

ISSN 0027-1403

БЮЛЛЕТЕНЬ
МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА
ИСПЫТАТЕЛЕЙ
ПРИРОДЫ

ОТДЕЛ
БИОЛОГИЧЕСКИЙ

ТОМ 113
ВЫПУСК

1

2008

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. Онопченко, 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. Апентьева*

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

Корректор *Н.И. Коновалова*

Адрес редакции:

*125009, Москва, ул. Б. Никитская, 5/7.
Тел. 629-48-36, 203-31-28*

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

1.2007. Подписано в печать 08.02.2008. Формат 60×90¹/₈.
Усл. кр.-отт. 3,00. Уч.-изд. л. 11,1. Тираж 286 экз.
Изд. № 8658. Заказ № 465

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

Издательство «Почета» Издательства МГУ.
119992, Москва, Ленинские горы

БЮЛЛЕТЕНЬ
МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА
ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

Основан в 1829 году

ОТДЕЛ БИОЛОГИЧЕСКИЙ

Том 113, вып. 1 **2008** Январь—Февраль

Выходит 6 раз в год

BULLETIN
OF MOSCOW SOCIETY
OF NATURALISTS

Published since 1829

BIOLOGICAL SERIES

Volume 113, part 1 **2008** January—February

There are six issues a year

СОДЕРЖАНИЕ

| | |
|--|----|
| <i>Чикурова Е.А.</i> Индивидуальные дистанции у взрослых зубров в условиях вольеры . . . | 3 |
| <i>Свиридова Т.В., Волков С.В., Кольцов Д.Б., Коновалова Т.В., Зубакин В.А.</i> Динамика пространственного распределения, численности и успеха гнездования большого кроншнепа на севере Подмосковья под влиянием антропогенных факторов и погоды | 12 |
| <i>Кузнецов А.Н.</i> Анализ флоры муссонных тропических лесов Вьетнама: состав жизненных форм | 21 |
| <i>Юрцева О.В.</i> Таксономическая ревизия подсекции <i>Salsuginea</i> Tzvel. секции <i>Polygonum</i> (<i>Polygonum</i> L., <i>Polygonaceae</i>) | 32 |
| <i>Блинова И.В.</i> Особенности опыления орхидных в северных широтах | 39 |

Научные сообщения

| | |
|--|----|
| <i>Токарский В.А., Ронкин В.И., Савченко Г.А.</i> Сельскохозяйственная деятельность человека как ключевой фактор колебания численности европейского подвида степного сурка | 48 |
| <i>Садыхова Н.А.</i> Эколого-географический анализ гнездящихся птиц высокогорий Малого Кавказа | 53 |
| <i>Татаринова А.Ф., Никитский Н.Б., Долгин М.М.</i> Фауна и экология жесткокрылых, связанных с ксилотрофными грибами и миксомицетами, европейского Северо-Востока России | 57 |
| <i>Свиридов А.В.</i> Вид совки, новый для фауны Европы и Украины, — ореховая никтеолина (<i>Erschoviella musculana</i> Erschov) (Lepidoptera: Noctuidae) | 60 |
| <i>Келлер Н.Б.</i> Новые данные о беззооксантеллятных склерактиниевых кораллах северной части Индийского океана | 62 |
| <i>Акатов В.В., Акатова Т.В.</i> Уровень видовой полночленности и обилие инвазивных видов в открытых и сомкнутых растительных сообществах Западного Кавказа | 67 |
| <i>Давыдов Д.А.</i> Наземные цианопрокариоты на территории Полярно-альпийского ботанического сада-института (Хибины, Кольский полуостров) | 72 |

Потери науки

| | |
|---|----|
| Яркая жизнь энтомолога. Памяти Елены Михайловны Антоновой | 76 |
|---|----|

УДК 599.735.5

ИНДИВИДУАЛЬНЫЕ ДИСТАНЦИИ У ВЗРОСЛЫХ ЗУБРОВ В УСЛОВИЯХ ВОЛЬЕРЫ

Е.А. Чикурова

Зубр (*Bison bonasus* L.) — стадный вид, для которого дистанция между особями имеет большое значение. Популяции зубров состоят из компаний взрослых самок с телятами разных лет, к которым на время гона присоединяются самцы (Карцов, 1903), групп подростков и групп самцов (Баскин, 1976), взрослых самцов-одиночек (Карцов, 1903) и изредка из одиночных самок (Филатов, 1912; Баскин, 1979).

Исследователи разных лет всегда отмечали среднюю дистанцию между животными в стаде зубров, в основном в компаниях самок (Карцов, 1903; Баскин, 1976), реже — в группах самцов (Немцев, 2003). Однако исследования индивидуальных дистанций между зубрами, исключая анализ дистанций мать—детеныш (Dalezcy, 2004), не проводились. Слежение за вольными зубрами с помощью радиоошейников дает ошибочные данные на небольших дистанциях и не всегда точно определяет тип активности зверя (Rouys et al., 2001), поэтому пока невозможно использовать радиоошейники для измерения дистанций в стадах вольных зубров.

К настоящему времени накоплен богатый материал по дистанциям в стадах домашних копытных животных, поскольку эти знания важны при определении оптимальных условий содержания животных (Kondo et al., 1989), в частности коров (Grandin, 1980; Price et al., 1985; Kondo et al., 1989; Yamada, Dohi, 1996). Однако в этих работах были подробно изучены отношения в группах самок и телят, но практически не изучены самцы.

Существуют работы с анализом дистанций у диких копытных: у близкого к зубру вида — американского бизона (McHugh, 1958), а также лося (Зайцев, 1994), подробно изучены индивидуальные и оборонительные дистанции для северных оленей (Баскин, Смугланд, 2000; Kojola, Nieminen, 1988). Указаны индивидуальные дистанции для горного зубра на воле (Немцев, 2003).

Зубров долгие годы разводили в условиях зоопарков и питомников. Современный зубр отличается от своих предков как вследствие снижения генетического разнообразия (Раутиан, Калабушкин, 2003), так и вследствие частичного одомашнивания. Известно, что при domestikации уменьшается дистанция между особями в группе (Баскин, 1990), снижается территориальность (Fraser, 1984). Следовательно, можно предположить уменьшение дистанций между современными зубрами.

Цель настоящей статьи — установить, влияет ли на индивидуальную дистанцию пол зубра; изучить изменение дистанции до ближнего соседа во время гона и отела, а также в зависимости от того, есть ли у самки теленок; выяснить зависимость дистанции от активности; выявить влияние на дистанцию естественных (время суток, гнус, присутствие других зверей (косули, собаки, кошки), ливень) и антропогенных (встречи с человеком, техникой) факторов, а также проявления животным агрессивности, дружелюбия; установить, влияют ли на дистанцию социальный статус, качества вожака (склонность к лидерству) и происхождение каждого зубра.

Исследования проводили в вольерах Центрального зубрового питомника Приокско-террасного заповедника с апреля по сентябрь 2005 г. Наблюдения вели за тремя искусственно созданными, изолированными друг от друга группами, каждая из которых состояла 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. На каждое животное приходилось 9–12 га, и любое животное могло отойти от других на расстояние, допустимое размерами вольеры.

В питомнике зубры питаются подножным кормом и получают дополнительную подкормку дважды в сутки (утром и вечером) на кормовых площадках. Число мест водопоя в засушливое время ограничено, что может провоцировать увеличение плотности стада и соответственно снижение индивидуальной дистанции.

При наблюдении за стадом учитывали время суток (утро, день, вечер), влияние различных факторов (для всех — пол, группа, происхождение, гон, лидерство, доминантность, воздействие антропогенных факторов, воздействие естественных факторов; для самок — отел, наличие теленка, эструс), подсчитывали количество агрессивных и дружественных взаимодействий, каждые пять минут измеряли дистанцию до ближайшего соседа и отмечали состояние активности (переход, пастба, искусственное кормление, спокойная лежка, беспокойная лежка) для каждого животного. Беспокойной считали лежку, при которой зубр жует жвачку, валяется, чешется, в течение 5 минут меняет позу или встает, чтобы лечь на старое или на новое место.

Дистанцию измеряли визуально между особями одной группы. Каждое животное опознавалось индивидуально по внешним признакам. Всего было проведено около 1300 измерений для каждого зверя.

Для каждого животного в статье указывается кличка и регистрационный номер во Всемирной родословной книге зубров. Это необходимо для дальнейшего сравнительного анализа поведения родственных им зубров и зубров, происходящих из одного центра разведения.

Все самцы происходят из западных зоопарков, имеют примерно одинаковый возраст и занимают доминирующую позицию у кормушки. Поэтому для самцов не учитывали влияние на дистанцию происхождения, возраста и социального статуса животного.

Из 12 самок 4 происходили из разных зоопарков, поэтому представлялось возможным выяснить влияние происхождения на

индивидуальные дистанции. Для самок социальный статус определяли по тому, какую позицию занимала самка у кормушки, а лидерство животного определяли по формуле

$$L = \ln (A_i/A_n \times 100\% \times N),$$

где L — лидерство; A_i — число действий стада, при которых данное животное лидировало; A_n — общее число действий всего стада; N — число животных в данной группе.

Для статистической обработки использовали программу SPSS 10.0. Многофакторный дисперсионный анализ был применен для выяснения отношения данных к одной совокупности. Критерий Шеффе (Scheffe Test) использован для выявления групп животных, чьи дистанции не различаются достоверно. Методом линейной регрессии установлен коэффициент корреляции (R), уровень значимости (t) при воздействии нескольких факторов на дистанцию (данные приведены к нормальным с помощью натурального логарифмирования, качественные факторы закодированы в виде цифр). Критерий Манна–Уитни (Mann–Whitney Test) применяли для оценки различий между двумя группами данных (U). Для выяснения различий между несколькими группами переменных применяли критерий Крускала–Уоллиса (Kruskal–Wallis Test) (H), и при $p < 0,05$ ошибка измерения была принята равной 0,1 (10%) размера дистанции (SPSS Base 10.0 User's Guide, 1999; Tabachnik, Fidell, 1996).

Одним из факторов, влияющих на среднюю индивидуальную дистанцию, оказался пол животного ($R = 0,134$, $t = 18$, $p = 0,00$; $U = 5,2$, $p = 0,01$). На самцов не могли повлиять некоторые факторы (например, отел), поэтому мы сравнили дистанции отдельно для самцов и отдельно для самок.

Самцы. На дистанции самцов большое влияние оказывает гон ($R = -0,52$, $t = 11$, $p = 0,00$; $U = -14$, $p = 0,00$), поэтому мы рассматриваем дистанции в период гона и вне его отдельно (табл. 1).

Для всех самцов дистанции при искусственном кормлении (9; 3–14 м) не различаются достоверно ($p = 0,07$). Для самцов Шпору и Шпonti не имеют достоверных различий ($p = 0,1$) дистанции спокойной и беспокойной лежек. Для этих самцов минимальная дистанция соответствует спокойной лежке, а максимальная — пастьбе. Все дистанции Ваканта, кроме кормления, достоверно больше дистанций других самцов ($p = 0,00$). Для Ваканта минимальной явля-

ется дистанция кормления, а максимальной — дистанция беспокойной лежки. Для всех самцов вне гона достоверно различны дистанции при переходе и пастьбе ($p = 0,02$).

В период гона дистанции самцов перестали различаться индивидуально (кроме дистанции перехода для Ваканта), поэтому для большинства дистанций появилась возможность подсчитать среднюю для всех самцов (табл. 2). Дистанции пастьбы, перехода и кормления наглядно и достоверно ($p < 0,05$) уменьшились в сравнении с дистанциями вне периода гона для всех самцов. Для Шпору и Шпonti не изменились дистанции спокойной и беспокойной лежек, зато для Ваканта уменьшение дистанции достоверно ($p < 0,05$). Показаны достоверные различия между дистанциями во время разных типов активности ($H = 4$, $p = 0,05$). У всех обследованных нами самцов дистанции в гон уменьшились ($R = -0,52$, $t = 11$, $p = 0,00$; $U = -14,7$, $p = 0,00$), а особенно у Ваканта ($R = -0,9$, $t = 19$, $p = 0,00$; $U = -22$, $p = 0,01$), что согласуется с предыдущими данными.

Со степенью воздействия антропогенных факторов слабо отрицательно коррелируют дистанции беспокойной лежки ($R = -0,160$, $t = 3,2$, $p = 0,00$; $U = -2,1$, $p = 0,05$) и пастьбы ($R = -0,170$, $t = 3,4$, $p = 0,05$; $U = -2$, $p = 0,05$).

Проявленная зубром-самцом агрессия увеличивает размер дистанции ($R = 0,301$, $t = 5$, $p = 0,05$; $U = 9,6$, $p = 0,01$), а дружелюбие (груминг, обнюхивание) уменьшает ($R = -0,109$, $t = 2,2$, $p = 0,02$; $U = -1,7$, $p = 0,05$).

Самки. Индивидуальная дистанция во время переходов у обследованных нами самок зубра уменьшается в периоды гона ($R = -0,105$, $t = -5,7$, $p = 0,00$; $U = -16,5$, $p = 0,00$) и увеличивается во время отела ($R = 0,155$, $t = 8,5$, $p = 0,00$; $U = 6,5$, $p = 0,01$). Вне периода гона дистанция перехода меняется в период отела ($R = 0,225$, $t = 7,1$, $p = 0,00$; $U = 7,2$, $p = 0,01$) и зависит от доминантности ($R = 0,146$, $p = 0,00$, $t = 4,5$;

Таблица 1

Индивидуальная дистанция в отсутствие гона у самцов
(первое число — средняя дистанция, в скобках — интервал дат, составляющих 95%)

| Кличка (№) | Активность | | | | |
|------------------|---------------|---------------|-----------------|-----------------------|-------------------------|
| | переход, м | пастьба, м | кормление, м | спокойная лежка, м | беспокойная лежка, м |
| Вакант (9239) | 77 (55–98) | 50 (40–60) | 10 (6–12) | 32 (23–39) | 133 (52–213) |
| Шпору (8841) | 6 (4–8) | 9 (8–10) | 9 (5–12) | 2 (1–2) | 2 (1–3) |
| Шпonti (8842) | 7 (6–10) | 12 (11–14) | 8 (3–14) | 2 (1–2) | 4 (2–6) |
| Среднее | | | 9 (3–14) | | |

Таблица 2

Индивидуальные дистанции в гон у самцов
(первое число — средняя дистанция, в скобках — интервал дат, составляющих 95%)

| Кличка (№) | Активность | | | | |
|------------------|--------------|-------------|-----------------|-----------------------|-------------------------|
| | переход, м | пастьба, м | кормление, м | спокойная лежка, м | беспокойная лежка, м |
| Вакант (9239) | 14 (6–23) | 9 (7–10) | 5 (4–6) | 2 (1–3) | 2 (0,1–5) |
| Шпору (8841) | 3 (2–4) | 9 (8–10) | 4 (3–5) | 2 (1–2) | 6 (0,1–10) |
| Шпonti (8842) | 3 (2–4) | 9 (8–10) | 5 (3–6) | 2 (1–2) | 4 (0,1–6) |
| Среднее | | 9 (8–10) | 5 (3–6) | 2 (1–3) | 4 (0,1–6) |

$N = 11$, $p = 0,01$) и лидерства ($R = 0,101$, $p = 0,02$, $t = 3,1$; $N = 7$, $p = 0,01$). Применение непараметрической статистики позволило установить незначительное влияние на дистанцию перехода следующих факторов: наличия теленка ($U = -3,4$, $p = 0,01$); происхождения ($U = -3,6$, $p = 0,00$). Вне гона самки делятся на три нечеткие подгруппы (критерий Шеффи), внутри которых нет достоверных различий между животными: 1-я группа: 5 (3–7) м; 2-я группа: 8 (6,5–9,5) м; 3-я группа: 17 (9,5–26,5) м. Исключив время отела (наиболее влияющий на дистанцию фактор), мы выделили две подгруппы с достоверными различиями ($p < 0,05$). 1-я подгруппа: 6 (3–9) м; 2-я подгруппа: 12 (8–18) м. Во второй подгруппе оказались самки № 8221, 9029 и 9874. Мухарка (№ 8221) имеет дефект одного из рогов, а Муклена (№ 9029) и Мугдалена (№ 9874) находятся в группе менее двух лет (табл. 3). Возможно, играют роль и индивидуальные особенности этих самок.

