорганизованных первичных древостоях, и в различных местообитаниях с вторичной растительностью эти птицы позитивно реагируют не на общий состав или структуру древостоя, а на наличие участков загущенных тонкостебельных растений в приземных растительных подъярусах.

Изучение строения ротового аппарата интересующего нас вида показало, что для него характерны черты, свойственные специализированным к воздушной охоте мухоловам (Корзун, Держинский, 2001; Korzoun et al., 2002). Это явное, хорошо заметное уменьшение объема челюстной мускулатуры и площади, занятой дорсальными аддукторами нижней челюсти на боковой поверхности черепа в результате пространственной конкуренции с крупным глазным яблоком; мощное развитие заглазничной связки, обеспечивающей механизм сцепленного кинетизма челюстей (Vock, 1964; Держинский, 1972), т.е. возможность быстрого захлопывания резко и широко открывшегося клюва; очень хорошо выраженное расширение основания надклювья; обилие густых длинных щетинковидных перьев как сверху, так и снизу от углов рта, формирующих густую «занавеску» или даже «воронку», действительно увеличивающую устье зева при ловле летающих насекомых. Картина соответствует таковой не только у африканских сережчатых мухоловок (*Platysteridae*), но и у монархов (*Monarchidae*) (Korzoun et al., 2002), специализирующихся на ловле добычи в кронах деревьев и под пологом в условиях контрастного, мозаичного (пятна света и тени), порой слабого освещения с использованием коротких стремительных взлетов, которые птицы совершают в условиях сложноструктурированного, «загроможденного» пространства. Именно эти физические обстоятельства предопределили у обсуждаемых мухоловок особую остроту зрения, обеспечиваемую относительно крупными глазами, и быстроту открывания и захлопывания клюва, обусловленную мощным развитием заглазничной связки.

Данные о специфике строения и функционирования ротового аппарата веерохвостки дополняют и конкретизируют сведения, полученные при полевых наблюдениях. Ключевой адаптацией вида является специфичная для него способность эффективно охотиться на мелких летающих насекомых, которых птицы активно ищут и выпугивают, «вытрясают» из субстрата, за счет короткой, быстрой и прямолинейной погони за ними в воздухе или по тонким ветвям. Ослабленная и небольшая по объему челюстная мускулатура, общая грацильность черепа свидетельствуют об отсутствии способностей к сколько-нибудь форсированным усилиям, прилагаемым челюстями к зажатою в них корму. Относительно крупные глаза, вступающие в пространственную конкуренцию с дорсальными аддукторами, для которых остается меньше, чем обычно, места для размещения, вероятно, свидетельствуют о том, что птицы этого вида адаптированы к решению проблем визуализации корма — как малоподвижного, так и срывающегося и улетающего (падающего) — в обычно затененном околоземном пространстве под пологом густого подроста или (иногда) в тени от сомкнутого верхнего древесного яруса. Приуроченность к опушечным и другим достаточно открытым древесным местообитаниям, в которых хорошо развита околоземная растительность, характерна и для двух других веерохвосток фауны Вьетнама, которых нам доводилось отмечать в мангровых лесах на юге страны (*Rh. javanica*) и в горном криволесье с обильным приземным растительным подъярусом на севере страны, в окрестностях вершины Фансипан (*Rh. hypoxantha*). Этих птиц не удастся отнести к числу настоящих лесных видов, что, возможно, справедливо и для белошейной веерохвостки, чье распространение приурочено в первую очередь не к участкам сомкнутого леса, а к разного рода прогалинам, осветленным участкам, перелескам и опушкам.

Охарактеризованный нами вариант трофических адаптаций можно определить как мухоловство в густом, сложноорганизованном субстрате, при котором в том числе оригинальным образом используются активные движения необычно широкого и длинного хвоста. Взмахи развернутого хвоста и сложенных крыльев, а также прыжки и движения корпуса сидящей на одном месте птицы провоцируют перемещение членистоногих, которые при этом обнаруживают себя и становятся относительно легкой добычей готового к взлету охотника. Длинный и широкий хвост должен, вероятно, увеличивать и такой показатель, как маневренность (управляемость воздушных перемещений), важный как при внезапных резких взлетах вслед за ускользающей добычей, так и при перемещении за счет работы задних конечностей среди густой, сложноорганизованной растительности. Места концентрации участков густой приземной растительности представляют собой ключевой элемент биотопов, в которых гнездится и кормится веерохвостая мухоловка (*Rhipidura albicollis*) в высотном градиенте в основном от 1200 до 2000 м над ур. моря и более.

Сделанные заключения не противоречат данным об особенностях локомоции, кормового поведения и биотопической приуроченности, известным для других веерохвосток. Проведение аналогичного анализа позволит уточнить степень универсальности сделанных выводов для всего семейства.

Авторы крайне признательны Вьетнамской и Российской дирекции Тропического центра и лично В.С. Румаку и Чинь Куок Кханю за обеспечение работ во Вьетнаме, А.Н. Кузнецову и Фам Лыонгу за непосредственную организацию наших полевых исследований в составе экспедиционных отрядов и всем коллегам по экспедициям за прекрасную рабочую атмосферу. Мы также благодарны Ф.Я. Держинскому за ознакомление с рукописью работы и ценные замечания.

Исследования проведены при финансовой поддержке РФФИ (грант № 06-04-49715-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гаврилов В.М. Общие принципы энергетики гомойотермных животных (на примере эколого-аллометрического анализа в классе птиц): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1996. 49 с.

Держинский Ф.Я. Биомеханический анализ челюстного аппарата птиц. М., 1972. 155 с.

Держинский Ф.Я. Некоторые пути функционального анализа в морфобиологической филогенетике // Проблемы развития морфологии животных. М., 1982. С. 121–128.

Держинский Ф.Я. Морфология челюстного аппарата и трофические адаптации птиц (о морфологических подходах к изучению экологии птиц) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1997. Т. 102, вып. 5. С. 5–12.

Калякин М.В. Трофические адаптации и экология бьюль-бюлей (Rusponotidae, Aves) фауны Вьетнама // Исследования по фауне / Сб. трудов Зоологического музея МГУ. Т. 44. М., 2002. 256 с.

Калякин М.В. Материалы к характеристике лесных орнитокомплексов горных массивов Би Дуп и Хон Ба, Далатское плато, юг Вьетнама // Материалы зоолого-ботанических исследований в горных массивах Би Дуп и Хон Ба, Далатское плато, Южный Вьетнам. Москва; Ханой, 2006. С. 195–249.

Калякин М.В., Корзун Л.П. К характеристике фауны и биологии птиц национального парка Ву Куанг, провинция Ха Тинь, Вьетнам // Материалы зоолого-ботанических исследований в национальном парке Ву Куанг (провинция Ха Тинь, Вьетнам). Москва; Ханой, 2001. С. 216–331.

Корзун Л.П. Эволюция ключевых трофических адаптаций лесных древесных птиц: Дис. ... докт. биол. наук. М., 1998. 445 с.

Корзун Л.П., Держинский Ф.Я. Что делает зоолог-морфолог в тропическом лесу? // Природа. 2001. № 1. С. 57–66.

Кузнецов А.Н., Кузнецова С.П., Фан Лонг. Растительность горных массивов Би Дуп и Хон Ба — южной оконечности меридионального гималайского хребта Чыонг Шон // Материалы зоолого-ботанических исследований в горных массивах Би Дуп и Хон Ба, Далатское плато, Южный Вьетнам. Москва; Ханой, 2006. С. 9–115.

Смирнский С.М. Эколого-географический анализ авифауны Среднего Приамурья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1986. 23 с.

Bock W.J. Kinetics of the avian skull // J. of morphology. 1964. Vol. 114. N 1. P. 1–41.

Boles W.E. Family Rhipiduridae (Fantails) // Handbook of the birds of the World. Vol. 11. Old World Flycatchers to Old World Warblers. Barselona, 2006. P. 200–243.

Dickinson E.C. The Howard and Moor complete checklist of the birds of the world. 3th edition. London, 2003. 1039 p.

Korzoun L.P., Erard Ch., Gasc J.-P. Analyse morpho-fonctionnelle et adaptations trophiques: le cas de l'appareil du bec des gobe-mouches de l'Ancien Monde // C.R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie/Life Sciences. 2002. Vol. 323. P. 867–876.

Robson C.R. A field guide to the birds of South-East Asia. Thailand, Peninsular Malaysia, Singapore, Myanmar, Laos, Vietnam, Cambodia. UK, 2000. 504 p.

Зоологический музей МГУ
e-mail: kalyakin@zmmu.msu.ru, kalyakin@rambler.ru

Поступила в редакцию
04.07.07

Кафедра зоологии позвоночных
биологического факультета МГУ
e-mail: korzoun@soil.msu.ru

TO THE UNDERSTANDING OF A SPECIFIC TROPICAL ADAPTATION OF FANTAILS ON AN EXAMPLE OF WHITE-THROATED FANTAIL *RHIPIDURA ALBICOLLIS* (VIELLOT, 1818) (AVES: PASSERIFORMES: RHIPIDURIDAE)

M.V. Kalyakin, L.P. Korzoun

Summary

The tropical adaptation of White-throated Fantail (*Rhipidura albicollis*) described on the base of results of field observations in different forest localities of Vietnam as well as results of morphological and functional analysis of its jaw apparatus is presented. The species inhabits different kinds of forest, forest edge and secondary wooded areas where it is distributed in pools of dense vegetation located mainly in low vegetation layers. Such dense pools are connected with forest edges, forest roads, clearings and other patches where the forest canopy has gaps. This Fantail food-collecting technique consists of active moving through dense small-size stems for searching and mobbing small insects. Specific wide and usually up-oriented tail («fan-tail») and closed wings are usually used for active «mobbing» during moving or short (up to 4–5 seconds) sitting on a small branch. Fantails quickly attack small flying insects from the branches by a short direct fly (sallying) for a short distance (usually not more than one or two meters). The construction of its jaw apparatus and skull shows a high degree of morphological adaptation to fly-catching in dense and shadowy conditions which are common for forest understorey. These features are similar to morphological features of Monarchidae jaw apparatus. All data from recent publications concerning other species of the family are well related to the idea that such adaptation is a basal one for the family Rhipiduridae.

УДК582.772.2

ЗНАЧЕНИЕ ПРИЗНАКОВ ГЕНЕРАТИВНЫХ ПОБЕГОВ В СИСТЕМАТИКЕ РОДА *ACER* L.

М.В. Костина

Внутриродовая систематика целого ряда таксонов древесных растений, произрастающих в умеренной зоне, основывается на признаках, связанных со строением и ритмом развития генеративных побегов. К таким систематическим группам относятся, например, роды *Spiraea* L., *Ulmus* L., *Prunus* s.l., *Fraxinus* L., *Syringa* L. Однако поскольку понятия «генеративный побег» и близкое к нему «вегетативно-генеративный побег» разработаны недостаточно глубоко, то многие важные в систематическом отношении признаки генеративных побегов не принимаются во внимание и вследствие этого морфологические перестройки побеговых систем древесных растений, связанные с изменением строения и ритма развития генеративных побегов или их составляющих, также ускользают из поля зрения исследователей.

При делении рода *Acer* на секции учитывается строение соцветий, листьев и плодов, а также число пар почечных чешуй, боковое или верхушечное положение генеративных почек и принадлежность к той или иной жизненной форме (Пояркова, 1949; Замятин, 1958; Rheder, 1949; Krüssmann, 1976). Представляется интересным показать, что в систематике кленов имеют значение признаки, связанные со строением генеративного побега в целом, включая характеристику всех его составляющих — соцветия и вегетативной зоны. Следует также учитывать и особенности отмирания генеративных побегов после цветения и плодоношения, и их положение в многолетней осевой системе растения. Автор не ставит целью пересмотр системы рода *Acer*; задача заключается в описании и в сравнении строения генеративных побегов у представителей всех секций этого рода, в дополнении диагноза секций и серий признаками генеративных побегов и выявлении основных закономерностей их морфологической перестройки.

Строение генеративных побегов было рассмотрено у представителей всех секций и серий рода *Acer*. В номенклатуре внутриродовых подразделений автор данной статьи следует G. Krüssmann (1976).

Исследование проводилось на материале коллекций ГБС РАН. Двадцать видов кленов, относящихся к 10 из 14 секций (*Acer*, *Platanoides* Pax, *Palmata* Pax, *Macrantha* Pax, *Parviflora* Koidzumi, *Trifoliatae* Pax, *Rubra* Pax, *Ginnala* Nakai, *Negundo* (Boeher) Maxim.,

Glabra Pax), регулярно цветут и плодоносят в ГБС РАН (Плотникова и др., 2005). Кроме того, были изучены материалы гербариев LE и MW.

Генеративные побеги кленов

При анализе побеговых систем древесных растений умеренной зоны в качестве основных структурно-ритмологических единиц нередко используют побег, возникший за один цикл роста, либо побег, образующийся за один вегетационный период. В первом случае к термину «побег» прибавляют эпитет «элементарный» (Грудзинская, 1960), во втором — «годовой» (Серебряков, 1952). У древесных растений умеренной зоны, в том числе и у кленов, в течение вегетационного периода обычно наблюдается один цикл роста побегов. В этом случае границы элементарного и годового побегов совпадают. Кроме того, элементарные побеги кленов обычно не ветвятся.

После вступления в генеративный период у растений за один цикл роста начинают формироваться побеги, которые помимо листьев и почек возобновления включают в себя еще систему цветonoсных осей. Такие побеги предлагается называть генеративными (Костина, 2005, 2006, 2007). Генеративные побеги могут быть как облиственными, так и безлистными, с верхушечным или интеркалярным цветорасположением. Поскольку в основании генеративных побегов, так же как и вегетативных, обычно находится зона укороченных междоузлий и почечных чешуй, они хорошо вычлняются в побеговом теле растения. Эти побеги наряду с вегетативными следует считать основными структурно-ритмологическими единицами древесных растений умеренной зоны.

Понятие «генеративный побег», как и общее понятие «побег», в ботанической литературе многозначно, о чем свидетельствуют соответствующие статьи в книге «Биоморфология растений. Иллюстрированный словарь» (Жмылев и др., 2002). Вводимое автором определение не претендует на универсальность, но весьма полно охватывает практически все разнообразие вариантов цветonoсных побегов древесных растений умеренной зоны, у которых эндогенная ритмика процессов роста и развития строго подчинена годовому климатическому ритму.

Генеративные побеги кленов имеют две составляющие — систему цветоносных осей, занимающую верхушечное положение и обычно полностью отмирающую после цветения и плодоношения, и расположенную под ней вегетативную зону, как правило, многолетнюю.

Система цветоносных осей у кленов соответствует традиционному понятию «соцветие», которое обычно определяют как «часть побеговой системы растения, служащую для образования цветков и в этой связи разнообразно видоизмененную» (Васильев и др., 1988; Кузнецова, 1991; Кузнецова и др., 1992). Ряд исследователей дополняют это определение ритмологическим критерием, указывая на то, что соцветие образуется в результате силлептического ветвления¹ (Нухимовский, 1997; Кузнецова, 1991; Жмылев и др., 2002). Соцветия видов рода *Acer* представляют собой метелку, закрытый тирс, кисть или зонтик.

По наблюдениям автора, в вегетативной зоне у большинства видов кленов помимо почечных чешуй и катафиллов развиваются листья срединной формации — от одной до трех пар, в пазухах которых формируются вегетативные или генеративные почки. В первом случае из этих почек на следующий год развиваются вегетативные побеги, завершающиеся генеративными почками. Во втором случае дочерние генеративные побеги развиваются непосредственно на материнском генеративном.

У некоторых видов кленов под соцветием в пазухах листьев (обычно верхней пары) могут формироваться силлептические вегетативные побеги, развитие которых обусловлено переходом апикальной меристемы к формированию соцветия. В основании силлептических побегов, в отличие от элементарных и годичных, не формируется почечное кольцо, а предлистья² представляют собой листья срединной формации. У одних видов силлептические побеги несут от одной до трех пар листьев срединной формации и завершаются верхушечной почкой, из которой на следующий год образуется генеративный, реже вегетативный побег. У других видов на силлептических побегах может образоваться до 10 пар листьев и более и верхушечная почка не формируется.

Для ряда кленов характерны однолетние генеративные побеги, полностью отмирающие после цветения и плодоношения. У генеративных побегов этого типа почки возобновления не образуются.

Таким образом, суммируя все сказанное выше, следует отметить, что генеративные побеги представляют собой систему побегов, формирующуюся за один

цикл роста в результате силлептического ветвления и обязательно включающую в себя систему цветоносных осей, а в некоторых случаях еще и силлептические вегетативные побеги.

Следует отметить еще один важный аспект изучения генеративных побегов. После вступления в период цветения и плодоношения они принимают участие в формировании многолетних систем побегов, отличных от тех, которые развивались у растения до вступления в период цветения и плодоношения. Специфика этих систем обусловлена особенностями строения и отмирания генеративных побегов по сравнению с вегетативными. Кроме того, клены различаются длительностью развития и существования таких систем и их ролью в построении кроны. Данные системы во многом определяют внешний облик древесного растения после вступления в генеративный период.

Формирующиеся у некоторых представителей рода *Acer* однолетние генеративные побеги не принимают непосредственного участия в формировании многолетней побеговой системы растения. Однако виды с таким типом генеративных побегов могут различаться по характеру размещения этих побегов в кроне, что также отражается на внешнем облике древесного растения. У одних представителей этой группы, например у *Acer rubrum* L., наблюдается четко выраженная дифференциация вегетативных побегов на удлинённые и укороченные, при этом большинство генеративных почек образуется на укороченных побегах. У других видов, например у женских экземпляров *Acer negundo* L., такой явной дифференциации не наблюдается, а генеративные почки в основном закладываются на удлинённых побегах в их основании и средней части.

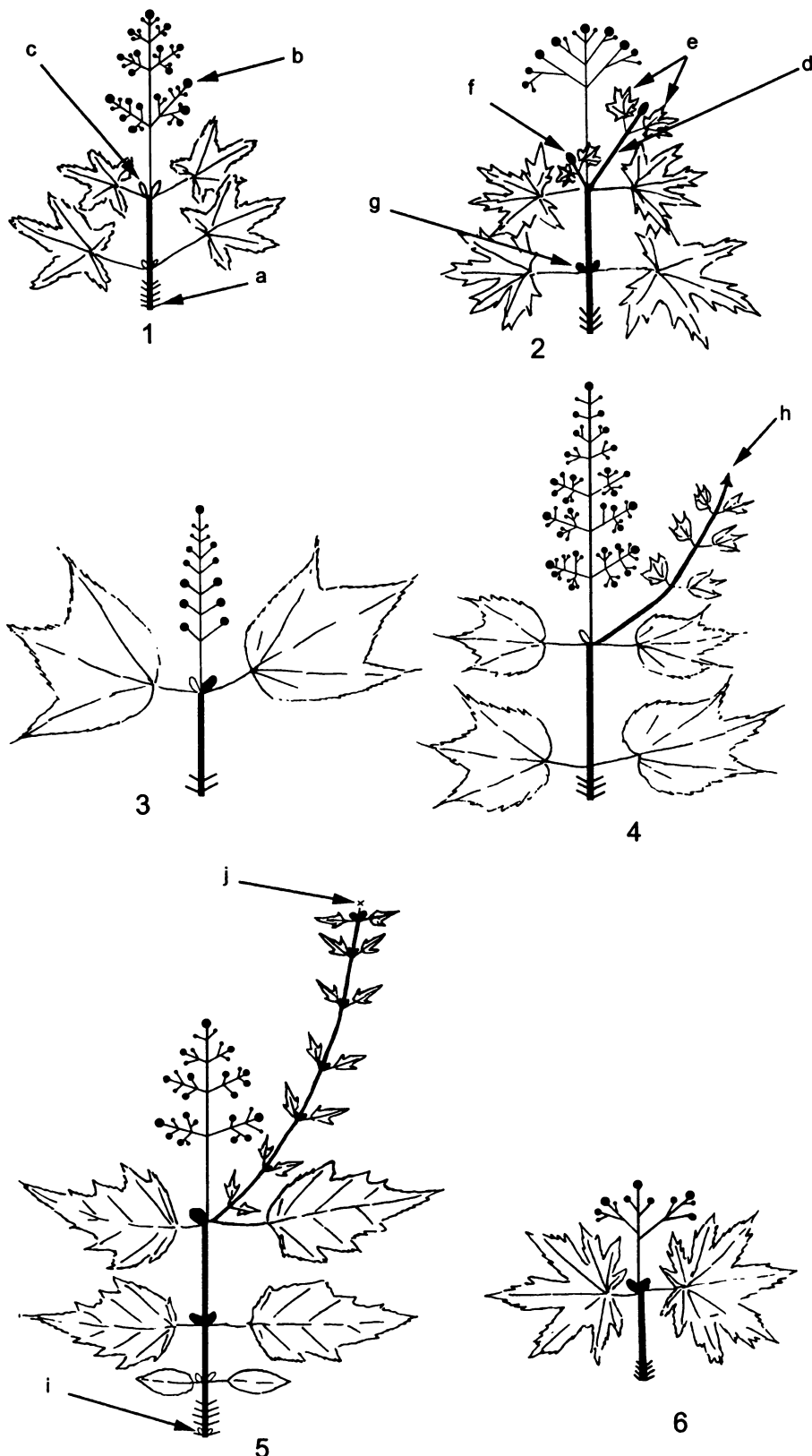
Еще один признак, который следует принимать во внимание при внутривидовой систематике рода, связан со способностью отдельных видов образовывать групповые почки, развитие которых обусловлено внутривидовым ветвлением. Под внутривидовым ветвлением понимают формирование боковых почек на побеге в период его внутривидового роста (Жмылев и др., 2002). Ветвиться могут как верхушечные вегетативные, так и пазушные генеративные и вегетативные почки. Дочерние почки, образовавшиеся в результате внутривидового ветвления, в течение ряда лет могут оставаться спящими, становясь в этом случае резервными центрами роста. Побеги из них развиваются при обмерзании растений, обрезке, естественном старении и т.п. (Лященко, 1964; Тихонов, 1974).

¹ При силлептическом ветвлении дочерние побеги развиваются из почек без периода покоя и одновременно с продолжающимся ростом их материнского побега (Spät, 1912; Грудзинская, 1960; Жмылев и др., 2002).

² У двудольных предлистья — первые два листа бокового побега, расположенные трансверсально по сторонам боковой оси (Серебряков, 1952).

Гораздо реже дочерние почки в своем развитии догоняют материнский побег на стадии его внутрипочечного формирования. В этом случае на узле годичного побега образуется группа почек, представляющих собой разветвленную систему материнской почки.

Следующей весной из материнской и дочерних почек одновременно развиваются генеративные и вегетативные побеги в разных сочетаниях (Шитт, 1958; Алексеев, 1960; Витковский, 1984; Костина, 1999; Михалевская, 2001). Такие почки вслед за Н.Г. Жучковым (1954) будем называть групповыми.



Строение генеративных побегов кленов, относящихся к разным секциям рода

При делении рода *Acer* на секции учитываются следующие признаки генеративных побегов: строение соцветий, число почечных чешуй, характер листьев. Однако следует обращать внимание и на строение вегетативной зоны. С учетом рассмотренных выше признаков предлагаются следующие описания генеративных побегов кленов.

Секция *Acer*

В эту секцию входят деревья и кустарники, листопадные, иногда вечнозеленые; листья 3–5-лопастные, 5–13 пар почечных чешуй. Генеративные побеги завершаются метелкой из 10–150 цветков. В вегетативной сфере генеративных побегов обычно развиваются две (реже одна или три) пары ассимилирующих листьев (Тихонов, 1977), в пазухах которых формируются вегетативные почки, причем наиболее крупные из них располагаются в пазухах верхней пары листьев (рис. 1, 1). На следующий год из данных почек развиваются вегетативные побеги с одной-двумя парами ассимилирующих листьев и верхушечной генеративной почкой, ко-

Рис. 1. Генеративные побеги кленов.

1 — *A. pseudo-platanus* L. (секция *Acer*); 2 — *A. platanoides* L. (секция *Platanoides*); 3 — *A. pennsylvanicum* L. (секция *Macrantha*); 4 — *A. spicatum* Lam. (секция *Parviflora*); 5 — *A. ginnala* Maxim. (секция *Ginnala*); 6 — *A. pseudosieboldianum* (Pax) Komar. (секция *Palmata*).

а — почечная чешуя, б — цветок; с — вегетативная пазушная почка, d — силлептический побег, e — предлистья; f — генеративная верхушечная почка; g — генеративная пазушная почка, h — продолжение роста, i — спящая почка, j — окончание роста.

Жирной чертой обозначены потенциально многолетние части побега, тонкой — однолетние

торая у видов этой секции чаще занимает верхушечное положение. Иногда, например у *A. pseudoplatanus* L., предлистья вегетативных почек имеют листовидный характер или под соцветием развиваются силлептические побеги.

Секция *Platanoides* Pax

Деревья и кустарники, листопадные; листья 3-, 5-, иногда 7-лопастные. Почечных чешуй 5–8 или 8–12 пар. Генеративные побеги завершаются метелкой (до 20 цветков). В вегетативной зоне обычно развиваются две пары листьев срединной формации. Однако, в отличие от видов предыдущей секции, в пазухах верхней пары ассимилирующих листьев обычно формируются силлептические побеги с одной, реже двумя парами листьев. Эти побеги завершаются верхушечной почкой генеративной (рис. 1, 2) или (реже) вегетативной. В последнем случае из этой почки на следующий год формируется мощный вегетативный побег, несущий до 6–8 пар листьев срединной формации.

Зачатки силлептических побегов, как отмечает О.Б. Михалевская (2001), появляются еще на этапе внутрпочечного формирования материнской генеративной почки в пазухах зачатков верхних листьев одновременно с появлением зачатков соцветия. В конце августа они имеют, как правило, одну пару зачаточных листьев с хорошо развитыми листовыми пластинками, весной при распускании материнской почки эти силлептические побеги растут одновременно с листьями и соцветием материнского побега. У них нет почечного кольца и их первое междоузлие (гипоподий) часто сильно вытягивается.

Генеративные почки у видов этой секции чаще занимают верхушечное положение, формируясь либо на развивающихся под соцветием силлептических побегах, либо на коротких вегетативных побегах.

Секция *Macranta* Pax

Листопадные деревья, иногда кустарники. Листья цельные или 3-, 5-, иногда 7-лопастные. Почечных чешуй обычно 2 пары. Генеративные побеги завершаются удлинённой кистевидной метелкой из 10–25 цветков, длиной до 7 см. В вегетативной зоне генеративного побега развивается одна или (реже) две пары листьев срединной формации, в пазухах которых формируются вегетативные, реже генеративные почки возобновления (рис. 1, 3).

Секция *Parviflora* Koidzumi

Листопадные деревья и кустарники. Листья 3-, 5-, реже 7-лопастные, 2–3 пары почечных чешуй. Генеративные побеги завершаются кистевидным соцветием (тирс или метелка) от 35 до 400 цветков. В вегета-

тивной зоне обычно формируются две пары листьев срединной формации (рис. 1, 4). В пазухах верхней пары листьев образуются вегетативные, реже генеративные почки. У видов этой секции под соцветием нередко можно наблюдать развитие силлептических побегов с одной или несколькими парами листьев срединной формации. Генеративные почки занимают как верхушечное, так и пазушное положение.

Секция *Ginnala* Nakai

Листопадные кустарники или небольшие деревья. Листья цельные или 3-лопастные, 5–10 пар почечных чешуй. Генеративные побеги завершаются метелкой. В вегетативной зоне образуются три (реже две) пары листьев срединной формации, в пазухах которых формируются генеративные почки (рис. 1, 5). Нередко в пазухах почечных чешуй генеративных побегов формируются спящие почки, из которых могут образовываться генеративные побеги.

На мощных генеративных побегах под соцветием нередко развиваются силлептические побеги, состоящие из трех и более пар листьев срединной формации. Верхушечные почки у таких побегов обычно отмирают, а пазушные, кроме самых верхних, дифференцируются в генеративные (рис. 1, 5). Таким образом, генеративные почки у видов этой секции занимают преимущественно боковое положение, формируясь на вегетативных побегах или на развивающихся под соцветием силлептических (реже генеративных) побегах.

Секция *Palmata* Pax

Деревья и кустарники, листопадные, некоторые вечнозеленые. Листья 3–13-лопастные, 4 пары почечных чешуй. Соцветие — малоразветвленная метелка. Генеративные побеги обычно с одной (реже с двумя) парой листьев срединной формации, в пазухах которых формируются генеративные (реже вегетативные) почки (рис. 1, 6). Генеративные почки видов этой секции занимают пазушное или (реже) верхушечное положение.

Секция *Trifoliatae* Pax

Деревья и кустарники. Листья тройчатосложные. Почечных чешуй 11–15 пар. Соцветие обычно состоит из 3 цветков. Генеративные побеги с одной парой листьев, в пазухах которых, как правило, развиваются генеративные (реже вегетативные) почки (рис. 2, 1).

Секция *Lithocarpa* Pax

Высокие листопадные деревья. Листья крупные, 3-, 5-лопастные.

В состав данной секции входят две серии, весьма неравнозначные по строению генеративных по-

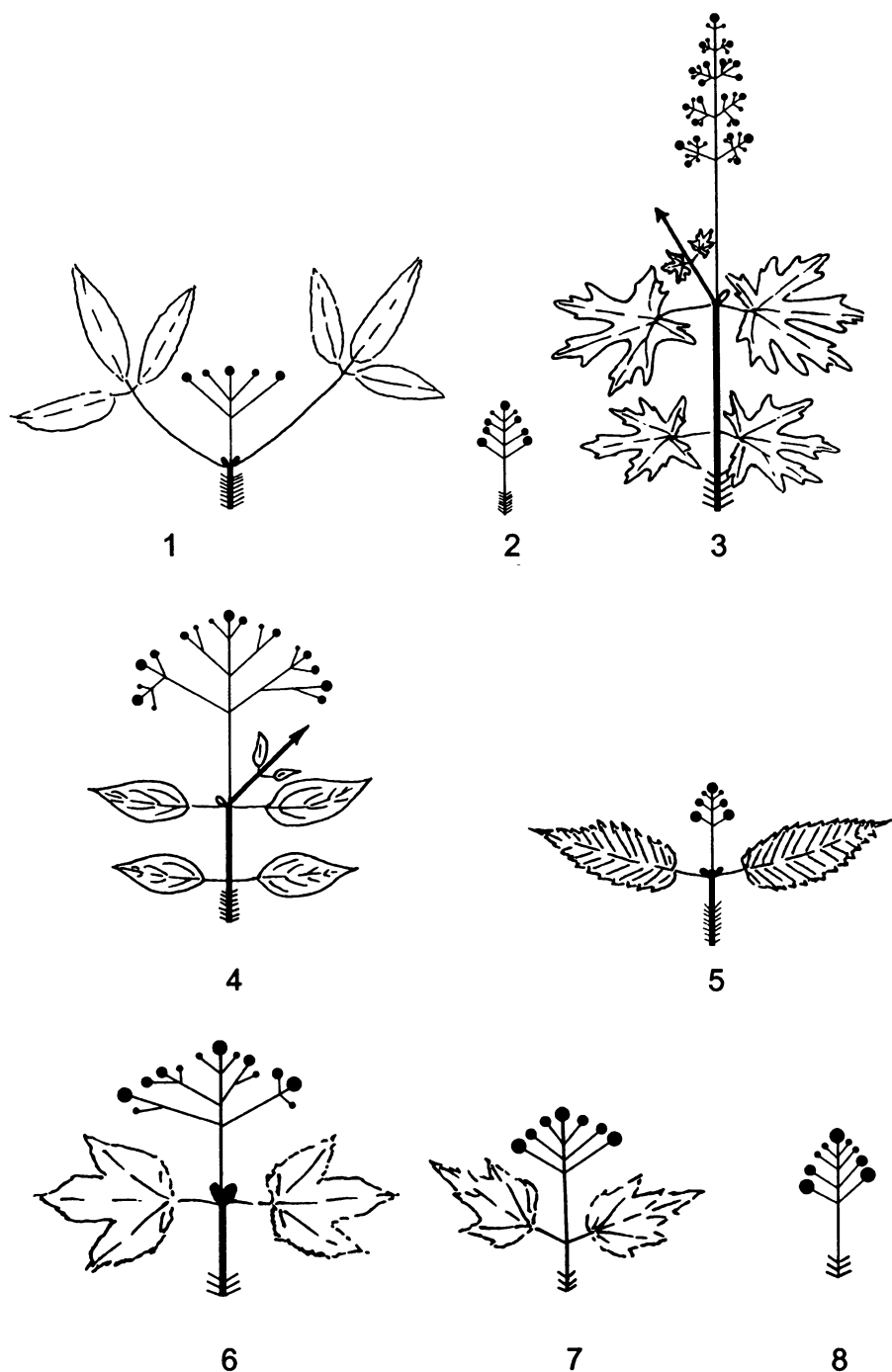


Рис. 2. Генеративные побеги кленов.

1 — *A. mandschuricum* Maxim. (секция *Trifoliatae*); 2 — *A. franchetii* Pax (секция *Lithocarpa*, серия *Lithocarpa*); 3 — *A. macrophyllum* Pursh. (секция *Lithocarpa*, серия *Macrophylla*); 4 — *A. oblongum* Wall. (секция *Integrifolia*); 5 — *A. caprinifolium* S. et Z. (секция *Indivisa*); 6 — *A. glabrum* Torr. (секция *Glabra*, серия *Glabra*); 7–8 — *A. barbinerve* Maxim. (секция *Glabra*, серия *Arguta*) (7 — женского растения; 8 — мужского растения).

Условные обозначения см. на рис. 1

бегов. У видов серии *Lithocarpa*, произрастающих в Юго-Восточной Азии, почечных чешуй 8–12 пар, генеративные побеги безлистные, однолетние, длиной 5–6 см, завершаются соцветием (кисть) из 10–20 цветков и занимают исключительно пазушное положение (рис. 2, 2). У видов этой серии можно наблюдать образование групповых почек.

У единственного представителя серии *Macrophylla* Pojark. — *A. macrophyllum* Pursh. — родом из Северной Америки, почечных чешуй 5–8 пар, соцветие — сильно вытянутая длиной до 20 см метелка из 30–80 цветков. В вегетативной зоне формируется одна-две пары листьев (рис. 2, 3). В пазухах верхней пары образуются силлептические побеги или вегетативные почки. Генеративные почки этого вида занимают преимущественно верхушечное положение.

Секция *Integrifolia* Pax

Деревья, иногда вечнозеленые. Листья простые, изредка 3-лопастные, от 4 до 7 пар почечных чешуй. Генеративные побеги развиваются из пазушных или верхушечных почек и завершаются метелкой из 25–75 цветков. В основании генеративных побегов развиваются две (реже три) пары листьев срединной формации. В пазухах верхней пары листьев обычно формируются вегетативные почки, реже могут образоваться силлептические побеги (рис. 2, 4).

Секция *Indivisa* Pax

Небольшие листопадные деревья и кустарники. Листья простые, почечных чешуй 9–13 пар. Генеративные побеги развиваются из пазушных или верхушечных почек и завершаются кистью из 10–20 цветков. Генеративные побеги имеют одну пару листьев срединной формации, в пазухах которых развиваются вегетативные, реже генеративные почки (рис. 2, 5).

Секция *Huptycarpa* Fang

В эту секцию входит один вид — *A. garrettii* Craib. Это небольшие двудомные деревья с вечнозелеными простыми листьями и с 7–11 парами почечных чешуй. Безлистные ге-

неративные побеги, развивающиеся только из пазушных почек, завершаются слаборазветвленной метелкой или закрытой кистью.

К сожалению, в гербарии ГБС этого вида нет, а в гербарии БИНа (LE) хранится всего несколько листов, поэтому ответить на вопрос о наличии или отсутствии у этого вида групповых почек невозможно.