Самок вне гона разделили на две группы — с телятами и без телят. Применение теста Манна–Уитни ($U = -8,3$, $p = 0,00$) показало достоверные различия между этими группами, что позволило выявить различия во влиянии некоторых факторов на дис-

танцию в этих группах. На дистанции самок с телятами влияют доминантность ($R = 0,151$, $t = 9,7$, $p = 0,00$; $N = 4$, $p = 0,01$), лидерство ($R = 0,141$, $t = 7,3$, $p = 0,00$; $N = 3$, $p = 0,00$) и естественные факторы ($R = -0,173$, $t = 4,3$, $p = 0,00$; $U = -3,6$, $p = 0,00$), тогда как на дистанции самок без телят эти факторы не оказывают заметного влияния. Средние значения индивидуальной дистанции при переходе для самок с телятами 7 м, для самок без телят 8 м ($p = 0,03$).

Для выяснения влияния происхождения животных на индивидуальную дистанцию при переходе самок вне гона разделили на группы — рожденные в зоопарке и в питомнике (применение непараметрической статистики показало, что эти группы достоверно различаются $U = -3,6$, $p = 0,00$). Во время отела все самки увеличивают индивидуальную дистанцию, но самки из питомника ($R = 0,123$, $t = 3,8$, $p = 0,00$; $U = 4,1$, $p = 0,00$) — меньше, чем самки из зоопарка ($R = 0,684$, $p = 0,00$, $t = 19$; $U = 12,2$, $p = 0,00$). Для самок из питомника на дистанцию при переходе оказывают влияние следующие факторы: доминантность ($R = 0,236$, $p = 0,00$, $t = 7,5$; $N = 5$, $p = 0,00$), лидерство ($R = 0,092$, $p = 0,04$, $t = 2,9$; $N = 3$, $p = 0,01$) и естественные факторы ($R = -0,165$, $p = 0,02$, $t = -2,2$; $U = -2,9$, $p = 0,01$), а на дистанции самок из зоопарка эти факторы не влияют. Средняя индивидуальная дистанция вне гона для самок из зоопарка 10 м, а из питомника 8 м ($p = 0,03$).

Таблица 3

Индивидуальные дистанции вне гона у самок (первое число — средняя дистанция, в скобках — интервал дат, составляющих 95%)

| Кличка (№) | Активность | | | | |
|------------------|------------------|--------------|--------------|--------------------|----------------------|
| | переход, м | пастыба, м | кормление, м | спокойная лежка, м | беспокойная лежка, м |
| Мутена (6715) | 6 (5–7,7) | 8 (7,5–8,5) | 3,5 (3–4) | 5 (1,5–7) | 4 (2–6) |
| Мозаика (6979) | 6 (4,7–7,3) | 6,5 (6–7) | 4 (3–4) | 3 (3–7) | 3 (2–6) |
| Мухарка (8221) | 14,5 (10,7–18,2) | 9 (8–9,5) | 3 (3–4) | 2 (1,5–6) | 18 (10–25) |
| Мурилка (7858) | 6 (4,8–7,1) | 6,5 (6–7) | 3,5 (3–4) | 2 (1,5–4) | 2 (2–6) |
| Муклена (9029) | 19,5 (14–25) | 12,5 (11–14) | 4 (3–4) | 17 (14–20) | 3 (2–5) |
| Музавра (8622) | 6,5 (5,3–8) | 11 (8–13,5) | 3 (3–4) | 5 (3–7) | 3 (2–6) |
| Муженика (7861) | 4 (3–5) | 7,5 (7–8) | 3 (3–4) | 3 (1,5–5) | 3 (2–6) |
| Муригора (9462) | 5 (4–6) | 7 (6,5–8) | 3 (3–4) | 2 (1,5–4) | 2 (2–6) |
| Уриэлла (9451) | 6 (5–7) | 7 (6,5–8) | 3 (3–4) | 2 (1,5–3) | 2 (2–5) |
| Ураки (8858) | 8 (6,5–9,5) | 11 (10–12) | 4 (3–4) | 3 (1,5–6) | 3 (2–6) |
| Вулава (8738) | 8 (6,5–9,5) | 10 (9–10,5) | 4 (3–4) | 3 (1,5–7) | 2 (2–5) |
| Мугдалена (9874) | 19 (9,5–27) | 11 (9–13) | 4 (3–4) | 18 (16–22) | 3 (2–6) |
| Среднее | | | 3,5 (3–4) | | |

В период гона индивидуальные дистанции между самками во время перехода не различались ($p = 0,9$), дистанция в гон 5 (4–6) м (табл. 4), хотя применение непараметрических методов (Манна–Уитни) позволило установить незначительное влияние на дистанцию во время перехода в гон следующих факторов: эструса ($U = -4,3$, $p = 0,02$) и наличия теленка ($U = 1,7$, $p = 0,05$).

Критерий Крускала–Уоллиса показал существование нескольких групп животных, различающихся между собой индивидуальной дистанцией при пастыбе ($N = 5$, $p = 0,01$). Использование критерия Манна–Уитни позволило отметить влияние на дистанцию при пастыбе таких факторов, как отел ($U = 9,0$, $p = 0,00$), гон ($U = -8,6$, $p = 0,00$), происхождение ($U = -8,2$, $p = 0,00$), присутствие теленка ($U = -6,5$, $p = 0,00$), эструс ($U = -5,5$, $p = 0,01$). Дистанции во время пастыбы достоверно различаются у разных самок, но можно выделить 4 группы, в которых различия недостоверны (критерий Шеффи): 1-я группа (6–9 м); 2-я группа (7–10 м); 3-я группа (8–11 м); 4-я группа (9–12 м) (группы с шагом в 1 м) (табл. 3). Исключение времени отела слабо повлияло на состав подгрупп (хотя средняя дистанция уменьшилась), но позволило отметить влияние лидерства на индивидуальную дистанцию при пастыбе ($R = -0,380$, $p = 0,01$, $t = -3,8$; $N = 3$, $p = 0,01$).

Для лучшего понимания влияния наличия у зубрицы теленка на индивидуальную дистанцию во время пастыбы самок разделили на две группы — с те-

Таблица 4

Индивидуальные дистанции в гон у самок
(первое число — средняя дистанция, в скобках — интервал дат,
составляющих 95%)

| Кличка (№) | Активность | | | | |
|---------------------|--------------|---------------|-----------------|-----------------------|-------------------------|
| | переход, м | пастьба, м | кормление, м | спокойная лежка, м | беспокойная лежка, м |
| Мутена (6715) | 6 (5-6) | 7 (6-8) | 3,5 (3-4) | 3 (0,5-10) | 3 (1,5-4) |
| Мозаика (6979) | 5 (4-6) | 6 (4-7) | 4 (3-4) | 3 (1-9) | 3 (2-4) |
| Мухарка (8221) | 4,5 (4-5) | 8 (7-9,5) | 3 (3-4) | 4 (1-12) | 3 (2-4) |
| Мурилка (7858) | 6 (4,5-6) | 5 (4-6) | 3,5 (3-4) | 3 (0,5-10) | 3 (1,5-4) |
| Муклена (9029) | 5 (4-5) | 10 (10-14) | 4 (3-4) | 4 (1-12) | 3 (1,5-4) |
| Музавра (8622) | 5 (4-6) | 10 (8-12) | 3 (3-4) | 3 (1-8) | 3 (1,5-3) |
| Муженика (7861) | 4,5 (4-6) | 6,5 (6-7) | 3 (3-4) | 3 (0,5-10) | 2,5 (1,5-4) |
| Муримора (9462) | 5 (4-6) | 5 (5-7) | 3 (3-4) | 4 (1-12) | 3 (1,5-4) |
| Уриэлла (9451) | 5,5 (5-6) | 6 (5-8) | 3 (3-4) | 3 (0,5-8) | 2,5 (1,5-4) |
| Ураки (8858) | 5 (4-6) | 10 (6-12) | 4 (3-4) | 3 (0,5-12) | 3 (2-4) |
| Вулава (8738) | 5 (4-6) | 9 (6-10) | 4 (3-4) | 3 (0,5-10) | 3 (2-3) |
| Мугдалена (9874) | 4,5 (4-6) | 10 (7-12) | 4 (3-4) | 4 (1-12) | 3 (2-4) |
| Среднее | 5 (4-6) | | 3,5 (3-4) | 3 (0,5-12) | 3 (1,5-4) |

лятами и без телят. У самок без телят можно выделить две достоверно друг от друга отличающиеся подгруппы: 1-я — 7–11 м, 2-я — 14–16 м, во вторую попали Муклена (№ 9029) и Мугдалена (№ 9874) — самки, находящиеся в группах менее двух лет или имеющие такие индивидуальные особенности. У самок с телятами подгруппы определились менее четко: 1-я — 6,5–8 м, 2-я — 9–10 м. Естественные факторы заставляли самок с телятами уменьшать дистанцию пастьбы ($R = -0,349$, $t = 7,2$, $p = 0,02$; $U = -6,5$, $p = 0,01$), как и антропогенные ($R = -0,555$, $t = 3,2$, $p = 0,03$; $U = -7$, $p = 0,04$), тогда как на самок без телят эти факторы не оказывали влияния. Во время эструса самки с телятами уменьшали дистанцию пастьбы ($R = -0,054$, $t = -3,7$, $p = 0,02$; $U = -1,2$, $p = 0,04$), а самки без телят увеличивали ($R = 0,146$, $t = 7,4$, $p = 0,00$; $U = 2,2$, $p = 0,04$). Для самок с телятами средняя дистанция пастьбы 10 м, а для самок без телят 8 м ($p = 0,00$).

Самок разделили по происхождению для выяснения различий во влиянии факторов. В гон дистанция при пастьбе сокращалась у самок из питомника ($R = -0,250$, $t = -2,0$, $p = 0,02$; $U = -4$, $p = 0,01$) и у самок из зоопарка ($R = -0,290$, $t = -4,6$, $p = 0,00$;

$U = -4,2$, $p = 0,01$). Отел влиял на дистанцию при пастьбе самок из зоопарка ($R = 0,384$, $t = 20$, $p = 0,00$; $U = 19$, $p = 0,01$) и незначительно — на дистанцию самок из питомника ($R = 0,096$, $t = 2,2$, $p = 0,00$; $U = 19$, $p = 0,01$). Естественные факторы заставляли самок из питомника сокращать индивидуальную дистанцию во время пастьбы ($R = -0,138$, $t = -2,8$, $p = 0,00$; $U = 3,2$, $p = 0,01$), а самки из зоопарка не реагировали на этот фактор. Средняя дистанция пастьбы для самок из зоопарка 10 м, а для самок из питомника 8,5 м ($p = 0,00$).

В гон индивидуальные дистанции при пастьбе у самок сократились, но продолжали различаться индивидуально (табл. 4).

Средняя индивидуальная дистанция при кормлении 3,5 м (3–4 м). Достоверных различий между самками нет, и никакие из вышеперечисленных факторов на эту дистанцию не влияют. Незадолго до отела и несколько дней после самки не выходят на кормовую площадку, и, хотя их индивидуальная дистанция велика, она не является дистанцией во время кормления.

На индивидуальную дистанцию при спокойной лежке влияют антропогенные факторы ($R = -0,112$, $t = -2,3$, $p = 0,02$; $U = -14$, $p = 0,01$). Непараметрические методы показали влияние следующих факторов: отела ($U = 12,2$, $p = 0,00$), гона ($U = -12$, $p = 0,00$), наличия теленка ($U = 7,6$, $p = 0,00$), происхождения ($U = -4,8$, $p = 0,00$) и эструса ($U = -4,5$, $p = 0,00$).

Самки делятся на 2 четкие группы с недостоверными различиями внутри групп: 1-я — 1,5–7 м, 2-я — 14–22 м, во вторую группу попадают самки Муклена (№ 9029) и Мугдалена (№ 9874) (табл. 4).

Разделение самок на группы с телятами и без телят позволило выявить различие во влиянии некоторых факторов на дистанцию во время спокойной лежки. Во время эструса самки без телят увеличивают социальную дистанцию ($R = 0,233$, $p = 0,01$, $t = 7,4$; $U = 4$, $p = 0,01$), а самки с телятами — нет. На дистанцию во время спокойной лежки у самок с телятами влияют доминантность ($R = 0,267$, $p = 0,00$, $t = 13,2$; $H = 3$, $p = 0,01$) и лидерство ($R = 0,102$, $p = 0,00$, $t = 8,4$; $H = 3$, $p = 0,00$), тогда как на дистанцию самок без телят эти факторы не влияют.

На дистанцию во время спокойной лежки у самок из питомника оказывает влияние эструс ($R = 0,144$, $p = 0,00$, $t = 2,6$; $U = 3,6$, $p = 0,01$), у самок из зоопарка его влияние незначительно ($R = 0,035$, $p = 0,00$, $t = 1,2$; $U = 2$, $p = 0,05$). Во время спокойной лежки влияют на дистанцию доминантность ($R = 0,110$, $p = 0,00$, $t = 2,3$; $H = 3$, $p = 0,00$) и естественные факторы ($R = -0,211$, $p = 0,00$, $t = 5,6$; $U = -9$, $p = 0,01$), но только у самок из питомника, дистанция самок из зоопарка не подвергается влиянию этих факторов. В гон дистанции при спокойной лежке у самок сократились (табл. 4) и перестали различаться индивидуально ($p = 0,07$).

Дистанция при беспокойной лежке меняется в период гона ($R = -0,216$, $p = 0,00$, $t = -4,2$; $U = -7$,

$p = 0,05$), на нее влияет доминантность ($R = 0,166$, $p = 0,01$, $t = 3,1$; $N = 3$, $p = 0,00$). При беспокойной лежке достоверно отличается от остальных самок (2–6 м) самка Мухарка № 8221 (18 м). Вне гона различия недостоверны у всех самок (2–10 м), кроме Мухарки (№ 8221) (27 м) (табл. 3). Во время гона различия между самками недостоверны (1,5–4 м) (табл. 4).

Обсуждение результатов

Наши исследования показали, что факторы — пол, происхождение, гон, лидерство, доминантность, антропогенные, естественные, агрессия и дружественное действие; для самок дополнительно отел, наличие теленка, эструс — в разной степени влияют на дистанцию между обследованными животными. А время суток и группа не оказывают влияния на индивидуальную дистанцию.

Для обследованных нами самцов одним из наиболее влияющих на дистанцию факторов оказался гон ($R = -0,52$, $t = 11$, $p = 0,00$; $U = -14$, $p = 0,00$). Это состояние влияет на все социальные дистанции самцов (за исключением спокойной лежки у Шпору (№ 8841) и Шпonti (№ 8842), когда дистанции не изменились), они сократились и перестали различаться индивидуально (кроме дистанции перехода для Ваканта (№ 9239)). Такое сокращение дистанции до ближнего соседа вполне объяснимо: во время гона самец сокращает дистанцию до самок для осуществления полового поведения. Все обследованные нами самцы (вне зависимости от желания находиться в стаде вне периода гона) в гон приходят в стадо, следовательно, по индивидуальным дистанциям самцов в гон, видимо, нельзя судить об их возможной доместикации — снижении территориальности.

На индивидуальные дистанции обследованных нами самок в зависимости от происхождения гон влиял по-разному, так же различалось влияние гона на дистанции при разных типах активности. В среднем в гон дистанции у самок (за исключением дистанции кормления) сокращаются и перестают различаться индивидуально. Так, наши данные показывают, что гон заставляет сокращать индивидуальную дистанцию во время пастьбы обследованных нами самок из питомников гораздо сильнее, чем самок из зоопарков.

Влияние антропогенных факторов на обследованных нами самцов выражено в том, что самец сокращает индивидуальные дистанции во время беспокойной лежки и пастьбы. Проявленная самцом агрессия (не обязательно к зубру, возможна к человеку) отпугивает самок — соответственно увеличивается дистанция до них. Дружелюбное поведение (груминг, обнюхивание) снижает индивидуальную дистанцию, поскольку может проявляться только в непосредственной близости от самки.

Во время гона существует фактор, действующий только на самок, — эструс. Эструс (до момента нача-

ла ухаживания самца) влияет на социальные дистанции во время пастьбы и спокойной лежки, самки с телятами во время эструса сокращают дистанцию при пастьбе, самки без телят увеличивают дистанцию при пастьбе и спокойной лежке. Самки из питомника незначительно увеличивают индивидуальную дистанцию во время эструса, самки из зоопарка не меняют дистанцию. Предполагаем, что такое увеличение индивидуальной дистанции эстральной самки связано с ее повышенной возбудимостью: она более агрессивна не только к своим сородичам, но и к людям (от 4 до 10 агрессивных действий в час, вне эструса одно действие). Такое поведение самки помогает самцу определить ее эструс: запах выделений самки не смешивается с запахом других самок, и самцу не приходится тестировать всех самок стада. Во время ухаживания самца число агрессивных действий самки возрастает на несколько порядков (до 6 в минуту), агрессия направлена в основном на самца, но индивидуальная дистанция не увеличивается за счет стремления самца находиться рядом с эстральной самкой.

Если в эструсе самка с теленком этого года, она, напротив, сокращает дистанцию до других самок во время пастьбы, а остальные дистанции не меняет. Агрессивность эстральной самки с теленком выражена слабее, а ее стремление находиться в стаде выше. Другие самки проявляют интерес к эстральной самке, что тоже влияет на сокращение индивидуальной дистанции. Обычно самка в эструсе находится в окружении 2–3 других самок. Подошедший самец вынужден тестировать всех и не всегда точно выбирает объект ухаживания. Такое поведение эстральной самки с теленком, вероятно, несколько снижает возможность ее спаривания в природе в год, когда она родила теленка.

Второй фактор, имеющий отношение только к самкам, — отел. В последние дни до родов и первые дни после отела самка увеличивает индивидуальную дистанцию во время перехода, пастьбы и спокойной лежки. Несколько дней может вовсе не выходить на кормовую площадку, поэтому нельзя измерить ее дистанцию во время кормления. Увеличение индивидуальной дистанции необходимо самке с новорожденным теленком для того, чтобы теленок запомнил (импринтинг) именно свою мать. Как указывалось (Daleszczyk, Krasinski, 2001), самка отгоняет от места отела не только зубров и человека, но даже бабочек и птиц.

Третий фактор, имеющий отношение только к самкам, — наличие теленка. Среднее значение индивидуальной дистанции у обследованных нами (по отношению к другим взрослым зубрам) во время перехода самок с телятами меньше (7 м), чем у самок без телят (8 м). Самки с телятами высокого социального статуса поддерживают большую индивидуальную дистанцию во время перехода и спокойной лежки, у самок без телят не отмечено влияния статуса на дистанцию. При воздействии естественных факторов обследованные нами самки с телятами сокращают индивидуаль-

ную дистанцию во время перехода, пастьбы, также сокращают индивидуальную дистанцию во время пастьбы при воздействии антропогенных факторов, а на индивидуальные дистанции самок без телят влияние этих факторов замечено не было. Дистанция во время пастьбы у обследованных нами самок без телят в среднем меньше (8 м), чем у самок с телятами (10 м). Как уже было сказано выше, на самок с телятами и без телят эструс влияет по-разному.

Анализ данных по дистанциям разных по происхождению зубриц позволил получить следующие данные. Для обследованных нами самок, рожденных в питомнике, характерна меньшая индивидуальная дистанция во время перехода и пастьбы (8–8,5 м), чем для обследованных нами самок из зоопарка (10 м). Отел заставляет увеличивать индивидуальную дистанцию во время перехода и самок из питомника, и самок из зоопарка, но у последних отмечено большее увеличение дистанции.

Для зубрицы из питомника с высоким социальным статусом характерна большая индивидуальная дистанция во время перехода и спокойной лежки, для самки из зоопарка не было замечено влияние статуса на формирование индивидуальной дистанции. Воздействие естественных факторов заставляет зубриц из питомника сокращать индивидуальную дистанцию во время перехода, пастьбы, спокойной лежки, а для самок из зоопарка не было отмечено такое изменение дистанции. Индивидуальная дистанция самки из питомника в обследованных нами группах более подвижна: воздействие неблагоприятных факторов заставляет самку из питомника искать защиты в стаде — дистанция сокращается, в то же время во избежание конфликтов индивидуальные дистанции высокоранговых особей больше.

Из вышеперечисленного видно, что индивидуальная дистанция при активных действиях (пастьба, переход) у обследованных нами самок из питомника меньше, но более мобильна, чем у самки из зоопарка, к тому же отел заставляет самку из зоопарка очень сильно увеличивать индивидуальную дистанцию. Отмеченное нами неумение вовремя сокращать дистанцию и слишком большое удаление от стада во время отела — обстоятельства, безопасные во время жизни самки в питомнике, — могут поставить ее существование на воле под угрозу. Несоблюдение «статусных» дистанций провоцирует конфликты в стаде и может впоследствии явиться причиной ухода самки из стада.

И для самцов и для самок, обследованных нами, дистанция при кормлении в сравнении с другими дистанциями во время активных действий (переход, пастьба) мала. Это еще раз доказывает, что кормление является фактором доместикации.

Имеющиеся у нас данные по зубрам в питомнике мы сравнили с данными А.С. Немцева (2003) по вольным стадам горного зубра. Для самочьих групп индивидуальные дистанции составляют $4,5 \pm 2,5$ м при

пастьбе и $5,0 \pm 2,0$ м при отдыхе. Для групп самцов дистанции указаны как в полтора-два раза превышающие дистанции у самок. Для обследованных нами самок, рожденных в питомнике, характерна меньшая индивидуальная дистанция во время перехода и пастьбы (8–8,5 м), чем для самок из зоопарка (10 м), и, как видим, указанная дистанция для горного зубра еще меньше — $4,5 \pm 2,5$ м. Дистанции при отдыхе во время гона в среднем 3 (0,5–12) м, а вне гона дистанции могут быть 1,5–7 или (у некоторых зубриц) 14–22 м. В среднем дистанция на отдыхе у обследованных нами самок в питомнике меньше, чем указанная для горных зубров. Меньшую дистанцию у вольных горных зубров можно объяснить как следствие повышенной тревожности вольных животных или тем, что на воле стада формируются из животных, более или менее расположенных друг к другу, и, следовательно, социализация в стадах вольных зубров выше, чем в искусственно созданных группах. С другой стороны, в условиях питомника с самками живут телята только этого года, в то время как на воле — все телята, что повышает количество и прочность социальных связей в группе и соответственно влияет на дистанцию. Дистанции самцов горных зубров в полтора-два раза превышают таковые у самок и, следовательно, составляют при пастьбе от 6 до 21 м, а при отдыхе от 7 до 21 м. Данные с такой разницей сравнивать сложно, к тому же в работе Немцева (2003) речь идет о вольных группах самцов, тогда как в нашем случае это искусственно созданные смешанные группы, но можно заметить, что у Ваканта вне гона эти значения больше, а у Шпору и Шпonti почти совпадают (8–14 м) или меньше указанных значений.

Мы сравнили полученные нами данные по зубру с имеющимися в литературе данными по крупному рогатому скоту. Мы предполагали, что у коров меньшая индивидуальная дистанция, чем у зубров, поскольку при доместикации снижается территориальность и уменьшается дистанция между особями (Баскин, 1990), а также что индивидуальная дистанция у местных пород должна быть больше, чем у элитных.

Сведения, полученные нами из литературных источников, противоречивы. Так, Grandin (1980) утверждает, что у зебу (менее доместичированного скота) дистанция при пастьбе больше, чем у британских пород, и зебу сильнее реагируют на внешние раздражители; что овцы породы рамбулье держатся группами, а овцам помесей местных финских пород достаточно визуального контакта при пастьбе, что согласуется с нашим предыдущим предположением. Автор также отмечает индивидуальные дистанции: средняя 1,5–7,6 м, максимум до 30 м у британских пород, а у зебу брахманов максимум больше.

В случае с зубрами мы видим, что индивидуальные дистанции при пастьбе больше, чем указанные выше для крупного рогатого скота и у самцов и у самок, в том числе в период гона (табл. 2 и 4). Максимум расстояния, на которое исследованные нами

зубры в вольере могли позволить себе отходить от стада, у самок до 400 м, у самцов до 700 м. Однако сравнение бычков-кастратов голштинско-фризской породы японской селекции и местного японского черного скота показало, что при пастбые у местной породы при изменении размера представляемой территории индивидуальная дистанция практически не меняется, в то время как у голштинофризов японской селекции дистанция уменьшается при уменьшении представляемой площади и увеличивается при увеличении (Yamada, Dohi, 1996). Такое противоречие мы можем объяснить не только снижением территориальности при domestикации, но и ослаблением социальных связей в группе у голштинско-фризской породы японской селекции.

Для самок зубра, привезенных из зоопарков, характерна большая индивидуальная дистанция при пастбые и переходе — в среднем 10 (5–12) м. Средняя дистанция у самок зубра, выращенных в питомнике, невелика — 8,5 (5–27) м, но больше, чем указанная для крупного рогатого скота британской селекции (1,5–7,6 м) и для вольного горного зубра (2–7 м). У вольного горного зубра и у коров британской селекции дистанции почти совпадают. Считаю, что это совпадение кажущееся: ведь в стадах коров телята старше определенного возраста не присутствуют и, следовательно, указанная дистанция — расстояние между взрослыми животными, а в вольных стадах телята зубров держатся с матерями довольно долго и связь мать—детеныш, во всяком случае до 2–3-летнего возраста, крепче, чем социальная связь просто «знакомых» зубриц.

Таким образом, можно предположить, что снижение территориальности при domestикации у зубров в настоящий момент меньше, чем ослабление социальных связей в группе. Видно, что в исследованной нами группе зубров из питомника и зоопарка индивидуальные дистанции выше, чем у вольного зубра. Случаи гибели от хищников зубров из зоопарка, выпущенных на волю (Сипко, 2004), подтверждают эту гипотезу.

Высокая возбудимость, сильная реакция на внешние раздражители, характерная для зебу и зубров, заставляют животных держать большую дистанцию в стаде, состоящем в основном из взрослых животных, но они же позволяют членам стада быстро собраться вместе при малейшем намеке на опасность. Низкая возбудимость местных пород скота компенсируется постоянным поддержанием индивидуальной дистанции, в то время как у элитных пород с низкой возбудимостью социальные связи в стаде ослаблены.

При нападении хищника зубры очень быстро собираются в кольцо рогами наружу (Карцов, 1903; Баскин, 1976) и очень редко страдают от хищников (Карцов, 1903). Зебу, домашние буйволы, яки и местные породы коров страдают больше. Практически незащищенными становятся представители элитных пород коров, которым это и не нужно (результат

выращивания многих поколений в условиях стойлового содержания).

Одним из важных отличий зубров от крупного рогатого скота является наличие в популяции самцов-одиночек. Взрослые здоровые зубры-самцы практически недоступны для хищника, в отличие от крупного рогатого скота (кроме бойцовых пород), поэтому могут находиться вне стада.

В конце XIX в. постоянное нахождение самца в стаде рассматривалось животноводами скорее как положительный фактор. При большем числе стельных коров получается большее число живых телят при вольной случке, чем при ручной (Кулешов, 1887). Но уже в начале XX в. появились фундаментальные работы по животноводству, поясняющие вред постоянного нахождения быка в стаде. Вольную случку стали считать «величайшим злом», ведущим к вырождению и измельчанию животных. Племенной бык, постоянно пасущийся в стаде домашних коров, склонен несколько раз подряд покрывать понравившуюся самку и меньше обращать внимание на остальных. Зато тот же бык проявляет больший интерес к незнакомым коровам или коровам, которых давно не видел (Богданов, 1926). Позднее было показано, что многократное осеменение одной самки в одну охоту приводит к значительному накоплению в ее организме антител к сперме, вследствие чего самка может оставаться бесплодной (Шубин, 1983). Поэтому при естественной случке в стадах животноводы рекомендовали смену самцов-производителей или самца держали отдельно, а самок приводили к нему (ручная случка) (Кулешов, 1887; Богданов, 1926).

Исходя из вышеизложенного можно предположить, что у зубров взрослые самцы, находясь вне стада большую часть года, оказавшись в стаде в гон, проявляют большую половую активность.

Вследствие снижения территориальности в процессе одомашнивания или вследствие проявления инфантилизма обследованные нами современные самцы зубров в условиях питомника отказываются покидать стадо самок вне периода гона (а в условиях зоопарка просто не могут этого сделать), что может плохо сказаться на воспроизводстве зубровых стад, выпущенных на волю. Поскольку присутствие самца стимулирует воспроизводительные функции самки (Поликарпова, 1960), в природе начнут появляться телята в неблагоприятное время, что в вольных стадах может закончиться гибелью теленка.

Подростки зубров, не столь сильные, поддерживают связь со стадом или (видимо, из-за материнской агрессии) объединяются в подростковые стада. Это показано и для вольного горного зубра (Немцев, 2003). Для северного оленя показана большая агрессивность матерей к подрастающим сыновьям, чем к дочерям, и дистанция между матерью и дочерью меньше, чем между матерью и сыном (Kojola, Nieminen, 1988). Для зубра таких данных нет, но, вероятно,

механизм такой же. На практике зуброводства получается, что отделить сыновей-подростков от матерей в питомнике проще, чем подростков-дочерей.

Японскими учеными (Kondo et al., 1989) были исследованы индивидуальные дистанции у телят: 6–13-месячных телочек и кастрированных бычков голштинской породы, взрослых молочных коров и нетелей голштинской породы и мясных кастрированных бычков и нетелей породы герефорд, голштинской породы и их помесей 2–12-летнего возраста. Дистанции отмечали во время отдыха и лежки коров. Исследователи пренебрегли полом животных и возрастом, поскольку в предыдущих исследованиях получили недостоверные различия.

В группах телят дистанция до ближнего соседа не менялась в зависимости от размера группы и составляла 1–2,2 м. Антагонистические отношения не менялись с изменением размера группы у телят. Взрослые особи показали увеличение антагонистических взаимодействий с увеличением размера группы. Индивидуальная дистанция уменьшается с увеличением размера группы с 4–10 до 1 м. Когда пространство не ограничено, коровы предпочитают поддерживать дистанцию 4–10 м.

К сожалению, в работе не было указано, о спокойной или беспокойной лежке идет речь, видимо, авторы не произвели такого разделения. В любом случае у зубров спокойная и беспокойная лежки не отличаются от указанного для коров интервала вне периода гона. В гон дистанция между зубрами сокращается.

Видимо, о домостикации животного по размеру его социальной дистанции лучше судить по социальным дистанциям во время активных действий (пастыба, перехода).

Выводы

1. Двое из наших самцов не показали больших отличий от самок в размере индивидуальной дистанции во время гона и вне его. Можно предположить, что современные самцы, выращенные в условиях неволи, больше склонны к нахождению в стаде.

2. В гон все индивидуальные дистанции зубра сокращаются. Во время отела самка увеличивает ди-

станции при переходе, пастыбе и спокойной лежке. Наличие у самки теленка уменьшает ее индивидуальные дистанции при переходе и увеличивает дистанции при пастыбе и спокойной лежке. Индивидуальные дистанции самки с теленком больше зависят от статуса самки и сокращаются при воздействии естественных и антропогенных (пастыба) факторов, зато на индивидуальные дистанции самок с телятами меньше влияет гон и эструс.

3. У большинства зубров дистанции при активных действиях (пастыба, переход) больше, чем при пассивных.

4. Естественные факторы заставляют зубриц из питомника и зубриц с телятами сокращать дистанции при активных действиях. Антропогенные факторы заставляют самцов сокращать индивидуальные дистанции при беспокойной лежке и пастыбе, а самок с телятами — при пастыбе.

5. В состоянии агрессии самец увеличивает индивидуальную дистанцию, а при дружелюбных действиях сокращает. Один из трех самцов, Вакант, проявил классическое поведение самца вне гона. Причиной большей индивидуальной дистанции для исследованных нами самок могли быть недолгое нахождение в стаде и уродство (неправильный рост рога) или индивидуальные особенности.

6. Статус и качества вожака оказались одним из факторов, увеличивающих размер индивидуальной дистанции у самок из питомника и самок с телятами. Самки без телят и самки из зоопарка не показали достоверного изменения дистанции в зависимости от статуса.

7. Самки из зоопарка показали ббольшую индивидуальную дистанцию при активных действиях, чем зубрицы из питомника. Дистанция самок из зоопарка меньше, чем у зубриц из питомника, подвержена влиянию факторов лидерства, доминантности, гона, эструса. Зато отел оказывает большее влияние на их индивидуальные дистанции. Можно предположить, что самки из зоопарка менее социальные, менее чувствительны к воздействию неблагоприятных факторов и, следовательно, более беззащитны на воле.