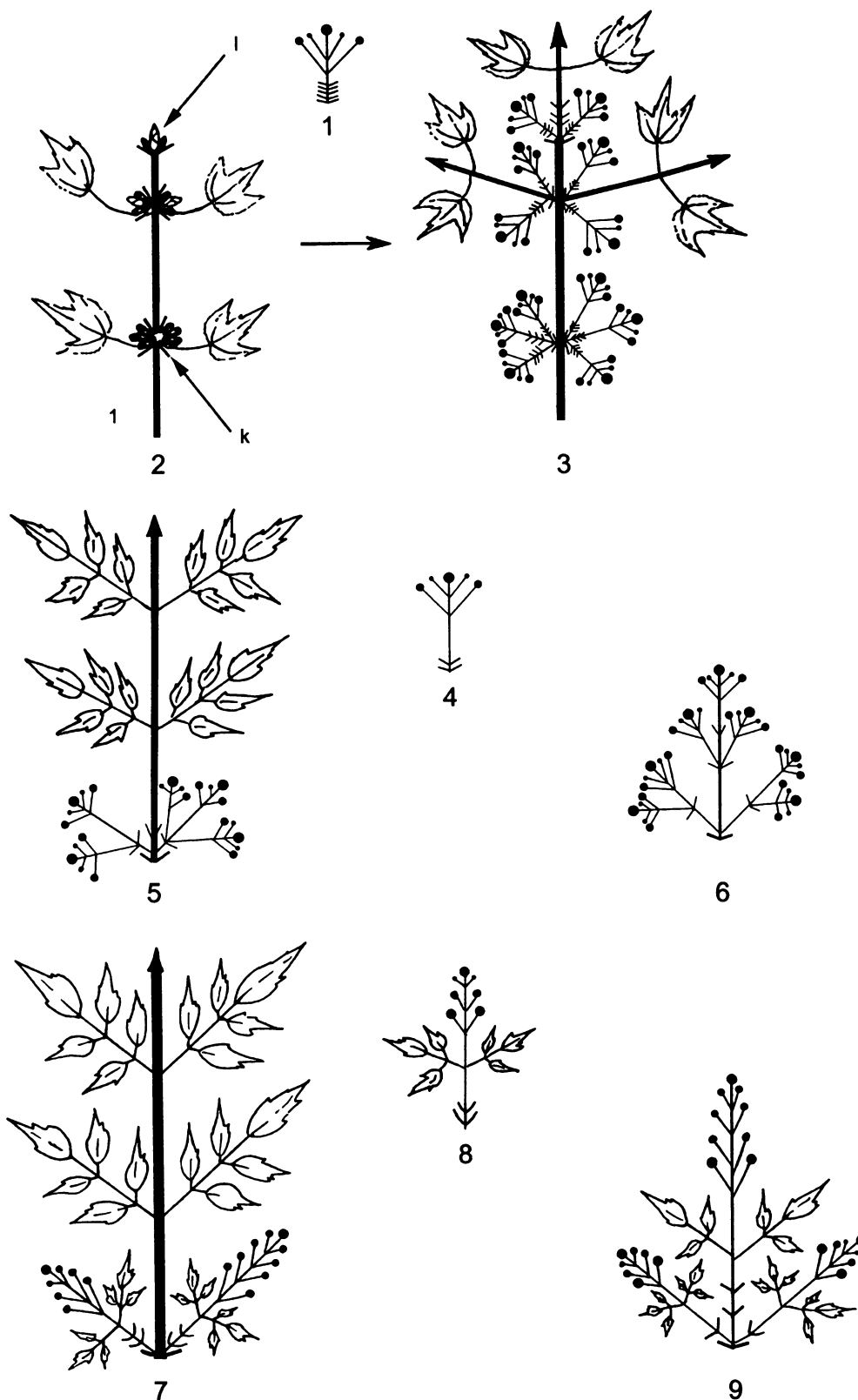


Рис. 3. Генеративные побеги кленов.

1 — генеративный побег *A. rubrum* L. (секция *Rubra*); 2 — расположение ветвящихся вегетативных и генеративных почек на материнском удлиненном побеге; 3 — система побегов, развивающаяся из групповых почек; 4 — генеративный побег *A. negundo* L. (секция *Negundo*) мужского растения; 5 — система побегов, развивающаяся на мужских растениях из материнской вегетативной и дочерних генеративных почек; 6 — система побегов, развивающаяся на мужских растениях из материнской и дочерних генеративных почек; 7 — генеративный побег *A. negundo* L. (секция *Negundo*) женского растения; 8 — система побегов, развивающаяся на женских растениях из материнской вегетативной и дочерних генеративных почек; 9 — система побегов, развивающаяся на женских растениях из материнской и дочерних генеративных почек.

Условные обозначения: k — чешуевидные предлистия, l — верхушечная вегетативная почка. Остальные обозначения см. на рис. 1

Секция *Glabra* Pax

Листопадные деревья и кустарники. Листья простые, 3-, 5-лопастные, 2–4 пары почечных чешуй. Генеративные побеги завершаются закрытой малоцветковой кистью или зонтиком из 4–25 цветков. У *A. glabrum* Torr. (серии *Glabra*) в вегетативной зоне развивается одна пара листьев, в пазухах которой обычно закладываются генеративные почки (рис. 2, 6).

В серии *Arguta* (Reder) Pojark. генеративные побеги однолетние, развиваются только из пазушных почек. На женских растениях образуются облиственные генеративные побеги с одной парой листьев срединной формации (рис. 2, 7). Генеративные побеги мужских растений безлистные или имеют всего одну пару листьев (рис. 2, 8). Изредка у мужских растений можно наблюдать образование групповых почек.

Секция *Rubra* Pax

Листопадные деревья. Листья 3-, 5-лопастные. Почечных чешуй 4–8 пар. Соцветие — закрытая кисть или зонтик из 3–5 цветков. Генеративные побеги безлистные, однолетние (рис. 3, 1). Генеративные почки занимают только пазушное положение (Захарова, 1961).

Для видов этой секции характерно образование групповых почек. Ветвиться могут как верхушечные, так и пазушные почки (Михалевская, 2001). Если ветвится пазушная почка, то она может быть как генеративной, так и вегетативной. Ветвящаяся же верхушечная почка бывает только вегетативной. Дочерние почки, образующиеся при ветвлении верхушечных и пазушных почек, в основном являются генеративными. Они развиваются обычно в пазухах двух самых нижних почечных чешуй материнской почки (предлистьев) и имеют от 3 до 7 пар собственных чешуй (рис. 3, 2).

Секция *Negundo* (Boehmer) Maxim

Листопадные деревья и кустарники. Растения двудомные, почечных чешуй 2–3 пары. Генеративные побеги однолетние, развиваются только из пазушных почек. В состав этой секции входят две серии.

У *A. negundo* L., единственного представителя серии *Negundo*, листья перистосложные. Генеративные побеги у мужских растений безлистные, а у женских растений на них могут развиваться небольшие зеленые листья. Мужские генеративные побеги завершаются малоцветковым зонтиком (рис. 3, 4), женские — закрытой кистью из 15–50 цветков (рис. 3, 7).

Представители серии *Cissifolia* отличаются от видов серии *Negundo* прежде всего тройчатосложными листьями и строением генеративных побегов мужских растений, которые достигают в длину 6–7 см и завершаются закрытой многоцветковой кистью из 20–30 цветков.

Для секции *Negundo* характерно образование групповых почек (Белостоков, 1961; Михалевская, 2001). Но виды серий этой секции различаются частотой проявления этого процесса. Наиболее интенсивно ветвятся как верхушечные, так и пазушные почки у мужских растений *A. negundo*, но ветвящаяся верхушечная почка всегда является вегетативной, а ветвящиеся пазушные могут быть как генеративными, так и вегетативными.

Кроме того, у мужских растений *A. negundo* нередко формируются групповые почки, среди которых вегетативной является не только материнская, но и дочерние почки (одна или несколько). Однако только материнская почка дает начало облиственному побегу (Белостоков, 1961).

Как и у видов секции *Rubra*, у видов секции *Negundo* наблюдается определенная закономерность в размещении ветвящихся вегетативных и генеративных почек, развивающихся на материнском удлиненном побеге. Ветвящиеся вегетативные почки располагаются в верхней части побега, а генеративные — в средней и нижней.

Следует остановиться и на еще одной особенности ветвления пазушных почек у этого вида клена. У мужских растений *A. negundo* нередко формируются дочерние почки второго и третьего порядков ветвления (Белостоков, 1961; Михалевская, 2001). При образовании групповых почек дочерние всегда имеют меньшее число почечных чешуй, чем материнская. Поскольку у этого вида, как и у всех видов этой секции, формируется всего две-три пары почечных чешуй, то почки второго порядка ветвления имеют всего одну-две пары чешуй, а дочерние почки третьего порядка уже полностью их лишены. Таким образом, у этого вида стираются границы между ветвлением в вегетативной зоне и в зоне соцветия (рис. 3, 6).

Образование групповых почек у женских растений *A. negundo* происходит реже, чем у мужских. Нередко формируются только дочерние почки второго порядка или одиночные генеративные почки, в то время как у мужских растений ветвятся все генеративные пазушные почки и значительная часть вегетативных.

У представителей серии *Ciccifolia*, генеративные побеги которых как у мужских, так и у женских растений завершаются многоцветковой кистью, почки ветвятся редко, особенно у женских экземпляров, имеющих облиственные генеративные побеги.

Таким образом, приведенные данные показывают, что рассмотренные признаки вегетативной зоны в разных секциях рода могут совпадать, поэтому в систематике кленов необходимо учитывать строение генеративного побега в целом, включая характеристику всех его составляющих — соцветия и вегетативной зоны. Например, однолетние побеги и группо-

вые почки характерны как для секции *Rubra*, так и для секции *Negundo*. Однако виды данных секций хорошо различаются по строению листьев, числу пар почечных чешуй, строению цветков и соцветий и т.д. Проведенным исследованием подтверждается естественность большинства выделенных секций рода *Acer*, за исключением секции *Lithocarpa*.

Закономерности морфологических и ритмологических перестроек генеративных побегов у представителей рода *Acer*

Помимо формирования в пределах рода *Acer* дудомности (Прозина 1956; Лысенко, 1971; Челядинова, 1976) в данной систематической группе можно отметить еще несколько направлений морфологических преобразований генеративных побегов. Одно из них связано с уменьшением размеров генеративных побегов, что обычно коррелирует с уменьшением степени разветвленности соцветий и облиственности вегетативной зоны. Генеративные побеги видов рода *Acer* можно расположить в сравнительно-морфологический ряд, крайними членами которого будут, с одной стороны, генеративные побеги видов секций *Acer*, *Platanoides*, *Parviflora*, а с другой — располагаются генеративные побеги секций *Rubra* и *Negundo*.

Размеры генеративных побегов, степень их облиственности и разветвленность соцветий во многом определяют сроки цветения видов. Так, первыми среди кленов цветут *A. rubrum* L. и *A. negundo* L., имеющие необлиственные, малоцветковые генеративные побеги.

Следует отметить, что сравнительно-морфологические ряды генеративных побегов, подобные описанному выше, характерны, несмотря на разную степень полноты и выраженности, для многих систематических групп древесных растений умеренной зоны, например для родов *Crataegus* L., *Cotoneaster* Medik., *Prunus* s.l., *Spiraea* L., *Ulmus* L., *Fraxinus* L., *Salix* L., *Weigela* Thunb.

Другое направление перестройки побеговых систем в роде *Acer* связано с изменением локализации генеративных почек, а именно: генеративные побеги, в вегетативной зоне которых формируются почки возобновления, могут развиваться как из верхушечных, так и из пазушных почек. У кленов, имеющих однолетние генеративные побеги, почки, из которых они образуются, занимают только пазушное положение.

Еще одна закономерность морфологических преобразований, отчетливо просматриваемая в роде *Acer*, связана с образованием групповых почек. Во многих таксонах, для которых характерно это явление (род *Prunus* s.l., *Spiraea*, *Ulmus*, *Fraxinus*, *Salix*,

Weigela), четко вырисовывается зависимость между строением генеративных побегов и их способностью к образованию групповых почек. Такая же картина наблюдается и в пределах рода *Acer*. Например, у *A. platanoides* L., *A. ukurunduense* Trautv. et Mey., *A. tataricum* L., имеющих облиственные генеративные побеги, групповые почки не образуются. Зачатки дочерних почек, появляющиеся у этих видов в пазухах предлистий материнской почки, всегда бывают мелкими, слабо развитыми и в дальнейшем обычно становятся спящими почками (Тихонов, 1974; Михалевская, 2001). Наиболее интенсивно образуются групповые почки у *A. rubrum* и у мужских растений *A. negundo*, имеющих безлистные однолетние генеративные побеги с малоцветковыми соцветиями. (Следует отметить, что способность к формированию групповых почек появляется независимо в разных секциях рода *Acer*.)

Во всех таксонах, для которых характерно образование групповых почек, — *Prunus* s.l., *Spiraea*, *Ulmus*, *Fraxinus*, *Salix*, *Weigela* — выявляются следующие закономерности.

Дочерние почки образуются прежде всего в пазухах предлистий материнской почки. Реже эти почки могут формироваться и в пазухах вышерасположенных почечных чешуй. Кроме того, дочерние почки первого порядка ветвления могут дать начало дочерним почкам второго и даже третьего порядка.

Групповые почки могут образоваться при ветвлении как верхушечных, так и пазушных почек, но если пазушные ветвящиеся почки могут быть как вегетативными, так и генеративными, то верхушечные — только вегетативными. Дочерние же почки обычно бывают генеративными. Если все почки пазушного комплекса будут генеративными, то из них образуется система, состоящая из однотипных специализированных побегов (рис. 3, 6, 9). Эта система побегов имеет много общего с типичным соцветием, поскольку для нее также характерно полное отмирание цветоносных осей после цветения и плодоношения.

Если же материнская почка (верхушечная или пазушная) была вегетативной, а дочерние — генеративными, то из материнской почки образуется многолетний вегетативный побег, а из дочерних — однолетние генеративные (рис. 3, 5, 8). Эта система побегов, сформировавшаяся на этапе внутрипочечного ветвления, по многим признакам приближается к генеративным побегам с интеркалярным цветорасположением (Кузнецова, 1991), при котором однолетние силлептические пазушные цветonoсы располагаются на потенциально многолетней оси материнского побега. В размещении ветвящихся вегетативных и генеративных пазушных почек у деревьев также просматривается определенная закономерность. Первые обычно располагаются в верхней час-

ти удлинённого материнского побега, вторые — в основании. У кустарников с быстрой сменой скелетных осей типа *Spiraea hypericifolia* L. групповые генеративные почки, наоборот, располагаются в верхней части материнского побега.

Таким образом, наблюдаемая во многих систематических группах древесных растений умеренной зоны тенденция к уменьшению размеров генеративных побегов может привести к формированию однолетних генеративных побегов. У видов с таким типом побегов с осени в почках возобновления сформирована не только вегетативная сфера, но и зачатки цветков вплоть до пестиков и тычинок. Это обуславливает раннее и дружное цветение, которое проис-

ходит до появления листьев, что особенно важно для ветроопыляемых растений. Однако обратной стороной процесса формирования однолетних генеративных побегов является уменьшение числа цветков на них и оголение узла материнского побега после цветения и плодоношения. В пределах некоторых таксонов параллельно с описанными выше морфологическими преобразованиями происходит развитие в пазухе листа групповых почек. В свою очередь процесс образования таких почек, как уже отмечалось, подчиняется определенным закономерностям, описанным ранее, и позволяет компенсировать уменьшение числа цветков и замедлить оголение скелетных осей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев Ю.Е. Образование коллатеральных почек у степной вишни // Вестн. Моск. ун-та. Сер. VI. 1960. № 6. С. 50–54.
- Белостоков Г.П. Строение генеративных побегов клена ясенелистного (*Acer negundo* L.) // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 6. С. 863–869.
- Васильев А.Е., Воронин Н.С., Еленевский А.Г. и др. Ботаника: Морфология и анатомия растений. М., 1988. 480 с.
- Витковский В.Л. Морфогенез плодовых растений. Л., 1984. 204 с.
- Грудзинская И.А. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 7. С. 968–978.
- Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А. Биоморфология растений. М., 2002. 240 с.
- Жучков Н.Г. Частное плодоводство. М., 1954. 440 с.
- Замятин Б.Н. Сем. Кленовые — *Aceraceae* Lindl. // Деревья и кустарники СССР. Т. IV. М.; Л., 1958. С. 405–499.
- Захарова Н.А. Сезонное развитие клена красного // Бюл. Главн. бот. сада. 1961. Вып. 43. С. 28–33.
- Костина М.В. Ветвление пазушных почек у древесных представителей розоцветных // Там же. 1999. Вып. 177. С. 95–107.
- Костина М.В. Строение и ритм развития генеративных побегов древесных растений в связи с продолжительностью цветения // Там же. 2005. Вып. 189. С. 110–121.
- Костина М.В. Строение и динамика развития генеративных побегов в роде *Ulmus* (*Ulmaceae*) // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 7. С. 1044–1057.
- Костина М.В. Роль генеративных побегов в построении кроны у представителей рода *Acer* L. // Бюл. Главн. бот. сада. 2007 (в печати).
- Кузнецова Т.В. Морфология соцветий: современное состояние // Итоги науки и техники. ВИНТИ. Сер. ботаника. 1991. Т. 12. С. 51–174.
- Кузнецова Т.В., Прякина Н.И., Яковлев Г.П. Соцветие: Морфологическая классификация. СПб., 1992. 126 с.
- Лысенко З.Е. Биология цветения кленов во Фрунзе // Биология некоторых древесных, кустарниковых и плодовых растений. Фрунзе, 1971. С. 30–34.
- Лысенко З.Е. Особенности формирования генеративных почек кленов // Там же. 1971. С. 35–43.
- Лященко Н.И. Биология спящих почек. М., 1964. 87 с.
- Михалевская О.Б. Структура и развитие боковых силептических побегов у древесных растений и представление об элементарном побеге // Актуальные вопросы экологической морфологии растений. М., 1995. С. 70–76.
- Михалевская О.Б. Структура и регуляция развития побеговых систем и элементарных побегов у некоторых видов *Acer* (*Aceraceae*) // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 10. С. 42–52.
- Михалевская О.Б. Морфогенез побегов древесных растений. Этапы морфогенеза и их регуляция. М., 2002. 66 с.
- Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений. Т. 1. Теория организации биоморф. М., 1997. 630 с.
- Плотникова Л.С. и др. Древесные растения Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН: 60 лет интродукции. М., 2005. 586 с.
- Пояркова А.И. Сем. Кленовые — *Aceraceae* Lindl. // Флора СССР. Т. 14. М.; Л., 1949. С. 589–621.
- Прозина М.Н. Биология цветения некоторых видов клена // Вестн. Моск. ун-та. Сер. VI. 1956. № 1. С. 39–45.
- Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. С. 391.
- Тихонов В.И. К биологии спящих почек у некоторых видов рода *Acer* L. // Лесоведение. 1974. № 1. С. 43–47.
- Тихонов В.И. Развитие побега *Acer pseudoplatanoides* L. // Биол. науки. 1977. № 6. С. 76–79.
- Тихонов В.И. Чешуепазушные почки и их роль в эволюционном усложнении структуры почек у кленов. Дендрология и зеленое строительство. М., 1981. С. 61–62.
- Челядинова А.И. Закономерности органогенеза кустарников. М., 1976. С. 40.
- Шумт П.Г. Учение о росте и развитии плодовых и ягодных растений. М., 1958. 447 с.
- Rheder A. Manual of cultivated trees and shrubs hardy in North America. N.Y., 1949.
- Krüssmann G. Handbuch der Laubgehölze. Bd 1. Berlin; Hamburg, 1976. S. 66–114.
- Späth H.L. Der Johannistrieb. Berlin, 1912. S. 91.
- Troll W. Die Infloreszenzen. Bd 2. Jena, 1969. 630 s.

ON THE SIGNIFICANCE OF GENERATIVE SHOOT CHARACTERS
IN THE SYSTEMATICS OF *ACER* L.

M. V. Kostina

Summary

Generative shoots are sylleptically branching shoots bearing a system of flower axes and developing during one growth cycle. Characters of the vegetative part of generative shoots seem to be useful for sectional subdivision of the genus *Acer*. They are the number of vegetative leaf pairs, developing below the inflorescence; the type of wintering buds (either vegetative or generative); presence of sylleptic shoots. There is a trend among members of *Acer* to diminishing of generative shoots size, leading in some of the sections to development of axillary annual generative shoots. The process of that annual shoot formation is often coupled with shoot branching inside the bud resulting in development of several buds (group buds) in a single leaf axil. The development of group buds, in its part, is regulated by mutual positioning of vegetative and generative buds and the shoot systems growing out of them.

УДК 583.71

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА АРЕАЛОВ МИКРОВИДОВ РОДА МАНЖЕТКА (*ALCHEMILLA* L., *ROSACEAE*), ПРОИЗРАСТАЮЩИХ НА ТЕРРИТОРИИ РЕСПУБЛИКИ МАРИЙ ЭЛ

К.П. Глазунова, Н.В. Абрамов, О.В. Кодочигова

В настоящее время актуально всестороннее теоретическое и прикладное изучение апомиксиса. Классическим объектом таких исследований служат цветковые с регулярным апомиксисом, например роды *Alchemilla*, *Poa*, *Hieracium*, *Taraxacum* и др. Установленные на материале отдельных родов свойства апомиксиса становятся вкладом в создание интегрированной общебиологической характеристики этого нередкого явления. Оценка состояния изученности многих апомиктических групп в странах Европы показала «огромную недоизученность восточноевропейских территорий» (Сенников, 2005); одна из сторон этой проблемы связана с недостатком сведений о распространении апомиктов в регионах и отдельных областях. Методически изучая географию растений, рассматривают ареалы таксонов, — чаще всего видов и родов (Павлов, 1948; Толмачев, 1974; Тимонин, Озерова, 2002).

Ареал рода манжетка (*Alchemilla* L.) и, в частности, европейской *Alchemilla vulgaris* L. s.l. как весьма сложной в таксономическом отношении апомиктической группы представляет интерес (Тихомиров, 1969; Тихомиров, Глазунова, 2006) из-за его таксонов особого типа (agamospecies или microspecies), которые ради практического удобства в определителях и «Флорах» традиционно рассматривают как аналог таксона «вид» амфимиктов. Несомненно, что у манжетки совокупности особей, наблюдаемые в природе и выделяемые систематиками как таксоны видового ранга по отличительным морфологическим признакам, имеют экологическую и географическую определенность, а также обладают и генетической общностью (генофондом). Разные авторы называют эти таксоны по-разному: раса, форма видового ранга, локальный микровид, микровид, агамный вид, апогамный вид и т.д. Мы будем использовать термин «микровид», применяемый для довольно однородных групп, имеющих небольшие морфологические отличия (Грант, 1984).

Микровиды манжетки различаются многими морфологическими признаками: формой и размерами гипантия, опушением гипантия, плотностью клубочка, формой и опушением листовой пластинки, числом и формой зубцов листа, формой лопастей листа, наличием и характером опушения черешка и стебля. Микровиды обладают популяционной изменчивостью, которая выявляется на серийном матери-

але. При таксономическом описании микровидов рода *Alchemilla* L. разные систематики исходили из разных трактовок их генетико-биологического содержания. Традиционная с конца XIX до середины XX в. трактовка микровидов манжетки как облигатных матроклинных потомков исходных материнских растений (Юзепчук, 1941; Тихомиров, 1969; и др.) основывалась на тезисе о постоянстве морфологических признаков микровидов и предлагала применять ту же процедуру их таксономического описания, как и для видов амфимиктов, что было реализовано во множестве региональных «Флор».

Уже в начале XX в. в Западной Европе (раньше, чем в Восточной) были описаны сотни видов манжетки из Скандинавии, Северной и Центральной Европы. Аналогичные работы по Восточной Европе выполнил С.В. Юзепчук (1941 и др.) в середине XX в. Однако со временем неизбежное увеличение объема сборов гербарного материала и расширение географии исследованных территорий позволили выявить высокую изменчивость многих диагностических признаков. Род *Alchemilla* L. приобрел «славу» трудного для определения микровидов даже среди широкого круга систематиков-практиков. По инициативе В.Н. Тихомирова (в ранних работах разделяющего теоретические трактовки С.В. Юзепчука) были приняты исследования рода манжетка Восточной Европы, особенно группы микровидов *Alchemilla vulgaris* L. s.l., в целях уточнения пределов изменчивости диагностических признаков микровидов (и на живом и на гербарном материале) и выявления новых микровидов, а также выяснения генетико-биологической сущности микровидов апомиктов и их отличий и сходства с видами амфимиктов. Эмбриологическое изучение наших обычных микровидов привело к выводу о факультативном, а не облигатном апомиксисе исследованных восточноевропейских манжеток (Глазунова, 1977, 1983; Тихомиров и др., 1995) и необходимости обращения к концепции агамнополового комплекса у *Alchemilla vulgaris* L. s.l. по аналогии с таковым комплексом у *Crepis* (Stebbins, Babcok, 1941; цит. по: Глазунова, 1983).

В секции *Psilochaenia* североамериканского рода *Crepis* есть шесть диплоидных ($2n = 22$) половых видов, имеющих маленькие ареалы вдоль Тихоокеанского побережья, а также девять микровидов авто- и аллополиплоидов ($2n = 33, 44, 55, 77, 88$), занимаю-

ших от Тихоокеанского побережья на восток большой ареал на Великих равнинах Северной Америки. В двух (из девяти) микровидах осуществляется только агамоспермное, а в семи — и половое и агамоспермное образование семян. Обладая частично перекрывающимися ареалами, виды и микровиды представляют сложный агамно-половой комплекс популяций с высокой морфологической изменчивостью множества признаков, в которой выявляются «сгустки» признаков, позволяющие различить микровиды по морфологии листьев, соцветий, плодов (Babcock, Stebbins, 1938; цит. по Грант, 1984). Высокая изменчивость, возникающая на базе скрещиваний половых и агамоспермных видов и микровидов, создает трудности таксономического плана как у *Crepis*, так и у *Hieracium*, *Potentilla* и других аналогичных объектов.

Приходится констатировать, что для детального описания состава и структуры агамно-полового комплекса (или комплексов) восточноевропейских *Alchemilla* L. в настоящее время нет достаточного материала по кариологии, эмбриологии, экологии большинства микровидов.

Хотя пока и не выяснена полная картина всех родственных отношений между микровидами рода манжетка Восточной Европы, стало понятно, что морфологическое своеобразие микровидов обусловлено их генетическими различиями. Отмечена встречаемость микровидов в ценозах помногу вместе на небольших площадках. Пока еще не ясна доля участия разных микровидов в агамно-половом комплексе и условия их контактов в природе. В связи с этим изучение географического распространения микровидов необходимо для познания состава агамно-половых комплексов, конкретизации их свойств, сроков и условий их длительного существования в ценозах.

Всего в роде *Alchemilla* L. насчитывается порядка тысячи микровидов (Fröhner, 1995), в том числе в России — около 350 (Тихомиров, 2001). В Республике Марий Эл выявлено 28 микровидов (Абрамов, 1995; Глазунова, Обухова, 1999; Глазунова, Кодочигова, 2004): *A. acutiloba* Opiz (= *A. vulgaris* L. emend. Fröhner), *A. baltica* G. Sam. ex Juz., *A. breviloba* H. Lindb., *A. conglobata* H. Lindb., *A. cymatophylla* Juz., *A. dasycrater* Juz., *A. filicaulis* Buser, *A. glabricaulis* H. Lindb., *A. glaucescens* Wallr., *A. micans* Buser (= *A. gracilis* Opiz), *A. heptagona* Juz., *A. hians* Juz., *A. hirsuticaulis* H. Lindb., *A. leiophylla* Juz., *A. lindbergiana* Juz., *A. litwinowii* Juz., *A. monticola* Opiz, *A. nemoralis* Alechin, *A. obtusa* Buser, *A. plicata* Buser, *A. propinqua* H. Lindb. ex Juz., *A. sarmatica* Juz., *A. schistophylla* Juz., *A. semilunaris* Alechin, *A. stellaris* Juz., *A. subcrenata* Buser, *A. substrigosa* Juz., *A. tubulosa* Juz. Далее названия всех микровидов приводятся без сокращенных фамилий авторов.

Цель работы — дать сравнительную характеристику ареалов микровидов рода манжетка, зарегистрированных на территории Республики Марий Эл.

Анализ ареалов мы сочли целесообразным проводить в трех масштабах: мировом (общее распространение), Восточной Европы, Республики Марий Эл.

Изучены ареалы 28 микровидов, относимых к группе *Alchemilla vulgaris* L. sensu lato, которые обнаружены на территории Республики Марий Эл. В работе использованы гербарные материалы Н.В. Абрамова (сборы с 1972 по 2005 г.) и О.В. Кодочиговой (с 1999 по 2005 г.), собранные в Республике Марий Эл, хранящиеся в Гербарии Марийского государственного университета (YOLA). Авторы пользовались фондами Гербария им. Д.П. Сырейщикова (MW) биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, обращаясь к типовому (Губанов, 2002; ботанический сервер МГУ — <http://herba.msu.ru>) и другому гербарному материалу для уточнения диагностики микровидов *Alchemilla*.

В основном по литературным данным составлены крупномасштабные карты ареалов микровидов.

1. Общее распространение микровидов рассматривается по районам «Флоры СССР» (Юзепчук, 1941), которые в свою очередь приняты во «Флоре Восточной Европы» (Тихомиров, 2001). Для иллюстраций ареалов использована карта районов, принятых для указания общего распространения видов во «Флоре СССР».

2. Распространение микровидов в Восточной Европе рассматривается по районам, приведенным во «Флоре Восточной Европы» (2001), для его иллюстрации использована карта районов «Флоры Восточной Европы». В продолжение изучения состава микровидов в регионах (Тихомиров, 1969, 1976, 1996; и др.) новым источником послужила «Флора средней полосы европейской части России» П.Ф. Маевского (род *Alchemilla* L. — Тихомиров, Глазунова, 2006).

3. Распространение микровидов в Республике Марий Эл рассматривается исходя из природного районирования Республики: здесь проходит граница ботанико-географических округов Прибалто-Волго-Днепровского и Заволжско-Уральского, относящихся к Европейской и Западно-Сибирской провинциям Евросибирской области (Федоров, 1979). В пределах республики по рельефу, почвам, растительности, специфическим видам флоры выделяются ботанико-географические (природные) районы: к Европейской провинции относятся Юго-Западный (ЮЗ), или Правобережный, Ветлужско-Юшутский (ВЮ), Южный (Ю) районы, к Западно-Сибирской — Оршанско-Кокшагский (ОК), Северо-Восточный (СВ), Восточный (В) (Абрамов, 1995). В пределах Юго-Западного, или Правобережного, района (площадью 1,5 тыс. км²) полевые сборы манжетки произведены в 23 местах, Ветлужско-Юшутского (10,8) — в 44, Южного (2,5) — в 62, Оршанско-Кокшагского (2,2) — в 86, Северо-Восточного (2,1) — в 27, Восточного (4,2) — в 88 местах. Для иллюстрации использована карта природных районов Республики Марий Эл (рис. 1).

Для рода манжетка необходимо отметить факт неравномерной флористической изученности территории восточно-европейской России, который имеет объективные исторические причины. Эта объективная методическая трудность повлияла и на нашу работу. Районы работы ведущих специалистов и коллекторов микровидов С.В. Юзепчука и В.Н. Тихомирова (в Восточной Европе в основном Центр, Северо-Запад; менее проработаны Урал, Северо-Восток, Кавказ) можно характеризовать как довольно полно изученные по составу микровидов, включая описание новых; в местных и региональных «Флорах» приведены диагностические ключи микровидов, а не только упомянута одна лишь *Alchemilla vulgaris* L. Остальные территории Восточной Европы, как и большие пространства Западной и Восточной Сибири, приходится признавать недостаточно изученными в отношении состава микровидов, географии и экологии рода *Alchemilla*. Поэтому мнение Л.И. Малышева (1972), основанное на обработке С.В. Юзепчука (1941), «об относительном обилии микровидов манжетки во флористических районах северо-западной части бывшего СССР и о второстепенности горных районов (Крым, Кавказ и Алтай) по разнообразию микровидов» теперь, по прошествии 35 лет, нуждается в уточнении. Кроме указанной им северо-западной части бывшего Советского Союза, в Восточной

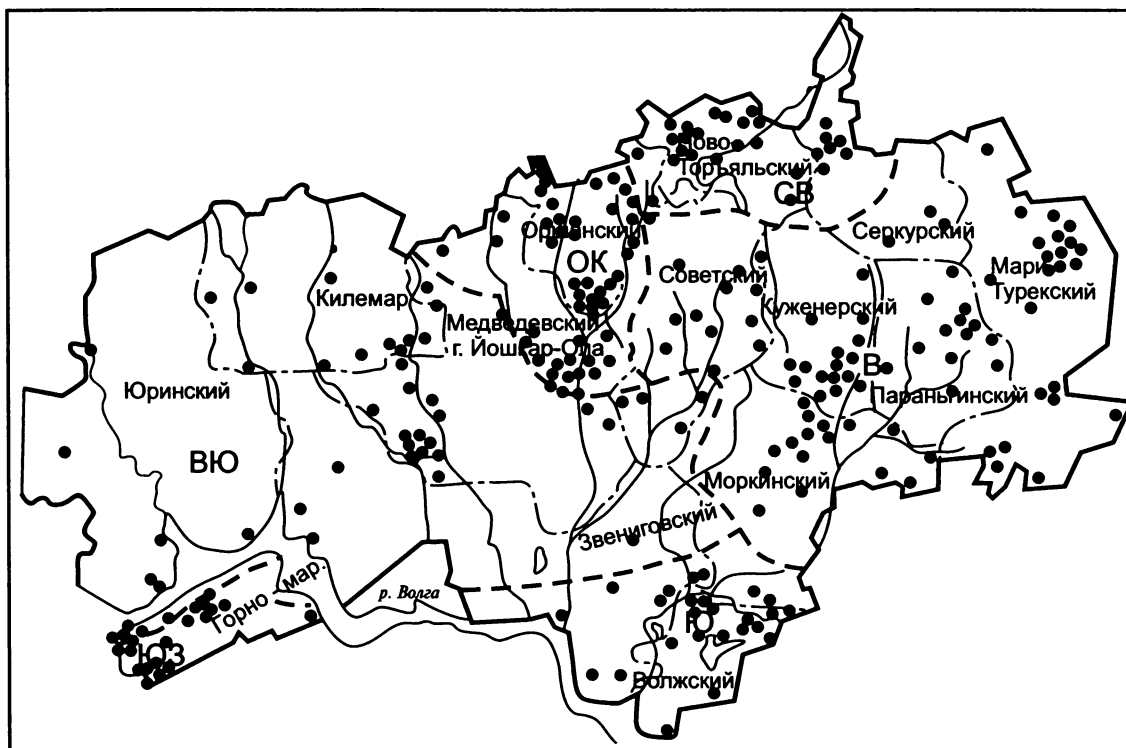


Рис. 1. Места сборов микровидов манжетки в Республике Марий Эл (на карте природных районов, их обозначения см. в тексте)

Европе основными центрами формообразования и эндемизма манжеток являются Карпаты, Крым, отчасти субарктические районы Скандинавии, но особенно Урал и Приуралье (Тихомиров, 2001).

В результате специального изучения состава манжеток на территории Республики Марий Эл с 1972 г. (Абрамов, Власов, 1973; Власов, Абрамов, 1981; и др.) к настоящему времени число микровидов, отмеченное для нее, достигло 28 и почти сравнялось с Московской обл. (29) (Тихомиров, Глазунова, 2006). Однако есть основания утверждать, что в Республике Марий Эл (в которой состав микровидов *Alchemilla* изучен довольно полно) будет обнаружено больше новых микровидов, чем в Московской обл., где список микровидов недалек от завершения.

Общее распространение микровидов

28 микровидов манжетки, известных на территории Республики Марий Эл, распространены в 11 районах, принятых для указания общего распространения видов во «Флоре СССР» (Юзепчук, 1941) (табл. 1). Семь микровидов отмечены только для Восточной Европы, 21 микровид обнаружен и за ее пределами. Одновременно для территории Сибири и Восточной Европы упомянуты 12 из 28 микровидов.

Обширными ареалами обладают *A. acutiloba*, *A. gracilis*, *A. monticola*, *A. subcrenata*, распространенные в Скандинавии, Средней и Восточной Европе, Западной Сибири. *A. monticola* произрастает также в Атлантической Европе совместно с *A. acutiloba*, *A. sub-*

crenata, в Восточной Сибири и в Северной Америке совместно с *A. gracilis*. *A. gracilis* распространена в Средиземноморье совместно с *A. acutiloba*, а также занесена в Австралию. Максимальные площади ареалов характерны для *A. monticola* и *A. gracilis*. Типы ареалов *A. gracilis*, *A. monticola*, *A. subcrenata* следующие: североамериканско-европейско-западносибирский бореально-неморальный¹, североамериканско-европейско-восточносибирский бореальный, североамериканско-европейско-западносибирский бореальный соответственно, а у *A. acutiloba* тип ареала европейско-западносибирский неморально-бореальный. В порядке увеличения долготной протяженности ареалов микровиды располагаются следующим образом: *A. acutiloba*, *A. gracilis* и *A. subcrenata*, *A. monticola*.

Меньшими по площади ареалами характеризуется другая группа микровидов. Из них *A. glaucescens* и *A. filicaulis* распространены в Северной Америке, Скандинавии, Средней Европе, Восточной Европе. *A. glaucescens* встречается также в Средиземноморье, *A. filicaulis* — в Атлантической Европе. Тип ареала *A. glaucescens* и *A. filicaulis* — североамериканско-европейский бореально-неморальный.

Наличие прерывающихся ареалов для некоторых микровидов (*A. acutiloba*, *A. filicaulis*, *A. glaucescens*, *A. gracilis*, *A. monticola*, *A. subcrenata*, *A. obtusa*) связа-

¹ Типы ареалов «неморально-бореальный» и «бореально-неморальный» конкретных микровидов различаются по расположению в бореальной или же неморальной области преобладающей части полного ареала микровида, общее распространение которого приурочено к территории контакта хвойных и широколиственных лесов (Абрамов, 2000).

Таблица 1

Общее распространение микровидов манжетки

№ п/п	Микровид	Скандинавия	Средняя Европа	Восточная Европа	Западная Сибирь	Восточная Сибирь	Северная Америка	Атлантическая Европа	Средиземное море	Кавказ	Средняя Азия	Австралия	Всего
1	<i>A. acutiloba</i>	+	+	+	+			+	+				6
2	<i>A. baltica</i>	+		+	+								3
3	<i>A. breviloba</i>			+									1
4	<i>A. conglobata</i>			+						+			2
5	<i>A. cymatophylla</i>	+	+	+									3
6	<i>A. dasycrater</i>			+									1
7	<i>A. filicaulis</i>	+	+	+			+	+					5
8	<i>A. glabricaulis</i>		+	+	+	+							4
9	<i>A. glaucescens</i>	+	+	+			+		+				5
10	<i>A. gracilis</i>	+	+	+	+		+		+			+	7
11	<i>A. heptagona</i>	+		+									2
12	<i>A. hians</i>			+	+								2
13	<i>A. hirsuticaulis</i>	+		+	+								3
14	<i>A. leiophylla</i>			+	+	+				+			4
15	<i>A. lindbergiana</i>			+									1
16	<i>A. litwinowii</i>			+									1
17	<i>A. monticola</i>	+	+	+	+	+	+	+					7
18	<i>A. nemoralis</i>			+	+								2
19	<i>A. obtusa</i>	+	+	+	+				+		+		6
20	<i>A. plicata</i>	+	+	+									3
21	<i>A. propinqua</i>	+	+	+									3
22	<i>A. sarmatica</i>	+	+	+									3
23	<i>A. schistophylla</i>			+									1
24	<i>A. semilunaris</i>	+		+									2
25	<i>A. stellaris</i>			+									1
26	<i>A. subcrenata</i>	+	+	+	+		+	+					6
27	<i>A. substrigosa</i>			+									1
28	<i>A. tubulosa</i>			+	+								2
Всего		15	12	28	12	3	5	4	4	2	1	1	

но, вероятно, с тем, что полная информация об их распространении пока отсутствует.

Микровиды *A. baltica* и *A. hirsuticaulis* распространены в Скандинавии, Восточной Европе, Западной Сибири. Подтвердилось предположение В.Н. Тихомирова (1969) о возможности обнаружения *A. baltica* на Урале. Для *A. baltica* и *A. hirsuticaulis* характерен восточноевропейско-западносибирский неморально-бореальный тип ареала.

A. cymatophylla, *A. plicata*, *A. propinqua*, *A. sarmatica* присущ европейский неморально-бореальный тип ареала. Все эти четыре микровида распространены в Скандинавии, Средней и Восточной Европе.

A. glabricaulis и *A. leiophylla* характеризуются соответственно средневропейско-западносибирским

бореально-неморальным и восточноевропейско-восточносибирским (с анклавом на Кавказе) неморально-бореальными типами ареала.

Небольшими по площади ареалами обладают следующие группы микровидов: *A. hians*, *A. nemoralis*, *A. tubulosa* с восточноевропейско-западносибирским бореально-неморальным и *A. heptagona*, *A. semilunaris* с восточноевропейским неморально-бореальными типами ареалов. *A. hians*, *A. nemoralis*, *A. tubulosa* распространены в Восточной Европе и в Западной Сибири. *A. heptagona*, *A. semilunaris* распространены в Скандинавии и в Восточной Европе.

A. breviloba, *A. conglobata*, *A. dasycrater*, *A. lindbergiana*, *A. litwinowii*, *A. schistophylla*, *A. stellaris*, *A. substrigosa* следует считать эндемиками, произрастаю-

щими лишь в Восточной Европе. По типам ареалов с учетом их широтной протяженности эндемики могут быть упорядочены следующим образом: *A. schistophylla*, *A. stellaris* с восточноевропейским бореальным типом ареала, *A. dasycrater* — с восточноевропейским неморально-бореальным, *A. breviloba*, *conglobata*, *lindbergiana*, *substrigosa* — с восточноевропейским бореально-неморальным, *A. litwinowii* — с во-

сточноевропейским неморальным. Выявлена их зональная приуроченность. Эти эндемичные микровиды произрастают главным образом в центральной части Восточной Европы. *A. conglobata* встречается также в Арктике, на севере совместно с *A. stellaris*, в Прибалтике совместно с *A. lindbergiana*, на востоке Восточной Европы совместно с *A. lindbergiana* и *A. litwinowii*.

Таблица 2

Сравнительная характеристика типов ареала микровидов манжетки Республики Марий Эл

№ п/п	Микровид	Тип ареала (по: Абрамов, 2000)	Тип ареала с учетом имеющихся сведений (по: Тихомиров, 2001)
1	<i>A. acutiloba</i>	Европейский бореальный	Европейско-западносибирский неморально-бореальный
2	<i>A. baltica</i>	Восточноевропейский бореальный	Восточноевропейско-западносибирский неморально-бореальный
3	<i>A. breviloba</i>	Восточноевропейский бореально-неморальный	Восточноевропейский бореально-неморальный
4	<i>A. conglobata</i>	Восточноевропейский бореальный	Восточноевропейский бореально-неморальный
5	<i>A. cymatophylla</i>	Европейский бореальный	Европейский неморально-бореальный
6	<i>A. dasycrater</i>		Восточноевропейский неморально-бореальный
7	<i>A. filicaulis</i>		Североамериканско-европейский бореально-неморальный
8	<i>A. glabricaulis</i>	Европейский бореальный	Европейско-западносибирский бореально-неморальный
9	<i>A. glaucescens</i>	Европейский бореально-неморальный	Североамериканско-европейский бореально-неморальный
10	<i>A. gracilis</i>	Европейский бореально-неморальный	Североамериканско-европейско-западносибирский бореально-неморальный
11	<i>A. heptagona</i>	Восточноевропейский бореальный	Восточноевропейский неморально-бореальный
12	<i>A. hians</i>		Восточноевропейско-западносибирский бореально-неморальный
13	<i>A. hirsuticaulis</i>	Восточноевропейско-западносибирский бореальный	Восточноевропейско-западносибирский неморально-бореальный
14	<i>A. leiophylla</i>	Европейский бореальный	Восточноевропейско-восточносибирский неморально-бореальный
15	<i>A. lindbergiana</i>	Европейский бореальный	Восточноевропейский бореально-неморальный
16	<i>A. litwinowii</i>	Восточноевропейский бореальный	Восточноевропейский неморальный
17	<i>A. monticola</i>	Европейско-западносибирский бореальный	Североамериканско-европейско-восточносибирский бореальный
18	<i>A. nemoralis</i>	Восточноевропейский неморальный	Восточноевропейско-западносибирский бореально-неморальный
19	<i>A. obtusa</i>	Европейско-среднеазиатский бореальный	Европейско-западносибирский неморально-бореальный
20	<i>A. plicata</i>	Европейский бореальный	Европейский неморально-бореальный
21	<i>A. propinqua</i>	Восточноевропейский бореально-неморальный	Европейский неморально-бореальный
22	<i>A. sarmatica</i>	Европейский бореальный	Европейский неморально-бореальный
23	<i>A. schistophylla</i>	Восточноевропейский бореальный	Восточноевропейский бореальный
24	<i>A. semilunaris</i>	Восточноевропейский бореальный	Восточноевропейский неморально-бореальный
25	<i>A. stellaris</i>	Восточноевропейский бореальный	Восточноевропейский бореальный
26	<i>A. subcrenata</i>	Европейский бореальный	Североамериканско-европейско-западносибирский бореальный
27	<i>A. substrigosa</i>	Европейский бореальный	Восточноевропейский бореально-неморальный
28	<i>A. tubulosa</i>	Восточноевропейский неморальный	Восточноевропейско-западносибирский бореально-неморальный

Поскольку типы ареалов микровидов, указанные Н.В. Абрамовым во «Флоре Республики Марий Эл...» (2000), были пересмотрены (табл. 2) в связи с обработкой рода В.Н. Тихомировым во «Флоре Восточной Европы» (2001), то отмечаем, что их названия остались без изменений только для *A. breviloba*, *A. schistophylla*, *A. stellaris*. Если подразделить микровиды по долготной протяженности их ареалов, наиболее часто в Марий Эл встречаются микровиды с восточно-европейским (*A. breviloba*, *A. conglobata*, *A. dasycrater*, *A. heptagona*, *A. lindbergiana*, *A. litwinowii*, *A. schistophylla*, *A. semilunaris*, *A. stellaris*, *A. substrigosa*), восточноевропейско-западносибирским (*A. baltica*, *A. hians*, *A. hirsuticaulis*, *A. nemoralis*, *A. tubulosa*) и европейским (*A. cy-*

matophylla, *A. plicata*, *A. propinqua*, *A. sarmatica*) типами ареалов. Ареалы других микровидов охватывают в той или иной степени помимо Европы, Восточной Европы и Западной Сибири дополнительно и Северную Америку, Восточную Сибирь.

В целом достаточно велика и широтная протяженность ареалов рассмотренных микровидов. Преобладающими широтными типами ареалов являются неморально-бореальный у *A. acutiloba*, *A. baltica*, *A. cymatophylla*, *A. dasycrater*, *A. heptagona*, *A. hirsuticaulis*, *A. leiophylla*, *A. obtusa*, *A. plicata*, *A. propinqua*, *A. sarmatica*, *A. semilunaris* и бореально-неморальный у *A. breviloba*, *A. conglobata*, *A. filicaulis*, *A. glabricaulis*, *A. glaucescens*, *A. gracilis*, *A. hians*, *A. lindbergiana*, *A. nemoralis*,

Таблица 3

Распространение микровидов манжетки в Восточной Европе

№ п/п	Микровид	Аркто-Евр.	Север		Прибалт.	Центр					Запад				Заволж.	Всего
			Кар.-Мурм.	Дв.-Печ.		Лад.-Ильм.	Верх.-Днепр.	Верх.-Волж.	Волж.-Кам.	Волж.-Дон.	Карп.	Днепр.	Молд.	Причерн.		
1	<i>A. acutiloba</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			+	12
2	<i>A. baltica</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			+	12
3	<i>A. breviloba</i>					+	+	+	+	+						5
4	<i>A. conglobata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+					+	10
5	<i>A. cymatophylla</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+				10
6	<i>A. dasycrater</i>								+	+						2
7	<i>A. filicaulis</i>	+			+	+		+		+						5
8	<i>A. glabricaulis</i>		+		+	+	+	+	+	+						7
9	<i>A. glaucescens</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		13
10	<i>A. gracilis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			+	12
11	<i>A. heptagona</i>	+			+	+	+	+	+	+	+					8
12	<i>A. hians</i>								+						+	2
13	<i>A. hirsuticaulis</i>		+	+	+	+	+	+	+	+					+	9
14	<i>A. leiophylla</i>			+				+	+	+						4
15	<i>A. lindbergiana</i>				+			+	+	+					+	5
16	<i>A. litwinowii</i>							+		+					+	3
17	<i>A. monticola</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	14
18	<i>A. nemoralis</i>							+	+	+					+	4
19	<i>A. obtusa</i>		+	+	+	+			+		+					6
20	<i>A. plicata</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+					9
21	<i>A. propinqua</i>		+	+	+	+	+	+	+	+		+			+	10
22	<i>A. sarmatica</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			+	11
23	<i>A. schistophylla</i>					+		+	+							3
24	<i>A. semilunaris</i>	+	+		+	+	+	+	+	+						8
25	<i>A. stellaris</i>		+					+	+							3
26	<i>A. subcrenata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			+	12
27	<i>A. substrigosa</i>							+	+	+						3
28	<i>A. tubulosa</i>								+						+	2
Всего		10	16	14	18	19	16	24	26	23	11	9	2	2	14	

A. substrigosa, *A. tubulosa*. У четырех микровидов тип ареала бореальный (*A. monticola*, *A. schistophylla*, *A. stellaris*, *A. subcrenata*). Относительно типа ареала очень редкого вида *A. litwinowii* нет единства мнений: он неморальный (Тихомиров, 2001) или бореальный (Абрамов, 2000).

Распространение микровидов в Восточной Европе

Все 28 микровидов манжетки, произрастающих на территории Республики Марий Эл, отмечены для Восточной Европы (табл. 1, 3), за исключением островов Франца-Иосифа и Новая Земля Арктики, Нижне-Донского и Нижне-Волжского районов, ее юго-востока и Крыма.

Почти половина из рассматриваемых микровидов обнаружена на большей части территории Восточной Европы. Максимальную площадь распространения здесь занимает *A. monticola*, произрастающая в Аркто-Европейском районе Арктики, на Севере, в Прибалтике, в Центре, на Западе и в Заволжском районе (рис. 2, восточнее Урала ареал не обозначен). Далее в порядке уменьшения занимаемой территории следует микровид *A. glaucescens*, обнаруженный, как и *A. monticola*, в тех же частях Восточной Европы, за исключением востока Заволжья. Такое же обширное распространение имеют *A. acutiloba*, *A. baltica*, *A. gracilis*, *A. subcrenata*, но на западе Восточной Европы они встречаются только лишь в двух районах из четырех — Карпатском и Днепровском. Широкое распространение (охватывают более половины площади Восточной Европы) характерно для *A. sarmatica*, *A. propinqua*, *A. cymatophylla*, *A. conglobata*, *A. hirsuticaulis*, *A. plicata*, *A. semilunaris*.

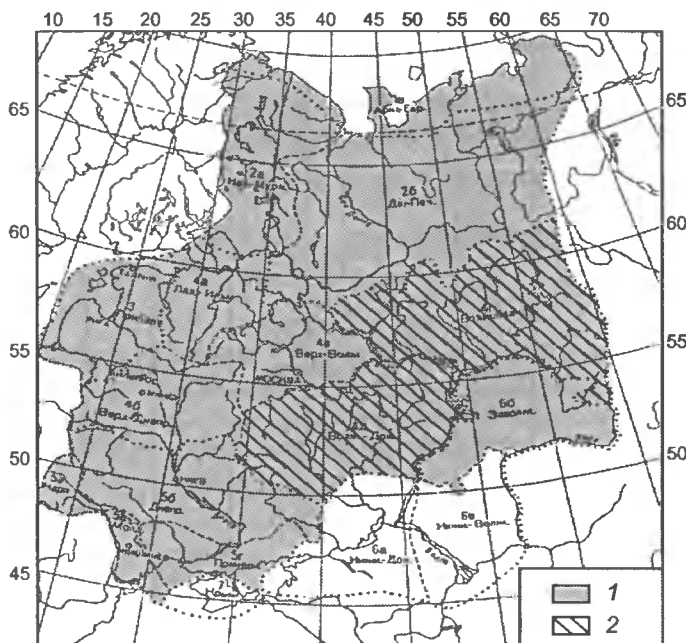


Рис. 2. Распространение *A. monticola* (1) и *A. dasycrater* (2) в Восточной Европе

Рассмотрим распространение других микровидов в порядке уменьшения занимаемой ими территории.

Характер распространения *A. heptagona*, *A. glabricaulis*, *A. filicaulis*, *A. lindbergiana*, *A. obtusa* прерывистый. По-видимому, пока это свидетельствует о недостаточной их изученности в отдельных районах Восточной Европы. Находка европейского микровида *A. filicaulis* на территории Республики Марий Эл (Глазунова, Кодочигова, 2004) уточнила восточную границу его ареала.

К сведениям по распространению редкого микровида *A. litwinowii*, приведенным во «Флоре Восточной Европы» (Тихомиров, 2001), следует добавить, что он произрастает и в Волжско-Камском районе, так как обнаружен в республиках Марий Эл (Абрамов, 1995), Удмуртии (Баранова, 2002), Пермской обл. (Овеснов, 1997). Таким образом, распространение *A. litwinowii* сходно с распространением *A. nemoralis* в центре и на востоке Восточной Европы. В этих же частях Восточной Европы произрастают *A. tubulosa* и *A. hians*, имеющие сходное, но меньшее по площади распространение сравнительно с *A. nemoralis*.

Из микровидов-эндемиков Центра Восточной Европы (*A. breviloba*, *A. substrigosa*, *A. dasycrater*, *A. schistophylla*) первые три тяготеют к востоку европейской России. Из них *A. dasycrater* имеет минимальную площадь распространения (рис. 2).

Микровиды *A. dasycrater*, *A. hians*, *A. litwinowii*, *A. schistophylla*, *A. substrigosa*, *A. tubulosa* распространены в двух-трех сопредельных районах Восточной Европы. На севере и в центре Восточной Европы обнаружено немного находок *A. leiophylla* и *A. stellaris*. Наблюдаемая прерывистость их ареалов, видимо, объясняется недостатком изученности.

Распространение микровидов в Республике Марий Эл

Из отмеченных для территории Республики Марий Эл 28 микровидов во всех ее природных районах произрастают 15 (табл. 4): *A. acutiloba*, *A. baltica*, *A. cymatophylla*, *A. hirsuticaulis*, *A. glabricaulis*, *A. gracilis*, *A. lindbergiana*, *A. litwinowii*, *A. monticola*, *A. plicata*, *A. propinqua*, *A. sarmatica*, *A. stellaris*, *A. subcrenata*, *A. substrigosa*.

Только во всех левобережных (по отношению к Волге) природных районах Республики выявлено еще 5 микровидов — *A. conglobata*, *A. leiophylla*, *A. obtusa*, *A. schistophylla*, *A. semilunaris*. Эти микровиды не обнаружены в Юго-Западном (Правобережном) районе. Заметим, что во «Флоре Восточной Европы» (Тихомиров, 2001) об *A. obtusa* и *A. schistophylla* также не приводятся сведения о нахождении их во флористических районах правобережья Волги: Верхне-Волжском и Волжско-Донском. Нет ни одного микровида в Республике Марий Эл, который встречался бы только в Правобережном Юго-Западном районе.

Таблица 4

Распространение микровидов манжетки в природных районах Республики Марий Эл

№ п/п	Микровид	Природный район					
		ЮЗ	ВЮ	Ю	ОК	СВ	В
1	<i>A. acutiloba</i>	+	+	+	+	+	+
2	<i>A. baltica</i>	+	+	+	+	+	+
3	<i>A. breviloba</i>		+	+	+		+
4	<i>A. conglobata</i>		+	+	+	+	+
5	<i>A. cymatophylla</i>	+	+	+	+	+	+
6	<i>A. dasycrater</i>		+	+			+
7	<i>A. filicaulis</i>	+	+			+	+
8	<i>A. glabricaulis</i>	+	+	+	+	+	+
9	<i>A. glaucescens</i>	+		+	+	+	+
10	<i>A. gracilis</i>	+	+	+	+	+	+
11	<i>A. heptagona</i>	+	+		+	+	+
12	<i>A. hians</i>	+	+	+		+	
13	<i>A. hirsuticaulis</i>	+	+	+	+	+	+
14	<i>A. leiophylla</i>		+	+	+	+	+
15	<i>A. lindbergiana</i>	+	+	+	+	+	+
16	<i>A. litwinowii</i>	+	+	+	+	+	+
17	<i>A. monticola</i>	+	+	+	+	+	+
18	<i>A. nemoralis</i>		+	+	+		+
19	<i>A. obtusa</i>		+	+	+	+	+
20	<i>A. plicata</i>	+	+	+	+	+	+
21	<i>A. propinqua</i>	+	+	+	+	+	+
22	<i>A. sarmatica</i>	+	+	+	+	+	+
23	<i>A. schistophylla</i>		+	+	+	+	+
24	<i>A. semilunaris</i>		+	+	+	+	+
25	<i>A. stellaris</i>	+	+	+	+	+	+
26	<i>A. subcrenata</i>	+	+	+	+	+	+
27	<i>A. substrigosa</i>	+	+	+	+	+	+
28	<i>A. tubulosa</i>	+			+		+
Всего		20	26	25	25	24	27

A. glaucescens обнаружена во всех природных районах, за исключением Ветлужско-Юшутского. *A. heptagona* также встречается во всех природных районах, за исключением Южного. *A. nemoralis* и *A. breviloba* распространены на большей части территории республики, кроме Юго-Западного и Северо-Восточного ее районов.

Всего лишь в нескольких значительно удаленных друг от друга местонахождениях в республике пока обнаружены *A. filicaulis*, *A. hians*, *A. tubulosa*, *A. dasycrater* (рис. 3). В Оршанско-Кокшагском и Южном природных районах пока не обнаружена *A. filicaulis*. Распространение *A. hians* по республике прерывается в Оршанско-Кокшагском и Восточном природных районах. *A. dasycrater* выявлена в Ветлужско-Юшутском, Восточном и Южном районах. *A. tubulosa* обнаружена в Оршанско-Кокшагском, Восточном и Юго-Западном районах.

Между природными районами республики не выявлено существенных различий по числу известных микровидов. Отсутствие данных о распространении отдельных микровидов в тех или иных природных районах республики, вероятно, связано с еще неполным обследованием их территорий. В Ветлужско-Юшутском районе сборы манжетки проводились лишь в поймах рек, остальная территория района, по-видимому, менее благоприятна для произрастания манжетки, поскольку там почва заболочена, преобладают сосновые леса (рис. 1).

Сравнение состава микровидов манжетки в природных районах республики с помощью коэффициента Жаккара показывает, что степень его сходства в разрезе природных районов значительна (от 81,5 до 92,6%), за исключением Юго-Западного (Правобережного) района, где степень сходства ниже (от 60,7 до 67,9%). Индекс биотической дисперсии Коха (Грейг-Смит, 1967) (85%) подтверждает значительную степень изученности микровидового состава манжетки во всех природных районах республики.

Сравнение состава микровидов рода манжетка Республики Марий Эл с составом микровидов в сопредельных с ней регионах — Нижегородской (по: Аверкиев, Аверкиев, 1985), Кировской (по: Определитель растений Кировской области, 1975) областях, Республики Татарстан (по: Сосудистые растения Татарстана, 2000) с помощью коэффициента Жаккара — показывает, что степень их сходства составляет соответственно 73,3; 51,7 и 48,6%. Сходство состава микровидов *Alchemilla* Республики Марий Эл с тем же более удаленных территорий — Удмуртии (Баранова, 2002), Башкортостана (Определитель высших растений Башкирской АССР, 1989) — равно 58,1 и 24,5% соответственно. Естественно, эти данные отражают как степень изученности микровидового состава в том или ином регионе, так и разнообразие природных и климатических условий. По отношению к территории Марий Эл республики Татарстан и Башкортостан располагаются южнее всех перечисленных регионов. Также следует учесть и разнообразие экологических условий этих территорий, и особенности экологии микровидов манжетки. В целом представители рода *Alchemilla* в Европейской России предпочитают влажный климат (Малышев, 1972) и, в частности, освещенные мезофитные местообитания. По мнению В.Н. Тихомирова (1969), широкое распространение многих микровидов манжетки «облегчается свойственной им широкой экологической амплитудой, создающей предпосылки для освоения новых пространств».

Подводя итоги, отмечаем, что встречающиеся на территории Республики Марий Эл микровиды рода манжетка имеют ареалы разной протяженности (от широко распространенных в умеренных областях мира до эндемичных для восточноевропейской части России) и разных типов зональности (немораль-

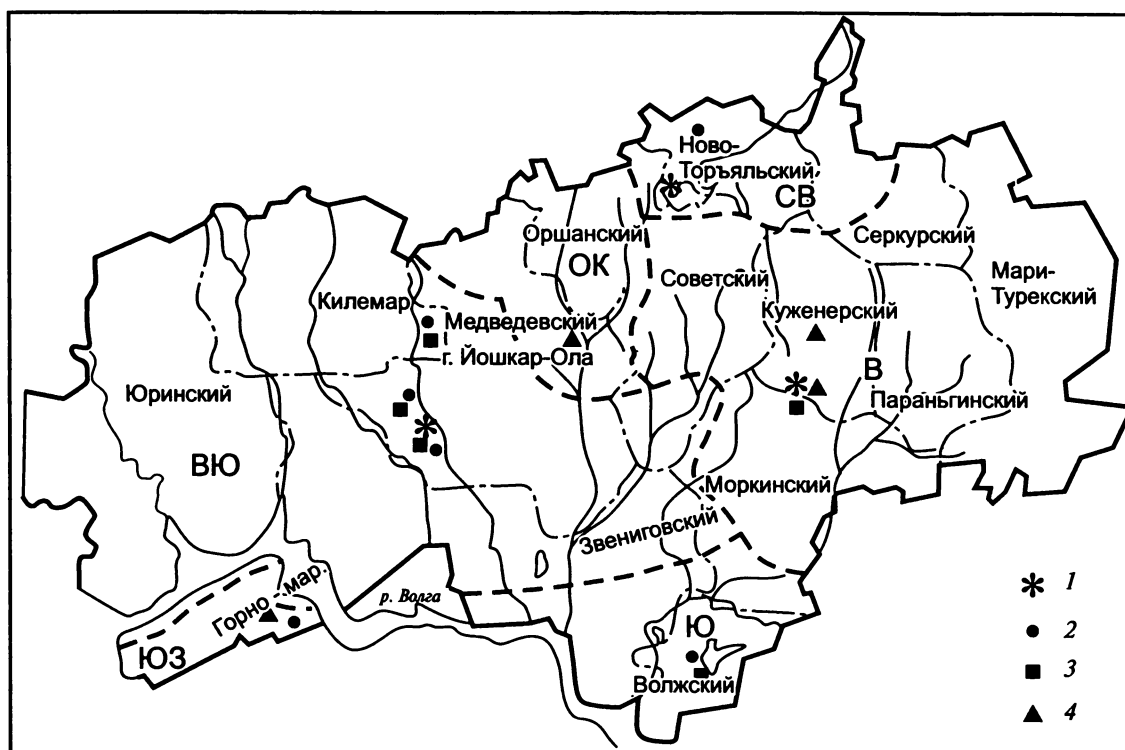


Рис. 3. Места сбора *A. filicaulis* (1), *A. hians* (2), *A. dasycrater* (3), *A. tubulosa* (4) в природных районах Республики Марий Эл

но-бореальный, бореально-неморальный, бореальный). Для обычных для флоры Республики Марий Эл микровидов *A. acutiloba*, *A. gracilis*, *A. monticola*, *A. subcrenata* прослежено широкое распространение в пределах всей северной умеренной части Земли; они имеют европейское происхождение (Тихомиров, 1969). Не зафиксировано микровидов *Alchemilla*, эндемичных только для территории Республики Марий Эл. Целая группа микровидов представлена эндемиками Восточной Европы (*A. breviloba*, *A. substri-gosa*, *A. dasycrater*, *A. schistophylla*). Сложный состав микровидов рода манжетка на территории Республики Марий Эл отражает ее местоположение на границе Европейской и Западно-Сибирской провинций Евросибирской флористической области, где на этот состав влияет многообразие микровидов и Европы, и близкого Урала как одной из областей формообразования рода *Alchemilla* L.

Выполненная работа не только характеризует число, состав, особенности ареалов и распространение микровидов *Alchemilla* в Марий Эл, но и приводит в сравнительном плане сведения, необходимые для дальнейшего изучения экологии, популяционной изменчивости и других особенностей микровидов. Вместе с другими материалами она послужит в перспективе для целей познания агамно-половых комплексов у манжетки, как и для разработки способа таксономического описания, адекватного биологической специфике этого рода.

Авторы выражают благодарность чл.-корр. РАН, проф. В.Н. Павлову за ценные консультации, чл.-корр. РАЕН, проф. В.С. Новикову за возможность использовать некоторые новейшие источники литературы и докт. биол. наук, проф. Н.В. Глозову за участие в обсуждении материала.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 06-04-49191-а) и гранта МарГУ (задание Мин. образования и науки РФ).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов Н.В. Конспект флоры Республики Марий Эл. Йошкар-Ола, 1995. 192 с.

Абрамов Н.В. Флора Республики Марий Эл: инвентаризация, районирование, охрана и проблемы рационального использования ее ресурсов. Йошкар-Ола, 2000. 164 с.

Абрамов Н.В., Власов С.П. О новых для флоры Марийской АССР видах манжетки // Мат-лы II межвуз. конф. молодых ученых Волго-Вятского региона. Йошкар-Ола, 1973. С. 3.

Аверкиев Д.С., Аверкиев В.Д. Определитель растений Горьковской области. 2-е изд., испр. и доп. Горький, 1985. 320 с.

Баранова О.Г. Местная флора Удмуртии: анализ, конспект, охрана. Ижевск, 2002. 199 с.

Власов С.П., Абрамов Н.В. Манжетки (*Alchemilla* L.) во флоре Марийской АССР // Флора Марийской АССР и вопросы ее охраны. Йошкар-Ола, 1981. С. 123–129.

Глазунова К.П. О возможности применения теории агамно-полового комплекса к систематике покрытосеменных растений (на примере рода *Alchemilla* L.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82, вып. 5. С. 129–139.

Глазунова К.П. Апомиксис у восточноевропейских представителей рода *Alchemilla* L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1983. 17 с.

Глазунова К.П., Кодочигова О.В. Новые для флоры Республики Марий Эл виды манжеток (*Alchemilla* L., Rosaceae) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2004. Т. 109, вып. 3. С. 86.

Глазунова К.П., Обухова М.А. *Alchemilla tubulosa* Juz. — новый вид для флоры Республики Марий Эл // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1999. Т. 104, вып. 2. С. 61.

Грант В. Видообразование у растений. М., 1984. 528 с.
Грейг-Смит П. Количественная экология растений / Пер. с англ.; Под ред. и с предисл. Т.А. Работнова, А.А. Уранова. М., 1967. С. 204.

Губанов И.А. Каталог типовых образцов сосудистых растений Гербария Московского университета (MW). 2-е изд., испр. и доп. / Под ред. В.Н. Павлова. М., 2002. 213 с.

Малышев Л.И. Флористические спектры Советского Союза // История флоры растительности Евразии. Л., 1972. С. 17–40.

Овеснов С.А. Конспект флоры Пермской области. Пермь, 1997. 252 с.

Определитель высших растений Башкирской АССР. Ч. 2 / Алексеев Ю.Е., Галеева А.Х., Губанов И.А. и др. М., 1989. 375 с.

Определитель растений Кировской области. Ч. 2. Киров, 1975. 304 с.

Павлов Н.В. Ботаническая география СССР. Алма-Ата, 1948. 704 с.

Сенников А.Н. Проблемы и перспективы таксономического изучения апомиктических таксонов Восточной

Европы // Изучение флоры Восточной Европы: достижения и перспективы / Тез. докл. Междунар. конф. (Санкт-Петербург, 23–28 мая 2005 г.) / Под ред. А.Н. Сенникова и Д.В. Гельмана. М.; СПб., 2005. С. 76–77.

Сосудистые растения Татарстана / О.В. Бакин, Т.В. Рогова, А.П. Ситников. Казань, 2000. 496 с.

Тимохин А.К., Озерова Л.В. Основы географии растений. М., 2002. 136 с.

Тихомиров В.Н. Манжетки Московской области (систематический обзор) // Растительность и почвы Нечерноземного центра европейской части СССР (Мат-лы к познанию фауны и флоры СССР. Нов. серия. Отд. бот. Вып. 13). М., 1969. С. 98–151.

Тихомиров В.Н. *Alchemilla* L. — Манжетка // Флора северо-востока европейской части СССР. Т. 3. Л., 1976. С. 134–145.

Тихомиров В.Н. Новый вид и обзор манжеток (*Alchemilla* L.) флоры Мордовии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101, вып. 5. С. 81–86.

Тихомиров В.Н. Манжетка — *Alchemilla* L. // Флора Восточной Европы. Т. 10. СПб., 2001. С. 470–531.

Тихомиров В.Н., Глазунова К.П. *Alchemilla* L. — Манжетка // Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. 10-е изд. М., 2006. С. 306–313.

Тихомиров В.Н., Нотов А.А., Петухова Л.В., Глазунова К.П. Род Манжетка // Флора Московской области. Вып. 10. М., 1995. С. 83–118.

Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л., 1974.

Федоров Ан.А. Фитоценозы европейской части СССР // Флора европейской части СССР. Т. 4. Л., 1979. С. 10–27.

Юзенчук С.В. Манжетка — *Alchimilla* L. // Флора СССР. Т. 10. М.; Л., 1941. С. 289–410.

Fröhner S. *Alchemilla* // Hegi G. III. Fl. Mitteleur. 2. Aufl. 4, 2B: 13. 1995. S. 242.

Биологический ф-т МГУ
119992, Москва, Ленинские горы

Марийский гос. университет,
Йошкар-Ола

Поступила в редакцию
18.09.06

COMPARATIVE CHARACTERISTICS OF RANGES OF MICROSPECIES OF THE GENUS *ALCHEMILLA* L. (ROSACEAE) IN THE MARI EL REPUBLIC

K.P. Glazunova, N.V. Abramov, O.V. Kodochigova

Summary

Twenty-eighty microspecies of the genus (*Alchemilla vulgaris* L. sensu lato, Rosaceae) recorded in the Mari El Republic widely vary in ranges (from those occupying large area in the moderate zone of the world those endemic to East European Russia) and are confined to different zones (boreal, nemoral-boreal, and boreal-nemoral). No microspecies of *Alchemilla vulgaris* L. s. l. endemic to the Mari El Republic occur. The composition of microspecies of *Alchemilla vulgaris* L. s. l. in the republic is influenced by the microspecies diversity of both eastern Europe and the Ural Region.

УДК 581.55:581.527.8

СТЕПИ БАШКИРСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО ЗАПОВЕДНИКА: АНАЛИЗ ВКЛАДА ВЕДУЩИХ ФАКТОРОВ И СИНТАКСОНИИ

Т.В. Жирнова, С.М. Ямалов, Б.М. Миркин

Растительность Башкирского государственного природного заповедника (БГПЗ) была объектом исследования многих ботаников (Жирнова, 1987, 2001; Нешатаев, Ухачева, 1988; и др.). Недавно монографическую характеристику лесов, выполненную в соответствии с требованиями направления Браун-Бланке, опубликовал В.Б. Мартыненко с соавторами (2003). Однако детальной характеристики степной растительности по сей день нет. В предлагаемой статье авторы ставят задачу восполнить этот пробел и дать характеристику степям с использованием как ординационных подходов, наиболее соответствующих континуальной природе растительности степей, так и синтаксономии, при которой непрерывные гаммы изменений растительности редуцируются до иерархии дискретных синтаксонов.

Природные условия формирования степной растительности

Степи БГПЗ экстразональны и представляют остров в окружении сосновых лесов. Они приурочены к сильно расчлененному горному массиву Южный Крак (центральная часть Южного Урала). На их долю приходится около 20% территории заповедника (примерно 9,9 тыс. га). Диапазон высот, на которых распространены горные степи, от 550 до 920 м над ур. моря. Степи занимают вершины и гребни хребтов и верхние (реже средние) части их склонов различной крутизны и каменистости, преимущественно южной и юго-восточной экспозиций. Почвы — горно-степные примитивные, черноземовидные — отличаются малой мощностью гумусового горизонта, неясно выраженной структурой и слабой дифференциацией на генетические горизонты. Многие горно-степные сообщества исследуемого региона не являются в нем коренными, а представляют собой сукцессионные варианты, сформировавшиеся на месте сведенных лесов в результате ветровалов и неоднократных пожаров, а до организации заповедника и в период его временной ликвидации — в результате рубок и интенсивного выпаса (Жирнова, 1987).

По данным метеонаблюдений, выполненных на территории БГПЗ, на степных склонах формируются своеобразные и жесткие условия макроклимата, создающие экологический барьер для развития древесной растительности. Это высокие летние температуры на поверхности почвы (до $+51,1...+55,1^{\circ}$ —

среднемесячные максимальные и до $+66...+70,8^{\circ}$ — абсолютные максимальные) в сочетании с физической сухостью почвы (минимальная величина влажности корнеобитаемого горизонта может достигать 3,30–3,65%); частые поздневесенние и летние заморозки (до $-12,5^{\circ}$); большие амплитуды крайних суточных температур на поверхности почвы (до $66-67,1^{\circ}$).

В соответствии с ботанико-географическим районированием (Лавренко и др., 1991) степи Южного Крака относятся к типу южноуральских низкогорных петрофитных луговых степей, связанных с предгорьями восточного макросклона Южного Урала, и входят в состав Западносибирской лесостепной провинции Причерноморско-Казахстанской степной подобласти. Видовое богатство степей умеренно высокое (за счет участия лугово-степных, опушечных и лесных видов). Гиперпетрофитных степей на выходах скальных пород с *Orostachys spinosa* на территории заповедника нет.

Прямая ординация. Ординационный анализ растительности горных территорий получил развитие благодаря работам Р. Уиттекера (1980), который исследовал горные системы Грейт-Смоки-Маунтинс, Сискийю и использовал метод секущихся трансект, которые отражали вертикальную поясность растительности и ее распределения вдоль «топографического градиента увлажнения» (склоны разных экспозиций, межгорные долины и затемненные ущелья). Этот метод получил «количественную оснастку» в работах уфимских геоботаников в 70-е гг. прошлого столетия, которые разработали методы градиентного анализа высотных топоклинов при изучении растительности гор Монголии (Миркин, Наумова, 1998). Метод включал анализ распределения видов по склонам разных экспозиций, причем значимость связи с фактором ординации оценивалась дисперсионным анализом — квадратом корреляционного отношения (η^2) и критерием Фишера. Это позволяло оценить вклад того или иного фактора ординации в распределение видов.

В обработку было включено 145 видов сосудистых растений из 253 полных геоботанических описаний (автор Т.В. Жирнова), для которых учитывались высота над уровнем моря, крутизна склона, экспозиция, степень каменистости почвы и ее глубина.