8. Необходимы дальнейшие исследования индивидуальных дистанций зубров.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баскин Л.М. Поведение копытных животных. М., 1976. 392 с.

Баскин Л.М. Экология и поведение зубра // Зубр. М., 1979. С. 442–471.

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

Баскин Л.М., Смугланд Т. Оборонительные дистанции северных оленей // Докл. АН/РАН. 2000. Т. 374, № 6. С. 847–849.

Богданов Е.А. Общее животноводство: Учение о разведении сельскохозяйственных животных. М., 1926. 410 с.

Зайцев В.А. Пространственная структура популяции лося центральной части Европейской России // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99, вып. 3. С. 3–14.

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

Кулешиов П.Н. Частная зоотехния. М., 1887. 262 с.

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

Поликарпова Е.Ф. Биологические особенности размножения сельскохозяйственных животных // Тр. Ин-та морфол. животных им. А.Н. Северцова. 1960. Вып. 31. С. 26–34.

Раутиан Г.С., Калабушкин Б.А. Внутривидовая генетическая структура *Bison bonasus* // Зубр на Кавказе. М.; Майкоп, 2003. С. 112–135.

Сипко Т.П. Современные проблемы восстановления зубра // Проблемы сохранения и восстановления зубра. Данки, 2004. С. 12–18.

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

Шубин А.А. Стимуляция воспроизводительной функции коров в условиях промышленной технологии // Физиолого-биохимические основы высокой продуктивности сельскохозяйственных животных. Л., 1983. С. 198–201.

Daleszczyk K. Mother-calf relationship and maternal investment in European bison *Bison bonasus* // Acta Theriol. 2004. Vol. 49, N 4. P. 555–566.

Daleszczyk K., Krasinski A. Parturition behaviour of European *Bison bonasus* living in reserves // Folia zool. 2001. Vol. 50, N 1. P. 75–78.

Fraser A.F. Some divisions of applied ethology // Appl. anim. Behaviour Sc. 1984. Vol. 12, N 3. P. 201–207.

Grandin T. Livestock behavior as related to handling facilities design // Intern. J. Study anim. Problems. 1980. Vol. 1, N 1. P. 33–52.

Kojola I., Nieminen M. Aggression and Nearest Neighbour Distances in Female Reindeer during the Rut // Ethology. 1988. Vol. 77, N 3. P. 217–224.

Kondo S., Sekine J., Okubo M., Asahida Ya. The Effect of Group Size and Space Allowance on the Agonistic and Spacing Behavior of Cattle // Appl. animal Behaviour Sc. 1989. Vol. 24, N 2. P. 127–135.

McHugh I. Social behaviour of the American Buffalo (*Bison bison*) // Zoologica. 1958. N 1. P. 3–43.

Price E.O., Martinez C.L., Coe B.L. The effects of twinning on mother-offspring behavior in range beef cattle // Appl. anim. Behaviour Sc. 1985. Vol. 13, N 4. P. 309–320.

Rouys S., Theurkauf J., Krasinska M. Accuracy of radio-tracking to estimate activity and distances walked by European bison in the Bialowieza Forest, Poland // Acta Theriol. 2001. Vol. 46, N 3. P. 319–326.

SPSS Base 10.0 User's Guide. N.Y., 1999. 537 p.

Tabachnik B.G., Fidell L.S. Using multivariate statistics. ed. 3d. California State University, Northridge, 1996. 880 p.

Yamada A., Dohi H. Comparison of eating behavior and walking distance of Japanese Black and Holstein steers under intensive grazing // Bull. Nat. Grassland Res. Inst. Nishinasuno (Tochigi). 1996. N 54. P. 8–13, sum. engl. P. 12–13.

Ин-т проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова РАН,
Москва

Поступила в редакцию
25.10.06

NEAREST NEIGHBOUR DISTANCES OF ADULT EUROPEAN BISON UNDER ENCLOSURE CONDITION

E.A. Chikurova

Summary

Nearest neighbour distances of males and 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, calfness, 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. Rut, sex and calve (for females) are the most effective factors. Some factors influent on nearest neighbour distances between females with and without calves, and on females originally from zoos and from nursery. We found changes in distances between adult males which can be the domestication changes.

УДК. 598.243.3: 591.526

ДИНАМИКА ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ, ЧИСЛЕННОСТИ И УСПЕХА ГНЕЗДОВАНИЯ БОЛЬШОГО КРОНШНЕПА НА СЕВЕРЕ ПОДМОСКОВЬЯ ПОД ВЛИЯНИЕМ АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ И ПОГОДЫ

Т.В. Свиридова, С.В. Волков, Д.Б. Кольцов, Т.В. Коновалова, В.А. Зубакин

Большой кроншнеп (*Numenius arquata*) до начала XX в. был обычным гнездящимся видом в Московской обл., но сокращение его численности в конце прошлого столетия привело к внесению вида в Красную книгу Московской обл. (1998) и Красную книгу Российской Федерации (2001).

Значительное число больших кроншнепов в странах Европы обитает в агроландшафтах, где гнездовая плотность вида определяется интенсивностью и типами производственного освоения земель (Henriksen, 1991). Хотя большой кроншнеп в ряде случаев оказывается одним из наиболее толерантных видов куликов по отношению к интенсивности сельскохозяйственного освоения (Veintema et al., 1997), его численность продолжает снижаться как в зарубежной Европе, так и в европейской части России (Birds in Europe..., 2004). В Московской обл. известны лишь два крупных поселения этого вида на сельскохозяйственных землях — в Яхромской пойме (Дмитровский р-н) и в окрестностях Дубненского болотного массива (Талдомский р-н) (Зубакин и др., 2005).

В настоящей статье проанализированы основные факторы, определяющие пространственное распределение, численность и успех гнездования большого кроншнепа в сельскохозяйственных угодьях окрестностей Дубненского болотного массива.

Представленный в статье материал накоплен в 1994–2006 гг. в ходе выполнения проекта по изучению влияния хозяйственной деятельности на сообщества птиц в агроландшафтах северного Подмосковья (Волков, Свиридова, 2003; Свиридова и др., 2006; Smirnova et al., 1999).

Работы проводили на модельной площадке Апсаревское урочище (56°45' с.ш., 37°45' в.д.) площадью около 48 км². Урочище представлено комплексом пастбишных, сенокосных и пахотных выделов, перемежающихся лесными и кустарниковыми участками. До конца 1990-х гг. на лугах большей части урочища производился поздний сенокос и выпас разной степени интенсивности. В последние годы более двух третей площади угодий оказались заброшенными, в результате чего территория начала зарастать кустарником и в перспективе могла потерять привлекательность для гнездящихся куликов. В связи с этим с 2000 г. на части земель урочища начат экологический менеджмент, направленный на восстановление умеренного уровня сельскохозяйственной нагрузки, в том числе на поддержание минимальной площади скашиваемых лугов, необходимых для гнездования большого кроншнепа (Свиридова и др., 2006).

В 1994, 1996–2006 гг. осуществляли учеты большого кроншнепа путем картирования территориальных пар и токующих самцов (Bibby et al., 1993). Границы территорий определяли исходя из наблюдений мест наземных конфликтов птиц; точек приземления самцов после тока и воздушных агрессивных взаимодействий; мест приземлений самок, совершавших облет части

или всей территории; точек приземления птиц после преследования хищников; встреч кормящихся куликов и т.п. Встречи птиц наносили на карту масштаба 1:20 000, а затем очерчивали примерные границы территории с включением в них всех закартированных точек. Для гнездящихся пар определяли и наносили на карту центр гнездовой территории — ближайшие окрестности найденного гнезда; в случае неудачных попыток обнаружения гнезда — примерные окрестности места его явного присутствия, определенного исходя из поведения птиц (окрикивание, отвлекающие демонстрации и т.п.). Таким образом, под термином «территория» в настоящей статье мы понимаем участок местности, который одиночный самец или пара охраняет от вторжения других кроншнепов, активно использует для кормежки и отдыха в течение предгнездового периода и насиживания кладки. Центр территориальной активности одиночных самцов определяли как место наиболее частого приземления после токовых полетов, возврата после наземных конфликтов; обычно там же самцы проводили большую часть времени для отдыха и кормежки. Крупные размеры самих птиц, достаточно большие по площади территории кроншнепов, а также ландшафтные особенности площадки позволяли легко индивидуально различать птиц в течение одного сезона; кроме того, часть куликов в 1990-х гг. были индивидуально мечены цветными кольцами. Единоновременное картирование территорий на всей площади Апсаревского урочища осуществляли не менее 5 раз за сезон, одно картирование было контрольным и проводилось в разные годы в одни и те же календарные сроки (в начале мая).

Интенсивный поиск гнезд проводили в 1996–1999 и 2005–2006 гг.; всего в этот период найдено 69 гнезд. Даты завершения полных кладок (начала насиживания полных кладок) рассчитывали по обнаруженным неполным кладкам, дате вылупления птенцов или (в отдельных случаях) с помощью водного теста в сравнении с показателями водных тестов в гнездах с достоверно известными датами начала и (или) конца инкубации. Дату начала насиживания удалось определить для 52 гнезд. Успех гнездования (инкубации) оценивали как долю вылупившихся птенцов от общего числа отложенных яиц в гнездах с известным итогом насиживания. Анализ межсезонных изменений успеха инкубации проведен для 53 гнезд, специальные наблюдения за итогом насиживания которых осуществлялись в 1997, 1999, 2005 и 2006 гг.

Помимо наблюдений за птицами ежегодно отслеживали формы и интенсивность хозяйственной деятельности в пределах модельной площадки (Свиридова и др., 2002), а также регистрировали сроки прихода весны (средняя по фенологии, ранняя, поздняя) и степень увлажненности местообитаний птиц в начале периода размножения. Степень увлажненности местообитаний на площадке складывается из многих факторов, полностью учесть которые мы не имеем возможности (зимние запасы снега, сроки и скорость его схода в сравнении со скоростью и сроками повышения средних дневных температур ранней весной, количество выпавших осадков, показатели увлажнения грунта в предыдущую осень и т.п.). Поэтому для оценки влияния увлажненности на показатели численности и плотности размещения птиц каждому году наблюдений было присвоено одно из трех значений (сухой, средний и сырой) в соответствии со средней степенью увлажненности местообитаний птиц, оцененной глазомерно. Для уточнения и дополнения погодно-климатической характеристики сезонов помимо собственных наблюдений были использованы данные метеостанции г. Тверь, расположенной на той же

широте в 90 км к западу от модельной площадки. В целом 1994, 1996, 1998, 1999, 2000, 2004 и 2005 гг. характеризовались средними для района исследований сроками прихода весны, тогда как 2001, 2002 гг. были ранними, а 1997, 2003 и 2006 гг. — поздними по фенологии. Степень увлажненности местообитаний птиц на площадке в разные сезоны исследований варьировала независимо от сроков прихода весны, а также запасов и сроков схода снежного покрова (табл. 1).

Численность и пространственное распределение птиц проанализированы в сравнении с сельскохозяйственным использованием и погодно-климатическими характеристиками с помощью ГИС MapInfo 8.5, а также статистических пакетов Statistica 6.0. и Systat 7.0. При этом 2006 г. намеренно исключен из анализа влияния степени увлажнения местообитаний на численность и плотность размещения птиц, так как отличался аномально высокой численностью кроншнепов, а также не рассматриваемых в данной статье чибиса и большого веретенника в сухую весну (табл. 1), что крайне нехарактерно для большинства видов куликов и соответственно могло определяться иными, нежели увлажнение, факторами. Этот же год исключен из сравнения изменений плотности территориальных пар большого кроншнепа на скошенных и нескошенных лугах (табл. 4), так как из-за

выгорания значительной площади лугов в 2006 г. (табл. 5) качественные характеристики луговых местообитаний оказались не сравнимыми с периодом 2003–2005 гг.

Влияние погодных факторов на гнездовую экологию большого кроншнепа. Большой кроншнеп прилетает на места гнездования в Подмоскowie одним из первых среди куликов (Птушенко, Иноземцев, 1968). В районе исследований даты появления первых территориальных пар стабильны и практически во все годы попадают в пятидневку от 8 до 13 апреля. Они мало зависят от фенологии весны, но в целом совпадают с временным периодом, в который основная масса снежного покрова сходит практически в любую по фенологии весну (табл. 1). Таким образом, сроки распределения кроншнепов по гнездовым территориям, вероятно, определяются среднесезонными сроками окончания периода снеготаяния, что отмечали еще Е.С. Птушенко и А.А. Иноземцев (1968).

Таблица 1

Фенология гнездового периода и динамика численности большого кроншнепа на модельной площадке

| Год | Характеристика сезона размножения | Даты появления территориальных пар | Даты завершения первых полных кладок | Продолжительность периода от занятия территорий до начала насиживания, дней | | Число территориальных пар | Характеристика схода снежного покрова | | |
|------|--|------------------------------------|--------------------------------------|---|--------------|---------------------------|---------------------------------------|-------|--------------------|
| | | | | минимальная | максимальная | | высота, см | | дата полного схода |
| | | | | | | | 15.03 | 01.04 | |
| 1994 | Средняя по фенологии весна с нормальным увлажнением | ? | | | | 18 | 28 | 30 | 09.04 |
| 1996 | Средняя по фенологии, но очень сухая весна | 12–13.04 | | | | 12* | 36 | 35 | 10.04 |
| 1997 | Затяжная холодная весна с сильным увлажнением | 12–13.04 | 26–28.04 | 7–10 | 25–30 | 26 | 0 | 3 | 07.04 |
| 1998 | Средняя по фенологии весна с нормальным увлажнением | 11–12.04 | | | | 16 | 6 | 3 | 29.03** |
| 1999 | Средняя по фенологии весна с нормальным увлажнением | 8–9.04 | 24–26.04 | 7–9 | 24–26 | 17 | 75 | 29 | 10.04 |
| 2000 | Средняя по фенологии весна со слабым увлажнением | 8–13.04 | | | | 12 | 46 | 37 | 10.04 |
| 2001 | Ранняя по фенологии засушливая весна (вслед за сухой осенью) | 8–9.04 | | | | 14 | 23 | 20 | 05.04 |
| 2002 | Экстремально засушливая ранняя весна (вслед за сухой осенью) | 11–12.04 | | | | 10–12 | 1 | 0 | 18.03*** |
| 2003 | Несколько затяжная (но не очень холодная) весна с сильным увлажнением | 13–14.04 | | | | 11–13 | 25 | 0 | 01.04**** |
| 2004 | Средняя по фенологии весна с нормальным увлажнением | ? — до 17.04 | | | | 15–18 | 43 | 1 | 02.04 |
| 2005 | Средняя по фенологии весна с крайне сильным увлажнением (аномальным за последние 12 лет для района наблюдений) | 10–12.04 | 21–23.04 | 7–12 | 19–25 | 15–17 | 56 | 50 | 12.04 |
| 2006 | Затяжная (относительно холодная) сухая весна (вслед за крайне сухой осенью) | 12–13.04 | 23–24.04 | 8–12 | 17–22 | 32–34 | 53 | 28 | 06.04 |

* Возможно, были учтены не все территориальные пары (около 3 пар кроншнепов могли быть пропущены). ** — 13–14.04 выпал снег толщиной 16 см, растаявший к 18.04. *** — 02–05.04 выпал снег толщиной 5–7 см, растаявший 06.04. **** — 07–08.04 выпал снег толщиной 2 см, сразу растаявший.

Общая численность территориальных пар кроншнепа на модельной площадке в последние 20 лет остается относительно стабильной (табл. 1). В отдельные годы с поздними затяжными веснами (1997, 2006 гг.) происходит ее существенное повышение, однако в 2003 г. (с затяжной весной) повышения численности не было (табл. 1). Наличие или отсутствие увеличения численности куликов в годы с затяжными веснами наиболее вероятно определяется сроками прихода весны и фенологическими характеристиками на обширной территории, охватывающей не только наш район исследований, но и соседние регионы, в частности прилегающие с севера и северо-востока Тверскую, Вологодскую, Ярославскую и другие области. В годы, когда весна задерживается на большей части расположенных севернее территорий, отмечаются всплески численности больших кроншнэпов на нашей модельной площадке.