Ординационному анализу был предпослан корреляционный анализ некоторых факторов среды. В частности, было показано, что закаменность почвы значимо связана прямой зависимостью с крутизной склона и обратной с глубиной почвы. Это позволило нам исследовать влияние на растительность всего трех факторов — высоты над уровнем моря, экспозиции и каменистости почвы. При этом, поскольку трехфакторный анализ при невысоком уровне влияния факторов неэффективен (значительный вес берут на себя дисперсии взаимодействия, что осложняет оценку значимости связи с факторами), мы построили два дисперсионных комплекса:

а) двухфакторный с факторами «высота над уровнем моря» и «экспозиция», причем с учетом укороченности обоих градиентов были разбиты всего на две градации (свыше 700 м над ур. моря и ниже 700 м над ур. моря; южная (Ю.), юго-восточная

(Ю.-В.), юго-западная (Ю.-З.) и западная (З.), восточная (В.) экспозиции);

б) однофакторный анализ по градиенту каменистости почвы: три градации (0–10%, 11–30 и выше 30%);

Непрямая ординация. Кроме того, выполнена не прямая ординация методом главных компонент (РСА) с использованием пакета программ CANOCO (Ter Braak, 1988). Этот подход для анализа влияния экспозиции на распределение видов использовали У. Янь и В.Г. Онипченко (2005).

Классификация. В основу синтаксономического анализа было положено 483 полных геоботанических описания степей заповедника¹. Материал был собран Т.В. Жирновой в период полевых сезонов 1976–2004 гг. Для оценки обилия видов на площадке использовалась шкала Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964). Эколого-флористическая классификация проведена методом классического синтаксономического анализа (Миркин, Наумова, 1998; Braun-Blanquet, 1964; Westhoff, Maarel, 1978). Для обработки материала использовались программы TURBOVEG и MEGATAB (Hennekens, 1995). Постоянство видов в фитоценозах оценивалось по традиционному для методики Браун-Бланке градациям: + — 1–10%; I — 11–20; II — 21–40; III — 41–60; IV — 61–80; V — 81–100%. Названия видов даны по С.К. Черепанову (1995).

Анализ влияния факторов экспозиции и высоты над уровнем моря

В результате двухфакторного дисперсионного анализа, в который, как отмечалось, было включено 145 видов, выявлено, что в целом уровень факторизации (сумма значений силы влияния факторов) очень низкий и не превышает 0,1. Статистически значимая связь с фактором высоты над уровнем моря выявлена у 55 видов, с экспозицией — у 38. Все виды имеют сквозное распространение, и их связь с гра-

дациями факторов невысокая, различия генеральных средних (постоянства видов) не превышают 0,3. Это связано с ограниченностью гиперпространства экологических факторов и сквозным распространением большинства видов по обоим градиентам. Тем не менее для многих видов установлено статистически значимое тяготение к одной из градаций факторов.

Распределение 40 видов по группам, отражающим отношение к факторам, показано в табл. 1; из нее видно, что с восточными и западными склонами связаны опушечные, луговые, лесные и лугово-степные виды — *Lupinaster pentaphyllus*, *Antennaria dioica*, *Myosotis popovii*, *Calamagrostis arundinacea*, *Festuca rupicola*, *Polygonatum odoratum*, *Viola rupestris*, *Campanula wolgensis*, *Rumex acetosa* и др. Именно на этих склонах происходит контакт степных сообществ с лесами. С южными склонами, напротив, связаны петрофитные виды, такие, как *Echinops crispus*, *Centaurea sibirica*, *Silene baschkirorum*, *Allium rubens*, *Cerastium arvense*, а также ксерофитные злаки — *Stipa zaleskii* и *Helictotrichon desertorum*, для которых на южных склонах складываются оптимальные условия.

Опушечные, луговые, лесные и лугово-степные виды мезофитного варианта степей связаны с высотами от 550 до 700 м над ур. моря — *Elytrigia repens*, *Calamagrostis epigeios*, *Lupinaster pentaphyllus*, *Verbascum phoeniceum*, *Hypericum perforatum*, *Artemisia campestris*. Многие из них также связаны с экотонными участками лес-степь. Примечательно, что к этому интервалу высот приурочены синантропные виды —

Таблица 1

Дисперсионный анализ влияния факторов высоты над уровнем моря и экспозиции на распределение некоторых видов

Вид	Сила влияния фактора η ²			Уровень факторизации	Генеральные средние			
	А	В	АВ		А		В	
					А1	А2	В1	В2
I. Виды, тяготеющие к склонам Ю., Ю.-В., Ю.-З. экспозиции и не показавшие значимой связи с высотой над уровнем моря								
<i>Echinops crispus</i>	0,049	0,005*	0,002*	0,056	0,359	0,224	0,566	0,541
<i>Cerastium arvense</i>	0,013	0,003*	0,009	0,025	0,752	0,704	0,772	0,929
<i>Silene baschkirorum</i>	0,014	0,001*	0,006	0,021	0,315	0,255	0,368	0,490
<i>Allium rubens</i>	0,006	0,001*	0,011	0,018	0,373	0,276	0,338	0,510
<i>Stipa dasyphylla</i>	0,009	0,002*	0,001*	0,012	0,097	0,041	0,147	0,133
II. Виды, тяготеющие к склонам Ю., Ю.-З., Ю.-В. экспозиции и высотой ниже 700 м над ур. моря								
<i>Chenopodium album</i>	0,012	0,040	0,007	0,059	0,432	0,306	0,404	0,092
<i>Calamagrostis epigeios</i>	0,006	0,031	0,019	0,056	0,111	0,082	0,279	0,031
<i>Fallopia convolvulus</i>	0,008	0,036	0,011	0,055	0,526	0,429	0,544	0,194
<i>Centaurea sibirica</i>	0,007	0,008	0,002*	0,017	0,964	0,898	0,985	0,959
III. Виды, тяготеющие к склонам З. и В. экспозиции и не показавшие значимой связи с высотой над уровнем моря								
<i>Rumex acetosa</i>	0,041	0,004*	0,005*	0,05	0,109	0,204	0,015	0,010
<i>Viscaria viscosa</i>	0,008	0,002*	0,015	0,025	0,485	0,561	0,691	0,531

¹ Расхождение числа описаний, использованных для ординации, связано с тем, что для ординационного анализа были отобраны только те описания, для которых имелись учеты среды.

Окончание табл. 1

Вид	Сила влияния фактора η2			Уровень факторизации	Генеральные средние			
	А	В	АВ		А		В	
					А1	А2	В1	В2
<i>Sanguisorba officinalis</i>	0,007	0,004*	0,009	0,02	0,064	0,173	0,074	0,051
<i>Centaurea ruthenica</i>	0,018	0,000*	0,001*	0,019	0,167	0,204	0,081	0,071
<i>Rumex thyrsoiflorus</i>	0,009	0,001*	0,009	0,019	0,153	0,204	0,294	0,204
IV. Виды, тяготеющие к склонам З. и В. экспозиции и высотой свыше 700 м над ур. моря								
<i>Antennaria dioica</i>	0,007	0,036	0,019	0,062	0,006	0,143	0,029	0,051
<i>Myosotis popovii</i>	0,006	0,035	0,006	0,047	0,212	0,439	0,346	0,439
<i>Phleum phleoides</i>	0,017	0,018	0,001*	0,036	0,415	0,571	0,566	0,663
<i>Euphrasia pectinata</i>	0,007	0,015	0,011	0,033	0,103	0,286	0,118	0,133
<i>Campanula wolgensis</i>	0,006	0,020	0,006	0,032	0,014	0,102	0,015	0,041
<i>Chamaecytisus ruthenicus</i>	0,017	0,012	0,003*	0,032	0,680	0,806	0,824	0,867
<i>Polygonatum odoratum</i>	0,006	0,013	0,005*	0,024	0,326	0,541	0,316	0,367
V. Виды, тяготеющие к склонам З. и В. экспозиции и высотой ниже 700 м над ур. моря								
<i>Lupinaster pentaphyllus</i>	0,010	0,026	0,040	0,076	0,100	0,408	0,184	0,153
<i>Juniperus communis</i>	0,018	0,017	0,018	0,053	0,075	0,276	0,074	0,071
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	0,007	0,021	0,024	0,052	0,131	0,398	0,191	0,184
VI. Виды, не показавшие значимой связи с экспозицией и высотой над уровнем моря								
<i>Silene amoena</i>	0,001*	0,000*	0,021	0,022	0,808	0,939	0,904	0,806
<i>Brachypodium pinnatum</i>	0,000*	0,007*	0,015	0,022	0,028	0,122	0,088	0,071
<i>Tephrosia integrifolia</i>	0,004*	0,004*	0,011	0,019	0,000	0,031	0,007	0,000
<i>Dianthus acicularis</i>	0,003*	0,001*	0,014	0,018	0,295	0,204	0,228	0,408
<i>Spiraea hypericifolia</i>	0,003*	0,001*	0,014	0,018	0,162	0,245	0,221	0,071
<i>Alyssum tortuosum</i>	0,005*	0,004*	0,001*	0,01	0,582	0,663	0,669	0,694
<i>Tanacetum millefolium</i>	0,005*	0,000*	0,005*	0,01	0,618	0,551	0,618	0,724
VII. Виды, не показавшие значимой связи с экспозицией и тяготеющие к высоте свыше 700 м над ур. моря								
<i>Helictotrichon schellianum</i>	0,004*	0,064	0,011	0,079	0,123	0,408	0,257	0,378
<i>Polygala comosa</i>	0,004*	0,048	0,010	0,062	0,106	0,347	0,228	0,316
<i>Eremogone saxatilis</i>	0,002*	0,018	0,040	0,06	0,312	0,235	0,132	0,510
<i>Pulsatilla patens</i>	0,003*	0,048	0,008	0,059	0,198	0,500	0,228	0,357
<i>Thalictrum foetidum</i>	0,001*	0,055	0,000	0,056	0,348	0,622	0,324	0,571
<i>Seseli libanotis</i>	0,001*	0,040	0,000*	0,041	0,630	0,827	0,581	0,816
<i>Aster alpinus</i>	0,001*	0,037	0,002*	0,04	0,593	0,816	0,662	0,806
<i>Koeleria sclerophylla</i>	0,000*	0,014	0,017	0,031	0,195	0,184	0,066	0,296
<i>Dracocephalum ruyschiana</i>	0,002*	0,021	0,003*	0,026	0,120	0,265	0,191	0,255
<i>Androsace septentrionalis</i>	0,001*	0,011	0,008	0,02	0,033	0,041	0,007	0,102
VIII. Виды, не показавшие значимой связи с экспозицией и тяготеющие к высоте ниже 700 м над ур. моря								
<i>Verbascum phoeniceum</i>	0,000*	0,040	0,008	0,048	0,164	0,071	0,243	0,000
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	0,002*	0,027	0,009	0,038	0,167	0,102	0,294	0,061
<i>Hypericum perforatum</i>	0,003*	0,018	0,015	0,036	0,100	0,092	0,235	0,041
<i>Artemisia campestris</i>	0,002*	0,015	0,003*	0,02	0,713	0,643	0,831	0,633
<i>Polygonum aviculare</i>	0,000*	0,013	0,006	0,019	0,075	0,051	0,118	0,000
<i>Vincetoxicum albowanum</i>	0,000*	0,016	0,001*	0,017	0,331	0,235	0,360	0,184
<i>Galium tinctorium</i>	0,000*	0,007	0,008	0,015	0,028	0,031	0,074	0,000
<i>Carex supina</i>	0,000*	0,012	0,002*	0,014	0,593	0,520	0,632	0,449

Условные обозначения: А — фактор экспозиции; В — фактор высоты над уровнем моря; А1 — южная, юго-восточная, юго-западная экспозиции, А2 — западная, восточная экспозиции, В1 — высота ниже 700 м над ур. моря, В2 — высота свыше 700 м над ур. моря. Уровень факторизации — сумма силы влияния фактора А, В и АВ. * — отсутствие значимой связи при д.у. 0,95.

Chenopodium album, *Fallopia convolvulus*, *Polygonum patulum*, некоторые степные злаки (*Stipa pennata*, *S. zaleskii*, *Poa transbaicalica*) и степные кустарники (*Caragana frutex*, *Cerasus fruticosa*).

С высотами 700–920 м над ур. моря связана группа лугово-степного разнотравья — *Myosotis popovii*, *Aster alpinus*, *Pedicularis kaufmannii*, *Seseli libanotis*, *Geranium pseudosibiricum*, *Dracocephalum ruyschiana*, *Hylotelephium triphyllum*, *Polygala comosa*, *Pulsatilla patens*, *Eremogone saxatilis*.

Анализ влияния фактора каменистости почв

Результаты однофакторного распределения 30 видов по градиенту каменистости почвы показаны в табл. 2. Общее число видов, показывающих значимую связь с этим фактором, 65, для 80 видов влияние было незначимым. Нетрудно видеть, что фактор каменистости влияет сильнее, чем высота над уровнем моря и экспозиция. В то же время, за редким исключением, все распределения видов вдоль градиента положение, т.е. меняется лишь постоянство видов, но все они представлены на всем его протяжении. Это можно объяснить тем, что в условиях исследованной совокупности степных сообществ даже однородная на глаз пробная площадка внутренне гетерогенна и включает набор микроместообитаний с разной глубиной почвы, единичными выходами камней, что позволяет соотносить вместе как видам петрофитной ориентации, так и видам, тяготеющим к мягким почвам. По этой причине в составе сообществ нет видов гиперпетрофитных степей (*Orostachys spinosa*), характерных для Башкирского Зауралья.

Анализ показал, что большая часть видов тяготеет к слабокаменистым и некаменистым почвам. В эту группу вошли виды лугов и ксеротермных опушек (*Achillea millefolium*, *Fragaria viridis*, *Melampyrum cristatum*, *Rumex acetosa*, *Pulsatilla patens*, *Calamagrostis arundinacea*, *Dracocephalum ruyschiana*, *Origanum vulgare*, *Sanguisorba officinalis*, *Aconogonon alpinum* и др.) и некоторые лугово-степные злаки (*Phleum phleoides*, *Helictotrichon schellianum*). С почвами средней каменистости (11–30%) связана группа степных видов (*Echinops crispus*, *Thalictrum foetidum*, *Eremogone saxatilis* и др.). Однако их распределение имеет сглаженный пик в этой части градиента — они также имеют высокую представленность либо на некаменистых (*Thalictrum foetidum*, *Eremogone saxatilis*), либо на сильнокаменистых субстратах (*Galatella angustissima*, *Tanacetum millefolium*). Крайнюю часть градиента (каменистость выше 30%) заняла группа петрофитов — *Artemisia frigida*, *Dianthus acicularis*, *Allium rubens*, *Alyssum tortuosum*, *Onosma simplicissima*, *Thymus guberlinensis*, *Koeleria sclerophylla* и др.

Для сравнения результатов ординации и классификации была использована аббревиатура эколого-фитоценотических групп, выделенных при ординации в табл. 3.

Таблица 2

Дисперсионный анализ влияния фактора каменистости почвы

Вид	Сила влияния фактора η^2	Генеральные средние		
		A1	A2	A3
А. Виды, тяготеющие к каменистости 0–10%				
<i>Filipendula vulgaris</i>	0,366	0,976	0,646	0,363
<i>Achillea millefolium</i>	0,248	0,632	0,188	0,125
<i>Aconogonon alpinum</i>	0,234	0,984	0,771	0,550
<i>Fragaria viridis</i>	0,193	0,440	0,104	0,038
<i>Phleum phleoides</i>	0,179	0,616	0,333	0,150
<i>Carex caryophyllea</i>	0,169	0,664	0,354	0,213
<i>Myosotis popovii</i>	0,168	0,440	0,146	0,050
<i>Pulsatilla patens</i>	0,116	0,376	0,188	0,050
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	0,096	0,312	0,146	0,038
<i>Dracocephalum ruyschiana</i>	0,073	0,168	0,042	0,000
<i>Helictotrichon schellianum</i>	0,051	0,200	0,167	0,025
В. Виды, тяготеющие к каменистости 11–30%				
<i>Agropyron pectinatum</i>	0,096	0,008	0,229	0,163
<i>Tanacetum millefolium</i>	0,079	0,512	0,833	0,738
<i>Thalictrum foetidum</i>	0,061	0,456	0,500	0,213
<i>Cerastium arvense</i>	0,054	0,688	0,917	0,850
<i>Polygala comosa</i>	0,051	0,152	0,313	0,075
<i>Spiraea hypericifolia</i>	0,050	0,104	0,313	0,250
<i>Eremogone saxatilis</i>	0,041	0,264	0,521	0,325
<i>Echinops crispus</i>	0,039	0,128	0,333	0,175
<i>Euphorbia subcordata</i>	0,033	0,376	0,396	0,200
С. Виды, тяготеющие к каменистости более 30%				
<i>Campanula sibirica</i>	0,088	0,024	0,083	0,225
<i>Polygonum patulum</i>	0,032	0,024	0,083	0,125
<i>Dianthus acicularis</i>	0,223	0,120	0,458	0,613
<i>Allium rubens</i>	0,192	0,176	0,563	0,625
<i>Euphorbia seguieriana</i>	0,161	0,024	0,104	0,338
<i>Koeleria sclerophylla</i>	0,156	0,048	0,333	0,388
<i>Alyssum tortuosum</i>	0,153	0,448	0,771	0,850
<i>Onosma simplicissima</i>	0,141	0,128	0,333	0,513
<i>Thymus guberlinensis</i>	0,121	0,640	0,875	0,950
D. Виды, не показавшие значимой связи с фактором				
<i>Centaurea sibirica</i>	0,006*	0,936	0,938	0,975
<i>Chamaecytisus ruthenicus</i>	0,003*	0,792	0,729	0,750
<i>Erysimum hieracifolium</i>	0,0007*	0,064	0,063	0,050
<i>Veronica spicata</i>	0,006*	0,976	0,938	0,950

Условные обозначения. Факторы каменистости: A1 — каменистость 0–10%, A2 — 11–30, A3 — более 30%.

Результаты непрямо́й ординации

Результаты непрямо́й ординации видов (R-анализ) и сообществ (Q-анализ) показаны на рис. 1 и 2. Первая ось ординации взята на себя 20% всей вариации.

Таблица 3

Обозначения эколого-фитоценологических групп, выделенных по результатам ординации

Отношение к факторам экспозиции и высоты над уровнем моря	Отношение к фактору каменистости субстрата (%)			
	0–10 (A)	11–30 (B)	Более 30 (C)	Не показавшие значимой связи с фактором (D)
Виды, тяготеющие к склонам Ю., Ю.-В., Ю.-З. экспозиции и не показавшие значимой связи с высотой над уровнем моря (I)	IA	I B	I C	I D
Виды, тяготеющие к склонам Ю., Ю.-В., Ю.-З. экспозиции и высотой ниже 700 м над ур. моря (II)	II A	II B	II C	II D
Виды, тяготеющие к склонам З. и В. экспозиции и не показавшие значимой связи с высотой над уровнем моря (III)	III A	III B	III C	III D
Виды, тяготеющие к склонам З. и В. экспозиции и высотой свыше 700 м над ур. моря (IV)	IV A	IV B	IV C	IV D
Виды, тяготеющие к склонам З. и В. экспозиции и высотой ниже 700 м над ур. моря (V)	V A	V B	V C	V D
Виды, не показавшие значимой связи с экспозицией и высотой над уровнем моря (VI)	VI A	VI B	VI C	VI D
Виды, не показавшие значимой связи с экспозицией и тяготеющие к высоте свыше 700 м над ур. моря (VII)	VII A	VII B	VII C	VII D
Виды, не показавшие значимой связи с экспозицией и тяготеющие к высоте ниже 700 м над ур. моря (VIII)	VIII A	VIII B	VIII C	VIII D

ции, и это интерпретируется как комплексный гидротермический фактор, объединяющий экспозицию субстрата и высоту над уровнем моря; вторая ось (14%) идентифицируется как каменистость. Невысокий вклад обеих осей максимального варьирования также

свидетельствует об ограниченности экологического гиперпространства. Таким образом, результаты непрямой ординации полностью подтвердили результаты прямого градиентного анализа.

Классификация

Классификация степей заповедника была ранее выполнена Т.В. Жирновой и М.С. Саитовым, ее результаты были депонированы в ВИНТИ (Жирнова, Саитов, 1993а, 1993б). В настоящей работе приводятся результаты переобработки этих данных¹.

Синтаксономический анализ, как можно было предположить по результатам ординации, позволил установить очень ограниченное число единиц — всего 3 ассоциации с 4 субассоциациями. Их принадлежность к классу *Festuco-Brometea* сомнений не вызывает, так как во всех сообществах хорошо представлены его диагностические виды — *Artemisia campestris*, *Carex supina*, *Chamaecytisus ruthenicus*, *Galium ruthenicum*, *Potentilla humifusa*, *Veronica spicata* и др.

В пределах класса выделенные ассоциации достаточно четко разделились по двум порядкам — *Festucetalia valesiacaе* (диагностические виды *Filipendula vulgaris*, *Fragaria viridis*, *Phleum phleoides*, *Seseli libanotis*) и *Helictotricho-Stipetalia* (диагностические виды *Helictotrichon desertorum*, *Euphorbia subcordata*, *Poa transba-*

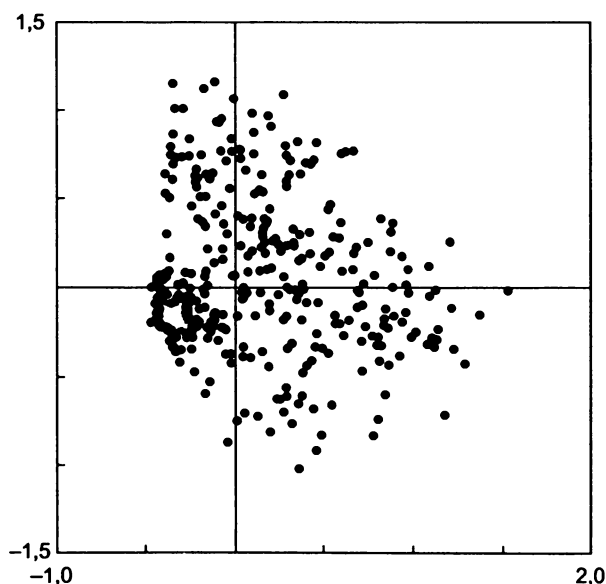


Рис. 1. Ординация степных сообществ в пространстве двух осей максимального варьирования

¹ Лимитированный объем статьи не позволил привести полные фитосоциологические таблицы и валидно опубликовать предлагаемые синтаксоны.

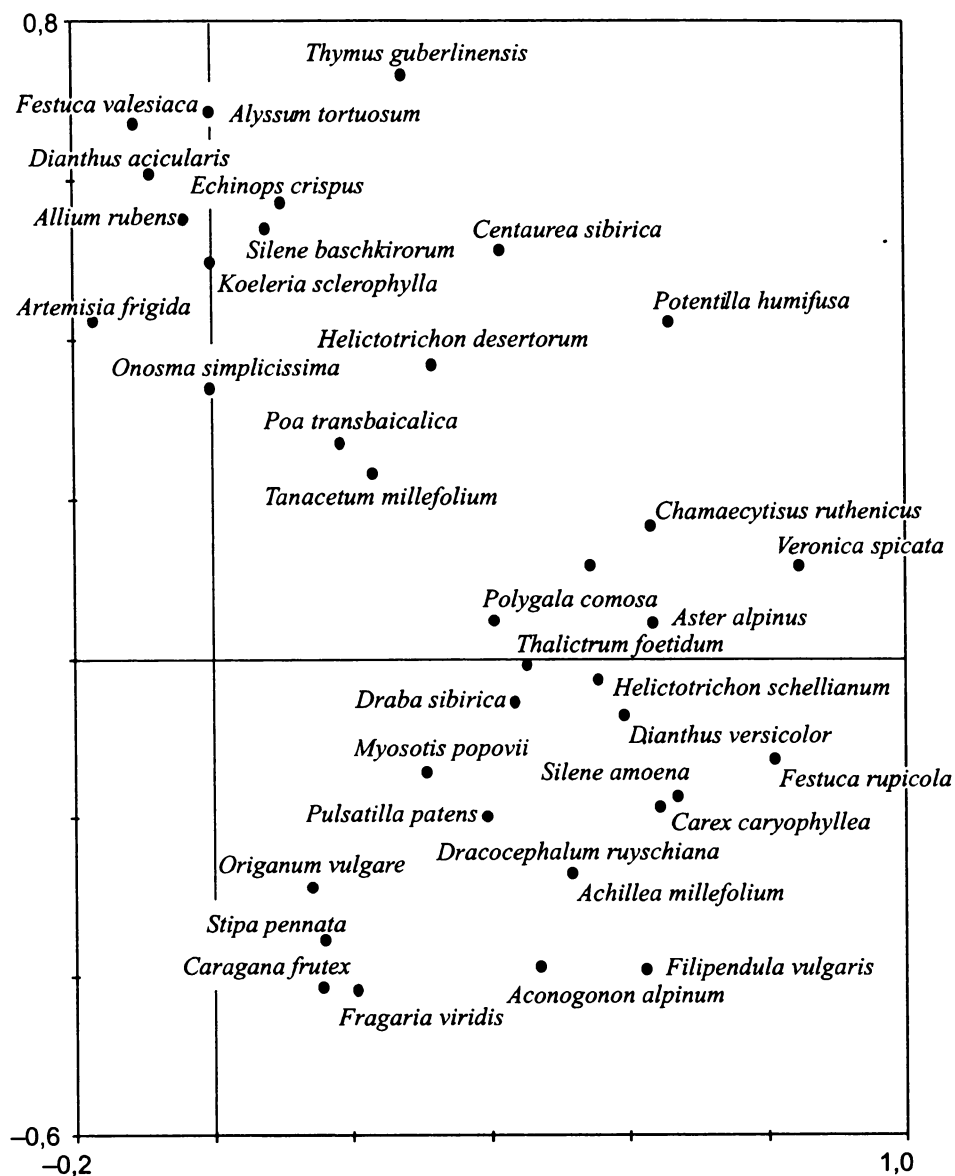


Рис. 2. Ординация видов в пространстве двух осей максимального варьирования

calica, *Stipa zalesskii*). Если первый порядок является традиционным для синтаксономии Центральной и Восточной Европы, то второй выделен М. Томаном (Toman, 1969) при анализе данных о растительности степей Северного Казахстана и объединяет настоящие степи Южного Урала, Казахстана и Западной Сибири.

Продромус степных сообществ заповедника выглядит следующим образом.

Класс *FESTUCO-BROMETEA* Br.-Bl. et R. Tx. 1943

Порядок *FESTUCETALIA VALESIIACAE* Br.-Bl. et R. Tx. ex Br.-Bl. 1949

Союз *Festucion valesiaca* Klika 1931

Акк. *Myosotido popovii-Festucetum rupicolae* (Zhirnova et Saitov 1993) Yamalov stat. nov. prov.

субасс. *M.p.-F.r. helictotrichetosum schelliani* Yamalov subass. nov. prov.

субасс. *M.p.-F.r. helictotrichetosum desertori* Yamalov subass. nov. prov.

Порядок *HELICTOTRICH-STIPETALIA* Toman 1969

Союз *Helictotricho-Stipion* Toman 1969

Подсоюз *Helictotricho desertori-Stipenion rubentis* Toman 1969

Акк. *Caragano fruticis — Stipetum pennatae* Yamalov ass. nov. prov.

Акк. *Koelerio sclerophyllae-Festucetum valesiaca* (Zhirnova et Saitov 1993) Yamalov stat. nov. prov.

субасс. *K.s.-F.v. typicum* Yamalov subass. nov. prov.

субасс. *K.s.-F.v. silenetosum baschkirori* Yamalov subass. nov. prov.

Обзор этих единиц (до ранга субассоциации) показан в сокращенной синоптической табл. 4. В ней

Таблица 4

Синоптическая таблица ассоциаций и субассоциаций степей заповедника (сокращенный вариант)

Порядковый номер синтаксона	1	2	3	4	5	Эколого-фитоцено- тическая группа
Количество описаний	32	92	55	14	51	
Среднее число видов	41	35	34	26	27	
Среднее проективное покрытие (%)	65	60	40	50	35	

Д.в. асс. *Myosotido popovii-Festucetum rupicolae*

<i>Festuca rupicola</i>	V	V	II	.	I	IVA
<i>Carex caryophyllae</i>	V	IV	III	II	I	IIIA
<i>Myosotis popovii</i>	V	III	+	.	r	IVA
<i>Pulsatilla patens</i>	V	III	+	+	.	VIIA
<i>Achillea millefolium</i>	V	IV	II	.	r	VIA
<i>Polygonatum odoratum</i>	IV	III	+	+	+	IVA
<i>Dianthus versicolor</i>	V	V	V	II	II	VIA
<i>Viscaria viscosa</i>	V	IV	IV	.	I	IIIA

Д.в. субасс. *M.p.-F.r. helictotrichetosum schelliani*

<i>Helictotrichon schellianum</i>	IV	II	r	.	r	VIIA
<i>Viola rupestris</i>	IV	II	+	.	.	IVD
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	IV	II	r	.	.	VA
<i>Lupinaster pentaphyllus</i>	IV	II	r	.	.	VA

Д.в. субасс. *M.p.-F.r. helictotrichetosum desertori*

<i>Stipa pennata</i>	II	IV	V	I	II	IIA
----------------------	----	----	---	---	----	-----

Д.в. асс. *Caragano fruticis-Stipetum pennatae*

<i>Caragana frutex</i>	I	IV	V ¹⁻⁴	III	II	VIIID
<i>Carex supina</i> F-B	II	III	V	III	II	VIIIA
<i>Galatella angustissima</i>	.	I	III	I	+	VIB
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	r	+	III	I	+	VIIID

Д.в. асс. *Koelerio sclerophyllae-Festucetum valesiacae*

<i>Koeleria sclerophylla</i>	+	+	.	IV	IV	VIIC
<i>Festuca valesiaca</i>	.	r	II	V	V	VIC
<i>Dianthus acicularis</i>	.	+	II	V	V	VIC

Д.в. субасс. *K.s.-F.v. silenetosum baschkirori*

<i>Silene baschkirorum</i>	+	I	III	I	IV	I C
<i>Euphorbia seguierana</i>	.	.	I	II	III	VIC

Д.в. подсоюза *Helictotricho desertori-Stipenion rubentis*

<i>Centaurea sibirica</i>	V	V	V	V	V	IID
<i>Cerastium arvense</i>	IV	IV	V	IV	V	I B
<i>Thymus guberlinensis</i>	III	IV	V	V	V	VIIIC
<i>Aster alpinus</i>	V	IV	III	III	IV	VIIIB
<i>Tanacetum millefolium</i>	I	III	IV	V	V	VIB
<i>Alyssum tortuosum</i>	I	III	V	IV	V	VIC
<i>Allium rubens</i>	I	I	III	V	V	IC
<i>Echinops crispus</i>	I	II	V	V	V	IC
<i>Aizopsis hybrida</i>	II	III	III	I	I	VID
<i>Artemisia frigida</i>	.	r	IV	IV	V	VIC
<i>Onosma simplicissima</i>	.	+	IV	III	IV	VIIIC

Окончание табл. 4

Д.в. союза <i>Helictotricho-Stipion</i> и порядка <i>Helictotricho-Stipetalia</i>						
<i>Helictotrichon desertorum</i>	+	IV	IV	I	IV	ID
<i>Poa transbaicalica</i>	III	V	V	V	V	VIIIC
<i>Euphorbia subcordata</i>	III	III	II	III	I	IB
<i>Stipa zalesskii</i>	+	III	V	III	IV	IIC
Д.в. союза <i>Festucion valesiacae</i> и порядка <i>Festucetalia valesiacae</i>						
<i>Filipendula vulgaris</i>	V	V	IV	III	+	VIIIA
<i>Seseli libanotis</i>	V	V	II	II	II	VIIA
<i>Phleum phleoides</i>	V	IV	II	II	I	IVA
<i>Fragaria viridis</i>	III	III	+	.	.	VIA
Д.в. класса <i>Festuco-Brometea</i>						
<i>Galium ruthenicum</i>	V	V	V	V	IV	VID
<i>Veronica spicata</i>	V	V	V	IV	V	IIID
<i>Chamaecytisus ruthenicus</i>	V	IV	IV	III	IV	IVD
<i>Potentilla humifusa</i>	V	V	V	V	V	VID
<i>Artemisia campestris</i>	I	III	V	V	V	VIIIC
<i>Stipa capillata</i>	.	г	II	+	II	VIIIC
<i>Stipa dasyphylla</i>	г	+	I	.	.	ID
Прочие виды						
<i>Aconogonon alpinum</i>	V	V	V	IV	I	VIA
<i>Elytrigia repens</i>	V	V	V	V	IV	VIID
<i>Silene amoena</i>	V	V	V	IV	II	VIA
<i>Thalictrum foetidum</i>	III	III	II	I	I	VIIIB
<i>Artemisia sericea</i>	III	V	II	III	г	IA
<i>Vincetoxicum albowanum</i>	г	I	III	II	I	VIIID
<i>Eremogone saxatilis</i>	I	II	II	III	II	VIIIB
<i>Linaria vulgaris</i>	III	III	III	.	+	VIA

Примечание. В рамках выделены диагностические виды синтаксонов. Номера синтаксонов: 1. Субассоциация *Myosotido popovii-Festucetum rupicolae helictotrichetosum schelliani*; 3. Субассоциация *Myosotido popovii-Festucetum rupicolae helictotrichetosum desertori*; 4. Ассоциация *Caragano fruticis-Stipetum pennatae*; 5. Субассоциация *Koelerio sclerophyllae-Festucetum valesiacae typicum*; 6. Субассоциация *Koelerio sclerophyllae-Festucetum valesiacae silenetosum baschkirori*.

также показана принадлежность диагностических видов к эколого-фитоценотическим группам, приведенным в табл. 3.

Сравнение вклада видов разных эколого-фитоценологических групп в диагностические комбинации синтаксонов разного уровня показало, что виды, связанные с разными факторами, играют разную диагностическую роль при установлении синтаксонов разного уровня. Фактором дифференциации растительности на уровне ассоциации в первую очередь является каменистость субстрата (при ординационном анализе сила влияния фактора была много выше, чем влияние экспозиции и высоты над уровнем моря). Так, диагностические виды ассоциации *Myosotido popovii-Festucetum rupicolae* тяготеют к некаменистым и слабокаменистым субстратам (группы IIIA, IVA). Диагностические виды ассоциации *Koelerio sclerophyllae-Festucetum valesiacae*, напротив, имеют выра-

женную петрофитную ориентацию (группы VIIC, VIC). Ассоциация *Caragano fruticis-Stipetum pennatae* занимает на градиенте экологических условий промежуточное положение между этими двумя ассоциациями и диагностируется доминированием *Caragana frutex* (группа VIIID). В диагностическую комбинацию вошли виды с разным отношением к фактору каменистости субстрата — от тяготеющих к некаменистым (группа VIIIA — *Carex supina*; группа VIA — *Dianthus versicolor*) до тяготеющих к среднекаменистым почвам (группа VIB — *Galatella angustissima*). Многие из диагностических видов тяготеют к высотному поясу ниже 700 м над ур. моря.

Дифференциация на уровне субассоциаций, напротив, отражает влияние гидротермического фактора. Так, различия между субассоциациями *M.p.-F.r. helictotrichetosum schelliani* и *M.p.-F.r. helictotrichetosum desertori* проходят по видам, предпочитающим в пер-

вом случае склоны западной и восточной экспозиции (группы VA, IVD), во втором — южные, юго-восточные, юго-западные (группы IIA, ID). Различия между субассоциациями *K.s.-F.v. typicum* и *K.s.-F.v. silenetosum baschkirori* — по видам, не показавшим значимой связи с экспозицией (группы VIIC, VIC) и предпочитающим южные склоны (группа IC).

С повышением ранга синтаксона роль видов, индицирующих градации фактора каменистости и особенно гидротермического фактора, снижаются, так как в их диагнозе участвуют виды с широким экологическим ареалом. Однако в блок подсоюза *Helictotricho desertori-Stipenion rubentis* вошли виды только среднекаменистых и сильнокаменистых почв южных экспозиций (группы IC, VIC, VIIIB). Виды некаменистых и среднекаменистых субстратов западных и восточных экспозиций (группы VIIIA, VIIA, IVA, VIA) диагностируют союз *Festucion valesiacae* и порядок *Festucetalia valesiacae*; сильной и средней каменистости южных экспозиций (группы I B, IC, IID, VIB, VIC, VIIIB, VIIC, VIIIC) — союз *Helictotricho-Stipion* и порядок *Helictotricho-Stipetalia*. В классе *Festuco-Brometea* преобладают сквозные виды, не показавшие значимой связи с факторами каменистости, экспозиции, высоты над уровнем моря (группы ID, IID, IVD, VIIIC).

Заключение

Выполненное исследование показало, что экологическое гиперпространство, в котором сформировались степи, очень ограничено, и бета-разнообразие, оцениваемое по интенсивности изменения видового состава вдоль градиентов факторов ординации, также низкое и составляет менее 0,5 полу-смена (Миркин, Наумова, 1998). Эти особенности степной растительности резко повысили ее континуальность и снизили «классифицируемость», что ограничило число синтаксонов рангом ассоциация, субассоциация и выше.

Между результатами ординации и классификации просматривается значительное сходство. Однако в силу разной природы этих подходов связь с условиями среды у синтаксонов более четкая, чем при построении клинальных ординационных схем. Это связано с особенностями классификационного подхода, при котором за счет редукции (выбраковки переходных сообществ) и подбора видов, наиболее четко объединяющихся в группы, удается получить идеализированную картину вариации растительности. В то же время сквозное распределение большинства видов по градиентам ординации объясняет малое число синтаксонов, установленных при классификации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Жирнова Т.В. Растительность горных степей Башкирского заповедника: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1987. 24 с.
- Жирнова Т.В. Тырсовые степи горного массива Южный Крак // Сб. науч. тр. Башкирского заповедника. Вып. IV. Миасс, 2001. С. 117–135.
- Жирнова Т.В., Саитов М.С. Синтаксономия степной растительности Башкирии. III. Горные степи Башкирского государственного заповедника. Ч. 1. М., 1993а (Деп. в ВИНТИ № 1673-B93).
- Жирнова Т.В., Саитов М.С. Синтаксономия степной растительности Башкирии. III. Горные степи Башкирского государственного заповедника. Ч. 2. М., 1993б (Деп. в ВИНТИ № 1674-B93).
- Лавренко Е.М., Карамышева З.В., Никулина Р.И. Степи Евразии. Л., 1991. 146 с.
- Мартыненко В.Б., Соломещ А.И., Жирнова Т.В. Леса Башкирского государственного природного заповедника: синтаксономия и природоохранная значимость. Уфа, 2003. 203 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа, 1998. 413 с.
- Нешатаев Ю.Н., Ухачева В.Н. Степи горного массива Крак (Южный Урал). II. Классификация // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. 3. Вып. 3 (№ 17). 1988. С. 37–44.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы / Пер. с англ. М., 1980. 328 с.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.
- Янь У., Онинченко В.Г. Структура растительных сообществ в связи со свойствами почвы в высокогорьях востока Цинхай-Тибетского нагорья // Альпийские экосистемы: структура и механизмы функционирования. Труды Теберд. гос. биосферного заповедника. Вып. 30. М., 2005. С. 57–73.
- Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. 3 Aufl. Wien; N.Y., 1964. 865 p.
- Hennekens S.M. TURBO(VEG). Software package for input processing and presentation of phytosociological data USER'S guide // IBN-DLO Wageningen et university of Lancaster. 1995. 70 p.
- Ter Braak C.J.F. Canoco — a Fortran program for Canonical Community Ordination. N.Y., 1988. 60 p.
- Toman M. Pokus o syntaxonomicke prehodnoceni nekterych porostu jiznich stepi // Mostecko-Litvinovsko. Regionalni studie oddil prirodnich. Ved. 6. 1969. P. 73–86.
- Westhoff V., Maarel E. van der. The Braun-Blanquet approach // Classification of plant communities / Ed. by R. H. Whittaker. The Hague, 1978. P. 287–399.

**STEPPES OF BASHKIR STATE NATURAL RESERVE: AN ANALYSIS
OF THE ROLE PRINCIPAL ENVIRONMENTAL FACTORS AND SYNTAXONOMY**

T.V. Zhyrnova, S.M. Yamalov, B.M. Mirkin

Summary

Steppes of the Bashkir State Natural Reserve are located on Southern Kraka mountains. They are spread in a range of altitudes of 550 m up to 920 m above sea level, borrow slopes of a various steepness and rockiness, southern, less often — western and east aspects. Ordinations analysis of distribution of the some species on gradients of rockiness, altitudes above sea level and aspects, has shown that the strongest factor is rockiness of a substratum. All species are showing connection to one gradation of the factors, however have thus through distribution whole gradient.

Three associations related at the orders (*Festucetalia valesiacae* and *Helictotricho-Stipetalia*, class *Festuco-Brometea*), were revealed as a result of the syntaxonomical analysis. The primary factor of differentiation of vegetation at a level of associations is rockiness of a substratum. Influence of hydro-thermal factor is reflected by a level of subassociation. Through distribution of the majority of species on gradients of these factors, established at ordination, explains a few number of syntaxa.

НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ

SCIENTIFIC COMMUNICATIONS

УДК 572.71

ПРИЗНАКИ ОРБИТНОЙ ОБЛАСТИ ЧЕРЕПА КАК ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ
МАРКЕРЫ БОЛЬШИХ АНТРОПОЛОГИЧЕСКИХ ВАРИАНТОВ

В.Ю. Бахолдина

Одной из ключевых проблем физической антропологии является проблема поиска таксономически значимых признаков и их систем. В антропологической терминологии таксономически значимыми считаются признаки, которые достоверно различают крупные антропологические варианты (расы) современного человечества. Для ныне живущих человеческих популяций выделено несколько систем признаков, по которым наблюдаются отчетливые межрасовые различия. Это прежде всего пигментация, особенности морфологии глаз, носа и губ, развитие третичного волосяного покрова и строение волос (Ярхо, 1934; Чебоксаров, 1951; Рогинский, Левин, 1978).

В отношении палеоантропологического материала ситуация с таксономическими маркерами намного сложнее. Антропологическая диагностика ископаемых серий представляет, как правило, значительные трудности. Набор признаков, пригодных для такой диагностики, существенно меньше, а различия между краниологическими сериями по этим признакам менее определены и могут быть оценены лишь в сравнительном контексте. Для определения антропологического типа палеопопуляций можно с той или иной степенью уверенности оперировать такими краниологическими характеристиками, как горизонтальная и вертикальная профилировка лицевого отдела черепа, скуловая ширина, форма и вертикальная постановка орбит, степень выступания носовых костей (Бунак, 1959, 1960, 1980; Герасимов, 1955).

В последние годы новые краниометрические методы и современные приемы статистического анализа стали основой исследований, направленных на широкое изучение межгрупповой краниологической изменчивости и поиск наиболее информативных признаков и их систем. Работы в этом направлении ведутся как отечественными, так и зарубежными антропологами (Беневоленская, 1980, 1991, 1999; Козинцев, 1988; Пестряков, 1995, 1999; Hanihara, 1996).

Главной целью данного исследования также стало изучение таксономической значимости некоторых новых признаков, относящихся к орбитной области лицевого отдела черепа. Изменчивость орбитной области представляет собой сложный показатель, от-

ражающий системные морфологические взаимоотношения и взаимовлияния других участков кранио-фациальной системы (Бунак, 1960; Kean, Houghton, 1987; Moore, Lavelle, 1974). Признаки орбитной области с высокой степенью достоверности маркируют крупные подразделения — отряды, подотряды, секции (Бахолдина, Гуревич, 2002). Внутри вида *Homo sapiens* орбитные характеристики также рассматриваются в качестве весомых таксономических показателей, различающих большие расовые стволы и отдельные антропологические варианты (Герасимов, 1955).

В настоящей статье приводятся результаты изучения таксономической значимости нескольких новых признаков орбитной области, предложенных автором.

Исследование выполнено на основе краниологических коллекций кафедры антропологии биологического факультета МГУ и Музея антропологии МГУ. Полученная выборка включает в основном краниологические серии, которые относятся к монго-

Таблица 1

Перечень и численность изученных серий

Европеоидные серии	N	Монголоидные серии	N
Армяне	44	Буряты	28
Латгалы	28	Ханты	32
Шведы	7	Монголы	11
Финны	12	Теленгеты	24
Эсты	13	Калмыки	26
Летто-литва	8	Киргизы	28
Словене новгородские	31	Качинцы	27
Кривичи	29	Койбалы	17
Вятичи	60	Сагайцы	12
Поляне	84	Бельтыры	31
Дреговичи	20	Эвенки	12
Северяне	11	Чукчи	28
Горан	21	Эскимосы	5
Ишкашим	20		
Шугнан	6		
Мари горные	24		
Мари луговые	24		
Древняя Армения	23		
Сарматы	4		
Цыгане	16		
Всего	513	Всего	281

лоидам и европеоидам, поэтому таксономическая значимость признаков орбитной области рассматривается в пределах шкалы монголоидно-европеоидных различий. В сравнение были включены данные по 33 ископаемым сериям, перечень и численность которых приводятся в табл. 1. Всего в статистическом анализе были использованы измерительные данные по 794 мужским черепам. Согласно требованиям краниометрической методики, измерялись черепа, относящиеся к возрастным категориям *adultus* (взрослый возраст) и *maturus* (зрелый возраст), т.е. выборка была унифицирована по возрастному признаку.

Серии были объединены в две группы, монголоидов и европеоидов, в соответствии с существующими в антропологии представлениями о принадлежности каждой серии к монголоидному или европеоидному антропологическому типу. Была применена авторская измерительная методика (Бахолдина, 2003) и методы современной статистики (Дерябин, 2004; Бахолдина, 2003, 2004, 2005).

Антропологическая специфика ископаемых серий во многом определяется размерами и формой орбит. При этом далеко не все характерные особенности орбиты находят свое отражение в ее ширине и высоте — признаках, которые входят в традиционную краниометрическую программу. Морфология орбитной области в значительной степени определяется морфологией камеры орбиты, которая остается, как правило, вне области внимания исследователей. На различия в форме орбитной камеры между монголоидами и европеоидами обращал внимание еще М.М. Герасимов (1955), а В.В. Бунак (1960, с. 133) писал, что различия основных антропологических типов по глубине глазницы остаются неустановленными, хотя и не исключенными.

Форма орбитной камеры зависит от глубины орбиты, от наклона стенок орбиты относительно сагиттальной плоскости и от наклона крыши и дна орбиты относительно плоскости трансверсальной. Эти признаки, а также измерение глубины орбитной камеры от двух плоскостей и количественные характеристики для оценки положения верхней и нижней точек наружного контура орбиты впервые были предложены и применены автором.

Помимо признаков, которые традиционно используются в краниометрии, введены следующие дополнительные характеристики: глубина орбиты, измеренная от плоскости измерения ширины наружного контура; глубина орбиты, измеренная от плоскости измерения высоты наружного контура; расстояние между обеими плоскостями, равное разнице между двумя значениями глубины орбиты; длина медиальной стенки орбитной камеры; длина латеральной стенки; длина крыши; длина дна орбиты; углы: 1 — угол наклона медиальной стенки; 2 — угол наклона латеральной стенки; 1 + 2 — угол развернутости орбиты в горизонтальной плоскости; 3 — угол наклона крыши орбиты; 4 — угол наклона дна орбиты; 3 + 4 — угол развернутости орбиты в вертикальной плоскости; *maxillifrontale-orbitale* — от внутреннего угла орбиты до наиболее низкой точки нижнеорбитного края; расстояние *nasion-supraorbitale* — от точки схождения лобной и носовых костей до наиболее высокой точки верхнеорбитного края; расстояние *L* — от точки схождения лобной и носовых костей до линии, соединяющей наиболее высокие точки верхнеорбитного края обеих орбит; глубина закраевых углублений, расположенных внутри орбиты позади верхнего и нижнего края (Бахолдина, 2003).

В данном сообщении приведены итоги изучения таксономической значимости новых орбитных признаков, проведенного с помощью методов описательной статистики.

Проведенный анализ позволяет выделить несколько орбитных признаков, по которым наблюдается достаточно отчетливая дифференциация исследованных серий. Некоторые из этих признаков уже давно признаны как таксономически значимые, другие рассматриваются впервые.

Сравнительная характеристика монголоидов и европеоидов по признакам орбитной области приводится на фоне общей средней величины для всей европеоидно-монголоидной выборки (табл. 2; рис. 1). Проверка монголоидно-европеоидных различий по *t*-критерию Стьюдента указывает на высокий уровень их достоверности. Признаки на графике приведены в той же последовательности, что и в табл. 2. Поскольку в программе STATISTICA, в которой был построен график, признаки указываются через один, их полная последовательность приводится под рисунком.

В литературе подробное описание отличий монголоидной орбиты от европеоидной содержится в фундаментальной монографии М.М. Герасимова (Герасимов, 1955). При этом автор руководствуется не столько точными количественными данными, сколько личным многолетним опытом работы с краниологическим материалом. Исходя из величин орбитного указателя, М.М. Герасимов считает, что величина входа в орбиту у монголоидов наибольшая. У монголоидов орбиты и шире и выше, при этом орбитный указатель больше. Глубина орбиты, длина стенок, крыши и дна в среднем также больше в монголоидных сериях. Таким образом, согласно полученным данным, монголоидные орбиты больше европеоидных по всем абсолютным размерам — ширине, высоте и глубине.

Угол наклона медиальной стенки орбиты больше для европеоидов, а угол наклона латеральной стенки — для монголоидов. Общий угол развернутости орбиты в горизонтальной плоскости несколько выше у европеоидов. Угол наклона крыши и дна орбиты больше для монголоидов, соответственно для них больше и угол развернутости орбиты в вертикальной плоскости. Вертикальная профилировка монголоидных орбит слабее, т.е. в монголоидных сериях угол наклона орбиты меньше. Данные табл. 2 и график на рис. 1 подтверждают описание различий монголоидных и европеоидных орбит, сделанное М.М. Герасимовым. Согласно этому описанию, угол между горизонталью и плоскостью, соединяющей верхний и нижний края орбиты, «у монголоидов будет тяготеть к острому, а у европеоидов — к тупому» (Герасимов, 1955, с. 76).

В монографии М.М. Герасимова значительное внимание уделено такому показателю, как «закрытость» или «открытость» орбит. М.М. Герасимов связывает эту особенность со степенью развития верхнего и нижнего закраевых углублений, т.е. речь идет о закрытости или открытости орбиты в вертикальной плоскости. Отмечается, что закрытые орбиты чаще встречаются у европеоидов (Герасимов, 1955, с. 74). Согласно данным табл. 2 и рис. 1, средняя величина закраевого углубления для монголоидов и европеоидов практически одинакова, однако углы

Таблица 2

Сравнение орбитных признаков европеоидов и монголоидов, мужские черепа

Признаки	M_e	M_m	M_o	$M_e - M_o$	$M_m - M_o$	t	p
Ширина орбиты	41,69	42,61	42,16	-0,47	0,45	2,69	0,01
Высота орбиты	32,86	34,93	33,66	-0,80	1,27	5,14	0,00
Орбитный указатель	78,86	82,09	79,90	-1,04	2,19	3,17	0,00
Глубина орбиты от плоскости измерения ширины	42,86	44,68	43,26	-0,40	1,42	4,45	0,00
Глубина орбиты от плоскости измерения высоты	47,55	48,42	47,62	-0,07	0,80	1,96	0,06
Средняя глубина орбиты	45,22	46,56	45,45	-0,23	1,11	3,11	0,00
Разница в глубине от двух плоскостей	4,72	3,72	4,36	0,36	-0,64	-5,51	0,00
Длина медиальной стенки	46,96	48,13	47,21	-0,25	0,92	2,64	0,01
Длина латеральной стенки	48,58	51,26	49,32	-0,74	1,94	6,87	0,00
Длина крыши орбиты	52,89	54,32	53,36	-0,47	0,96	3,28	0,00
Длина дна орбиты	48,68	49,63	48,73	-0,05	0,90	2,25	0,03
Угол 1	23,84	21,48	23,29	0,55	-1,81	-3,65	0,00
Угол 2	27,89	29,18	28,50	-0,61	0,68	2,03	0,05
Угол 1 + угол 2	51,74	50,65	51,79	-0,05	-1,14	-2,13	0,04
Угол 3	25,78	26,76	26,60	-0,82	0,16	1,37	0,18
Угол 4	11,78	12,22	11,70	0,08	0,52	0,87	0,39
Угол 3 + угол 4	37,56	38,99	38,30	-0,74	0,69	1,90	0,07
Расстояние maxillifrontale-orbitale	35,80	34,84	35,6	0,20	-0,76	-2,02	0,05
Расстояние nasion-supraorbitale	31,27	30,55	31,2	0,07	-0,65	-1,19	0,24
Расстояние L	8,01	10,00	9,1	-1,09	0,90	4,87	0,00
Угол наклона орбиты	95,63	92,02	94,59	1,04	-2,57	-5,37	0,00
Среднее закраевое углубление	6,58	6,37	6,45	0,13	-0,08	-1,02	0,31

Обозначения. M_e — средняя для европеоидов; M_m — средняя для монголоидов; M_o — средняя для обобщенной европеоидно-монголоидной выборки; $M_e - M_o$ — европеоиды, отклонение от среднего значения; $M_m - M_o$ — монголоиды, отклонение от среднего значения; t — критерий Стьюдента; p — вероятность ошибки первого рода (жирным шрифтом выделены значения t-критерия и ошибки, свидетельствующие о неслучайности различий).

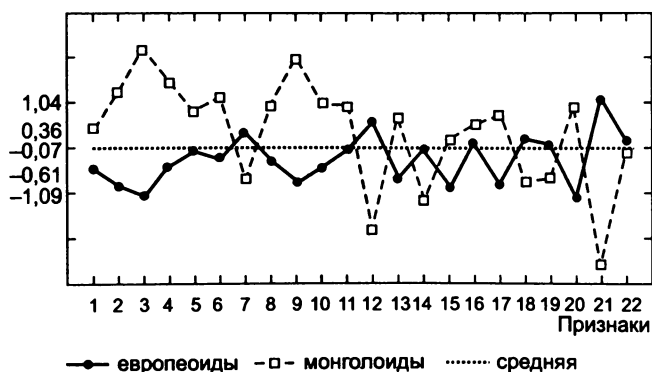


Рис. 1. Сравнение отклонений от средних значений (Ср.) орбитных параметров для европеоидных (Евр.-Ср.) и монголоидных (Монг.-Ср.) серий.

Признаки: 1 — ширина орбиты; 2 — высота орбиты; 3 — орбитный указатель; 4 — глубина орбиты от плоскости измерения ширины; 5 — глубина орбиты от плоскости измерения высоты; 6 — средняя глубина орбиты; 7 — разница в глубине от двух плоскостей; 8 — длина медиальной стенки; 9 — длина латеральной стенки; 10 — длина крыши орбиты; 11 — длина дна орбиты; 12 — угол 1; 13 — угол 2; 14 — угол 1 + угол 2; 15 — угол 3; 16 — угол 4; 17 — угол 3 + угол 4; 18 — расстояние maxillifrontale-orbitale; 19 — расстояние nasion-supraorbitale; 20 — расстояние L; 21 — угол наклона орбиты; 22 — среднее закраевое углубление

развернутости существенно различаются, хотя различия по этому признаку и не достигают статистического уровня достоверности. Следовательно, закрытость или открытость орбит, о которой писал М.М. Герасимов, определяется углом развернутости орбиты в вертикальной плоскости, который больше в монголоидных сериях. Для монголоидов характерно также меньшее расстояние между двумя плоскостями входа в орбиту, чем для европеоидов. Это расстояние представляет собой разницу в значениях глубины орбиты, измеренной от двух плоскостей.

Монголоидные и европеоидные серии различаются и по форме наружного контура орбиты. Самая высокая точка верхнего края орбиты и самая низкая точка нижнего ее края в европеоидных сериях расположены более латерально. Следовательно, варианты строения орбитного края, при которых наблюдается сильный наклон верхнего края снизу вверх или нижнего края сверху вниз, более характерны для европеоидных серий. Медиальное положение обеих точек зачастую соответствует отсут-

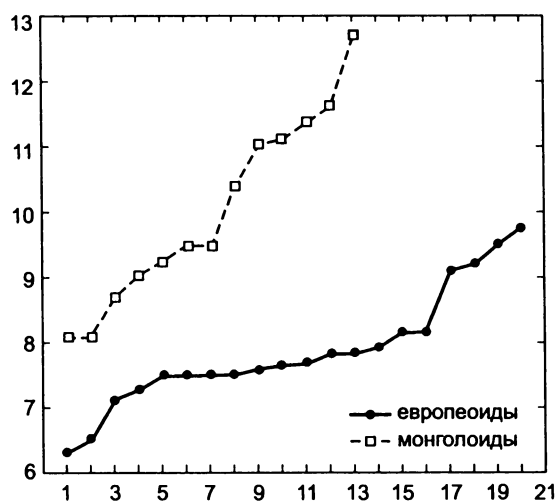


Рис. 2. Распределение расстояния L для монголоидов и европеоидов

ствию латерального наклона краев орбиты, что характерно для высоких относительно и абсолютно орбит монголоидов.

Существенное различие между монголоидными и европеоидными сериями наблюдается по расстоянию L — от точки nasion до линии, соединяющей обе, правую и левую, наиболее высокие точки верхнеорбитного края (табл. 2 и 3; рис. 2). Этот признак относится к центральной области лицевого скелета, лежащей между обеими орбитами. Согласно недавним исследованиям, формирование орбиты в онтогенезе тесно связано с ростовыми процессами этой части фациального отдела черепа (Moore, Lavelle, 1974; Kean, Noughton, 1987). Поэтому расстояние L, которое впервые вводится в данном исследовании, рассматривается вместе с комплексом орбитных признаков.

В европеоидных сериях величина расстояния L составляет 8,01 мм, а в монголоидных — 10,00 мм. В какой-то степени эти различия сопоставимы с различиями между современными группами по нособровному расстоянию — расстоянию от нижнего края бровей до наиболее глубокой точки переноса. Это расстояние является важным расово-диагностическим признаком. Для монголоидных групп Центральной, Восточной и Северной Азии характерно очень большое нособровное расстояние (до 10–12 мм), у европеоидов оно обычно не превышает 4–5 мм (Рогинский, Левин, 1978). Расстояние L, определенное на черепе, имеет меньший размах изменчивости, но также может рассматриваться как важный маркер антропологических различий между европеоидами и монголоидами, как краниологический эквивалент нособровного расстояния (табл. 2 и 3). В распределении расстояния L для монголоидов и европеоидов, несмотря на некоторую трансгрессию между ними, отчетли-

Таблица 3

Распределение расстояния L в изученных сериях (мужские черепа)

№ серии	Европеоиды	L	Монголоиды	L
1	Горан	6,30	Койбалы	8,06
2	Сарматы	6,50	Киргизы	8,07
3	Литва	7,13	Бельтыры	8,69
4	Ишкашим	7,28	Теленгефы	9,00
5	Эсты	7,46	Качинцы	9,20
6	Армяне	7,48	Буряты	9,45
7	Мари горные	7,48	Сагайцы	9,46
8	Шугнан	7,50	Монголы	10,36
9	Словене новгородские	7,57	Эвенки	11,00
10	Латгалы	7,64	Ханты	11,09
11	Мари луговые	7,67	Калмыки	11,35
12	Северяне	7,82	Эскимосы	11,60
13	Финны	7,83	Чукчи	12,68
14	Вятчи	7,93		
15	Кривичи	8,14		
16	Древняя Армения	8,17		
17	Поляне	9,07		
18	Цыгане	9,19		
19	Шведы	9,50		
20	Дреговичи	9,75		

во видно преобладание больших значений этого признака в монголоидных группах (рис. 2).

Таким образом, результаты исследования дифференциации монголоидных и европеоидных серий позволяют сделать заключение о высокой таксономической значимости предложенных автором новых признаков орбитной области черепа человека.

Выводы

Признаки орбитной области лицевого скелета черепа человека являются значимыми таксономическими маркерами.

Различия в орбитной морфологии между монголоидами и европеоидами помимо традиционных краниометрических признаков проявляются также в глубине орбиты, углах развернутости орбиты в вертикальной и горизонтальной плоскостях, наклоне орбитного края.

Расстояние между точкой nasion и линией, соединяющей обе верхнеорбитные точки, может рассматриваться в качестве краниологического эквивалента нособровного расстояния, применяемого в кепалометрии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бахолдина В.Ю. Новые подходы к изучению конфигурации орбитной области черепа // Вопросы антропологии. 2003. Вып. 91. С. 128–137.
- Бахолдина В.Ю. Изучение изменчивости морфологии черепа человека методами многомерной статистики // Экология и демография человека в прошлом и настоящем: Третьи антропологические чтения к 75-летию со дня рождения В.П. Алексеева. М., 2004. С. 84–85.
- Бахолдина В.Ю. Многомерное шкалирование как метод визуализации антропологического сходства // Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биол. 2005. № 4. С. 19–26.
- Бахолдина В.Ю., Гуревич Е.Л. Область глазниц в таксономической диагностике узконосых и широконосых приматов // Вестн. антропологии. 2002. Вып. 8. С. 98–104.
- Беневоленская Ю.Д. Мировое распределение затылочного-теменного указателя. Современные проблемы и новые методы в антропологии. Л., 1980. С. 70–90.
- Беневоленская Ю.Д. Признаки черепного свода как маркеры различных уровней дифференциации рас // Сборник Музея антропологии и этнографии. Т. 44. Новые коллекции и исследования по антропологии и археологии. СПб., 1991. С. 126–152.
- Беневоленская Ю.Д. Феномен диморфизма лица и его проявление на разных эволюционных уровнях рода *Номо* // Вторые антропологические чтения памяти академика В.П. Алексеева. 1999. С. 86.
- Бунак В.В. Череп человека и стадии его формирования у ископаемых людей и современных рас // Труды Ин-та этнографии АН СССР, нов. серия. Т. 49. М., 1959.
- Бунак В.В. Лицевой скелет и факторы, определяющие вариации его строения // Антропологический сборник II. М., 1960. С. 84–152.
- Бунак В.В. Род *Номо*, его возникновение и последующая эволюция. М., 1980.
- Герасимов М.М. Восстановление лица по черепу. М., 1955.
- Дерябин В.Е. Биометрическая обработка антропологических данных с применением компьютерных программ. М., 2004 (Деп. ВИНТИ, № 34-В 2004). 299 с.
- Козинцев А.Г. Этническая краниоскопия. Расовая изменчивость швов черепа современного человека. Л., 1988.
- Пестряков А.П. Расы человека в краниологической классификации населения тропического пояса. Современная антропология и генетика и проблема рас у человека. М., 1995. С. 43–90.
- Пестряков А.П. Сравнительное изучение мозгового и лицевого отделов головы у восточноазиатских киргизов и хуфцев // Вторые антропологические чтения памяти академика В.П. Алексеева. 1999. С. 59–60.
- Рогинский Я.Я., Левин М.Г. Антропология. М., 1963.
- Чебоксаров Н.Н. Основные принципы антропологических классификаций. Происхождение человека и древнее расселение человечества // Труды Ин-та этнографии АН СССР, нов. серия. Т. 16. М., 1951.
- Ярхо А.И. О некоторых вопросах расового анализа (материалы для обсуждения) // Антропологический журнал. 1934. Вып. 3. С. 43–71.
- Hanihara T. Comparison of craniofacial features of major human groups // Am. J. Phys. Anthropol. 1996. Vol. 99, N 3. P. 389–412.
- Kean M.R., Houghton P. The role of function in the development of human craniofacial form — a perspective // Anat. Rec. 1987. Vol. 219, N 2. P. 178–203.
- Moore W.J., Lavelle C.L.B. Growth of the facial skeleton in the Hominoidea. London, 1974.

Кафедра антропологии биологического ф-та МГУ
119992, Москва, Ленинские горы

Поступила в редакцию
26.10.06

NEW ATTRIBUTES OF ORBITAL AREA AS TAXONOMIC MARKERS OF GREATER ANTHROPOLOGICAL VARIANTS

V. Yu. Baholdina

Summary

Taxonomic role of different attributes and their systems is one of key problems of physical anthropology. An overall objective of research became studying the importance of some new attributes concerning orbital area of a skull. It is shown, that the attributes offered by the author, distinctly differentiate mongoloid and europeoid series.

УДК 599.735.3

СМЕНА РОГОВ У МАРАЛА (*CERVUS ELAPHUS SIBIRICUS* SEVERTZOV, 1873) В ВОСТОЧНОМ САЯНЕ

М.Н. Смирнов, В.В. Кожечкин

Процесс ежегодной смены рогов у марала, обитающего в северо-западной части Восточного Саяна близ северной границы видового ареала, слабо изу-

чен (Зырянов, 1975). Из публикаций по относительно близким к Восточному Саяну регионам Южной Сибири (Собанский, 1992, 2005; Свиридов, 1978; и

др.) известны в общих чертах средние и крайние сроки смены рогов, но не описаны подробности процесса, основанные на многолетних материалах.

Наблюдения в природе за 200 оленей с середины марта по конец августа в 1978–2005 гг. позволили установить общую картину смены рогов у маралов в заповеднике Столбы в многолетнем аспекте. В сборах материала в 1984–1991 гг. участвовал А.П. Суворов. Наблюдения велись с помощью 10-кратного бинокля и 60-кратной зрительной трубы в местах пастбы животных, а также на солонцах и участках отдыха зверей в светлое время суток. Регистрировались в большинстве своем звери старше двух лет, годовики упоминаются особо. При обработке полученных материалов в зависимости от наличия или отсутствия старых рогов, степени выраженности и созревания новых мы разделили всех встреченных животных на четыре категории, соответствующие стадиям смены рогов.

Первая — олени со старыми рогами, в том числе только с одним рогом.

Вторая — олени с обоими сброшенными рогами, в том числе с начавшими появляться на пеньках «шишками» новых рогов (но еще без раздвоения).

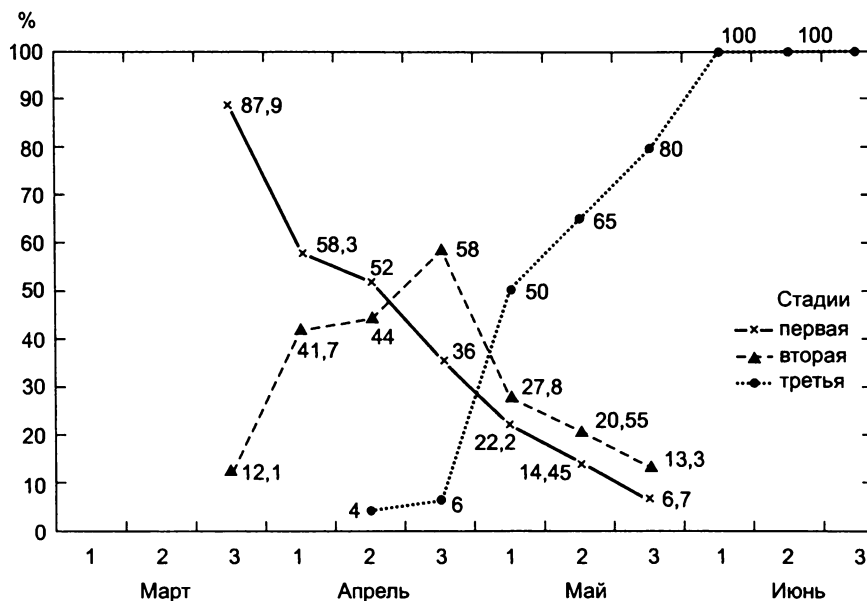
Третья — олени с пантами, т.е. молодыми рогами в стадии роста, покрытыми кожей («бархатом»).

Четвертая — олени с полностью очищенными от «бархата» новыми рогами.

Встречаемость животных, имеющих рога в разных стадиях смены, анализировалась нами по декадам (в процентах) в течение марта, апреля, мая, июня (рисунок). В июле и августе встречи описаны в общем плане из-за малого объема данных.

Начиная с третьей декады марта среди 33 встреченных самцов только четыре (12,1%) были со сброшенными рогами, остальные (87,9%) имели старые рога. Звери с отпавшими рогами впервые были встречены 26 марта 1996 г., когда была зафиксирована группа из трех безрогих «быков».

В первой и второй декадах апреля доли не сбросивших и сбросивших рога животных в значительной мере сближаются, но все же преобладают, хотя и незначительно, олени с прошлогодними рогами (рисунок), что отчасти проявляется даже в отдельно взятых группах. 10 апреля 1992 г. в стаде из шести маралов трое носили старые рога, а трое других уже сбросили; в группе из четырех зверей, встреченной 12 апреля 1989 г., один был со старыми рогами, другой — с одним еще держащимся рогом и два безрогих (с отпавшими рогами). Тем не менее уже в десятых числах апреля начинают встречаться и «быки» с третьей стадией (категорией) роста рогов, т.е. с более или менее выраженными пантами, обычно с пер-



Встречаемость маралов, имеющих рога в разных стадиях смены и роста, по декадам (%)

вым разветвлением. 16 апреля 1978 г. был отмечен один такой марал. В третьей декаде апреля без рогов встречается уже почти 60% зверей, но и со старыми зарегистрировано более трети всех животных, увиденных в этот период в разные годы. Продолжает выявляться неодинаковая выраженность стадий смены и роста рогов у зверей, соединенных в одну группу. Например, в стаде из шести «быков», которых видели 29 апреля 1987 г., три носили старые рога, у остальных рога уже отпали. 20 апреля 1985 г. у одного «быка» замечен был первый раздвой на обоих пантах, а в последних числах апреля 1990 г. два марала, ходившие вместе, обладали уже разветвленными пантами. Следует сказать, что в 1984 г. на основе апрельских встреч зверей было установлено, что период сбрасывания рогов у маралов продолжался примерно 20 дней. Такое же время этот процесс занял и в 1985 г. — с 2 по 22 апреля, причем самцы с «шишками» — зачатками будущих пантов — начали попадаться с 12 апреля. В эти годы развитие пантов шло более быстрыми темпами, чем в среднем за три последних десятилетия.

Коренным образом меняется соотношение числа животных с разными стадиями смены рогов в первой декаде мая, когда половина всех встреч приходится уже на «почти настоящих» пантачей, среди которых преобладают звери с «вилками», т.е. с одним ответвленным от основного ствола отростком. Высота растущих рогов от черепа 10–15 см; 5 мая 2005 г. один зверь отмечен с пантами о трех отростках (надглазничным, ледовым и штангой). Во второй декаде мая у маралов регистрировались преимущественно «вилки», но уже общей высотой до 20 см и отростками до 10–15 см. В третьей декаде этого месяца звери с первой и второй стадиями роста рогов составляют в сумме лишь 20%. У пантачей рога

по большей части с тремя «концами», как говорят охотники, длиной по 10–15 см, примерно у половины встреченных зверей — рога с двумя отростками; обычная высота пантов до 20–25 см. Встреченные в это время два двухгодовалых самца имели только «шишки» на месте будущих рогов. Последний марал со старыми рогами был встречен (за весь период наблюдений) 27 мая 1987 г. В 1984 г., когда была получена значительная по объему информация о состоянии растущих рогов маралов, все встреченные в начале мая звери были с заметными пантами высотой до 15 см с раздвоенной верхней частью. Довольно дружно шла смена рогов в 1982 г. 20 мая в группе из четырех маралов у одного панты были о трех отростках («концах»), в том числе надглазничный имел длину около 15 см, остальные — по 8–9 см. У второго марала присутствовал один надглазничный отросток, ледовый и третий только намечались. У третьего самца было заметно формирование первого и второго отростков. У четвертого члена группы — годовика — на месте будущих рогов просматривались лишь небольшие бугорки.

В 1986 г. смена рогов у маралов запаздывала. 5 мая в стаде из пяти «быков» рога отсутствовали лишь у двух, у третьего еще держался один старый рог, а у четвертого и пятого присутствовали оба рога (прошлогодних).

По наблюдениям ряда лет, в третьей декаде мая средние размеры растущих рогов у маралов обычно достигают примерно 20 см. Давно подмечено, что у мощных, так сказать, элитных «быков» темпы роста рогов выше, чем у молодых или слабых. У сильных средневозрастных особей обычно к 20 мая панты могут быть о четырех «концах», достигая в длину 30 см.

В течение июня мы регистрировали маралов только с третьей стадией роста пантов (рисунок). Уже в начале месяца животные с признаками первой и второй стадий смены рогов не отмечались, регистрировались лишь звери с пантами разной степени развития. Во второй и третьей декадах они становятся все более близкими к заключительной четвертой стадии. Но рост новых рогов происходит также недружно, как и отпад старых. Так, 2 июня 1986 г. встречен взрослый самец с пантами «вилкой», т.е. «двухконцовыми», длиной всего около 15 см, а 5 июня 2003 г. обнаружена небольшая пихта, о которую марал «чистил» свои завершившие рост окостеневшие рога. Кора на ней была содрана, на стволике прилипла шерсть с кожицы пантов. Обычно же во второй и третьей декадах июня отмечаются животные с пантами по три-четыре отростка на каждом роге.

Наши июльские наблюдения обнаружили, что большинство встреченных маралов были с почти доросшими пантами — рогами в стадии завершения процесса окостенения. Мягкими, как правило, остаются лишь верхние терминальные отростки. У некоторых особей присутствуют уже отвердевшие рога с ленточками отпадающей с них кожицы («бархата»).

В первой декаде августа все чаще обнаруживаются так называемые барантовки — побитые, искалеченные рогами маралов маленькие деревца, закрученные кусты. Все встреченные в разные годы во второй декаде августа животные (18.VIII.1984 г., 19.VIII.1985 г., 18.VIII.1989 г., 20.VIII.1989 г. и 19.VIII.1990 г.) имели рога, полностью окостеневшие и очистившиеся от «бархата», в том числе с восемью, десятью, двенадцатью отростками (на обоих рогах). В третьей декаде этого месяца три взрослых зверя, наблюдавшихся 22.VIII.1986 г., 23.VIII.1987 г. и 27.VIII.1988 г., имели очищенные от кожи гладко «отполированные» рога.