Даты окончания первых полных кладок, а также продолжительность периода между моментом занятия птицами территорий и началом насиживания также имеют незначительные сезонные различия (табл. 1). Вместе с тем в годы с затяжными веснами большинство птиц приступает к насиживанию примерно на 5 дней позже ($\chi^2 = 14,45$, $p = 0,025$), а период откладки яиц оказывается несколько более растянутым по сравнению с нормальными и ранними сезонами (рис. 1).

Экологические требования большинства куликов тесно связаны с увлажнением как гнездовых, так и кормовых местообитаний. В связи с этим мы провели анализ влияния степени увлажнения местообитаний на площадке на численность и плотность размещения территориальных пар большого кроншнепа за 1994–2005 гг. Ковариационный анализ показал достоверное увеличение плотности размещения территориальных пар с увеличением увлажнения местообитаний ($p = 0,049$). Однако ни регрессионный, ни корреляционный анализ не выявил значимого повышения общей численности большого кроншнепа

на площадке в более влажные годы ($p = 0,07$ и $r_s = 0,539$, n.s).

Влияние антропогенных факторов на пространственное размещение больших кроншнэпов. Поддержанию стабильной численности вида на модельной площадке способствовали стабильные условия сельскохозяйственного использования земель, сложившиеся здесь в 1980–1990-х гг., в том числе сохранение больших площадей многолетних поздно выкашиваемых сенокосов (Свиридова и др., 2002). Пространственное распределение больших кроншнэпов в пределах модельной площадки в годы исследований было неравномерным, при этом были выявлены небольшие компактные поселения кроншнэпов с повышенной локальной плотностью размещения гнездящихся пар. В 1994, 1996–1999 гг. наиболее стабильное из таких компактных поселений кроншнэпов существовало именно на участке многолетних сенокосов. Последний был центром ежегодного заселения всей группировки больших кроншнэпов на модельной площадке — местом, где стремились занимать территории самые первые прилетавшие птицы (далее — «старый» центр ежегодного заселения или «старый» центр, рис. 2, А). Важность стабильности оптимальных гнездовых местообитаний (многолетних сенокосов) для формирования компактных поселений больших кроншнэпов и пространственного распределения куликов в пределах модельной площадки подтвердили наблюдения в 2000 г. В тот сезон на месте «старого» центра ежегодного заселения из-за спада сельскохозяйственного производства значительная часть лугов, не выкашивавшихся в 1997–1999 гг., начала зарастать березой; кроме того, осенью предыдущего года на участке с наибольшей концентрацией гнездившихся птиц было распахано около 50 га лугов. В начале процесса занятия куликами территорий в первой половине апреля 2000 г. в «старом» центре попытались обосноваться 9 пар кроншнэпов, однако изменение гнездовых местообитаний вынудило 6 из них покинуть этот участок еще до начала гнездования (рис. 2, Б). Возможно, что одна из покинувших «старый» центр пар позже вернулась туда, так как в мае на указанном участке заселилась пара кроншнэпов, не отмечавшаяся в апреле (рис. 2, Б).

После распада «старого» центра ежегодного заселения значительного снижения общего числа территориальных пар кроншнэпов не произошло (табл. 1), однако птицы перераспределились в пределах модельной площадки. Сходная картина пространственного перераспределения гнездившихся больших кроншнэпов без снижения их суммарной численности после распашки сельскохозяйственных угодий известна также для Костромской низины (Баландин, Кузнецов, 1990). После изменения качества местообитаний (закустаривание, распашка) на месте «старого» центра ежегодного заселения в течение первых двух лет распределение кроншнэпов на мо-

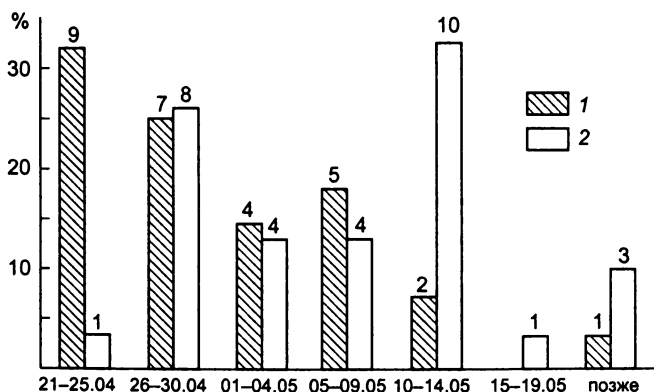


Рис. 1. Распределение дат начала насиживания полных кладок у большого кроншнепа в годы с нормальными (1) и поздними (2) веснами. Цифры над столбиками означают величину выборки

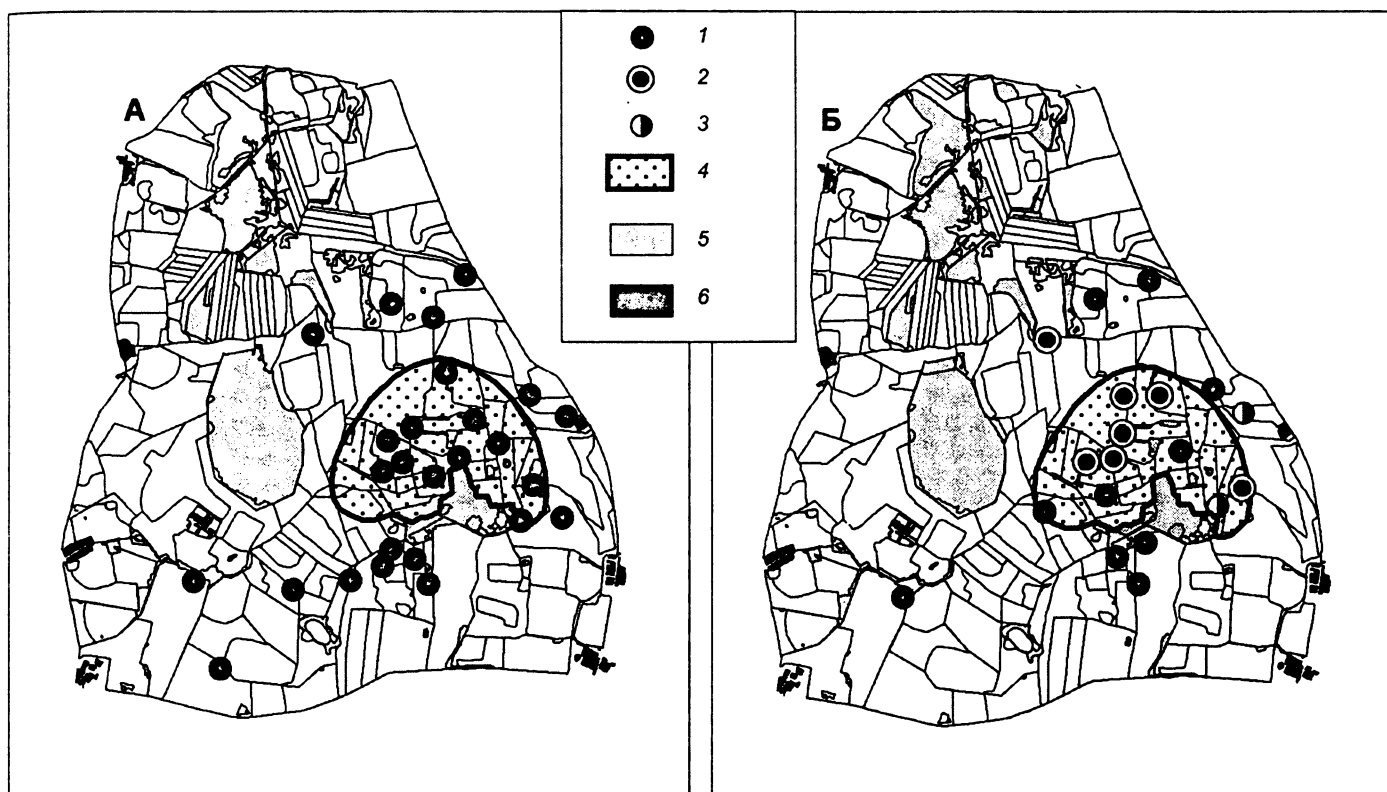


Рис. 2. Пространственное распределение пар большого крошншепа на модельной площадке до (А, 1997 г.) и после (Б, 2000 г.) изменений (вследствие зарастания и распашки) гнездовых местообитаний на участке, служившем центром ежегодного заселения локальной группировки птиц («старый» центр).

1 — центры гнездовых территорий пар; 2 — центры территорий тех пар, которые через несколько дней покинули занятые ими в апреле участки; 3 — центры гнездовых территорий пар, поселившихся на площадке в мае; 4 — «старый» центр ежегодного заселения куликов; 5 — лесные массивы; 6 — населенные пункты

дельной площадке было более дисперсным, чем в 1994–1999 гг. Позже в пределах урочища сформировались два новых компактных поселения крошншепов с повышенной локальной плотностью территориальных пар (рис. 3, А). Интересно, что в 2003–2006 гг. роль центра ежегодного заселения изучаемой группировки больших крошншепов на модельной площадке (далее — «новый» центр ежегодного заселения или «новый» центр) стало играть новое компактное поселение № 2, расположенное от «старого» центра дальше, чем новое компактное поселение № 1 (рис. 3, А).

Пространственное перераспределение птиц и формирование «нового» центра ежегодного заселения заняло несколько лет, в течение которых у крошншепов наблюдались формы территориального поведения, не отмечавшиеся в 1990-е гг. В частности, в пределах площадки стали поселяться одиночные самцы, охранявшие свои территории на протяжении почти всего гнездового сезона (рис. 3). Кроме того, в 2004 г. на модельной площадке в течение всего гнездового сезона присутствовали 3 пары крошншепов, которые охраняли, а также использовали для отдыха и сбора корма более одной территории (рис. 3, Б). Эти пары большую часть времени проводили на «основной» территории, однако периодически в тече-

ние дня самец и самка перемещались на «дополнительные» территории. Птицы не только кормились как на «основных», так и на «дополнительных» территориях, но и активно защищали их от попыток проникновения других крошншепов. В периоды коллективного токования самцов соседних пар оба партнера из неразмножавшихся пар постоянно перемещались по своим территориям, токуя в воздухе над каждой из них. Как «основные», так и «дополнительные» территории негнездившихся пар в большинстве случаев достаточно широко перекрывались краевыми частями с территориями других пар и одиночных самцов (рис. 3, Б). Существенно, что на участке формирования «нового» центра ежегодного заселения на всех как «основных», так и «дополнительных» территориях, охранявшихся в 2004 г. негнездившимися парами, уже через один-два года обосновались постоянные гнездовые пары крошншепов.

Похоже, что к 2005–2006 гг. численность территориальных пар крошншепов в пределах «нового» центра ежегодного заселения стабилизировалась, что совпало с переходом большей части лугов на этой территории в разряд многолетних. Хотя плотность территориальных пар крошншепов на участке «нового» центра с 2000 г. возросла, она была и остается заметно ниже, чем в новом компактном поселении

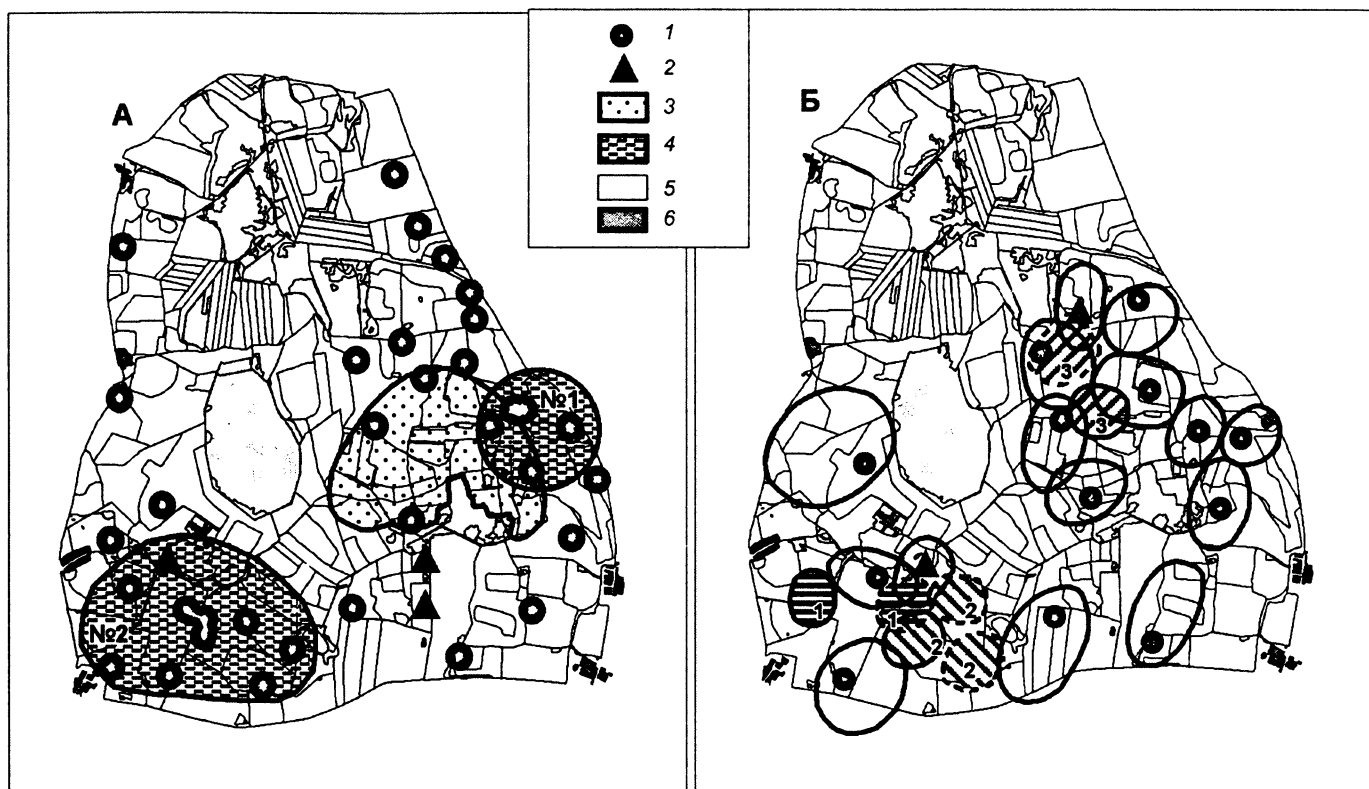


Рис. 3. Структура локальной группировки и пространственное распределение большого кроншнепа на модельной площадке на завершающем (А, 2006 г.) и начальном (Б, 2004 г.) этапах формирования новых компактных поселений.

1 — центры гнездовых территорий пар; 2 — центры территориальной активности одиночных самцов; 3 — «старый» центр ежегодного заселения куликов; 4 — новые компактные поселения с повышенной плотностью куликов; 5 — лесные массивы; 6 — населенные пункты. Одинаковой штриховкой и цифрой обозначены «основные» (сплошная линия) и «дополнительные» (пунктирная линия) территории, принадлежавшие одним и тем же гнездившимся парам (Б)

№ 1, образовавшемся в непосредственной близости от распавшегося «старого» центра ежегодного заселения (табл. 2; рис. 3, А).

Успех гнездования и влияющие на него факторы. В конце 1990-х гг. гибель гнезд кроншнепа на модельной площадке была высокой, основной ее причиной было уничтожение яиц врановыми птицами и наземными хищниками (лисы, бродячие собаки, куньи), часть гнезд гибла на рано скашиваемых лугах (Свиридова и др., 2002). Подобная картина гибели гнезд характерна для наземногнездящихся птиц на интенсивно используемых сельскохозяйственных землях (Whittingham, Evans, 2004). В 2005 г. успешность гнездования больших кроншнепов на модельной площадке возросла (табл. 3).

В сельскохозяйственных ландшафтах большой кроншнеп населяет преимущественно луговые уголья, защитные свойства которых на площадке с 1997 по 2005 г. существенно улучшались за счет выхода значительных площадей из хозяйственного оборота. В литературе имеются сведения, показывающие снижение поисковой кормовой активности большинства видов врановых, относящихся к основным разорителям кладок луговых и околородных птиц, вследствие увеличения высоты травостоя на лугах (Atkinson et

al., 2004; и др.). Таким образом, невыкашивание лугов вполне может быть одной из причин повышения сохранности гнезд кроншнепа. Вместе с тем в районе исследований кроншнеп предпочитает гнездиться

Таблица 2

Изменение плотности размещения территориальных пар большого кроншнепа (пар/км²) в трех компактных поселениях в пределах модельной площадки

| Годы | «Старый» центр ежегодного заселения (450 га) | «Новый» центр ежегодного заселения (550 га, новое компактное поселение № 2) | Новое компактное поселение № 1 (215 га) |
|------|--|---|---|
| 1994 | 2,2 | 0,4 | 0 |
| 1996 | 2,2 | 0,2 | 0 |
| 1997 | 2,4 | 0,5–0,6 | 1,4 |
| 1998 | 1,8 | 0 | 0,5 |
| 1999 | 2,4 | 0,2 | 0,95 |
| 2000 | 0,9 | 0,2 | 0,95 |
| 2001 | 0,7 | 0,4 | 1,4 |
| 2002 | 0,5 | 0,6 | 0,9 |
| 2003 | 0,7 | 0,4–0,6 | 0,9 |
| 2004 | 1,3 | 0,7 | 0,95 |
| 2005 | 0,4–0,7 | 0,9 | 1,4 |
| 2006 | 1,1 | 1,6 | 2,4 |

Таблица 3

Изменение успеха инкубации большого кроншнепа в Апсаревском урочище. n — число гнезд, взятых для расчета

| Участок | 1997 г. | | 1999 г. | | 2005 г. | | 2006 г. | |
|----------------------------|---------|----|---------|----|---------|---|---------|----|
| | % | n | % | n | % | n | % | n |
| Модельная площадка в целом | 32 | 18 | 46 | 12 | 97 | 8 | 49 | 15 |
| Сенокосные луга | 26 | 8 | 53,5 | 7 | 96 | 7 | 40 | 7 |

ся на используемых сенокосных лугах (Свиридова и др., 2002), защитные свойства которых принципиально не изменились, а успех гнездования птиц на них также возрос (табл. 3). Весьма вероятно, что наметившееся в последние годы увеличение плотности территориальных пар на скашиваемых участках, площадь которых постоянно сокращается (табл. 4), способствует более эффективной защите гнезд самими птицами. В поселениях куликов, отличающихся большей плотностью, соседние пары заранее оповещают друг друга об угрозе, насиживающие птицы покидают кладку задолго до подхода хищника, а коллективное окрикивание и атаки увеличивают эффективность защиты гнезд (Berg, 1996). Исследования в Финляндии (Valkama et al., 1999) также показали, что успех гнездования в поселениях кроншнепов с большей относительной плотностью может быть во много раз выше, чем в дисперсных группировках птиц.

Особняком стоит 2006 г., когда успех инкубации в кладках кроншнепа существенно сократился (табл. 3). Причиной этого, скорее всего, послужило снижение защитных качеств гнездовых местообитаний вследствие обширных весенних палов травы, произошедших в начале периода насиживания (30.04–01.05). Из табл. 5 видно, что ни в каком другом из сравниваемых годов столь обширные площади не выгорали. В 2006 г. гибель яиц в кладках большого кроншнепа из-за прямого и косвенного воздействия

Таблица 4

Изменение плотности территориальных пар большого кроншнепа на лугах Апсаревского урочища в годы наибольшего спада сельскохозяйственного производства 2003–2005 гг.

| Год | Скошенные в предыдущий год | | | | Не скошенные в предыдущий год | | | |
|------|----------------------------|-------|--------------------------------|-------|-------------------------------|-------|--------------------------------|-------|
| | площадь, км ² | тренд | плотность, пар/км ² | тренд | площадь, км ² | тренд | плотность, пар/км ² | тренд |
| 2003 | 10,01 | | 0,4 | | 13,31 | | 0,23 | |
| 2004 | 8,65 | ↓ | 0,81 | ↑ | 15,09 | ↑ | 0,27 | 0 |
| 2005 | 4,35 | | 1,84 | | 19,88 | | 0,25 | |

Тренд: ↓ — уменьшение; ↑ — увеличение; 0 — стабильность соответствующего показателя (площади местообитания или плотности птиц).

Таблица 5

Площадь выгоревших в весенний период сельскохозяйственных угодий в Апсаревском урочище

| Площадь | Год | | | |
|---|--------------|--------------|-----------|---------------|
| | 1997 | 1999 | 2005 | 2006 |
| Общая площадь выгоревших лугов (в том числе скошенных в предыдущий год), га | 470 (220) | 300 (190) | 35 (0) | 1700 (300) |
| Процент от всей площади с.-х. угодий | 11,5 | 7,5 | менее 1 | 43,5 |

палов составила 77,8% от общего числа погибших яиц (табл. 6).

Четыре пары кроншнепов продолжали насиживать попавшие в пал, но не уничтоженные огнем кладки. Выстилка этих гнезд сгорела по всему периметру. Во всех кладках было по 4 яйца, поврежденной скорлупы не обнаружено, хотя сами яйца были покрыты копотью. Позже два из четырех гнезд были уничтожены хищниками, при этом эмбрионы одной из разоренных кладок, очевидно, погибли еще в огне, так как до разорения птицы насиживали ее не менее пяти недель, т.е. дольше инкубационного периода (28–30 дней). В двух уцелевших кладках вылупились 1 и 4 птенца.

Из табл. 7 видно, что у пар, гнезда которых попали в травяной пал, но не были уничтожены огнем (№ 6–9), период времени от момента занятия территории до начала насиживания полных кладок имеет продолжительность, сходную с таковой у пар, гнездившихся на негоревших лугах (№ 1–5). Пары же, отложившие кладки на уже выгоревших лугах (№ 10–14), начали насиживание много позже появления на своих территориях. Последнее косвенно свидетельствует о том, что эти кладки были повторными, хотя первые гнезда этих пар мы не имели возможности найти. Только для гнезда № 15 можно с уверенностью говорить о позднем начале насиживания, обусловленном поздним появлением пары на территории.

Успех инкубации у кроншнепов, составивший в 2006 г. в целом 49% (n = 15), был выше в гнездах, располагавшихся на негоревших лугах (80%, n = 5), чем в повторных кладках на выгоревших лугах (31,25%, n = 5). Таким образом, хотя практически все пары, у которых первые кладки предположительно погибли в огне, приступили к повторному гнездованию, успех инкубации в их гнездах оказался пониженным. С нашей точки зрения, последний факт полностью был результатом прошедших в 2006 г. травяных палов, повлекших за собой снижение защитных и кормовых качеств территорий птиц. Вместе с тем при отсутствии наблюдений за мечеными птицами можно допустить, что некоторые кладки, отмеченные нами как повторные, на самом деле могли быть

Таблица 6

Причины гибели яиц большого кроншнепа в 2006 г.

| Причина гибели | Число погибших яиц | Доля от общего числа погибших яиц, % |
|---|-----------------------------|--------------------------------------|
| Яйца, погибшие от прямого воздействия пала (33,3%) | | |
| Термическое воздействие огня | 9 | 33,3 |
| Яйца, погибшие от косвенного воздействия пала (44,5%) | | |
| Съедены наземными хищниками в попавшей в пал, но не целиком уничтоженной огнем кладке (хищник привлечен запахом погибших в огне протухших яиц из этих же кладок) | 2 | 7,45 |
| Съедены врановыми в повторных кладках на выгоревших лугах (в открытых «взгляду» гнездах, устроенных у привлекательного для присады хищных птиц камня и на вершине муравейника) | 7 | 25,9 |
| Остались в повторных кладках на выгоревших лугах после вылупления части птенцов (в гнезде, расположенном, возможно, вынужденно — из-за дефицита укрытий на гари, у плоского камня, которым была повреждена скорлупа двух яиц. Яйцо без внешних повреждений в другом гнезде могло не вылупиться из-за его нежизнеспособности вследствие повторного характера кладки) | 3 | 11,15 |
| Яйца, погибшие на негоревших лугах (22,2%) | | |
| Разорено хищниками | 6 | 22,2 |
| Всего | 27 погибших яиц в 9 гнездах | 100 |

Таблица 7

Продолжительность некоторых стадий гнездового периода у разных пар большого кроншнепа в 2006 г.

| № гнезда | Дата занятия территории | Дата начала насиживания полной кладки | Продолжительность периода до начала насиживания полной кладки | |
|--|-------------------------|---------------------------------------|---|---|
| | | | число дней от даты занятия птицами территории | число дней от даты пала, произошедшего на территории птиц |
| Гнезда на негоревших лугах | | | | |
| 1 | 12–15.04 | 28–29.04 | 13–17 | |
| 2 | 16–23.04 | 30.04–01.05 | 7–15 | |
| 3 | 12–15.04 | 01–02.05 | 16–20 | |
| 4 | 12–15.04 | 02–04.05 | 17–22 | |
| 5 | 12–15.04 | 23–24.04 | 8–12 | |
| Гнезда, обнаруженные на выгоревших лугах сразу после пала | | | | |
| 6 | 12–15.04 | 25–28.04 | 10–16 | |
| 7 | 16–22.04 | 27–30.04 | 8–14 | |
| 8 | 12–15.04 | 30.04–01.05 | 15–19 | |
| 9 | 16–23.04 | 01–02.05 | 8–16 | 1? |
| Гнезда, обнаруженные на выгоревших лугах через 8–14 дней после пала | | | | |
| 10 | 12–15.04 | 12–13.05 | 27–31 | 11–12 |
| 11 | 12–15.04 | 13–14.05 | 28–32 | 13–14 |
| 12 | 16–22.04 | 12–13.05 | 20–27 | 11–12 |
| 13 | 16–22.04 | 11–13.05 | 19–27 | 10–12 |
| 14 | 16–22.04 | 09–11.05 | 17–25 | 8–10 |
| 15 | 6–10.05 | 15–17.05 | 5–11 | |

поздними из-за затяжной весны. Даже если последнее верно, то это лишь означает, что и в поздних кладках больших кроншнепов успех гнездования понижен. Снижение выживаемости птенцов из поздних выводков (независимо от причины) было показано во многих исследованиях (Паевский, 1981; Kragu et al., 2000; и др.).

Заключение

В сельскохозяйственных ландшафтах Северного Подмоскovie численность, пространственное размещение и успех гнездования большого кроншнепа определяются в первую очередь интенсивностью сельскохозяйственной нагрузки на местообитания птиц.

Однако даже резкие изменения части гнездовых местообитаний не всегда влекут за собой снижение численности кроншнепов, хотя ведут к пространственному перераспределению территориальных птиц. Следует отметить, что такое перераспределение без снижения численности возможно только при наличии близ нарушенных участков достаточно крупных по площади лугов. При этом формирование новых поселений кроншнепов с высокой локальной плотностью территориальных пар происходило в районе наших работ в течение 4–6 лет.

Ранее мы уже высказывали мнение, что среди основных причин, вызвавших современное падение численности большого кроншнепа в сельскохозяйственных ландшафтах, кроме исчезновения исконных местообитаний важное значение имеет низкая эффективность размножения (Свиридова и др., 2002). Имеющиеся у нас данные по успеху инкубации в разные по условиям гнездования годы показывают, что даже увеличение числа гнездящихся пар на какой-либо территории не всегда сопровождается повышением суммарной продуктивности (числа птенцов, вылупившихся во всех гнездах) и успеха гнездования в целом. Соответственно как стабильная численность кроншнепов на той или иной территории в течение многих лет, так и ее увеличение в отдельные годы еще не говорят об удовлетворительном состоянии локальной гнездящейся группировки. Стабильная среднесуточная численность больших

кроншнепов на нашей площадке отражает, скорее, стабильность гнездовых местообитаний на исследуемом участке. Численность же гнездящихся в этих местообитаниях куликов может поддерживаться не столько за счет успешно выросших молодых птиц в контролируемой локальной группировке и в пределах гнездового ареала большого кроншнепа в целом, сколько в результате притока особей с соседних территорий с ухудшившимися качествами гнездовых местообитаний или в результате неблагоприятных погодных условий на севере.

Погодно-климатические условия сезона гнездования наиболее существенно влияют на состояние изучаемой локальной группировки в годы с поздними затяжными веснами, приводя к увеличению численности гнездящихся пар и сдвигу гнездования на более поздние сроки. Полученные результаты по влиянию степени увлажнения местообитаний на плотность размещения и численность большого кроншнепа пока недостаточны, чтобы в полной мере судить о влиянии этого фактора на гнездовые группировки куликов в районе наших исследований.

Пользуясь случаем, авторы выражают искреннюю благодарность всем своим друзьям и коллегам, в разные годы помогавшим в организации проектов и сборе полевого материала. Мы особенно признательны М.Н. Иванову, О.С. Гринченко, А.В. Севрюгину, А.В. Макарову, Н.В. Роговой, Е.В. Смирновой, Е.А. Заспе, С.В. Скородумовой, С.Н. Баринину, М.В. Ушаковой, М.Ю. Соловьеву, который оказал существенную помощь в подготовке статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баландин В.О., Кузнецов А.В. Большой кроншнеп в агроландшафте Костромской области // Редкие птицы Центра Нечерноземья. М., 1990. С. 160–161.
- Волков С.В., Свиридова Т.В. Пространственное и биотическое распределение болотной совы в агроландшафте Северного Подмосковья // Материалы IV конференции по хищным птицам Северной Евразии. Пенза, 2003. С. 280–282.
- Зубакин В.А., Гринченко О.С., Еремкин Г.С., Свиридова Т.В. Результаты учета больших кроншнепов в Московской области в 2003 г. // Птицы Москвы и Подмосковья — 2003. М., 2005. С. 127–129.
- Красная книга Московской области. М., 1998. С. 56–57.
- Красная книга Российской Федерации. М., 2001. С. 515–517.
- Паевский В.А. Выживаемость зябликов (*Fringilla c. coelebs*) после достижения половозрелости в зависимости от даты их вылупления и размера выводка // Зоол. журн. 1981. Т. LX, вып. 1. С. 109–114.
- Птушенко Е.С., Иноземцев А.А. Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий. М., 1968. С. 138–139.
- Свиридова Т.В., Коновалова Т.В., Кольцов Д.Б., Заспа Е.А. Большой кроншнеп, большой веретенник и чибис в сельскохозяйственных ландшафтах севера Московской области (Талдомский район) // Изучение куликов Восточной Европы и Северной Азии на рубеже столетий: Материалы IV и V совещания по вопросам изучения и охраны куликов. М., 2002. С. 49–57.
- Свиридова Т.В., Волков С.В., Гринченко О.С., Зубакин В.А., Конторщиков В.В., Коновалова Т.В., Кольцов Д.Б. Влияние интенсивности сельскохозяйственной деятельности на птиц агроландшафтов Северного Подмосковья // Развитие современной орнитологии в Северной Евразии. Труды XII Междунар. орнитол. конф. Ставрополь, 2006.
- Atkinson P.W., Buckingham D., Morris A.J. What factors determine where invertebrate-feeding birds forage in dry agricultural grasslands? // *Ibis*. 2004. Vol. 146 (Suppl. N 2). P. 99–107.
- Beintema A.J., Dunn E., Stroud D.A. Birds and wet grasslands // *Farming and birds in Europe: The Common Agricultural Policy and its Implications for Bird Conservation*. Academic Press, 1997. P. 269–296.
- Berg Å. Predation on artificial, solitary and aggregated wader nests on farmland // *Oecologia*. 1996. Vol. 106. P. 343–346.
- Bibby C.J., Burgess N.D., Hill D.A. *Bird Census Techniques*. Acad. Press, 1993. 258 p.
- Birds in Europe: population estimates, trends and conservation status. // *BirdLife Conservation Series*, N 12. Cambridge, 2004. 374 p.
- Henriksen A.K. Status og bestandsudvikling hos Stor Regnsøpe (*Numenius arquata*) i Nordeuropa // *Danske Vildtundersøgelser. HÆFTE 46. Danmarks Miljøundersøgelser Afdeling for flora- og faunaøkologi*. 1991. 48 p.

Krapu G.L., Pietz P.J., Brandt D. A, Robert R. Cox R.R. Jr. Factors limiting mallard brood survival in prairie pothole landscapes // J. of Wildlife Management. 2000. Vol. 64, N 2. P. 553–561.

Smirnova E.V., Aksenova A.B., Sviridova T.V., Konovalova T.V., Grinchenko O.S., Zubakin V.A. The staging area of the Common Crane in the light of landscape and land use history in the Moscow region // Proceedings of the 3rd

European Crane Workshop 1996 and actual papers. Halle-Saale (Germany): Martin-Luther-Universitat, 1999. P. 169–171.