По нашим многолетним материалам, сроки от даты первой встречи марала со сброшенными рогами (с 26.III.1996 г.) до первой встречи зверей с полностью очищенными от «бархата» новыми рогами (2.VIII.1987 г.) около 130 дней. В.Г. Гептнер и В.И. Цалкин (1947) обнаружили, что у алтайского марала в условиях неволи (в зоопарке) полные рога созревали на 105-й день после сброса старых рогов. По сведениям Г.Г. Собанского (2005), полное созревание пантов происходит за 90–115 дней. По Г.Ф. Бромлею и С.П. Кучеренко (1983), рога изюбрей растут в течение 100–120 дней. В Предбайкалье, как и в Столбах, взрослые самцы рога сбрасывают обычно в марте–апреле (Свиридов, 1978); в Северной Монголии — в середине марта — начале апреля (Банников, 1954), примерно в этот же период и в Приамурье, Приморье (Капланов, 1948; Бромлей, Кучеренко, 1983). У маралов Горного Алтая, по утверждению Г.Г. Собанского (1992), отпад рогов начинается в конце февраля. По данным В.Г. Гептнера и В.И. Цалкина (1947), Н.С. Свиридова (1978), А.К. Федосенко (1980), Г.Г. Собанского (1992), Е.Б. Самойлова (2004), у взрослых особей рост рогов в основном заканчивается в конце июня — начале июля, чистка — со второй половины июля и в августе. В Приамурье–Приморье к двадцатым числам июля рога полностью вырастают и окостеневают за исключением концов верхних отростков. В августе появляются первые «затирки» на деревьях, сделанные рогами изюбрей (Капланов, 1948). По данным Г.Ф. Бромлея и С.П. Кучеренко (1983), рога у них растут по 1–2 см в сутки, к середине–концу августа достигают полного развития и очищаются от кожи. Нелишне упомянуть, что, поскольку развитие пантов в Южной Сибири, в частности в Западном Саяне, обычно заканчивается в июле, отстрел пантачей должен начинаться примерно с 20 мая и заканчиваться к 5 июля (Линейцев, 1971).

Наши многолетние исследования показали, что сбрасывание рогов начинается во второй половине марта и продолжается в течение всего апреля, а у некоторых зверей в отдельные годы происходит и в мае. Рост пантов начинается с третьей декады марта и обычно завершается в конце июля — первой дека-

де августа; к середине этого месяца новые рога полностью очищаются от покрывающей их кожи.

Процесс смены—роста рогов зависит от условий существования зверей в течение предшествовавшей зимы, возраста, здоровья животных, вследствие чего наблюдается разновременность отдельных стадий у разных особей, когда в один день и даже в одной

группе, состоящей из близких по возрасту животных, ходят звери и со старыми рогами, и с новыми в разных стадиях развития.

Сравнение наших данных с материалами других специалистов (см. выше) показало, что сроки и характер смены рогов в сибирской группе благородных оленей в основных чертах весьма сходны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Банников А.Г. Млекопитающие Монгольской Народной Республики. М., 1954. 669 с.

Бромлей Г.Ф., Кучеренко С.П. Копытные юга Дальнего Востока СССР. М., 1983. 305 с.

Гептнер В.Г., Цалкин В.И. Олени СССР (систематика и зоогеография). М., 1947. 176 с.

Зырянов А.Н. Дикie копытные животные заповедника Столбы и прилегающих районов // Вопр. экологии: Тр. Гос. зап. Столбы. Вып. 10. Красноярск, 1975. С. 224–338.

Капанов Л.Г. Тигр, изюбрь, лось. М., 1948. 125 с.

Линейцев С.Н. О сроках отстрела маралов на панты в горно-таежной зоне Западных Саян // Проблемы охот. хоз-ва Красноярского края. Красноярск, 1971. С. 60–62.

Самойлов Е.Б. Записки охотоведа. Кн. 2. Чита, 2004. 296 с.

Свиридов Н.С. Марал // Крупные хищники и копытные звери. М., 1978. С. 129–160.

Собанский Г.Г. Копытные Горного Алтая. Новосибирск, 1992. 256 с.

Собанский Г.Г. Звери Алтая. Крупные хищники и копытные. Барнаул, 2005. 373 с.

Федосенко А.К. Марал. Алма-Ата, 1980. 200 с.

Красноярский гос. ун-т
Гос. природный заповедник Столбы

Поступила в редакцию
23.11.06

THE ANTLERS CHANGE BY SIBERIAN DEER (*CERVUS ELAPHUS SIBIRICUS* SEVERTZOV, 1873) IN THE OST SAJAN

M.N. Smirnov, V.V. Kozhechkin

Summary

The study of the antlers change by Siberian deer (*Cervus elaphus sibiricus* Severtzov, 1873) was undertaken from 1978 till 2005. More than 200 male deers were observed in their habits. The antlers shed was established to begin in the Stolby Nature Reserve at the second half of March, to continue during April and sometimes in May. The growth of the young antlers starts at the end of March — in the beginning of April and finishes, as a rule, at the end of July — in the beginning of August. In the middle of August the antlers are peeled away from the skin.

A number of different factors characterizing peculiar features of the past winter as well as an age and a health status of animals influence the period of the antlers change. This causes the time variety of antlers change in the population. Sometimes in one group of the Siberian deers there are male deers with the old antlers and the males with the young small antlers of the different sizes.

УДК 599.735.5

СИНХРОНИЗАЦИЯ ДЕЙСТВИЙ У ВЗРОСЛЫХ ЗУБРОВ (*BISON BONASUS* (L.)) В УСЛОВИЯХ ПИТОМНИКА

Е.А. Чикурова

Синхронизация действий является важным фактором установления и поддержания связи между животными в группе (Тинберген, 1993). Молодые животные склонны подражать взрослым, а подчиненные — доминанту (Edwards, 1983). При одомашнивании животных происходит их инфантилизация — сохранение детских черт у взрослых животных (Баскин,

1990). Следует различать одомашнивание и приручение. Доместикация сопровождается рядом биологических изменений у животных, тогда как приручение — это устранение склонности избегать человека (Дьюсбери, 1981).

Одомашниванию подверглись только виды стадные и полигамные (Серебровский, 1935). Зубр — вид

стадный и полигамный, и потому мы предположили, что у зубров при долгом разведении в неволе возможно появление некоторых признаков одомашнивания, одним из которых будет проявление инфантилизации. Одним из проявлений инфантилизации является большая склонность к синхронизации действий (Баскин, 1990). Так, для элитных молочных коров фризской породы связь со стадом важнее изоляции на время отела (Edwards, 1983), в то время как коровы одичавшего скота камаргу (Ковальчикова, Ковальчик, 1986), местной казахской породы (Соколов, 1985), мэн-анну, мясной шароле и зебу (Ковальчикова, Ковальчик, 1986), а также самки домашних яков (Энеев, 1985) склонны удаляться от стада на время отела.

Цель нашей работы — выяснить, какие факторы влияют на синхронизацию действий зубров в питомнике. Решали следующие задачи: установить, влияет ли на синхронизацию происхождение (зоопарк или питомник) и пол зубра; исследовать изменение синхронизации в периоды гона и отела, а также в зависимости от того, есть ли у самки теленок; выявить влияние на синхронизацию таких факторов: естественных (время суток, гнус, присутствие других зверей — косули, собаки, кошки, ливень) и антропогенных (зуброводы, экскурсии, техника); установить, какова синхронизация действий при разных типах активности.

Исследования проводили в вольерах Центрального зубрового питомника Приокско-террасного заповедника с апреля по сентябрь 2005 г. и с апреля по октябрь 2006 г. Все самцы и 4 самки происходили из зоопарков, но в течение нескольких лет обитали на территории питомника, остальные самки были рождены и выращены в питомнике. Поскольку все самцы происходили из зоопарков, влияние происхождения оценивали только для самок.

Наблюдения вели за тремя искусственно созданными, изолированными друг от друга группами, состоящими из 3–5 самок, взрослого самца и телят текущего года. Каждая группа содержалась на огороженном участке леса размером от 36 до 75 га соответственно размеру группы.

В питомнике зубры питаются подножным кормом и получают дополнительную подкормку дважды в сутки — утром и вечером на кормовых площадках. Раз в несколько дней они дополнительно получают веточный корм.

Синхронизацию оценивали по трехбалльной шкале: 0 — ни с кем не синхронизированные действия, 1 — действия, синхронизированные с одной особью, 2 — действия, синхронизированные более чем с одной особью. (Поскольку естественные группы зубров в природе невелики, мы считали синхронизацию с одной особью за действия пары или коров-«подружек», а более двух особей, синхронизирующих поведение, — это уже основа группы.) При наблюдении за стадом мы учитывали время суток (утро, день, вечер), влияние различных факторов: пол, группа, гон, лидерство, доминантность, антропогенные и природные воздействия. Для самок отмечали происхождение, отел, наличие теленка, пребывание в состоянии эструса. Каждые пять минут отмечали поведение членов стада (переход, пастыба, искусственное кормление, спокойная лежка, беспокойная лежка, комфортное поведение, маркировочное поведение, контакт самки с теленком — кормление, вылизывание, игра). Измерялась также дистанция между особями одной группы. Животные опознавались индивидуально по внешним признакам. Всего было проведено около 1700 измерений для каждого зверя (всего 25 564 измере-

ния). Обсчет наблюдений показал, что на разное поведение приходилось неодинаковое количество измерений: переход — 21,2% (от общего количества измерений), пастыба — 47,6, кормление — 6,2, спокойная лежка — 15,4, беспокойная лежка — 3,2%. На остальные элементы поведения пришлось незначительное число измерений, поэтому их из анализа исключили. Для статистической обработки использовали программу SPSS 10.0 (SPSS Base 10.0, 1999). Данные не удалось привести к нормальным, поэтому были использованы непараметрические методы оценки. Критерий Манна-Уитни (Mann-Whitney Test) применяли для оценки различий между двумя группами данных (далее U). Для выяснения различий между несколькими группами переменных применяли критерий Крускала-Уоллиса (Kruskal-Wallis Test) (далее H), $p < 0,05$.

Первичный анализ данных показал, что синхронизация действий особи зависит от пола ($U = 12,9$, $p = 0,01$), поэтому мы рассматривали самцов и самок отдельно.

В гон у самцов увеличилась синхронизация при переходе ($U = 3,1$, $p = 0,01$) и пастыбе ($U = 5,2$, $p = 0,01$). Данные по частотам синхронизированных действий в зависимости от влияния факторов приведены в таблице.

У самок из зоопарка синхронизация действий выше, чем у самок из питомника при переходе ($U = 6,3$, $p = 0,01$), пастыбе ($U = 20,6$, $p = 0,01$), лежке ($U = 8,3$, $p = 0,02$). У самок с телятами выше синхронизация при переходе ($U = 2,6$, $p = 0,05$) и пастыбе ($U = 10,1$, $p = 0,01$). Во время гона у самок снижалась синхронизация при пастыбе ($U = 5,2$, $p = 0,01$), кормлении ($U = 4,0$, $p = 0,02$), лежке ($U = 2,9$, $p = 0,05$). Для самок с телятами эти изменения недостоверны ($p > 0,1$). В период гона во время эструса у самок без телят незначительно уменьшается синхронизация при переходе ($U = 1,7$, $p = 0,02$), пастыбе ($U = 3,7$, $p = 0,01$), спокойной лежке ($U = 1,6$, $p = 0,05$). Для самок с телятами эти изменения недостоверны ($p > 0,1$).

Влияние естественных и антропогенных факторов, а также времени суток на синхронизацию действий зубров не найдено. Из-за недостаточного количества данных влияние отела на склонность самки синхронизировать действия не выявлено.

Как видно из полученных данных, вне гона при любой активности (кроме кормления) самцы больше, чем самки, тратят на самостоятельное поведение. В период гона у самцов повышается количество синхронизированных действий за счет возрастания действий, синхронизированных с одной особью, и уменьшения количества самостоятельных действий. В гон самец обычно проявлял интерес к одной из самок и синхронизировал свои действия с ней, но иногда к паре присоединялись «любопытные» самки.

Ранее (Карцов, 1903; Филатов, 1912) отмечали, что самцы-зубры, кроме периода гона, находились отдельно от самок. Для одичавшего английского паркового скота (Haupt, 1991) и скота камаргу это тоже характерно (Graig, 1986). Поэтому можно предположить, что более естественным для самца зубра является низкая синхронизация вне периода гона и по-

Синхронизация действий зубров в зависимости от типа активности и влияния факторов

Тип активности	Период							
	самцы вне гона				самцы в гон			
	N	0	1	2	N	0	1	2
Переход	1220	31%	27%	42%	1209	12%	41%	47%
Пастьба	1925	29%	22%	49%	2001	10%	36%	54%
Кормление	140	10%	18%	72%	122	9%	20%	71%
Спокойная лежка	380	30%	18%	52%	341	25%	23%	52%
Беспокойная лежка	70	47%	23%	30%	103	49%	21%	30%
	Происхождение							
	самки из зоопарка				самки из питомника			
Переход	3242	18%	30%	52%	4126	26%	27%	47%
Пастьба	5114	12%	24%	64%	11428	19%	20%	61%
Кормление	1012	10%	9%	81%	2093	10%	10%	80%
Спокойная лежка	1365	17%	24%	59%	2518	20%	24%	56%
Беспокойная лежка	414	30%	34%	36%	903	32%	34%	34%
	Наличие теленка							
	самки с теленком				самки без теленка			
Переход	4520	20%	17%	63%	2848	25%	23%	52%
Пастьба	9347	14%	15%	71%	7195	23%	26%	51%
	Период							
	самки вне гона				самки в гон			
Пастьба	8447	16%	22%	62%	8095	24%	25%	51%
Кормление	1661	10%	10%	80%	1534	12%	11%	78%
Спокойная лежка	2013	19%	24%	57%	1870	20%	25%	55%
	Фаза цикла							
	самки в эструсе				самки в анэструсе			
Переход	748	25%	34%	41%	3002	26%	23%	51%
Пастьба	903	28%	37%	35%	7192	24%	25%	51%
Спокойная лежка	265	22%	28%	50%	1605	19%	25%	56%

Обозначения: N — число наблюдений; 0 — время, потраченное на самостоятельные действия; 1 — время, потраченное на действия, синхронизированные с одной особью; 2 — время, потраченное на действия, синхронизированные более чем с одной особью.

вышение синхронизации за счет ухаживания за самкой в период гона.

Как и предполагалось нами ранее, синхронизация действий у самок из зоопарка выше, чем у самок из питомника. Синхронизация у самок из зоопарка выше за счет меньшего количества самостоятельных действий при переходе, пастьбе и спокойной лежке и большего количества синхронизаций с одной особью и группой. Для самки из зоопарка важнее синхронизировать свои действия с кем-то одним (хоть с кем-то), чем действовать самостоятельно.

При появлении теленка самки снижали количество самостоятельных действий и увеличивали синхронизацию с более чем одной особью при активных действиях (переходе, пастьбе), т.е. наличие теленка заставляет самку вести более «стадный» образ жизни, ориентироваться в своих действиях на большее число зубриц. Такое поведение, очевидно, служит защите теленка — ведь в случае нападения хищника нескольким самкам, синхронизировавшим свои действия, проще защитить телят. На синхронизацию действий у самок с телятами этого года гон и эструс не

оказывали достоверного влияния, что, очевидно, является естественным способом снизить вероятность отела в будущем году. Следует отметить, что при наблюдении за вольными горными зубрами (Немцев, 2003) и вольными стадами в Беловежской Пуше (Krasinski, Krasinska, 1992) было установлено, что зубры легко порывают связи с одной группой, в которую они входили ранее, и могут присоединяться к другой группе. Для горных зубров (Немцев, 2003) отмечена несогласованность действий животных в больших стадах и то, что крупные стада — явление временное. Одним из стержневых элементов группы является самка с потомством (связь мать—детеныш прерывается к моменту полового созревания детенышей). Часто несколько самок с потомством объединяются в одну группу. Такие группы были описаны для вольных кавказского и беловежского зубров до их истребления на воле (Карцов, 1903; Филатов, 1912).

Из-за недостаточного количества данных нами не выявлено влияния отела на синхронизацию действий самки. Ряд авторов для зубров, коров местных пород и яков отмечают, что самки перед отелом

покидают стадо (Карцов, 1903; Ковальчикова, Ковальчик, 1986; Соколов, 1985; Энеев, 1985). Следовательно, число их самостоятельных действий предположительно увеличивается, а синхронизация с одной особью и стадом падает.

В гон синхронизация у самок без телят снижается при пастьбе, кормлении и спокойной лежке — увеличивается количество самостоятельных действий и синхронизации в паре и снижается синхронизация со стадом. В период эструса незначительно сокращается количество самостоятельных действий и синхронизации со стадом, возрастает синхронизация в паре во время переходов. Во время пастьбы и спокойной лежки уменьшается синхронизация со стадом, но возрастает синхронизация в паре и количество самостоятельных действий. К семейным группам иногда присоединяются взрослые самцы (для горных зубров 21% случаев) (Немцев, 2003). С такими группами можно сравнить исследованные нами группы в питомнике. Однако на воле самцы непрочно связаны со стадом. Во время гона у горных зубров отмечают непрочные брачные скопления, в которых из-за агрессивности самцов возникает хаотичность во взаимоотношениях всех членов объединения (Немцев, 2003). У зубров в питомнике хаотичность действий во время гона возрастает из-за увеличения числа самостоятельных действий самок без телят этого года, в эструсе (во время переходов, пастьбы и спокойной лежки).

Самцы и самцовые группы в вольных стадах при приближении человека покидали скопление и быстрее остальных зубров обращались в бегство (Немцев, 2003). Следовательно, можно предположить, что синхронизация их со стадом уменьшалась. У исследованных нами животных на синхронизацию действий достоверно не влияли антропогенные и естествен-

ные факторы. Также не было отмечено достоверного влияния на синхронизацию действий времени суток. Наибольшая синхронизация со стадом (71–81%) и наименьшее количество самостоятельных действий (9–12%) отмечены нами у всех зубров при кормлении. Для самцов наибольшая синхронизация со стадом отмечена во время спокойной лежки (52%) и пастьбы (49% — вне гона и 54% — в гон). Наибольшее количество самостоятельных действий у самцов вне периода гона приходится на беспокойную лежку (47%) и переходы (31%). В гон наибольшее количество самостоятельных действий приходится на беспокойную лежку (49%) и спокойную лежку (25%). Синхронизация в паре во время гона больше всего во время перехода (41%) и пастьбы (36%).

У самок из зоопарка и питомника наибольшее количество действий, синхронизированных со стадом, приходится на время пастьбы (соответственно 64 и 61%) и на спокойную лежку (59 и 56%). Наибольшее количество самостоятельных действий они проявляют во время беспокойной лежки (32 и 32%) и перехода (18 и 26%). Самки с телятами больше, чем все остальные, синхронизируют свои действия со стадом во время активных передвижений — перехода (63%) и пастьбы (71%). В период эструса самки без телят проявляют самую высокую синхронность действий в паре во время пастьбы (37%) и перехода (34%).

Автор выражает глубокую благодарность своему научному руководителю профессору Л.М. Баскину за помощь в формировании задачи исследования и в поиске литературы, правку текста и ценные замечания; а также признательность сотрудникам Приокско-террасного и Окского заповедников за техническую поддержку, особенно за дополнительную информацию о поведении зубров — Н.В. Требогановой и Е.Л. Цибизовой. Особую благодарность автор выражает за помощь в правке работы В.С. Лобачеву.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баскин Л.М. Изменение поведения млекопитающих при одомашнивании // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95, вып. 3. С. 20–31.

Дьюсбери Д. Поведение животных: сравнительные аспекты / Пер. с англ. М., 1981. 479 с.

Карцов Г.П. Беловежская Пуша. СПб., 1903. 419 с.

Ковальчикова М., Ковальчик К. Этология крупного рогатого скота / Пер. со словац. М., 1986. 208 с.

Немцев А.С. Социальная организация и важнейшие особенности образа жизни // Зубр на Кавказе. М.; Майкоп, 2003. С. 213–234.

Серебровский А.С. Гибридизация животных. М.; Л., 1935. 290 с.

Соколов В.А. Этология крупного рогатого скота казахской популяции // Тр. Кубан. СХИ. 1985. Т. 264. С. 33–37.

Тинберген Н. Социальное поведение животных / Пер. с англ. М., 1993. 149 с.

Филатов Д. О кавказском зубре // Зап. имп. Академии наук. Отд. физ.-мат. Сер. 8. 1912. Т. 30, № 8. 49 с.

Энеев С.Х. Этология яков в Кабардино-Балкарии // Тр. Кубан. СХИ. 1985. Т. 264. С. 50–54.

Edwards S.A. The behaviour of dairy cows and their newborn calves in individual or group housing // Appl. Anim. Ethol. 1983. Vol. 10, N 3. P. 191–198.

Graig J.V. Measuring social behavior: social dominance // J. Anim. Csi. 1986. Vol. 62, N 4. P. 1120–1129.

Houpt K.A. Domestic animal behavior for veterinarians and animal scientists. 2nd ed. Ames, 1991. 408 p.

Krasinski Z.A., Krasinska M. Free ranging European bison in Borecka Forest // Acta Theriol. 1992. Vol. 34, N 3. P. 301–317.

ACTIVITY SYNCHRONIZATION OF ADULT EUROPEAN BISON
UNDER NURSERY CONDITION

E.A. Chikurova

Summary

Activity synchronization of 3 males and 12 females of European bison under enclosure condition was observed. The data has been collected in the nursery on the Prioksko-Terrasny Reserve. The analysed factors depended on the distance were: calve, calffness, heat, origin — for females and environmental (environmental impact) and anthropogenic disturbing factors, activity, rut, sex, dominance, leadership, aggressive and friendship interaction for all adult animals. At the rut male activity are more synchronized than at the non-rut period, at the time of walk ($U = 3,1$, $p = 0,01$), and pasturage ($U = 5,2$, $p = 0,01$). Females activity are more synchronized than males. Activity of females origin from zoos (4 animal) are more synchronized at the time of activity of walk ($U = 6,3$, $p = 0,01$), pasturage ($U = 20,6$, $p = 0,01$) and lay ($U = 8,3$, $p = 0,02$), than activity of females origin from nursery. Females with calves have more synchronized activity at the time of walk ($U = 2,6$, $p = 0,05$) and pasturage ($U = 10,1$, $p = 0,01$), then females without calves.

At the time of rut females without calves less synchronized activity of pasturage ($U = 5,2$, $p = 0,01$), and lay ($U = 2,9$, $p = 0,05$).

УДК 595.75:591.538 (470.324)

СТРУКТУРА КОМПЛЕКСОВ ПОЛУЖЕСТКОКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ
(НЕТЕРОПТЕРА) ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД ВОРОНЕЖСКОЙ НАГОРНОЙ ДУБРАВЫ

Е.В. Мусеева

Воронежская нагорная дубрава тянется по правобережью р. Воронеж от одноименного областного центра до пос. Рамонь. В составе дубравы выделяют несколько типов леса: дубрава свежая снытево-осоковая на суглинках, дубрава свежая осоково-снытевая на супесях, сухая осоковая дубрава по тальвегам балок, влажная дубрава по тальвегам балок. Различия в типах леса объясняются почвенно-топографическими условиями этой местности (Милюков, 1950). Дубрава возникла на месте субори. Вследствие длительной антропогенной нагрузки произошло выпадение сосны, которая не могла возобновляться с помощью корней и поросли от пней. В настоящее время посадки хвойных пород занимают здесь лишь около 4% территории (Мешков, 1950). Основной лесобразующей породой в составе древостоя является дуб черешчатый.

Важную роль в функционировании дубравы как природного сообщества играет энтомокомплекс, а в составе последнего — комплекс полужесткокрылых насекомых, или клопов (Heteroptera). Ценотическая значимость комплекса клопов определяется присутствием в его составе представителей разных трофических групп. Сведения о полужесткокрылых (Heteroptera) листовенных пород деревьев окрестностей г. Воронеж содержатся в работах В.Г. Пучкова (1956, 1962, 1964, 1969, 1986), П.А. Положенцева (1958, 1971), Н.И. Коровиной-Положенцевой (1959), Е.В. Копаевой и В.Б. Голуба (2004) и др. Всего в фа-

уне Воронежской обл. насчитывается к настоящему времени 586 видов из этого отряда (Голуб, Драполюк, 2005).

В настоящей работе помимо уточнения видового состава полужесткокрылых вполне обособленного лесного массива впервые предпринята попытка анализа распределения целых комплексов исследуемой группы по ярусам растительности.

Исследования фауны полужесткокрылых древесных пород Воронежской нагорной дубравы проводились нами в 2005–2006 гг. Были обследованы кроны следующих пород: 1) основной лесобразующей породы — дуба черешчатого (*Quercus robur*); 2) сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*), 3) деревьев 2-го яруса — липы сердцевидной (*Tilia cordata*), березы повислой (*Betula pendula*), клена остролистного (*Acer platanoides*), вяза гладкого (*Ulmus laevis*); 4) пород подлеска — лещины обыкновенной (*Corylus avellana*), рябины обыкновенной (*Sorbus aucuparia*) и груши обыкновенной (*Pyrus communis*).

Сборы проводились сачком с удлиненной ручкой (Голуб и др., 1980). Всего нами было собрано 506 экз. клопов. Для установления их видовой принадлежности мы использовали определитель европейской части России (Кержнер, Ячевский, 1964), отдельные выпуски серий «Фауна СССР» (Пучков, 1986) и «Фауна Украины» (Пучков, 1962, 1969). Номенклатура таксонов всех рангов дана по последнему каталогу фауны полужесткокрылых Палеарктики (Catalogue of the Heteroptera..., 1995–2006).

Для оценки численного обилия фауны полужесткокрылых использовалась шкала обилия Ренконена (Renkonen, 1938), согласно которой виды, составляющие в сборах более 10%, считаются супердоминантными, 10–5 — доминантными, 5–2 — субдоминантными, менее 2% — редкими.

Для анализа сходства видового состава комплексов клопов березы и липы с таковым основной лесобразующей породы —

дуба мы рассчитывали индекс Чекановского–Сьеренсена: $I_{cs} = 2a/(2a + b + c)$, где a — число общих для двух комплексов видов; b, c — числа видов, отмеченных соответственно только на каждой из исследуемых пород.

Для доминирующих видов полужесткокрылых на дубе, березе и липе был рассчитан индекс доминирования Бергера–Паркера $d = N_{max}/N$, где N_{max} — число особей самого обильного вида; N — объем выборки. Для вычисления показателя выровненности ($V = (H - H_{min})/(H_{max} - H_{min})$) рассчитаны максимальное информационное разнообразие при данном наборе видов ($H_{max} = \log_2 S$, где S — количество видов) и минимальное информационное разнообразие при данном наборе видов ($H_{min} = [(N \cdot \ln N (N - S + 1)) \times \ln(N - S + 1)]/N$). Для выявления структурной характеристики гемиптерокомплексов дуба, липы и березы были вычислены индексы информационного разнообразия Маргалефа $H = \Sigma[(n_i/N) \times (\log_2 n_i/N)]$ и показатель видового разнообразия Маргалефа $a = (S - 1)/\ln N$.

В результате исследования фауны полужесткокрылых (Heteroptera) древесных пород Воронежской нагорной дубравы были выявлены представители 40 видов из 7 семейств (виды, обнаруженные здесь впервые, отмечены звездочкой): 1) Nabidae: *Himacerus apterus* (F.), *Himacerus mirmicoides* (Costa), *Nabis limbatus* Dahlbom; 2) Anthocoridae: *Anthocoris nemoralis* (F.), *A. nemorum* (L.), *Orius majusculus* (Reuter); 3) Miridae: **Deraeocoris lutescens* (Schilling), **D. serenus* (Douglas et Scott), *Lygocoris viridis* (Fallén), *L. contaminatus* (Fallén), **Apolygus spinolai* (Meyer-Dür), *Lygus rugulipennis* Poppius, *L. pratensis* (L.), *Orthops campestris* (L.), *Brachycoleus decolor* Reuter, *Phytocoris populi* (L.), *Ph. tiliae* (F.), *Ph. longipennis* Flor, *Globiceps flavomaculatus* (F.), **Orthotylus tenellus* (Fallén), *Pilophorus perplexus* Douglas et Scott, **Megalocoleus confusus* (Wagner), *Phylus melanocephalus* (L.), **Psallus variabilis* (Fallén), *P. mollis* (Mulsant et Ray); 4) Lygaeidae: *Kleidocerys resedae* (Panzer), *Scolopostethus puberulus* Horváth, *Rhyparochromus pini* (L.); 5) Coreidae: *Coreus marginatus* (L.); 6) Acanthosomatidae: *Acanthosoma haemorrhoidale* (L.), *Elasmotherus interstinctus* (L.), *Elasmucha grisea* (L.); 7) Pentatomidae: *Dolycoris baccarum* (L.), *Carpocoris purpureipennis* (L.), *C. fuscispinus* (Boheman), *Holcostethus vernalis* (Wolff), *Palomena prasina* (L.), *Piezodorus lituratus* (F.), *Pentatoma rufipes* (L.), *Arma custos* (F.).

Суммарная численность видов клопов различных семейств на породах, гемиптерокомплексы которых

наиболее разнообразны по видовому составу и количеству собранного материала, представлена в табл. 1. На долю фауны остальных обследованных пород приходится только 5% от общего количества собранного материала.

Результаты исследований показали, что максимальное видовое разнообразие гемиптерокомплекса дуба (21 вид, 40,3% от всего числа установленных видов) сочетается с минимальной общей численностью клопов на этой породе. К доминирующим видам полужесткокрылых дуба черешчатого относятся *Psallus mollis* (7% от общего количества материала, собранного на дубе, $d = 0,07$), *Psallus variabilis* (5,9%, $d = 0,05$), *Dolycoris baccarum* (12,9%, $d = 0,13$), *Palomena prasina* (22,3%, $d = 0,22$), *Piezodorus lituratus* (14,1%, $d = 0,14$). *Phylus melanocephalus* и *P. mollis* отмечены только на дубе. Средняя частота встречаемости всех видов полужесткокрылых на дубе $p = 0,7 \pm 0,06$ (количество обследуемых деревьев $n = 115$).

Противоположная ситуация наблюдается с видовым составом (15 видов, 28,8%) и численностью комплекса полужесткокрылых на березе ($p = 1,6 \pm 0,07$; $n = 129$) по сравнению с таковым на дубе. Общая максимальная численность полужесткокрылых на этой породе объясняется наличием супердоминанта — *Kleidocerys resedae* (83,4% от общего количества собранного материала на березе, $d = 0,8$). Высокая численность этого вида обусловлена его бивольтинностью. Максимальной численности вид достигает во втором поколении в августе, когда происходит созревание семян березы, являющихся его основной пищей. Представители семейства Acanthosomatidae (*Elasmotherus interstinctus* и *Elasmucha grisea*) за весь период сборов встречались только на березе повислой.

Гемиптерокомплекс липы характеризуется сравнительно высоким разнообразием (16 видов, 30,9%) в сочетании с умеренно высокой численностью клопов ($p = 1,08 \pm 0,3$; $n = 93$). Наибольшее количество полужесткокрылых было собрано на одиночно стоящих деревьях, листья которых равномерно инсолируются. Доминирующими видами на липе сердцевидной являются *Lygocoris viridis* и *Deraeocoris lutescens*:

Таблица 1

Численность семейств полужесткокрылых (Heteroptera) на древесных породах Воронежской нагорной дубравы в 2005–2006 гг.

Семейства	Численность полужесткокрылых на породах деревьев, экз. (% от общего числа)				
	дуб черешчатый	сосна обыкновенная	береза повислая	липа сердцевидная	клен остролистный
Nabidae	2 (0,4)		2 (0,4)	1 (0,2)	4 (0,8)
Anthocoridae	4 (0,8)		3 (0,6)	8 (1,7)	4 (0,8)
Miridae	16 (3,4)			109 (23)	6 (1,3)
Lygaeidae	3 (0,6)		177 (37,5)		
Coreidae	4 (0,8)	2 (0,4)	5 (1)		5 (1)
Acanthosomatidae	1 (0,2)	4 (0,8)	20 (2,9)		
Pentatomidae	59 (11,6)		10 (2,1)	2 (0,4)	6 (1,3)
Всего	89 (18,0)	6 (1,5)	217 (44,7)	120 (25,5)	25 (5,3)

37,5% ($d=0,4$) и 31,6% ($d=0,31$) соответственно от общего количества материала, собранного на этой породе. К видам, собранным только на липе, относятся *L. viridis*, *Orthotylus tenellus*, *Megalocoleus confusus*, *D. lutescens*, *D. serenus*, *Phytocoris tiliae*, *Ph. longipennis*, *Pilophorus perplexus*.

По численности на всех породах деревьев доминируют семейства Miridae, Lygaeidae и Pentatomidae (табл. 1). При этом доминирование семейства Lygaeidae обеспечивает только один вид — *Kleidocerys resedae*. Семейства Miridae и Pentatomidae занимают лидирующее положение, имея в своем составе виды полифитофагов и широких олигофагов, которые способны питаться на разных древесных породах. Частота встречаемости представителей этих семейств составляет следующие значения: Miridae $p = 1,6 \pm 0,08$ (количество проб $n = 90$), Lygaeidae $p = 1,9 \pm 0,9$ ($n = 90$), Pentatomidae $p = 0,8 \pm 0,07$ ($n = 90$).

Различия в качественном и количественном составе комплексов полужесткокрылых на указанных породах объективно отражаются индексами информационного разнообразия Маргалефа ($H \pm m_H$), показателями видового разнообразия (a) и выровненности (V) (табл. 2).

Таблица 2

Значения экологических индексов при изучении энтомокомплексов пород деревьев, доминирующих по количеству собранных видов

Индексы	Породы		
	Дуб черешчатый	Береза повислая	Липа сердцевидная
$H \pm m_H$	$4,9 \pm 0,3$	$2,02 \pm 0,2$	$2,8 \pm 0,2$
a	4,7	2,6	3,13
V	1,3	0,45	0,7

Максимальное видовое разнообразие комплекса полужесткокрылых дуба обеспечивает высокое значение показателя выровненности и соответственно высокое значение индекса информационного разнообразия. Кроме того, численность доминантных видов дуба не превышает 4% от общего количества

материала, собранного на этой древесной породе. Существенно более низкие значения описываемых экологических индексов для комплексов полужесткокрылых березы и липы объясняются резким преобладанием в их составе нескольких видов. Это свидетельствует о наибольшей сбалансированности комплекса полужесткокрылых дуба и по сравнению с таковой комплексов березы и липы.

В трофической структуре всего комплекса полужесткокрылых древесных пород и на каждой из них в отдельности доминирующей группой, несомненно, являются фитофаги. Средняя численность трофических групп на всех древесных породах принимает следующие значения: фитофаги — $\bar{x} = 3,3 \pm 0,07$ ($n = 110$), хищники — $\bar{x} = 1,9 \pm 0,08$ ($n = 60$), зоофитофаги — $\bar{x} = 1,7 \pm 0,05$ ($n = 35$). Их встречаемость на изучаемых деревьях составляет: фитофаги — $p = 1,2 \pm 0,05$ ($n = 150$), хищники — $p = 0,7 \pm 0,05$ ($n = 83$), зоофитофаги — $p = 0,5 \pm 0,07$ ($n = 136$).

Представленность трофических групп по количеству собранного материала и видовому разнообразию на каждой из доминирующих пород деревьев отображена в табл. 3.

Средние значения встречаемости и численности фитофагов на березе принимают наибольшие значения по сравнению с их значениями для комплексов других древесных пород в результате супердоминирования *Kleidocerys resedae*. Несмотря на значительное количество фитофагов, доля хищников и зоофитофагов на дубе и липе достаточно велика, что, как и таксономическое разнообразие, свидетельствует о сбалансированности комплекса полужесткокрылых этих пород, прежде всего дуба.

Анализ сходства фаун основных пород рассматриваемого лесного массива выявил большее значение индекса Чекановского–Сьеренсена при сравнении комплексов полужесткокрылых дуба и березы (0,6) и в два раза меньшее — дуба и липы (0,3). Основную роль в сходстве фаун дуба и березы играет заселенность обеих пород одними и теми же полифитофагами семейства Pentatomidae (*Dolycoris baccarum*, *Carpocoris purpureipennis*, *C. fuscispinus*, *Palomena prasina*).

Таблица 3

Значения средней численности и средней встречаемости трофических групп комплексов полужесткокрылых дуба, березы и липы

Трофические группы $\bar{x} \pm S \bar{x}$	Фитофаги	Хищники	Зоофитофаги
Дуб			
Средняя численность	$\bar{x} = 3,1 \pm 0,1$ ($n = 65$)	$\bar{x} = 2,1 \pm 0,08$ ($n = 48$)	$\bar{x} = 1,9 \pm 0,1$ ($n = 42$)
Средняя встречаемость	$p = 1,2 \pm 0,1$ ($n = 85$)	$p = 0,4 \pm 0,05$ ($n = 85$)	$p = 0,5 \pm 0,1$ ($n = 85$)
Береза			
Средняя численность	$\bar{x} = 4,2 \pm 0,1$ ($n = 60$)		
Средняя встречаемость	$p = 1,7 \pm 0,08$ ($n = 80$)		
Липа			
Средняя численность	$\bar{x} = 2,1 \pm 0,1$ ($n = 35$)	$\bar{x} = 1,5 \pm 0,1$ ($n = 29$)	$\bar{x} = 1,9 \pm 0,1$ ($n = 32$)
Средняя встречаемость	$p = 1,01 \pm 0,08$ ($n = 85$)	$p = 1,2 \pm 0,1$ ($n = 85$)	$p = 1,7 \pm 0,06$ ($n = 85$)

Рассмотренные нами количественные показатели позволяют считать, что дуб является основным ядром для формирования гемиптерокомплекса дубравы и, вероятно, для формирования ее энтомокомплексов в целом. Присутствие достаточного количества зоофагов и зоофитофагов в составе комплекса

полужесткокрылых дуба и липы свидетельствует о достаточной стабильности этого комплекса.