Valkama J., Currie D., Korpimäki E. Differences in the intensity of nest predation in the Curlew *Numenius arquata*: a consequence of land use and predator densities? // *Ecoscienc.* 1999. Vol. 6, N 4. P. 497–504.

Whittingham M.J., Evans K.L. The effects of habitat structure on predation risk of birds in agricultural landscapes // *Ibis.* 2004. Vol. 146 (Suppl. N 2). P. 210–220.

Союз охраны птиц России,
Москва
e-mail: t-sviridova@yandex.ru

Поступила в редакцию
03.04.07

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Москва

DYNAMICS OF SPATIAL DISTRIBUTION, NUMBERS AND NESTING SUCCESS OF THE EURASIAN CURLEW AT THE NORTH OF MOSCOW REGION UNDER INFLUENCE OF ANTHROPOGENIC FACTORS AND WEATHER

T.V. Sviridova, S.V. Volkov, D.B. Koltsov, T.V. Konovalova, V.A. Zubakin

Summary

The study was carried out at a model plot of 48 sq. km at the north of Moscow Region (56°45' N, 37°45' E). It was demonstrated that spatial distribution, numbers and nesting success of the Eurasian Curlew (*Numenius arquata*) on farmlands are primarily determined by intensity of landuse. Hatching success was increasing in a series of years 1997, 1999, 2005 from 32–97% due to improvement of protective characteristics of habitats on abandoned lands, as well as growth of the density of territorial pairs on considerably reduced area of mown meadows, a preferred nesting habitat. Abandonment of farmlands probably leads to decreased feeding activity of corvids, while density growth of Curlews facilitates effective nest protection by their communal aggressive behaviour. Alterations of nesting habitats due to ploughing and growth of shrubs did not result in decrease of the species numbers, but caused changes in spatial distribution of territorial birds within the study plot. Catastrophic events in some years, like widespread grass fires (up to 43,5% of the area of nesting habitats burnt) did not result in changes of Curlew numbers or distribution, but markedly reduced total nesting success like in 2006 (49%, compared to 97% in 2005). This occurs due to both decreased hatching success in nests affected by fire and low hatching success in replacement clutches on burnt meadows (31,25%, n = 5) compared to clutches on unimpaired meadows (80%, n = 5).

In years with late prolonged springs numbers of breeding pairs were increased from 10–15 to 26–32, the start of nesting was delayed by approximately 5 days ($\chi^2 = 14,45$, $p = 0,025$) and egg-laying period was prolonged compared to phenologically normal and early seasons.

УДК 581.5.422.2

АНАЛИЗ ФЛОРЫ МУССОННЫХ ТРОПИЧЕСКИХ ЛЕСОВ ВЬЕТНАМА: СОСТАВ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ

А.Н. Кузнецов

COMPOSITION OF PLANT LIVING FORMS IN THE VIETNAM MONSOON TROPICAL FORESTS

A.N. Kuznetsov

Изучение флоры Вьетнама как составной части флоры Индокитая началось в середине XIX в. и велось преимущественно французскими исследователями. По многочисленным гербарным образцам был составлен классический академический труд — многотомное издание флоры Индокитая («Flore Generale de l'Indochine», Lecomte, Humbert, 1907–1951). По сегодняшнее время под редакцией Видаля издаются брошюры по флоре Камбоджи, Лаоса и Вьетнама (J. Vidal, «Flore du Cambodge, du Laos et du Viet-Nam») как результат обработки архивного и современного гербарного материала. Во второй половине XX в. увидела свет монография Шмида (Schmid, 1974) о лесах некоторых южных и центральных районов Вьетнама. В конце XX в. во Вьетнаме вышла книга Тхай Ван Чунга о типах леса Вьетнама (Thay Van Trung, 1999) и несколько томов из серии «Флора Вьетнама», подготовленных Вьетнамской академией наук и технологий, а также завершен в третьей редакции фундаментальный труд Фам Хоан Хо (Pham Hoang Ho, 1999–2000) — полевой определитель растений Вьетнама. Сводку по общей флоре Вьетнама подготовил Фам Ке Лок (Pham Ke Lok, 1998), флору орхидных детально представил Л.В. Аверьянов (Averyanov et al., 2003b). Обобщенные сведения о лесной флоре страны и жизненных формах растений не были предметом исследований.

Настоящая работа посвящена представлению лесной флоры Вьетнама в плане разнообразия основных биоморф растений муссонных тропических лесов, таких, как деревья, лианы, наземные травы, эпифиты, полуэпифиты и паразиты.

Материалы собирали с 1989 по 2006 г. в процессе стационарных и экспедиционных геоботанических исследований, которые целенаправленно велись в основных лесных массивах Вьетнама. Экспедиции были организованы Совместным российско-вьетнамским тропическим научно-исследовательским и технологическим центром РАН и МНО СРВ (Тропическим центром), а также международными природоохранными организациями WWF Indochina и BirdLife International. Понимая уникальность лесов Вьетнама и реальность безвозвратной потери многих из них (в результате интенсивных рубок и нерационального хозяйствования), мы стремились к составлению развернутых описаний лесных древостоев и наиболее полной их портретизации. В основу статьи легли геоботанические описания лесных массивов от юга до севера Вьетнама (Кузнецов, 1998, 2001, 2003; Кузнецов, Куз-

нецова, 2003; Kuznetsov, 2001a, 2001b, 2003, 2005). Дополнительный материал по таксономическому разнообразию биоморф флоры Вьетнама с нашей корректировкой в плане представления только лесной ее составляющей почерпнут из трудов Фам Хоан Хо (Pham Hoang Ho, 1999–2000), а также из работ Л.В. Аверьянова, А.Л. Аверьяновой (Averyanov, Averyanova, 2003a); Хилла, Хиэпа (Hill, Hier, 2004). Таксономическая принадлежность споровых растений приведена по Фам Хоан Хо (т. I, 1999), а цветковых — согласно А. Тахтаджяну (1987), при этом в отношении трактовки крупного семейства *Fabaceae* считаем целесообразным представить таковое тремя семействами, а именно *Caesalpinaceae*, *Mimosaceae* и *Papilionaceae*. Публикации последних лет по флорам разных лесных районов Вьетнама, в которых нами проведены собственные исследования, нам известны, но результаты таковых не приведены в настоящей статье, так как мы не согласны с рядом позиций обширных видовых списков растений. В представляемой работе остались, к сожалению, вне нашего внимания такие важные лесные растения, как мхи, лишайники и грибы, это объясняется тем, что планомерные исследования на территории Вьетнама по этим растениям до последнего времени не ведутся.

Результаты анализа

Деревья. В первичных тропических муссонных лесах Вьетнама — от мангровых до горных — нами выявлены деревья из 119 семейств, в которых голосеменные представлены 8 семействами: *Amentotaxaceae*, *Cephalotaxaceae*, *Cupressaceae*, *Cycadaceae*, *Gnetaceae*, *Pinaceae*, *Podocarpaceae*, *Taxaceae*; споровые — семейством *Cyatheaceae*, а цветковые — 110 семействами:

| | | | |
|-----------------------|-------------------------|------------------------|------------------------|
| <i>Acanthaceae</i> | <i>Caprifoliaceae</i> | <i>Ericaceae</i> | <i>Loganiaceae</i> |
| <i>Aceraceae</i> | <i>Celastraceae</i> | <i>Erythroxylaceae</i> | <i>Lythraceae</i> |
| <i>Actinidiaceae</i> | <i>Clethraceae</i> | <i>Euphorbiaceae</i> | <i>Magnoliaceae</i> |
| <i>Alangiaceae</i> | <i>Chrysobalanaceae</i> | <i>Fagaceae</i> | <i>Malvaceae</i> |
| <i>Altingiaceae</i> | <i>Clusiaceae</i> | <i>Flacourtiaceae</i> | <i>Mastixiaceae</i> |
| <i>Anacardiaceae</i> | <i>Combretaceae</i> | <i>Gentianaceae</i> | <i>Melastomataceae</i> |
| <i>Annonaceae</i> | <i>Compositae</i> | <i>Goodeniaceae</i> | <i>Meliaceae</i> |
| <i>Aquifoliaceae</i> | <i>Connaraceae</i> | <i>Gramineae*</i> | <i>Mimosaceae</i> |
| <i>Aprocynaceae</i> | <i>Cornaceae</i> | <i>Hamamelidaceae</i> | <i>Moraceae</i> |
| <i>Araliaceae</i> | <i>Cordiaceae</i> | <i>Hydrangeaceae</i> | <i>Myricaceae</i> |
| <i>Asclepiadaceae</i> | <i>Daphniphyllaceae</i> | <i>Icacinaceae</i> | <i>Myristicaceae</i> |
| <i>Berberidaceae</i> | <i>Datisceae</i> | <i>Illiciaceae</i> | <i>Myrsinaceae</i> |
| <i>Bignoniaceae</i> | <i>Dilleniaceae</i> | <i>Irvingiaceae</i> | <i>Myrtaceae</i> |
| <i>Bombacaceae</i> | <i>Dipterocarpaceae</i> | <i>Ixonanthaceae</i> | <i>Ochnaceae</i> |
| <i>Boraginaceae</i> | <i>Dracaenaceae</i> | <i>Juglandaceae</i> | <i>Oleaceae</i> |
| <i>Buddleiaceae</i> | <i>Duabangaceae</i> | <i>Kiggelariaceae</i> | <i>Opiaceae</i> |
| <i>Burseraceae</i> | <i>Ebenaceae</i> | <i>Lamiaceae</i> | <i>Palmae</i> |
| <i>Buxaceae</i> | <i>Elaeagnaceae</i> | <i>Lauraceae</i> | <i>Pandaceae</i> |
| <i>Caesalpinaceae</i> | <i>Elaeocarpaceae</i> | <i>Lecythidaceae</i> | <i>Pandanaceae</i> |
| <i>Capparaceae</i> | <i>Eupuridaceae</i> | <i>Leeaceae</i> | |

* В сем. *Gramineae* многие представители подсемейства *Bambusoideae* имеют жизненную форму дерева.

| | | | |
|-----------------------|--------------------|-------------------------|--------------------|
| <i>Papilionaceae</i> | <i>Rosaceae</i> | <i>Scrophulariaceae</i> | <i>Tiliaceae</i> |
| <i>Pittosporaceae</i> | <i>Rubiaceae</i> | <i>Simaroubaceae</i> | <i>Ulmaceae</i> |
| <i>Platanaceae</i> | <i>Rutaceae</i> | <i>Sonneratiaceae</i> | <i>Urticaceae</i> |
| <i>Polygalaceae</i> | <i>Sabiaceae</i> | <i>Sterculiaceae</i> | <i>Verbenaceae</i> |
| <i>Proteaceae</i> | <i>Salicaceae</i> | <i>Styracaceae</i> | <i>Viburnaceae</i> |
| <i>Rhizophoraceae</i> | <i>Sambucaceae</i> | <i>Symplocaceae</i> | <i>Violaceae</i> |
| <i>Rhodoleiaceae</i> | <i>Sapindaceae</i> | <i>Theaceae</i> | |
| <i>Rhoipteleaceae</i> | <i>Sapotaceae</i> | <i>Thymelaeaceae</i> | |

По приблизительным подсчетам, это 3140 видов деревьев.

В состав следующих 47 семейств входят только деревья: *Aceraceae*, *Alangiaceae*, *Amentotaxaceae*, *Aquifoliaceae*, *Bignoniaceae*, *Bombacaceae*, *Burseraceae*, *Buxaceae*, *Cephalotaxaceae*, *Chrysobalanaceae*, *Clethraceae*, *Clusiaceae*, *Cornaceae*, *Cordiaceae*, *Cupressaceae*, *Ebenaceae*, *Elaeocarpaceae*, *Epacridaceae*, *Fagaceae*, *Flacourtiaceae*, *Illiciaceae*, *Irvingiaceae*, *Hamamelidaceae*, *Kiggelariaceae*, *Juglandaceae*, *Lecythidaceae*, *Magnoliaceae*, *Mastixiaceae*, *Myricaceae*, *Myristicaceae*, *Ochnaceae*, *Pinaceae*, *Pittosporaceae*, *Platanaceae*, *Podocarpaceae*, *Proteaceae*, *Rhizophoraceae*, *Rhodoleiaceae*, *Rhoipteleaceae*, *Salicaceae*, *Sambucaceae*, *Sapindaceae*, *Sapotaceae*, *Symplocaceae*, *Taxaceae*, *Theaceae*, *Ulmaceae*. В остальных 72 семействах наряду с деревьями присутствуют такие биоморфы, как лианы, травы, эпифиты и полуэпифиты.

Наиболее крупные 20 семейств (с указанием количества входящих в них видов лесных деревьев) располагаются в следующем порядке:

| | | | |
|--------------------------|-----------------------|-------------------------|----------------------------|
| <i>Euphorbiaceae</i> 360 | <i>Araliaceae</i> 128 | <i>Papilionaceae</i> 81 | <i>Clusiaceae</i> 55 |
| <i>Rubiaceae</i> 278 | <i>Gramineae</i> 96 | <i>Theaceae</i> 80 | <i>Ericaceae</i> 54 |
| <i>Lauraceae</i> 239 | <i>Moraceae</i> 96 | <i>Meliaceae</i> 79 | <i>Sapindaceae</i> 50 |
| <i>Fagaceae</i> 213 | <i>Annonaceae</i> 91 | <i>Ebenaceae</i> 70 | <i>Dipterocarpaceae</i> 46 |
| <i>Myrsinaceae</i> 130 | <i>Rutaceae</i> 89 | <i>Sterculiaceae</i> 63 | <i>Elaeocarpaceae</i> 46 |

Эти 20 семейств (из 119) содержат 2344 вида деревьев. На долю остальных семейств (99) приходится «всего» 796 видов.

Со значительным отрывом лидируют по количеству видов четыре семейства, а именно *Euphorbiaceae*, *Rubiaceae*, *Lauraceae* и *Fagaceae*, включающие в себя 1090 видов.

Ряд семейств малочисленны по числу входящих в них видов деревьев. К семействам, бедным видами деревьев, относятся *Altingiaceae*, *Amentotaxaceae*, *Asclepiadaceae*, *Bombacaceae*, *Cephalotaxaceae*, *Chrysobalanaceae*, *Compositae*, *Connaraceae*, *Cordiaceae*, *Cupressaceae*, *Cyatheaceae*, *Datisceae*, *Duabangaceae*, *Epacridaceae*, *Irvingiaceae*, *Gnetaceae*, *Lamiaceae*, *Loganiaceae*, *Mastixiaceae*, *Myricaceae*, *Ochnaceae*, *Platanaceae*, *Rhodoleiaceae*, *Rhoipteleaceae*, *Scrophulariaceae*, *Taxaceae*, *Urticaceae* и *Violaceae*. При этом, однако, деревья из таких семейств, как *Bombacaceae*, *Chrysobalanaceae*, *Cupressaceae*, *Datisceae*, *Irvingiaceae*, *Mastixiaceae*, *Platanaceae* и *Rhodoleiaceae*, входят в состав верхней части полога лесных древостоев.

Наиболее богаты видами деревьев следующие 20 родов из 14 семейств (следует отметить, что представители этих родов занимают разное иерархическое положение в лесных древостоях):

| | | | |
|--|-----|---|----|
| <i>Lithocarpus</i> (<i>Fagaceae</i>) | 113 | <i>Ilex</i> (<i>Aquifoliaceae</i>) | 39 |
| <i>Ardisia</i> (<i>Myrsinaceae</i>) | 90 | <i>Symplocos</i> (<i>Symplocaceae</i>) | 39 |
| <i>Ficus</i> (<i>Moraceae</i>) | 79 | <i>Croton</i> (<i>Euphorbiaceae</i>) | 34 |
| <i>Diospyros</i> (<i>Ebenaceae</i>) | 73 | <i>Antidesma</i> (<i>Euphorbiaceae</i>) | 32 |
| <i>Castanopsis</i> (<i>Fagaceae</i>) | 54 | <i>Mallotus</i> (<i>Euphorbiaceae</i>) | 32 |
| <i>Litsea</i> (<i>Lauraceae</i>) | 43 | <i>Lasianthus</i> (<i>Rubiaceae</i>) | 31 |
| <i>Cinnamomum</i> (<i>Lauraceae</i>) | 42 | <i>Aglaiia</i> (<i>Meliaceae</i>) | 30 |
| <i>Phyllanthus</i> (<i>Euphorbiaceae</i>) | 42 | <i>Garcinia</i> (<i>Clusiaceae</i>) | 29 |
| <i>Quercus</i> (<i>Fagaceae</i>) | 41 | <i>Rhododendron</i> (<i>Ericaceae</i>) | 29 |
| <i>Elaeocarpus</i> (<i>Elaeocarpaceae</i>) | 40 | <i>Psychotria</i> (<i>Rubiaceae</i>) | 29 |

На долю этих родов приходится 941 вид, в числе лидеров — *Lithocarpus*, *Ardisia*, *Ficus* и *Diospyros* — 355 видов.