Автор выражает благодарность профессору В.Б. Голубу (Воронеж) за помощь при подготовке статьи и профессору И.М. Кержнеру (Санкт-Петербург) за предоставление коллекционных материалов для проверки определений части видов.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант 05-04-49089-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Голуб В.Б., Драполюк И.С. Отряд Heteroptera // Кадастр беспозвоночных животных Воронежской области. Воронеж, 2005. С. 276–316.
- Голуб В.Б., Колесова Д.А., Шуровенков Ю.Б., Эльчибаев А.А. Энтомологические и фитопатологические коллекции, их составление и хранение. Воронеж, 1980. 227 с.
- Зайцева И.Ф. Список насекомых и клещей, зарегистрированных на древесных и кустарниковых породах в парках и скверах г. Тбилиси в 1978–1980 гг. // Комплексы насекомых и клещей древесных и кустарниковых насаждений г. Тбилиси. Тбилиси, 1983. С. 18–23.
- Кержнер И.М. Отряд Hemiptera (Heteroptera) — Полужесткокрылые, или Клопы // Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 1. М.; Л., 1964. С. 655–845.
- Копаева Е.В., Голуб В.Б. Предварительные результаты изучения энтомокомплексов основных лиственных пород Ботанического сада Воронежского государственного университета // Состояние и проблемы экосистем среднерусской лесостепи. Воронеж, 2004. С. 57–62 (Тр. Учеб.-науч. центра Воронеж. гос. ун-та «Веневитиново». Вып. 18).
- Коровина-Положенцева Н.И. Клопы, повреждающие семена березы // Охрана Центрально-Черноземной полосы. Сб. № 2. Воронеж, 1959. С. 132–139.
- Мешков А.Р. К типологии дубрав Среднерусской возвышенности // Научные записки Воронежского лесотехнического института. Т. XI. Воронеж, 1950. С. 15–23.
- Мильков Ф.Н. Лесостепь Русской равнины. Воронеж, 1950. 177 с.
- Положенцев П.А. О трофических связях полевых полужесткокрылых с лесом // Науч. докл. высш. школы: лесохозяйственное дело. Сб. 4. Воронеж, 1958. С. 25–27.
- Положенцев П.А. Малый атлас энтомофагов. М., 1971. 118 с.
- Пучков В.Г. Основные трофические группы растительной фауны полужесткокрылых насекомых и изменение характера их питания в процессе развития // Зоол. журн. 1956. Т. 35, вып. 1. С. 32–40.
- Пучков В.Г. Фауна Украины. Т. 21, вып. 2. Київ, 1962. 164 с.
- Пучков В.Г. Фауна Украины. Т. 21, вып. 3. Київ, 1969. 388 с.
- Пучков В.Г. Полужесткокрылые Rhopalidae (Heteroptera) фауны СССР. Л., 1986. 132 с.
- Рошко Г.М. Полужесткокрылые (Hemiptera), связанные с древесно-кустарниковыми породами в Закарпатье // Научные записки Ужгородского государственного университета. 1958. Т. XXXI. С. 95–98.
- Сибириакова М.Д. Типы леса лесорастительных районов. М., 1962. 270 с.
- Фасулати К.К. Материалы по энтомофауне дубов Закарпатья // Научные записки Ужгородского государственного университета. 1958. Т. XXXI. С. 123–149.
- Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region / Eds B. Aukema, C. Rieger. Vol. 1–5. Amsterdam, 1995–2006.
- Renkonen O. Statistisch-ökologische Untersuchungen über die terrestrische Käferwelt der finnischen Bruchmoore // Acta zool. Soc. zool.-bot. Fenn. Vol. 6. Vanamo, 1938. 231 p.

Воронежский гос. университет

Поступила в редакцию
26.05.07

THE STRUCTURE OF THE BUGS COMPLEXES (HETEROPTERA) OF WOOD TYPES OF VORONEZH OAK'S FOREST

E.V. Moisseeva

Summary

The consistence, trophic and tier structures of a bugs complex (Heteroptera) of Voronezh oak's forest at environment of Voronezh-City are presented. The maximum of the species variety of the heteropteran complex of the oak's crown provides a high degree of the levelness index and, accordingly, a high degree of the information diversity index. The lower states of these indexes of the complexes of the linden and birch crown are explained by the predominance of several species in their structures. The dominant group in a trophic structure of all wood types is the phytophagans one. At that time a significant more numerous zoophagans and zoophytophagans are represented in the complexes of linden and oak bugs. It is indicates to stabilities of the investigated heteropteran complexes. The results of the analysis of the numerous indexes have showed that oak tries is a main kernel of the forming of the heteropteran complexes and of the hole entomocomplex of the Voronezh oak's forest evidently.

УДК 595.754

АРЕАЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОЛУЖЕСТКОКРЫЛЫХ (HETEROPTERA) ТУНДРОВОЙ ЗОНЫ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ

М.М. Долгин, А.Н. Зиновьева

Полужесткокрылые (Heteroptera) — один из крупных отрядов насекомых с неполным превращением. В мировой фауне известно более 30 000 видов клопов, распространенных по всему земному шару, преимущественно в тропических, субтропических и степных районах. По мере продвижения с юга на север наблюдается снижение видового разнообразия клопов. Энтомологические исследования последних лет позволили установить продвижение клопов на острова Баренцева моря (Макарова, Макаров, 2006), где выявлено 8 видов полужесткокрылых. Данная работа посвящена ареалогической характеристике фауны полужесткокрылых тундровой зоны европейского Северо-Востока России.

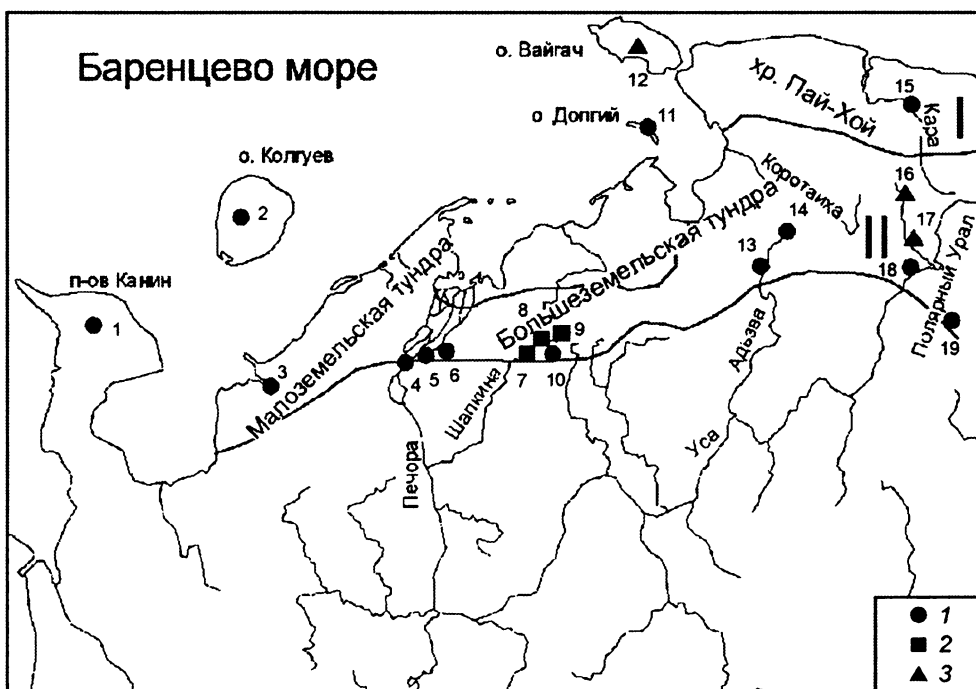
Теория ареалов и их классификация разрабатывалась многими учеными (Арнольди, 1957; Емельянов, 1974; Городков, 1984). Ареалогический анализ гетероптерофауны исследуемого региона проведен по схеме К.Б. Городкова (1984), в которой автор характеризует ареал тремя составляющими: широтной — распространение вида с севера на юг, долготной — с запада на восток и высотной — сверху вниз по горам. Изучая географию вида, следует рассматривать все три элемента в совокупности, только при этом условии можно получить целостную неискаженную картину распространения того или иного таксона. Название и распространение видов указаны в соот-

ветствии с каталогами полужесткокрылых Палеарктики (Catalogue of the Heteroptera..., 1995, 1996, 1999, 2001, 2006).

Тундровая зона Европейского Северо-Востока России выражена в материковой части на севере Русской равнины и на Полярном Урале, а также на островах Баренцева моря (рисунок) и представлена гипоарктической и северной типичной тундрой. В гипоарктической тундре, по данным А.Н. Кириченко (1960) и нашим собственным сборам (Зиновьева, 2006), зарегистрировано 52 вида клопов. Гетероптерофауна типичной северной тундры крайне обеднена и включает лишь 4 вида, обнаруженные на о. Вайгач (сборы А.А. Колесниковой). Анализ литературных данных (Кириченко, 1916; Седых, 1974; Ольшванг, 1980) позволил выявить для Полярного Урала 34 вида клопов. Таким образом, для тундровой зоны известно всего 62 вида полужесткокрылых насекомых из 40 родов и 11 семейств.

По широтной, или зональной, составляющей ареала клопы тундровой зоны европейского Северо-Востока России делятся на семь групп, среди которых лидирующей по числу видов является температурная, включающая 28 видов (45%), распространенных в тундровой, лесной и лесостепной ландшафтных зонах умеренного пояса. Для бореальной зоны отмечено 16 видов клопов (26%). Полужесткокрылые, на-

селяющие все климатические пояса от тундры до тропиков, относятся к полизональной группе, состоящей из 8 видов (13%). В тундровой зоне зарегистрировано 6 видов клопов (10%). Доля арктобореальной, арктобореомонтанной и бореомонтанной групп невелика и в сумме составляет всего 5%,



Карта района исследований.

1 — типичная, или северная, тундра, 2 — кустарничковая, или южная, тундра; 3 — литературные данные: 1 — п-ов Канин; 2 — о. Колгуев; 3 — устье р. Пеша; 4 — Тельвиска; 5 — дер. Сопка; 6 — дер. Устье; 7 — устье р. Шепки; 8 — устье р. Шепки; 9 — устье р. Шепки; 10 — устье р. Шепки; 11 — устье р. Шепки; 12 — устье р. Шепки; 13 — устье р. Шепки; 14 — устье р. Шепки; 15 — устье р. Шепки; 16 — устье р. Шепки; 17 — устье р. Шепки; 18 — устье р. Шепки; 19 — устье р. Шепки.

их распространение ограничивается арктическим, субарктическим и бореальным поясами.

По долготной составляющей ареала все зарегистрированные виды клопов можно разделить на три группы. Насекомые, встречающиеся более чем в двух зоогеографических областях, относятся к мультирегиональной группе (3%), для которой характерны *Saldula pallipes* (F.) и *Lygus pratensis* (L.). В пределах Палеарктики встречаются 29 видов полужесткокрылых (47%). Голарктическая группа объединяет 31 вид (50%), распространенный в Палеарктике и Неарктике.

Высотная составляющая ареала является вариантом зонального распространения, однако некоторые виды по горным системам выходят за пределы тех зон, в которых они обычно распространены, поэтому при характеристике ареала таких видов следует принимать во внимание данный аспект. Арктобореомонтанное распространение характерно для *Chlamydatus wilkinsoni* (Dgl. Sc.) и *Orthotylus lenensis* Lind., населяющих арктическую и таежную зоны, а также горные системы. Борео-монтанные *Nabis inscriptus* (Kby.) и *Labops setosus* Reut. обитают не только на равнине, но встречаются также в горах.

На основании объединения широтных, долготных и высотных групп можно выделить 19 типов ареалов клопов. Полужесткокрылые, обитающие только в тундровой зоне Голарктики, относятся к арктическому типу, характерному для *Chiloxanthus arcticus* (J. Sahlb.), *Ch. stellatus* (Curt.), *Calacanthia trybomi* (J. Sahlb.), *Orthotylus artemisiae* J. Sahlb., *O. discolor* J. Sahlb. Виды, распространенные в арктической и бореальной зонах, а также встречающиеся в горных тундрах, согласно используемой схеме, относятся к голарктическому арктобореомонтанному типу. Такими являются дизъюнктивный в Западной Сибири *Chlamydatus wilkinsoni* (Dgl. Sc.), отмеченный в нашем регионе в северотаежной зоне, на Полярном Урале (Седых, 1974), в горах Восточной Сибири, и *Orthotylus lenensis* Lind., встречающийся на Полярном Урале, в Казахстане, Якутии, Туве и на Алтае. Голарктический бореомонтанный *Nabis inscriptus* (Kby.) на севере местами проникает за Полярный круг, на юге ареала распространен в горах, указан также на Аляске, в Канаде и в горах на западе США (Кержнер, 1981). Голарктический бореальный ареал присущ 9 видам полужесткокрылых: *Teloleuca bifasciata* (Thoms.), *Nabis limbatus* Dahlb., *Capsus cinctus* (Kol.), *Stenodema trispinosa* Reut., *Teratocoris saundersi* Dgl. Sc., *T. viridis* Dgl. Sc., *Dacota hesperia* Uhler., *Psallus aethiops* (Zett.), *Nysius ericae groenlandicus* (Zett). Голарктический температурный ареал отмечен у 11 видов клопов: *Limnopus rufoscutellatus* (Latr.), *Salda littoralis* (L.), *Nabis flavomarginatus* Scholtz., *Lygocoris contaminatus* (Fall.), *Lygus rugulipennis* Popp., *Leptopterna ferrugata* (Fall.), *Chlamydatus pullus* (Reut.), *Monosynnum bohemanni* (Fall.), *Plagiognathus arbustorum* (F.), *P. chrysanthemi* (Wolff.), *Psallus betuleti* (Fall.), южная граница распространения которых ограничивается

степной зоной. Голарктический полизональный ареал выявлен у *Saldula saltatoria* (L.), *Aradus lugubris* Fall., *Nysius thymi* (Wolff.).

Наибольшим видовым разнообразием характеризуется палеарктический комплекс, включающий как широко распространенные на территории Евразии, так и узколокальные виды Старого Света. Транспалеарктический полизональный ареал обнаружен у *Eremocoris abietis* (L.). Западно-центральнопалеарктический полизональный ареал характерен для *Gerris argentatus* Schumm. и *Orthops basalis* (Costa), южная граница распространения которых захватывает Среднюю, Центральную и Юго-Восточную Азию, а также Северную Африку. Доля евро-сибирских видов невелика и в сумме составляет 10%. По мнению К.Б. Гордкова (1984), эти виды хорошо приспособились к мягким условиям приатлантической территории и к континентальной Западной Сибири. Дальнейшему их продвижению на Восток препятствует повышение континентальности и изменение климата. Евро-сибирская группа включает евро-обский и евро-ленский температурные ареалы. Первый характерен для *Arctocoris carinata* (Sahlb.), ограниченного в своем распространении суровым климатом Среднесибирского плоскогорья. Второй ареал присущ *Capsodes gothicus* (L.), проникающему на восток до р. Лена. Для щитника-черепашки *Phimodera lapponica* (Zett.), распространенного в лесной зоне Европы и Центральной Якутии, характерен евро-ленский бореальный ареал с разрывом в Западной Сибири. Евро-сибирско-среднеазиатский температурный ареал отмечен у *Closterotomus samojedorum* (J. Sahlb.), *Orthotylus marginalis* Reut., *Trapezonotus arenarius* (L.), включающий интразональные местообитания, по которым они проникают из степных и лесостепных районов в таежную и тундровую зоны. Слепняк *Labops setosus* Reut. сибирского происхождения, проникающий в Европу, образует урало-сибирский бореомонтанный ареал. Являясь обычным видом в Сибири, он доходит до северо-запада Монголии, не заходя в степную зону, на западе переходит за Урал. На территории Европейского Севера он отмечен на Полярном Урале (Седых, 1974), встречается также в незначительном числе на лугах Северного Урала (Зиновьева, 2005), однако на равнине данный вид пока не обнаружен. Европейский арктический *Trigonotylus fuscitarsis* Lamm. был зарегистрирован в дер. Тельвиска в низовьях Печоры и указан А.Н. Кириченко (1960) как *T. psammaecolor* Reut, однако позже В.Б. Голуб (1989) перепределил данный вид.

Трансевразийский арктобореальный ареал присущ *Chlamydatus acanthioides* (J. Sahlb.), выходящему в своем распространении за пределы тундровой зоны в лесотундру и лесной пояс Палеарктики. Для лесной зоны Европы, Сибири и Дальнего Востока обычны *Callicorixa producta* (Reut.), *Saldula fucicola* (J. Sahlb.), *Labops sahlbergii* (Fall.), *Criocoris quadrimaculatus* (Fall.), *Aradus angularis* J. Sahlb., имеющие трансевразийский

бореальный ареал. Среди общего числа клопов нами выявлен *Apolygus limbatus* (Fall.) с трансевразийским температурным ареалом, имеющий разрыв в распространении. Этот слепняк типичен для Европы, Восточной Сибири и Дальнего Востока, однако не встречается в Западной Сибири. Вполне возможно, что дизъюнкция ареала данного вида связана с отсутствием фаунистического материала по региону. Лидирующим по числу видов является трансевразийский температурный ареал (11 видов, 18%).

Таким образом, ареалогическая структура фауны полужесткокрылых тундровой зоны европейского Северо-Востока России включает 7 широтных и 10 долготных групп, относящихся к трем комплексам — мультирегиональному (3%), палеарктическому (47%) и голарктическому (50%). Основу фауны составляют широко распространенные температурные виды с трансевразийским и голарктическим ареалами (по 18%).

Авторы выражают искреннюю признательность И.М. Кержнеру (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург) за проверку правильности определения клопов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арнольди К.В. О теории ареала в связи с экологией и происхождением видовых популяций // Зоол. журн. 1957. Т. 36, вып. 2. С. 1609–1629.

Голуб В.Б. Палеарктические виды клопов-слепняков рода *Trigonotylus* (Heteroptera, Miridae) // Насекомые Монголии. Вып. 10. Л., 1989. С. 136–164.

Городков К.Б. Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон европейской части СССР // Ареалы насекомых европейской части СССР. Л., 1984. С. 3–20.

Емельянов А.Ф. Предложения по классификации и номенклатуре ареалов // Энтомол. обозрение. 1974. Т. 53, вып. 3. С. 497–522.

Зиновьева А.Н. О фауне и экологии полужесткокрылых (Heteroptera) горной части Печоро-Илычского заповедника // Труды Печоро-Илычского заповедника. Вып. 14. Сыктывкар, 2005. С. 129–133.

Зиновьева А.Н. К фауне полужесткокрылых (Heteroptera) Большеземельской тундры // Russian entomol. j. 2006. Vol. 15, N 2. P. 127–130.

Кержнер И.М. Полужесткокрылые семейства Nabidae // Фауна СССР. Т. XIII, вып. 2. Насекомые хоботные. Л., 1981. С. 280–299.

Кириченко А.Н. Полужесткокрылые (Hemiptera-Heteroptera) // Науч. рез. эксп. братьев Кузнецовых на Полярный Урал. Зап. Акад. наук (VIII). Физ.-мат. отд. 1916. Т. 28, вып. 19. С. 1–11.

Кириченко А.Н. Настоящие полужесткокрылые (Heteroptera) восточного сектора Арктической Евразии // Энтомол. обозр. 1960. Т. 39, вып. 3. С. 619–628.

Макарова О.Л., Макаров К.В. Полужесткокрылые насекомые (Heteroptera) арктического острова Долгий (Баренцево море) // Зоол. журн. 2006. Т. 85, вып. 6. С. 702–711.

Ольшванг В.Н. Фауна и экология насекомых Приобского Севера. Свердловск, 1980. С. 8–9.

Седых К.Ф. Животный мир Коми АССР. Беспозвоночные. Сыктывкар, 1974. 192 с.

Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region / Edit. B. Aukema, C. Rieger. Vol. 1. Amsterdam, 1995. 222 p.; Vol. 2. Wageningen, 1996. 361 p.; Vol. 3. Wageningen, 1999. 577 p.; Vol. 4. Wageningen, 2001. 346 p.; Vol. 5. Amsterdam, 2006. 550 p.

Ин-т биологии Коми НЦУрО РАН,
лаборатория экологии наземных и почвенных беспозвоночных

Поступила в редакцию
03.10.06

THE AREALOGICAL STRUCTURE OF THE TRUE BUGS (HETEROPTERA) OF TUNDRA ZONE OF NORTH-EAST EUROPEAN OF RUSSIA

M.M. Dolgin, A.N. Zinovjeva

Summary

We analyzed arealogical structure of true bug fauna of tundra zone of European North-East, what included 62 species in 40 genus in 11 families. All species of region was divided on multiregional, palearctic and holarctic complex. More part of species has transeurasian or holarctic distribution (18%).

УДК 633.2.031(470.47)

ОСОБЕННОСТИ СЕЗОННОЙ И РАЗНОГОДИЧНОЙ ДИНАМИКИ ПРОДУКТИВНОСТИ ЛЕРХОПОЛЫННЫХ СООБЩЕСТВ НА ТЕРРИТОРИИ РЕСПУБЛИКИ КАЛМЫКИЯ

Р.Р. Джапова

SEASONAL DYNAMICS AND FLUCTUATIONS OF PRODUCTION IN *ARTEMISIA LERCHEANA* COMMUNITIES (REPUBLIC OF KALMYKIA, RUSSIA)

R.R. Djapova

Полынь Лерхе — *Artemisia lerchiana* Web. — полукустарничек из подрода *Seriphidium* семейства *Asteraceae* является доминантом и эдификатором лерхополынных растительных сообществ на территории Республики Калмыкия. Лерхополынные сообщества обладают широкой экологической амплитудой и встречаются на зональных почвах равнинных территорий региона, на солонцах, закрепленных песках. Угодья с этими сообществами составляют около 40% площади природных кормовых угодий республики (Джапова и др., 1991) и используются в качестве естественных пастбищ, дающих корм для скота практически в течение всего года. В работе рассматриваются лерхополынные сообщества: на светло-каштановых и бурых полупустынных суглинистых почвах; на солонцах полупустынных; на бурых полупустынных супесчаных почвах; на песках закрепленных.

По действующей классификации сенокосов и пастбищ (Классификация..., 1986) растительные сообщества с доминированием полыни Лерхе соответствуют типам кормовых угодий на солонцах полупустынных, песках закрепленных и модификациям кормовых угодий на слабосолонцеватых светло-каштановых и бурых почвах суглинистого и супесчаного гранулометрического состава.

В работе проведен анализ сезонной и разногодичной изменчивости продуктивности лерхополынных сообществ, выявленный на ключевых участках в 1984–1990 и в 2005 гг. Наблюдения проводили 6 раз в течение каждого календарного года в сроки, приуроченные к средним датам наступления основных фаз вегетации растений и разным сезонам использования пастбищ: 20–30 апреля (весна), 1–10 июня (начало лета), 10–20 июля (середина лета), 1–10 сентября (конец лета), 10–20 октября (осень), 20–30 января (зима). Учеты и наблюдения проведены по методикам, принятым для изучения динамики растительных сообществ (Александрова, 1968; Методика..., 1971; Раменский, 1971; Общесоюзная инструкция..., 1984). Площадь геоботанического описания составляла не менее 100 м². Продуктивность растительных сообществ определяли укосным методом на учетных площадках, заложенных в типичных местах, отвечающих средним показателям описываемого фитоценоза по составу, состоянию, высоте и общему проективному покрытию травостоя. Скашивание проводили на площадках 1×2,5 м в 4-кратной повторности.

Мы приводим продуктивность сообществ в ц/га воздушно-сухой массы, так как потребности животных в корме рассчитываются в этой массе. Для перевода в абсолютно сухую массу может быть использован переводной коэффициент от воздушно-сухой массы, равный 0,9. Такой коэффициент найден экспериментально и сохраняет постоянное значение для разных фракций растительной массы (Утехин, 1977). Данные по продуктивности были дифференцированы по условиям увлажнения разных лет в зависимости от данных метеостанций, находящихся в зоне расположения пробных площадей. В соответствии с классификацией И.Г. Грингофа (1967) средним по увлажнению считали год, когда осадков выпадает 80–120% от среднемноголетнего значения; если осадков выпадает менее 80% — год засушливый, если более 120% — влажный. Латинские названия растений приведены по С.К. Черепанову (1995). Статистическая обработка данных по продуктивности проведена по методике Г.Н. Зайцева (1989). Для выявления зависимости продуктивности сообществ от метеорологических лет исследований использована программа Statistika (6.0).

Лерхополынные сообщества на зональных светло-каштановых и бурых полупустынных суглинистых почвах встречаются обычно в комплексе с лерхополынными и чернополынными (с *A. pauciflora*) фитоценозами на солонцах и засоленных почвах, разнотравно-злаковыми сообществами на лугово-каштановых и лугово-бурых почвах на территории Ергенинской возвышенности и примыкающего к ней района приергенинской равнины (западной окраины Прикаспийской низменности). Лерхополынные сообщества на бурых полупустынных супесчаных и песчаных почвах, на закрепленных песках образуют комплексы с растительностью лугово-бурых почв западин или занимают довольно обширные пространства, формируя однородный травостой на Прикаспийской низменности в юго-восточной части Калмыкии. В течение многолетних наблюдений зарегистрировано от 25 видов семенных растений в лерхополынных сообществах на солонцах до 42 видов в сообществах на песках закрепленных. Общими для лерхополынных сообществ, приуроченных к различным почвенным типам, являются 19 видов, в том числе *Stipa capillata*, *Festuca valesiaca*, *Leymus ramosus*, *Kochia prostrata*, *Tanacetum achilleifolium*, *Achillea leptophylla*, *Prangos odontalgica*, *Poa bulbosa*, *Anisantha tectorum*, *Eremopyrum triticeum*, *Carex stenophylla*, *Ceratocarpus arenarius*, *Alyssum desertorum*, *Ceratocephala*

testiculata, *Lappula squarrosa*, *Descurainia sophia*, *Senecio vernalis*, *Salsola australis*, *Artemisia lerchiana*.

Сезонная динамика видового богатства имеет сходный характер для лерхополюнных сообществ на разных почвах: наибольшее число видов отмечено весной и летом, что связано с развитием эфемеров, эфемероидов, однолетних видов летней вегетации, наименьшее — зимой. Флуктуационная изменчивость видового состава проявляется в снижении числа регистрируемых видов растений в засушливые годы вдвое по сравнению с влагообеспеченными (Джапова и др., 1991). Выявлена следующая разногодичная амплитуда колебаний максимальной продуктивности лерхополюнных сообществ в зависимости от типа почв и условий увлажнения: на светло-каштановых и бурых суглинистых — $2,2 \pm 0,5$ — $9,9 \pm 0,3$ ц/га; на солонцах полупустынных — $2,1 \pm 0,3$ — $7,6 \pm 0,5$ ц/га; на бурых супесчаных — $4,6 \pm 0,5$ — $9,5 \pm 0,9$ ц/га; на песках закрепленных — $3,9 \pm 0,4$ — $6,4 \pm 1,1$ ц/га.

Во влажные годы продуктивность лерхополюнных фитоценозов в 2–5 раз выше, чем в засушливые. Наибольшая амплитуда максимальной продуктивности характерна для лерхополюнных сообществ на песках закрепленных, светло-каштановых и бурых полупустынных суглинистых почвах, менее лабильной к условиям увлажнения оказалась урожайность лерхополюнных сообществ на песках закрепленных, светло-каштановых и бурых полупустынных супесчаных почвах. Меньшая амплитуда продуктивности лерхополюнных сообществ на супесчаных и песчаных почвах, на закрепленных песках по сравнению с одноименными сообществами на суглинистых зональных почвах и солонцах объясняется лучшей водопроницаемостью легких почв. По наблюдениям Н.Н. Большеева (1972), за 6 часов влага проникает в светло-каштановые суглинистые почвы на глубину 60–70 см, в солонцы — на 25–30 см, а на супесчаных почвах — до 100–120 см. При этом влага, проникающая на глубину 100–120 см, испаряется в условиях полупустыни Прикаспия значительно медленнее, чем то же ее количество, сосредоточенное в слое тяжелой почвы 20–40 см.

Продуктивность сообществ на солонцах даже в благоприятные по увлажнению годы на четверть ниже, чем на зональных суглинистых почвах, что связано с неблагоприятными почвенными условиями для роста и развития растительности на солонцах. Кроме лимитирующего фактора — влаги на продуктивность сообществ значительное влияние оказывает засоление. При достаточном увлажнении влага, просачиваясь через солонцовый горизонт, становится более минерализованной и менее доступной для корней растений (Ковда, 1968).

Для характеристики условий увлажнения большое значение имеет гидротермический коэффициент (ГТК), определяющий испаряемость. ГТК определяется как отношение суммы осадков за вегетацион-

Таблица 1

Связь продуктивности растительных сообществ с метеорологическими факторами (приведен коэффициент корреляции Спирмена)

Растительные сообщества	N	Осадки, мм				ГТК
		за год	за холодный период	за период активной вегетации	за вегетационный период	
Лерхополюнные на светло-каштановых и бурых суглинистых почвах	9	0,736*	0,633	0,617	0,583	0,633
Лерхополюнные на солонцах полупустынных	9	0,700*	0,700*	0,617	0,633	0,700*
Лерхополюнные на бурых супесчаных почвах	11	0,709*	0,588	0,370	0,430	0,699*
Лерхополюнные на закрепленных песках	7	0,786*	0,571	–0,071	0,178	0,214

Примечание. Холодный период — с ноября предыдущего по март текущего года; период активной вегетации — апрель–май; N — объем выборки; * — значения коэффициента корреляции при $p < 0,05$.

ный период к сумме активных температур (средних суточных температур выше 10°) за тот же период, деленной на 10 (Агроклиматические ресурсы..., 1974). Максимальная годовая продуктивность лерхополюнных сообществ была значимо положительно скоррелирована с суммой осадков, выпавших за год (табл. 1). Продуктивность лерхополюнных сообществ на солонцах полупустынных и бурых супесчаных почвах также зависела от ГТК.

Сезонный ход динамики продуктивности зависит от конкретных условий года. Максимум продуктивности лерхополюнных сообществ обычно приходится на фазу бутонизации–начала цветения *Artemisia lerchiana*. Естественный ход накопления надземной растительной массы в лерхополюнных сообществах на зональных суглинистых почвах и солонцах изменяется в засушливые годы, когда рост и развитие растений могут быть заторможены на более ранних фазах; в таких случаях максимум продуктивности сообществ приходится на фазу вегетации полыни Лерхе в начале летнего сезона. Осенью и зимой корм на лерхополюнных пастбищах в засушливые годы практически отсутствует (Джапова и др., 1991). В фитоценозах на бурых супесчаных и песчаных почвах, на закрепленных песках характер сезонного накопления надземной растительной массы сходен в годы с разными условиями увлажнения. Постоянство хода сезонного накопления надземной фитомассы,

вероятно, связано с особенностями песков, обладающих высокой водопроницаемостью и меньшей потерей воды при испарении (Гаель, Смирнова, 1999).

По характеру накопления и сохранности надземной растительной массы в различные сезоны года лерхопопынные сообщества делятся на два типа: надземная масса накапливается и сохраняется во все сезоны года: лерхопопынные на зональных супесчаных и песчаных почвах, лерхопопынные на песках закрепленных; надземная масса накапливается и сохраняется во все сезоны во влажные и средние по увлажнению годы, но отсутствует осенью и зимой в засушливые годы: лерхопопынные на зональных суглинистых почвах, лерхопопынные на солонцах полупустынных.

Представляет интерес сравнение продуктивности лерхопопынных фитоценозов за длительный период — 40 лет. Мы сравнили данные, полученные нами в 1984–1989 гг., с материалами, полученными в 1947–1953 гг. Прикаспийской экспедицией МГУ и ВНИИ кормов им. В.Р. Вильямса (табл. 2).

В сравниваемых материалах использовалась единая классификация природных кормовых угодий, определение продуктивности также проведено по одной методике. В Трудах... (1957) средние значения получены путем введения небольших поправок в данные урожая для лет, близких по метеосостоянию к средним. Поправки при этом составили 15–20%. Средняя урожайность дана с округлением до 0,5. Наши данные за 1984–1989 гг. представляют величины урожайности в средние по увлажнению годы.

Анализ табл. 2 показывает, что за период между двумя обследованиями (1947–1953 и 1984–1989 гг.) произошло значительное снижение продуктивности (на 25–42%) в лерхопопынных сообществах на всех почвенных типах. Эти изменения вполне согласуют-

Таблица 3

Динамика продуктивности лерхопопынных сообществ после снижения пастбищной нагрузки

Лерхопопынные сообщества	Продуктивность, ц/га				Изменение продуктивности в %
	1984–1989 гг.		2005 г.		
	N	M±m _M	N	M±m _M	
На светло-каштановых и бурых суглинистых почвах	21	5,5±0,6	14	8,5±0,7	+55
На солонцах полупустынных	10	4,6±0,6	12	5,6±0,5	+22
На бурых супесчаных почвах	47	5,4±0,5	10	8,7±0,4	+61
На закрепленных песках	15	5,3±0,8	4	8,3±0,6	+57

ся с высокой пастбищной нагрузкой на растительный покров в этот период, отмечаемой многими исследователями (Борликов и др., 2000; Зонн, 1995). Перегрузки пастбищ достигали 4–6-кратных и более высоких значений (Трофимов, 1995). С конца 90-х гг. прошлого столетия пастбищная нагрузка на территории Калмыкии уменьшилась в связи со значительным сокращением поголовья. Показатели продуктивности сообществ на ключевых участках в 2005 г., который по условиям увлажнения относится к средним, приведены в табл. 3.

Величины продуктивности в лерхопопынных сообществах после снижения пастбищной нагрузки в 2005 г. достигли уровня, отмеченного при обследовании в 1947–1953 гг. (табл. 2). Несколько ниже оказалась продуктивность лерхопопынных сообществ на солонцах полупустынных. На наш взгляд, продуктивность этих сообществ, по данным 1947–1953 гг., несколько завышена, так как обычно на солонцах она ниже продуктивности одноименных сообществ на зональных почвах. В целом изменения продуктивности лерхопопынных фитоценозов за полвека значительно ниже, чем изменения продуктивности лерхопопынных сообществ в годы, различающиеся по условиям увлажнения. Так, в 1984–1989 гг. продуктивность белополынных сообществ на суглинистых почвах во влажные годы в 5 раз выше, чем в засушливые, а в период с 1947 по 2005 г. продуктивность этих сообществ в средние по увлажнению годы колеблется в пределах 13–27%.

Продуктивность лерхопопынных сообществ за последние 50 лет в средние по увлажнению годы на разных почвенных типах при различной нагрузке на пастбища в условиях Калмыкии составила 5–9 ц/га. Эти данные свидетельствуют о достаточно высокой устойчивости лерхопопынных сообществ к выпасу.

Таблица 2

Продуктивность сообществ в средние по увлажнению годы (ц/га)

Растительные сообщества	Продуктивность, ц/га			Изменение продуктивности в %
	1947–1953 гг.	1984–1989 гг.		
	M±m _M	N	M±m _M	
Лерхопопынные на светло-каштановых и бурых суглинистых почвах	7,5±0,5	21	5,6±0,6	–25
Лерхопопынные на солонцах полупустынных	8,0±0,5	10	4,6±0,4	–42
Лерхопопынные на бурых супесчаных почвах	9,0±0,5	27	5,6±0,5	–38
Лерхопопынные на закрепленных песках	8,0±0,5	15	5,7±0,8	–29

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агроклиматические ресурсы Калмыцкой АССР. Л., 1974. 172 с.
- Александрова В.Д. Изучение смен растительного покрова // Полевая геоботаника. Т. 3. М.; Л., 1968. С. 300–407.
- Болышев Н.Н. Происхождение и свойства почв полупустыни. М., 1972. 196 с.
- Борликов Г.М., Лачко О.А., Бакинова Т.И. Экология. Природопользование аридных территорий. Ростов н/Д, 2000. 84 с.
- Гаель А.Г., Смирнова А.Ф. Пески и песчаные почвы. М., 1999. 252 с.
- Грингоф И.Г. Пастбищные растения Кызылкума и по года // Тр. САНИГМИ. 1967. Вып. 34 (49). С. 32–40.
- Джапова Р.Р., Санкуева З.М., Трофимов И.А. Сезонная и погодичная динамика видового состава, урожайности и запасов корма белополенных пастбищ Северо-Западного Прикаспия (Калмыцкая АССР) // Растительные ресурсы. 1991. Т. 27, вып. 4. С. 1–10.
- Зонн И.С. Республика Калмыкия — Хальмг Тангч — Европейский регион экологической напряженности // Биота и природная среда Калмыкии. М., 1995. С. 3–18.
- Классификация естественных кормовых угодий и земель мелиоративного фонда Нижнего Дона, Среднего и Нижнего Поволжья. Ростов н/Д, 1986. 37 с.
- Методика опытов на сенокосах и пастбищах. М., 1971. 230 с.
- Методические рекомендации по геоботаническому и культуртехническому обследованию природных кормовых угодий. М., 1974. 160 с.
- Общесоюзная инструкция по проведению геоботанического обследования природных кормовых угодий и составлению крупномасштабных геоботанических карт. М., 1984. 105 с.
- Раменский Л.Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л., 1971. 334 с.
- Трофимов И.А. Природные кормовые угодья Черных земель. Республика Калмыкия — Хальмг Тангч — Европейский регион экологической напряженности // Биота и природная среда Калмыкии. М., 1995. С. 53–83.
- Труды Прикаспийской экспедиции. Растительность и кормовые ресурсы западной части Прикаспийской низменности и Ергеней / Отв. ред. А.Г. Воронов. М., 1957. 316 с.
- Утехин В.Д. Первичная биологическая продуктивность лесостепных экосистем. М., 1977. 146 с.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Л., 1995. 990 с.

ЮБИЛЕИ

JUBILEE

ФЕЛИКС ЯНОВИЧ ДЗЕРЖИНСКИЙ

К 70-летию со дня рождения

FELIX JANOVICH DZERZHINSKY

To the 70th anniversary

28 августа 2007 г. исполнилось 70 лет Феликсу Яновичу Держинскому, доктору биологических наук, профессору кафедры зоологии позвоночных биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова, научному руководителю лаборатории эволюционной морфологии.

Ф.Я. Держинский — ведущий специалист в области сравнительной и функциональной морфологии позвоночных животных, создатель уникальной школы функциональной морфологии позвоночных в МГУ. Традиционная для таких случаев фраза о том, что вся научная и преподавательская деятельность Феликса Яновича неразрывно связана с кафедрой зоологии позвоночных, которую он окончил в 1959 г., как нельзя лучше отражает важнейшую составляющую жизненного пути этого замечательного ученого и педагога. Он принадлежит к яркому поколению выпускников кафедры шестидесяти годов, ставших наследниками идей великих учителей и на качественно новом уровне развивших целый ряд авангардных направлений, связанных с экологией, поведением животных, биоакустикой, гидроаэродинамикой, локомоцией, функциональной морфологией и т.д. Развитие мировой науки пошло таким путем, что подавляющее большинство этих направлений зачастую при лидирующем участии отечественных ученых, пережив в те годы бурное развитие, сохраняет достойное место в зоологии и в наши дни. В меньшей степени это относится к морфологии позвоночных в целом и к функциональной морфологии в частности.

Сложилась парадоксальная ситуация. Наука, которая опирается на глубочайшую историческую платформу, составила основу для становления и развития эволюционного мировоззрения, подарила и продолжает дарить уникальные знания о строении, функционировании и адаптациях животных, стала в наше время совершенно неоправданно терять свою престижность даже в крупнейших университетах мира. Московский государственный университет представляет в этом отношении одно из немногих счастливых исключений. Это в немалой степени обеспечила преемственность педагогической деятельности Феликса Яновича — продолжателя славных традиций преподавания сравнительной анатомии. Выпускники кафедры зоологии позвоночных с благополучной



научной судьбой нередко связывают свои успехи с той частью образовательного процесса, в основе которой находилась сравнительная анатомия и предшествующий ей уникальный Большой практикум. Именно на этом практикуме, со становлением которого связаны яркие имена Б.С. Матвеева, А.Н. Дружинина и Н.Н. Гуртового, а до революции Я.А. Борзенкова, М.А. Мензбира, П.П. Сушкина, А.Н. Северцова, соприкоснувшись в буквальном смысле слова с панорамой преобразования организации животных, студенты приобретают настоящее эволюционное мышление, без которого немыслимы глубокие зоологические исследования. Здесь они проходят путь от детального изучения объекта до выявления эволюционных преобразований и понимания их адаптивного содержания.

Те, кому посчастливилось работать рядом с Феликсом Яновичем, вряд ли могут обозначить сколько-нибудь выраженную границу, разделяющую его научное и педагогическое творчество. Он читал и читает на кафедре лекции по сравнительной анатомии позвоночных, биомеханике, ведет семинары по программе Большого практикума, семинары для молодых преподавателей Малого практикума. Занятия,

проводимые Феликсом Яновичем, наполнены оригинальным толкованием даже хорошо известных фактов, полны личных научных озарений. В прочитанных статьях и книгах, в беседах с коллегами и учениками Феликс Янович всегда замечает даже зародыши свежих и перспективных идей, которые порой еще не в полной мере осознаны даже их авторами. Эта позитивная экспертная прозорливость служит поддержкой, источником оптимизма и энтузиазма как для дебютантов-курсовиков, дипломников, аспирантов, так и для зрелых исследователей — коллег Ф.Я. Дзержинского.

Педагогический талант Феликса Яновича удивительно ярко раскрывается в роли руководителя самостоятельных студенческих работ, кандидатских и докторских диссертаций. Каждого из учеников привела к Феликсу Яновичу своя история, но, вероятно, общим для всех нас было то, что с первого общения с ним мы начинали думать, что интереснее функциональной морфологии ничего не существует. В его презентации она в первую очередь покоряет своей точностью и достоверностью и в то же время возбуждает самые дерзкие фантазии, уводящие в мир правдоподобных версий, связанных с реконструкцией историй становления и смены адаптаций в эволюции видов и погружающих в самые сокровенные аспекты их экологии. Стимулируя творческий поиск и фантазию своих подопечных, Феликс Янович не жалеет терпения и времени для выработки у них профессиональных морфологических навыков, связанных с исчезающей в наше время культурой тщательности препарирования, точностью и богатством рисунков и описаний, без которых невозможно создание надежной базы для последующих интерпретаций.

В Феликсе Яновиче удивительным образом соединились тяга к изучению живого и любовь к механике. Вспоминая о детстве, он как-то заметил, что интерес к птицам был разбужен таинственностью и недоступностью летящих в небе журавлей. Другим ярчайшим образом, будоражившим детское воображение, был паровоз с его завораживающей и наглядной работой рычагов и других доступных для прямого наблюдения механизмов. Эти два запечатленных образа как нельзя лучше описывают характер научного творчества Феликса Яновича, сочетающего образное эвристическое проникновение в специфику изучаемого объекта со скрупулезной проверкой и перепроверкой возникших версий с опорой на неизменные надежные законы механики. Его научная деятельность связана с проведением функционального анализа аппаратов костно-мышечной системы на основе данных об их конструкции, в частности с изучением челюстного аппарата птиц и построением представления об их трофических адаптациях. Результаты этого изучения служат опорой при реконструкции путей эволюции и филогении птиц различных отрядов.

В становлении научного мировоззрения Феликса Яновича исключительную роль сыграл крупнейший орнитолог нашего времени К.А. Юдин. Опередив свое время, Константин Алексеевич в середине прошлого века разработал концепцию комплексного эколого-морфологического подхода, который должен стать глубокой теоретической базой для построения естественной системы. Ядро концепции составляет представление об эколого-морфологической специфике отдельных видов и их естественных групп, подчеркивающее индивидуальную неповторимость пройденного ими эволюционного пути и соответственно уникальность того места, которое они занимают в современных биоценозах. К сожалению, конкретные достижения и теоретическое наследие, оставленное К.А. Юдиным, до сих пор в должной мере остались неоцененными и не востребованными среди зоологов. Лишь работы Феликса Яновича и его учеников, опираясь на разработанные уникальные приемы надежного функционального анализа костно-мышечных систем, подняли подходы Константина Алексеевича на принципиально новый уровень. В этом виде они, несомненно, получили шанс войти наряду с молекулярными методами в категорию «модных» направлений и выйти далеко за рамки научной школы, развивающейся под руководством Феликса Яновича на кафедре зоологии позвоночных.

Ярким примером методологии и научного почерка Феликса Яновича стала «Биомеханика челюстного аппарата птиц». Со времени ее выхода в свет прошло 35 лет, за это время она стала настольной книгой не только для тех, кого интересует предмет ее непосредственного исследования, но и для всех тех, кто ищет подходы к расшифровке содержания событий, сопровождавших адаптивную эволюцию птиц. Особое очарование и настоящую увлекательность книге придают то остроумие, оригинальность и внешняя легкость, с какими Феликс Янович решает сложнейшие проблемы биомеханики челюстного аппарата птиц. Об их сложности свидетельствует хотя бы то обстоятельство, что насчитывающее к тому времени почти полувековую историю изучение морфофункциональных особенностей челюстного аппарата, связанное с именами известных исследователей, создало коллекцию из интереснейших предположений и заключений, которые до использования приемов, предложенных Ф.Я. Дзержинским, не выстраивались в стройную интегральную концепцию функционирования этого биомеханического узла.

Авторы этих строк долгие годы сотрудничают с коллегами из парижского Музея естественной истории, в том числе и с полевыми орнитологами. В ходе подготовки совместных публикаций о специфике трофических адаптаций целого ряда групп тропических птиц Х. Эрард, никогда не работавший в области морфологии, стал горячим поклонником русской эколого-морфологической школы, и в пер-

вую очередь книги Феликса Яновича. Он постоянно сетует на отсутствие английского перевода этой книги, уверяя, что англоязычная версия совершила бы принципиальное изменение в отношении к морфологии, выведя ее на то достойное место, которого она заслуживает.

Феликс Янович опубликовал серию работ, посвященных конкретным птицам. Проанализированы гусеобразные и курообразные, в результате впервые были даны весомые аргументы в пользу филогенетического сближения этих групп и независимого приобретения ими неогнатности, что впоследствии было подтверждено методами гибридизации ДНК. Составлен сценарий развития палеогнат, выдвинуты теории эволюции пингвинов, аистов и ибисов, хищных птиц, опубликованы работы даже про ланцетника и латимерию. Еще больше написано вместе с учениками или одними учениками, но при его непосредственном участии. К сожалению, немало ценнейшего материала до сих пор лежит в рукописях: либо не доходят руки, либо, прежде всего, доказательства кажутся еще недостаточными.

Каждый, кто общается с Феликсом Яновичем, попадает в неповторимую атмосферу, наполненную мудростью и скромностью, талантом доброжелательности, сопереживанием любых творческих и личных проблем и искренней радостью за успехи ближнего, самоотверженным желанием помочь, выручить, быть полезным.

Многие из подопечных присвоили Феликсу Яновичу самое высокое звание — Учитель.

Феликс Янович опубликовал около 100 научных и учебно-методических работ, включая одну монографию, два учебных пособия и учебник «Сравнительная анатомия позвоночных животных», вышедший вторым изданием в серии «Классический университетский учебник». Под его руководством подготовлен и переиздан в этой же серии «Практикум по зоологии позвоночных» Н.Н. Карташева, В.Е. Соколова и И.А. Шилова. В настоящее время Ф.Я. Держинский в соавторстве с проф. Б.Д. Васильевым и чл.-корр. РАН В.В. Малаховым заканчивает написание курса зоологии позвоночных, который, можно не сомневаться, займет достойное место среди лучших образцов учебной литературы.

С 1990 г. Ф.Я. Держинский — член международного Общества палеонтологии и эволюции птиц, член редакционной коллегии журнала «Бюллетень МОИП. Отдел биологический». Награжден Почетной грамотой Министерства образования РФ, медалями «Ветеран труда», «В память 850-летия Москвы».

Под его руководством защищено 11 кандидатских диссертаций, при его консультировании — докторская диссертация.

Друзья, коллеги и ученики от всей души поздравляют Феликса Яновича с замечательным юбилеем и желают долгих, плодотворных лет жизни и неугасимого азарта ученого и педагога.

Л.П. Корзун, К.Б. Герасимов

Основные публикации Ф.Я. Держинского

Особенности строения черепа императорского пингвина (*Aptenodytes forsteri* Gray) и длинноклювой кайры (*Uria aalge* Pont) // Биол. науки. Науч. докл. высш. школы. 1962. № 2. С. 44–48.

Биомеханический анализ челюстного аппарата птиц. М., 1972. 155 с.

К функциональной морфологии челюстного аппарата глухаря // Орнитология. № 11. М., 1974. С. 54–68.

Адаптивные преобразования челюстного аппарата в эволюции куриных // Морфол. аспекты эволюции. М., 1980. С. 148–158.

Адаптивные черты в строении челюстного аппарата некоторых гусеобразных птиц и вероятные пути эволюции отряда // Зоол. журн. 1982. Т. 61, № 7. С. 1030–1041.

Челюстной аппарат *Eudromia elegans*. К вопросу о морфологической специфике челюстного аппарата палеогнат // Труды Зоол. ин-та АН СССР. 1983. Т. 116. С. 12–23.

Evidence for common ancestry of the Galliformes and Anseriformes // Courier Forschungsinstitut Senckenberg. Frankfurt am Main, 1995. 181. P. 325–336.

Морфология челюстного аппарата и трофические адаптации птиц (о морфологических подходах к изучению экологии птиц) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1997. Т. 102, вып. 5. С. 5–12.

Implications of the cranial morphology of paleognaths for avian evolution / Olson, Storrs L., editor. 1999. Avian Paleontology at the Close of the 20th Century: Proceedings of the 4th International Meeting of the Society of Avian Paleontology and Evolution, Washington, D.C., 4–7 June 1996. Smithsonian Contributions to Paleobiology. 1999. Vol. 89. P. 267–274.

Сравнительная анатомия позвоночных животных. 2-е изд. М., 2005. 304 с.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

CRITIQUE AND BIBLIOGRAPHY

«РАСТИТЕЛЬНОСТЬ РОССИИ» —

общероссийский геоботанический журнал, № 1–7, 2001–2006 гг. Санкт-Петербург

“VEGETATION OF RUSSIA” —

the Russian geobotanical journal, N 1–7, 2001–2006

При изучении флоры основным исходным материалом, который подтверждает правильность определения видов, является гербарий. Опыт создания гербариев насчитывает уже сотни лет. При изучении растительности аналогом гербарного листа является геоботаническое описание, однако опыт создания таких банков данных «первичных документов» значительно меньше. В Европе, где основным методом классификации растительности является эколого-флористический подход Браун-Бланке, публикация фитосоциологических таблиц, содержащих полные конкретные описания, практикуется уже давно. В СССР такие таблицы включались в отдельные монографии, однако преобладало произвольное текстовое описание выделяемых единиц, что осложняло сравнение данных разных авторов и широкие обобщения о растительности.

Необходимость опубликования таблиц первичных данных была очевидна уже давно. Во всяком случае, уже в 1971 г. на III Всесоюзном совещании по классификации растительности в Ленинграде было принято соответствующее решение и даже создан совет из 5 редакторов, которые должны были содействовать публикации монографий с включением в них полных геоботанических описаний. Однако это решение не было выполнено. Монографии с включением фитосоциологических таблиц стали публиковаться в СССР, а затем в России только начиная с конца 80-х гг. Что касается советских и российских журналов, где печатали свои статьи геоботаники, то в них возможность опубликовать достаточно большие по объему фитоценологические таблицы отсутствовала.

Необходимость периодического издания, в котором можно было бы публиковать статьи с фитоценологическими таблицами полных геоботанических описаний, осознавалась всем сообществом геоботаников. И такое издание — журнал «Растительность России» — появился. Как было отмечено в аннотации к первому номеру, опубликованному в 2001 г., журнал выходит под эгидой Русского ботанического общества и при финансовой поддержке Российской академии наук. В редколлегию вошли три редакто-

ра — Б.К. Ганнибал, Н.В. Матвеева и Ю.Н. Нешатаев, в состав редакционного совета — С.Ю. Гришин, С.В. Дегтева, О.Л. Кузнецов, Б.Б. Намзалов, В.Г. Онипченко, Л.П. Рысин, В.П. Седельников. В дальнейшем в состав совета был введен В.Т. Ярмишко. В рабочую группу редакции вошли: Л.Л. Заноха (ответственный секретарь), А.П. Крылов, И.Б. Кучеров, В.Ю. Нешатаева, Р.И. Никулина, В.Г. Фунтова, В.Н. Храмцов. Позже в ее состав вошла И.Ю. Сумерина.

Б.К. Ганнибал, один из редакторов, сформулировал задачи журнала в статье «К выходу первого номера журнала» (№ 1, 2001)¹. В частности, он писал: «Задача привлечения первичного геоботанического материала должна стать, по нашему мнению, главным объединяющим моментом для всех специалистов, будь то приверженец доминантного, эколого-флористического или иного направления. Поэтому предполагается публиковать материалы, результаты которых (синтаксономические) заведомо несопоставимы между собой напрямую. Тем не менее редакция категорически не приемлет мнения о “единственности” подходов, о необходимости и неизбежности интеграции всех в одно “прокрустово ложе”» (с. 5). Таким образом, журнал заявил о плюралистическом понимании классификационных подходов, но обязательности требования включения в содержание статей фитоценологических таблиц.

Журналу исполнилось пять лет. В силу недостаточности финансирования (по существу, все его выпуски на общественных началах готовятся членами «рабочей группы» и редакторами) за это время удалось опубликовать только 7 номеров. Тем не менее уже сформировалось «научное лицо» нового журнала и определился в целом его высокий уровень, полностью соответствующий стандартам зарубежных журналов подобного содержания.

Начиная с первого номера определилась структура содержания журнала. Его основу составляли статьи о растительности, причем как широких совокупностей, так и отдельных типов. Кроме того, в журнале постоянно публиковались статьи по методике исследований, рецензии и аннотации на выходящие книги о растительности, хроника, информация и

¹ В рецензии при ссылках на статьи указываются номер журнала и год его опубликования.

персоналии. Кратко рассмотрим содержание публикаций по этим разделам.

Оригинальные статьи о растительности.

В составе этой группы статей различаются два варианта — с использованием традиционных для геоботаников СССР эколого-физиономических критериев и выполненные на основе эколого-флористического подхода (метода Браун-Бланке). Впрочем, различия этих подходов во многом чисто номенклатурные, так как при традиционном подходе учитываются не только доминанты, но и флористические различия. Для этого подхода разработан «Проект Всероссийского кодекса фитоценологической номенклатуры», составленный В.Ю. Нешатаевым из Санкт-Петербургской государственной лесотехнической академии (№ 1, 2001). Ю.Н. Нешатаевым (Санкт-Петербургский государственный университет) разрабатывались и формализовывались теоретические принципы и методы в статьях «О некоторых задачах и методах классификации растительности» (№ 1, 2001) и «Проблема первичной редукции видов при анализе сводных геоботанических таблиц и разработка аналитических программ» (№ 2, 2001).

Ряд статей представляет результаты исследований, выполненных на основе традиционного эколого-физиономического подхода. С.В. Дегтева (Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар) в статье «Классификация березняков подзон южной и средней тайги Республики Коми. I. Березняки травянистые (*Betuleta herbosa*)» (№ 2, 2001) на основе критерия участия в сложении нижних ярусов сообществ доминантов и эколого-ценотических групп сопряженных видов описала и дала характеристику 16 ассоциациям травяных березняков. В.Ю. Нешатаевой (Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН) и В.Ю. Нешатаевым в статье «Растительность болот Южно-Камчатского федерального заказника» (№ 2, 2001) были описаны 8 ассоциаций, которые отнесены к 4 формациям болотной растительности.

В.И. Ухачева и Е.И. Ломова (Санкт-Петербургский государственный университет) в статье «Динамика заповедной ясеновой дубравы Лес на Ворскле» (№ 2, 2001) представили классификацию и динамику двух участков ясеновых дубрав. Ими выделено 78 ассоциаций, относящихся к 21 субформации и 3 формациям. Показано, что за период с конца 50-х гг. прошлого столетия по настоящее время растительный покров дубравы испытал ярко выраженную мезофилизацию. Недостатком этой работы является слишком дробный объем ассоциаций.

Е.Г. Зибзеев (Центральный Сибирский ботанический сад СО РАН, Новосибирск) в статье «Высокогорная растительность юго-восточной части Тиги-рецкого хребта (Западный Алтай)» (№ 6, 2004) опи-

сал 14 формаций, которые отнес к 10 флороценотипам и 4 эколого-историческим рядам.

В интересной статье В.Ю. Нешатаевой «Эколого-фитоценотическая классификация сообществ камменноберезовых лесов полуострова Камчатки» (№ 6, 2004) дана подробная характеристика малоизученного объекта. Автор разработала классификацию камменноберезняков, которая включила 8 ассоциаций, объединенных в 5 групп. В составе описанных ассоциаций 13 субассоциаций и 10 вариантов. Кроме того, В.Ю. Нешатаева провела сравнение выделенных синтаксонов с классификационными единицами других авторов.

Статьи, написанные по результатам классификации с использованием эколого-флористических критериев, более многочисленны и представляют разные типы растительности.

Сообщества лесов. Синтаксономии лесов посвящено 6 работ. Ряд дискуссионных вопросов о синтаксономии лесов Восточной Европы поднимает А.Д. Булохов (Брянский государственный университет) в статье «Флористическое районирование и синтаксономия» (№ 5, 2003). Автор показывает необходимость отражения в синтаксономии региональной специфики растительности.

В двух статьях, выполненных в Центре по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, — Л.Б. Заугольнова, И.И. Истомина, Е.В. Тихонова «Экологический, ценотический и флористический анализ группы ассоциаций хвойно-широколиственных лесов центра Европейской России» (№ 2, 2001) и Л.Б. Заугольнова, Т.Ю. Браславская «Анализ ассоциаций мезофитных широколиственных лесов в центре Европейской России» (№ 4, 2003) — традиционный метод Браун-Бланке сочетается с использованием современных ординационных программ, что позволило авторам с большим основанием выявить отношения ассоциаций к условиям среды.

Уфимские геоботаники (Институт биологии УНЦ РАН) опубликовали две статьи о лесах Южного Урала и его предгорий. В первой статье обсуждаются экотонные сообщества остепненных светлых хвойных лесов, которые отнесены к новому союзу *Caragano-Pinion*² класса *Brachypodio-Betuletea* (А.И. Соломеш, В.Б. Мартыненко, О.Ю. Жигунов «*Caragano fruticis-Pinion sylvestris* — новый союз остепненных сосново-лиственничных лесов Южного Урала» (№ 3, 2002)), во второй описаны две новые ассоциации бореальных лесов (В.Б. Мартыненко, С.Н. Жигунова «Леса Уфимского плато. Класс *Vaccinio-Piceetea*» (№ 6, 2004)). Г.С. Таран (Западно-Сибирский филиал Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Новосибирск) описывает сообщества прирусловых лесов — статья «К синтаксономии пойменных лесов (*Salicetea*

² В силу того что приводимые в статье классы и порядки общеизвестны, их авторство опущено.

purpureae Moog 1958) рек Иртыш и Черный Иртыш» (№ 7, 2005). Им установлен новый союз *Rubio dolichophyllae-Populion albae* Taran 2005. Описано также сообщество *Halimodendron halodendron*, которое, по мнению автора, «имеет связи» с классом средиземноморской растительности *Nerio-Tamaricetea*.

Сообщества лугов. К.О. Коротков (Институт проблем экологии эволюции РАН, Москва) и Е.А. Белонская (Институт географии РАН, Москва) в статье «Синтаксономия альпийского пояса Большого Кавказа. I. Альпийские луга с ограниченным ареалом» (№ 1, 2001) описали две новые ассоциации.

Исследования, выполненные в Центральном Сибирском ботаническом саду СО РАН, позволили опубликовать серию из трех статей, посвященных лугам Алтая и Кузнецкого Алатау, — Т.В. Мальцева, Н.И. Макунина «Луга Северо-Восточного Алтая» (№ 3, 2002) и «Луга северо-западной части Кузнецкого Алатау» (№ 7, 2005), Н.И. Макунина, Т.В. Мальцева «Луга лесного пояса восточного макросклона Кузнецкого Алатау» (№ 4, 2003). Исследованные сообщества хорошо вписались в европейские порядки класса *Molinio-Arrhenatheretea* — *Arrhenatheretalia* и *Molinietalia* и в новый порядок сибирских лугов *Carici macrourae-Crepidetalia sibiricae* Ermakov et al. 1999.

В трех статьях, выполненных в Башкирском государственном университете, — А.А. Филинов, С.М. Ямалов, А.И. Соломеш «О четырех ассоциациях порядка *Carici macrourae-Crepidetalia sibiricae* Ermakov et al. 1999 в Республике Башкортостан» (№ 3, 2002); С.М. Ямалов, А.А. Филинов, А.И. Соломеш «Остепененные луга порядка *Galieta verii* Mirkin et Naumova 1986 на Южном Урале» (№ 5, 2003); С.М. Ямалов «Настоящие луга порядка *Arrhenatheretalia* R. Tx. 1931 в Республике Башкортостан» (№ 7, 2005) — описаны луга Республики Башкортостан, большинство из описанных ассоциаций новые, но они хорошо укладывались в существующую систему союзов, поэтому новые высшие единицы не потребовались.

О.А. Аненхонов (Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, Улан-Удэ) опубликовал статью «Синтаксономия союза *Caricion appendiculatae* Akhtyamov et al. 1985 (*Calamagrostietea langsдорфii*) в Северном Забайкалье» (№ 5, 2003). В составе союза им подробно рассмотрены две ассоциации (с рядом внутриассоциационных единиц) и одно сообщество. Г.С. Таран привел данные о редкой для Сибири ассоциации «Ассоциация *Cypero-Limoselletum* (Oberd. 1957) Korneck 1960 (*Isoeto-Nanojuncetea*) в пойме средней Оби» (№ 1, 2001). Кроме подробной синтаксономии в статье обосновано выделение особо охраняемой территории. Н.В. Синельникова (Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан) и Г.С. Таран обнаружили сообщества той же ассоциации в Магаданской обл. и опубликовали эту информацию в сообщении «Находка ассоциации *Cypero-*

Limoselletum (Oberd. 1957) Korneck 1960 (*Isoeto-Nanojuncetea*) в Магаданской области (Дальний Восток, Россия)» (№ 4, 2003).

Растительность солончаковых почв. Эта растительность охарактеризована в пяти статьях. Две статьи носят обзорный характер: В.Б. Голуб (Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти), И.А. Рухленко (Университет Тольятти), Д.Д. Соколов (Московский государственный университет) «Обзор сообщества класса *Salicornietea fruticosae*» (№ 2, 2001); В.Б. Голуб, Д.Н. Карпов (Стерлитамакский государственный педагогический институт), А.Н. Сорокин, Л.Ф. Николайчук (Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти) «Сообщества класса *Festuco-Puccinellietea* Sob ex Vicherek 1973 на территории Евразии» (№ 7, 2005). В двух статьях характеризуются конкретные совокупности растительности континентальных районов: Д.Н. Карпов, Т.М. Лысенко (Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти), В.Б. Голуб «Растительные сообщества на солонцовых и засоленных почвах Южного Урала» (№ 4, 2003), Т.М. Лысенко, Д.Н. Карпов, В.Б. Голуб «Галофитные растительные сообщества Ставропольской депрессии (Самарская область)» (№ 4, 2003).

Н.В. Бабина (Петрозаводский государственный университет) в статье «Галофитная растительность западного побережья Белого моря» (№ 3, 2002) описала сообщества 5 классов, причем ей удалось идентифицировать все сообщества ассоциаций, уже установленным в Европе.

Сообщества гидрофитов и гигрофитов. Этим сообществам переувлажненных местообитаний посвящены три статьи — Е.В. Чемерис, А.А. Боброва (Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок) «Сообщества *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert верховой и долин малых рек Верхнего Поволжья» (№ 3, 2002); Б.Ю. Тетерюка (Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар), А.И. Соломеша «Синтаксономия водной и прибрежно-водной растительности озер Синдор (Республика Коми)» (№ 4, 2003), Э.З. Байшевой, А.И. Соломеша и И.Н. Григорьева (Институт биологии Уфимского НЦ РАН) «Обзор растительности ручьев Южного Урала» (№ 6, 2004). Ввиду экстраординальности переувлажненных местообитаний большинство описанных сообществ также легко идентифицируется ранее описанными синтаксонами.

Растительность болот. Синтаксономии болот посвящены три работы. Горно-тундровым болотам посвящена статья Н.Е. Королевой (Полярно-альпийский ботанический сад-институт КНЦ РАН, Кировск-6) «Синтаксономический обзор болот тундрового пояса Хибинских гор (Мурманская область)» (№ 2, 2001), в которой охарактеризованы сообщества, относящиеся к 6 ассоциациям. В.А. Смагин (Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН) в своей статье «Рас-

тельность болот в бассейне реки Муроягун (Сургутское Полесье, Западная Сибирь)» (№ 4, 2003) представил детальную синтаксономию большого болотного массива Западной Сибири. В статье В.А. Смагина и М.Г. Наприенко (Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН) «Сообщества с участием *Sphagnum rubellum* Wils. на болотах юго-восточной части Балтийского региона» (№ 5, 2003) охарактеризованы сообщества трех ассоциаций верховых болот с участием данного вида сфагнома.

Растительность тундры и лесотундры. Две статьи опубликовала Л.Л. Заноха (Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН) — «Классификация зоогенной и антропогенной растительности центральносибирского сектора Арктики (полуостров Таймыр, архипелаг Северная Земля)» (№ 1, 2001) и «Заболоченные сообщества с *Salix reptans* Rupr. и *S. lanata* L. на западе тундровой зоны полуострова Таймыр» (№ 5, 2003). Н.В. Матвеева (Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН) посвятила свою статью новому синтаксону холодных пустынь «Ассоциация *Dicranoweisio-Deschampsietum* ass. nov. в поясе холодных гольцовых пустынь плато Путорана (Среднесибирское плоскогорье)» (№ 3, 2002). О.И. Сумина, Е.М. Копцева (Санкт-Петербургский государственный университет) познакомили читателей журнала с антропогенной растительностью лесотундры в статье «Разнообразие и динамика растительности карьеров в лесотундре Западной Сибири (окрестности г. Лабытнанги, Ямало-Ненецкий АО)» (№ 6, 2004).

Сообщества степей. Ксеротермным сообществам посвящены всего две работы — Н.Л. Цепковой «К синтаксономии высокогорных луговых степей Центрального Кавказа (Россия)» (№ 7, 2005) и Е.А. Авериновой (Брянский государственный университет) «Кальцефитные степные сообщества бассейна реки Сейм (в пределах Курской области)» (№ 7, 2005). В обеих статьях описано небольшое число ассоциаций. К сожалению, эколого-флористическая классификация степей европейской части России пока находится в стадии первых этапов становления.

Кустарниковые сообщества. В двух статьях Н.А. Секретаревой (Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН) — «Сообщества кустарниковых ив в верховьях реки Длинной (Северная Корякия, Северо-Восточная Азия)» (№ 1, 2001), «Евтрофные сообщества кустарниковых ив в среднем течении реки Паляваам (западная часть Чукотского нагорья, Северо-Восточная Азия)» (№ 5, 2003) — описаны ассоциации кустарниковых сообществ, которые пока не удастся отнести к уже имеющимся высшим единицам классификации. Автор резонно считает, что имеющихся у нее материалов для решения ответственной задачи создания полной синтаксономии этого типа растительности пока недостаточно.

Сообщества споровых растений. Это достаточно новое направление синтаксономии представлено дву-

мя статьями. С.И. Журавлева, А.И. Соломещ и Э.З. Баишева (Институт биологии Уфимского НЦ РАН) в своей работе «Сообщества эпифитных лишайников с *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoff в старовозрастных лесах на Южном Урале» (№ 6, 2004) описали две новые ассоциации союза *Lobarion*. А.А. Бобров, Л.М. Киприянова (Институт водных и экологических проблем СО РАН, Новосибирск) и Е.В. Чемерис в статье «Сообщества макроскопических зеленых нитчатых и желто-зеленых сифоновых водорослей (*Cladophoretea*) некоторых регионов России» (№ 7, 2005) описали новый класс *Cladophoretea* А.А. Bobrov, Kipriyanova et Chemeris 2005. Это первая статья в журнале, которая сопровождалась цветными фотографиями высокого качества.

Кроме оригинальных статей в журнале публикуются материалы, отражающие жизнь сообщества фитоценологов России. В разделе «Критика и библиография» были опубликованы рецензии Ю.Н. Нешатаева (№ 3, 2002; № 4, 2003), Б.М. Миркина с соавторами (№ 3, 2002; № 5, 2003 и № 7, 2005), В.Б. Голуба с соавторами (№ 2, 2001; № 4, № 5, 2003; № 7, 2005), З.В. Карамышевой (№ 5, 2003), А.Д. Булохова (№ 7, 2005). Кроме того, начиная с № 4 регулярно публиковались аннотации новых работ (всего 10 аннотаций).

В разделе «Информация» публиковались краткие сообщения о совещаниях. И.Н. Сафронова, Т.К. Юрковская — о 43-м симпозиуме IAVS в г. Нагано, Япония (№ 1, 2001); Ю.Н. Нешатаев — о Международной конференции «Классификация и динамика лесов Дальнего Востока» в г. Владивостоке (№ 3, 2002); О.И. Сумина — о конференции «Наука о растительности: итоги и перспективы» в г. Санкт-Петербурге (№ 3, 2002); О.В. Галанина, М.А. Макарова о работе секции «Геоботаника» на VIII Молодежной конференции ботаников в Санкт-Петербурге (№ 6, 2004); кроме того, в разделе «Информация» была опубликована заметка Н.И. Бобровской «К 10-летию Лаборатории растительности степной зоны БИН РАН (1993–2003)» (№ 5, 2003).

Журнал регулярно публиковал персоналии о юбилеях — Н.В. Матвеевой (Л.Л. Заноха и др., № 1, 2001), В.И. Василевиче (Т.В. Бибикова и др., № 1, 2001), Ю.Н. Нешатаеве (Б.К. Ганнибал и др., № 3, 2002), а также о ранее ушедших из жизни — А.А. Корчагине к 100-летию со дня рождения (В.П. Денисенков, № 1, 2001). В память об ушедших из жизни наших коллег публикуются сообщения в разделе «Потери науки». Были опубликованы статьи о Б.Н. Норине (В.Ю. Нешатаева и др., № 2, 2001), А.П. Крылове (От редакции, № 2, 2001) и недавно ушедшем Ю.Н. Нешатаеве (О.И. Сумина и др., № 7, 2005).

Событием в жизни сообщества фитоценологов явилось опубликование перевода на русском языке 3-го издания «Международного кодекса фитоценологической номенклатуры» (перевод выполнен

И.Б. Кучеровым под редакцией А.И. Соломеща, № 7, 2005).

Состоялся пятилетний юбилей журнала. Уровень его высокий. Объем отдельных номеров менялся от 10,5 до 14 п.л., а тираж от 300 до 500 экземпляров. Конечно, до обидного мало номеров — только 7, да и тираж пока невелик. Остается пожелать юбиляру более основательной материальной поддержки со стороны президиума РАН, что позволит увеличить

количество номеров и довести их выпуск хотя бы до четырех в год.

И последнее. Журнал «Растительность России» не включен в список ВАК, поэтому публикуемые в нем статьи не идут «в зачет» будущим кандидатам и докторам наук. Эта ситуация парадоксальна, и ее необходимо исправить, так как уровень журнала высокий и вполне соответствует требованиям к «ваковским» журналам.

Б.М. Миркин, В.Б. Мартыненко, С.М. Ямалов

Biological series
Volume 112, Part 5
2007

CONTENTS

<i>Zinoviev A.V.</i> On the occasion of the unusual configurations of deep plantar tendons in two groups of birds: morpho-functional analysis and evolutionary implications	3
<i>Kalyakin M.V., Korzoun L.P.</i> To the understanding of a specific trophical adaptation of fantails on an example of white-throated fantail <i>Rhipidura albicollis</i> (Viellot, 1818) (Aves: Passeriformes: Rhipiduridae)	9
<i>Kostina M.V.</i> On the significance of generative shoot characters in the systematics of <i>Acer</i> L.	16
<i>Glazunova K.P., Abramov N.V., Kodochigova O.V.</i> Comparative characteristics of ranges of microspecies of the genus <i>Alchemilla</i> L. (<i>Rosaceae</i>) in the Mari El Republic	26
<i>Zhyrnova T.V., Yamalov S.M., Mirkin B.M.</i> Steppes of Bashkir state natural Reserve: an analysis of the role principal environmental factor and syntaxonomy	36
<i>Scientific communications</i>	
<i>Baholdina V.Yu.</i> New attributes of orbital area as taxonomic markers of greater anthropological variants	46
<i>Smirnov M.N., Kozhechkin V.V.</i> The antlers change by Siberian deer (<i>Cervus elaphus sibiricus</i> Severtzov, 1873) in the Ost Sajan	50
<i>Chikurova E.A.</i> Activity synchronization of adult European bison under nursery condition	53
<i>Moisseeva E.V.</i> The structure of the bugs complexes (Heteroptera) of wood types of Voronezh oak's forest	57
<i>Dolgin M.M., Zinovjeva A.N.</i> The arealogical structure of the true bugs (Heteroptera) of tundra zone of North-East European of Russia	61
<i>Djapova R.R.</i> Seasonal dynamics and fluctuations of production in <i>Artemisia lericheana</i> communities (Republic of Kalmykiya, Russia)	64
<i>Jubilee</i>	
Felix Janovich Dzerzhinsky. To the 70th anniversary	68
<i>Critique and bibliography</i>	
<i>Mirkin B.M., Martinenko V.B., Yamalov S.M.</i> A Review: "Vegetation of Russia" — the Russian geobotanical journal	71