По нашим наблюдениям, не менее 330 видов деревьев формируют верхнюю часть (высотой от 9 до 55 м) полога муссонных лесов на равнинах и в горах Вьетнама. Одни виды встречаются в составе древостоя единично, другие формируют его основу и даже доминируют. Доминирование у деревьев прослеживается на уровне семейства, рода и вида. Так, на уровне семейства доминируют древесные породы из *Burseraceae*, *Dipterocarpaceae*, *Elaeocarpaceae*, *Ericaceae*, *Fagaceae*, *Lauraceae*, *Rhizophoraceae* — 7 семейств; на уровне рода — *Aglaiia* (*Meliaceae*), *Canarium* (*Burseraceae*), *Dipterocarpus* (*Dipterocarpaceae*), *Elaeocarpus* (*Elaeocarpaceae*), *Hopea* (*Dipterocarpaceae*), *Lithocarpus* (*Fagaceae*), *Quercus* (*Fagaceae*), *Rhizophora* (*Rhizophoraceae*), *Rhododendron* (*Ericaceae*), *Shorea* (*Dipterocarpaceae*) — 10 родов (из 8 семейств), на уровне вида — 50 видов из разных семейств.

Лесные древостои с монодоминантным верхним подъярусом в разных лесах на равнинных территориях и элементах горного рельефа формируют 15 видов деревьев из 8 семейств, а именно: 6 видов голосеменных из 3 семейств — *Dacrydium elatum* (*Podocarpaceae*), *Keteleeria evelyniana*, *Fokienia hodginsii* (*Cupressaceae*), *Pinus merkusii*, *P. kesiya*, *Tsuga dumosa* (*Pinaceae*); 9 видов цветковых из 5 семейств — *Dipterocarpus dyeri*, *D. costatus*, *D. tuberculatus*, *D. obtusifolius* (*Dipterocarpaceae*), *Dracontomelon dao* (*Anacardiaceae*), *Lagerstroemia calyculata* (*Lythraceae*), *Livistona saribus* (*Palmae*), *Melaleuca cajuputi*, *Tristaniopsis merguensis* (*Myrtaceae*).

В лесных древостоях промежуточное положение между верхней и нижней частями полога (в интервале высот от 5 до 35 м) занимают деревья приблизительно 2460 видов из 62 семейств и 130 родов. Имеет место доминирование на уровне семейства, рода и единично вида.

Деревья, которые образуют нижний, или приземный, подъярус древесного яруса (высотой 2–4 м), принадлежат к 320 видам из 34 семейств и 64 родов. Доминирование на уровне семейства характерно для представителей 5 семейств: *Euphorbiaceae*, *Gramineae*, *Melastomataceae*, *Palmae*, *Rubiaceae*; на уровне рода — для *Antidesma* (*Euphorbiaceae*), *Ardisia* (*Myrsinaceae*), *Lasianthus*, *Psychotria*, *Randia*, *Saprosma* (*Rubiaceae*), *Licuala* (*Palmae*), *Sinarundinaria* (*Gramineae*) и *Tabernaemontana* (*Apocynaceae*) — 9 родов из 6 семейств. Доминирование на уровне вида наблюдалось у *Anaxa-*

gorea luzonensis (*Annonaceae*), *Pandanus cornifer* (*Pandanaceae*), *Rinorea anguifera* (*Violaceae*) и пальм *Licuala temata* и *L. paludosa*.

Важно отметить, что такая жизненная форма, как кустарник, под пологом первичных лесов нами не отмечена. Встречаются невысокие (до 0,8 м) деревянистые растения с одиночными укороченными стволами, габитуально сходные с рукотворными образцами бонсай.

Пионерные деревья и кустарники на вторичных безлесных территориях представлены 13 семействами и 20 родами: деревья — 10 семействами и 13 родами — *Alangiaceae* (*Alangium*), *Euphorbiaceae* (*Macaranga*, *Mallotus*, *Sapium*), *Caesalpiniaceae* (*Caesalpinia*), *Melastomataceae* (*Melastoma*, *Osbeckia*), *Rubiaceae* (*Anthocephalus*), *Rutaceae* (*Zanthoxylum*), *Sterculiaceae* (*Helicteres*), *Tiliaceae* (*Grewia*), *Ulmaceae* (*Trema*), *Verbenaceae* (*Calli-carpa*); кустарники — 5 семействами и 7 родами — *Caesalpiniaceae* (*Cassia*), *Malvaceae* (*Malvastrum*, *Sida*, *Urena*), *Mimosaceae* (*Mimosa*), *Myrtaceae* (*Rhodamyrus*), *Tiliaceae* (*Triumfetta*). Некоторые лесные подпологовые деревья, особенно из разреженных естественных древостоев, также способны осваивать наряду с пионерами освобожденные от леса территории.

Лианы — растения, которым для успешного развития необходимы опоры, с одревесневающим стеблем-стволом или неодревесневающим (травянистым) стеблем, — представлены в лесах растениями из 79 семейств, из которых 5 семейств — *Adiantaceae*, *Davalliaceae*, *Lomariopsidaceae*, *Gleicheniaceae* и *Schizaeaceae* — включают папоротникообразные; одно семейство, *Gnetaceae*, голосеменные; цветковые растения — это представители 73 семейств:

| | | |
|--------------------------|------------------------|-------------------------|
| <i>Actinidiaceae</i> | <i>Elaeagnaceae</i> | <i>Passifloraceae</i> |
| <i>Anacardiaceae</i> | <i>Euphorbiaceae</i> | <i>Piperaceae</i> |
| <i>Ancistrocladaceae</i> | <i>Flagellariaceae</i> | <i>Polygalaceae</i> |
| <i>Annonaceae</i> | <i>Gentianaceae</i> | <i>Polygonaceae</i> |
| <i>Апосунaceae</i> | <i>Gramineae*</i> | <i>Ranunculaceae</i> |
| <i>Araceae</i> | <i>Hamandiaceae</i> | <i>Rhamnaceae</i> |
| <i>Araliaceae</i> | <i>Icacinaceae</i> | <i>Rosaceae</i> |
| <i>Aristolochiaceae</i> | <i>Lardizabalaceae</i> | <i>Rubiaceae</i> |
| <i>Asclepiadaceae</i> | <i>Linaceae</i> | <i>Rutaceae</i> |
| <i>Asparagaceae</i> | <i>Loganiaceae</i> | <i>Sabiaceae</i> |
| <i>Caesalpiniaceae</i> | <i>Loranthaceae</i> | <i>Sargentodoxaceae</i> |
| <i>Commelinaceae</i> | <i>Malpighiaceae</i> | <i>Saxifragaceae</i> |
| <i>Capparaceae</i> | <i>Melastomataceae</i> | <i>Schisandraceae</i> |
| <i>Caprifoliaceae</i> | <i>Meliaceae</i> | <i>Scrophulariaceae</i> |
| <i>Cardiopteridaceae</i> | <i>Menispermaceae</i> | <i>Simaroubaceae</i> |
| <i>Celastraceae</i> | <i>Mimosaceae</i> | <i>Smilacaceae</i> |
| <i>Combretaceae</i> | <i>Moraceae</i> | <i>Stemonaceae</i> |
| <i>Commelinaceae</i> | <i>Myrsinaceae</i> | <i>Sterculiaceae</i> |
| <i>Compositae</i> | <i>Nepenthaceae</i> | <i>Thymelaeaceae</i> |
| <i>Connaraceae</i> | <i>Olcaceae</i> | <i>Thunbergiaceae</i> |
| <i>Convolvulaceae</i> | <i>Oleaceae</i> | <i>Tiliaceae</i> |
| <i>Cucurbitaceae</i> | <i>Orchidaceae</i> | <i>Verbenaceae</i> |
| <i>Dichapetalaceae</i> | <i>Palmae</i> | <i>Vitaceae</i> |
| <i>Dilleniaceae</i> | <i>Pandanaceae</i> | |
| <i>Dioscoreaceae</i> | <i>Papilionaceae</i> | |

По приблизительным подсчетам, общее количество лесных лиан составляет свыше 1310 видов, из

которых 970 видов — лианы с одревесневающим стеблем и более 340 — с травянистым. Часть лиан — геофиты (клубневые и корневишные) — развиваются в период влажного сезона и отмирают с началом сухого сезона. Это травянистые лианы, которые принадлежат к семействам *Convolvulaceae*, *Cucurbitaceae*, *Dioscoreaceae*, *Passifloraceae*, *Verbenaceae*, *Vitaceae*; сапротрофные лианы единичны и отмечаются только в семействе *Orchidaceae* (*Galeola nudiflora*). Паразитические лианы представлены в семействе *Loranthaceae* (*Helixanthera cylindrica* и *Dendrophloe varians*).

Специализированными являются 16 семейств: *Ancistrocladaceae*, *Asparagaceae*, *Cardiopteridaceae*, *Cucurbitaceae*, *Dioscoreaceae*, *Flagellariaceae*, *Lardizabalaceae*, *Menispermaceae*, *Nepenthaceae*, *Passifloraceae*, *Sargentodoxaceae*, *Schisandraceae*, *Smilacaceae*, *Stemonaceae*, *Thunbergiaceae*, *Vitaceae*. В некоторых семействах очевидно преобладание лиан над другими биоморфами (*Piperaceae*, *Gnetaceae*, *Connaraceae*, *Апосунaceae*, *Loganiaceae*, *Asclepiadaceae*, *Convolvulaceae*, *Aristolochiaceae*).

Следующие 20 семейств наиболее богаты видами лиан:

| | | | | | |
|-----------------------|-----|------------------------|----|-----------------------|----|
| <i>Papilionaceae</i> | 123 | <i>Dioscoreaceae</i> | 42 | <i>Capparaceae</i> | 25 |
| <i>Апосунaceae</i> | 99 | <i>Caesalpiniaceae</i> | 40 | <i>Celastraceae</i> | 24 |
| <i>Vitaceae</i> | 92 | <i>Smilacaceae</i> | 37 | <i>Passifloraceae</i> | 21 |
| <i>Convolvulaceae</i> | 86 | <i>Oleaceae</i> | 36 | <i>Moraceae</i> | 20 |
| <i>Asclepiadaceae</i> | 71 | <i>Cucurbitaceae</i> | 34 | <i>Malpighiaceae</i> | 19 |
| <i>Annonaceae</i> | 56 | <i>Rubiaceae</i> | 33 | <i>Loguniaceae</i> | 18 |
| <i>Menispermaceae</i> | 43 | <i>Palmae</i> | 29 | | |

При этом помимо последнего в этом перечне семейства также *Rhamnaceae* и *Rosaceae* включают в себя по 18 видов лиан. Таким образом, общее число видов в указанных 22 семействах составляет 965. В лидирующем семействе *Papilionaceae* 123 вида (75 — деревянные лианы и 48 — лианы с травянистым стеблем).

Бедны лианами такие семейства, как *Acanthaceae*, *Araliaceae*, *Commelinaceae*, *Compositae*, *Euphorbiaceae*, *Flagellariaceae*, *Gramineae* (подсем. *Bambusoideae*), *Lardizabalaceae*, *Melastomataceae*, *Meliaceae*, *Polygalaceae*, *Rutaceae*, *Sabiaceae*, *Sargentodoxaceae*, *Schisandraceae*, *Scrophulariaceae*, *Thunbergiaceae*, *Thymelaeaceae*, *Tiliaceae*, — число видов лиан в них колеблется от одного до семи.

Наиболее крупные 20 родов из 15 семейств расположены в следующем порядке:

| | | | |
|--|----|---|----|
| <i>Dioscorea</i> (<i>Dioscoreaceae</i>) | 42 | <i>Rubus</i> (<i>Rosaceae</i>) | 18 |
| <i>Tetrastigma</i> (<i>Vitaceae</i>) | 39 | <i>Cissus</i> (<i>Vitaceae</i>) | 17 |
| <i>Jasminum</i> (<i>Oleaceae</i>) | 33 | <i>Clematis</i> (<i>Ranunculaceae</i>) | 17 |
| <i>Smilax</i> (<i>Smilacaceae</i>) | 33 | <i>Ficus</i> (<i>Moraceae</i>) | 17 |
| <i>Piper</i> (<i>Piperaceae</i>) | 31 | <i>Strychnos</i> (<i>Loganiaceae</i>) | 17 |
| <i>Bauhinia</i> (<i>Caesalpiniaceae</i>) | 28 | <i>Argyrea</i> (<i>Convolvulaceae</i>) | 16 |
| <i>Dalbergia</i> (<i>Papilionaceae</i>) | 24 | <i>Fissistigma</i> (<i>Annonaceae</i>) | 16 |
| <i>Ipomoea</i> (<i>Convolvulaceae</i>) | 22 | <i>Merremia</i> (<i>Convolvulaceae</i>) | 16 |
| <i>Calamus</i> (<i>Palmae</i>) | 20 | <i>Cayratia</i> (<i>Vitaceae</i>) | 15 |
| <i>Melodinus</i> (<i>Апосунaceae</i>) | 19 | <i>Uvaria</i> (<i>Annonaceae</i>) | 15 |

Эти роды включают в себя 455 видов.

У лиан, как и у деревьев, отмечается доминирование, которое выражено на уровне семейства, рода

* В сем. *Gramineae* лианы представлены в подсемействе *Bambusoideae*.

и единично на уровне вида. Относительно этой жизненной формы муссонные тропические леса полидоминантны и поэтому корректнее использовать понятие «содоминирование». Так, на уровне семейства содоминирование отмечено для лиан из 10 семейств: *Annonaceae*, *Araceae*, *Caesalpinaceae*, *Connaraceae*, *Convolvulaceae*, *Mimosaceae*, *Palmae*, *Papilionaceae*, *Verbenaceae*, *Vitaceae*; на уровне рода — *Bauhinia* (*Papilionaceae*), *Calamus* (*Palmae*), *Ficus* (*Moraceae*), *Fissistigma*, *Uvaria* (*Annonaceae*), *Gnetum* (*Gnetaceae*), *Jasminum* (*Oleaceae*), *Lygodium* (*Schizaeaceae*), *Nepenthes* (*Nepenthaceae*), *Piper* (*Piperaceae*), *Pothos*, *Raphidophora* (*Araceae*), *Smilax* (*Smilacaceae*); *Strychnos* (*Loganiaceae*) и *Tetrastigma* (*Vitaceae*) — 15 родов. На уровне вида доминируют такие лианы, как *Calamus tetradactylus*, *Plectocotmia elongata* (*Palmae*), *Entada phaseoloides* (*Mimosaceae*), *Epipremnum giganteum*, *Scindapsus* cf. *annamicus*, *Raphidophora decusa* (*Araceae*), *Freycinetia webbiana* (*Pandanaceae*), *Harrisonia perforata* (*Simaroubaceae*), *Medinilla pterocaula* (*Melastomataceae*), *Melocalamus compactiflorus* (*Gramineae*, *Bambusoideae*), *Mucuna gigantea* (*Papilionaceae*) и *Raphidospora vagabunda* (*Acanthaceae*).

Зону верхнего лесного древесного полога в высотном диапазоне 25–35 (40) м способны осваивать лианы из 18 семейств и 33 родов. В сумме это 90 видов лазающих растений с мощным (20–40 см в диаметре) деревянистым стеблем. В средней части полога развиваются лианы 1100 видов из 71 рода и 44 семейств, в нижней — 104 вида (из которых 77 — лианы с травянистым стеблем) из 26 родов и 20 семейств.

Лианы с деревянистым стеблем способны имитировать биоморфу дерева, обычно высотой 1,5–4 м. Это характерно для растений из *Annonaceae* (*Desmos*), *Capparaceae* (*Capparis*), *Papilionaceae* (*Dalbergia*) и *Simaroubaceae* (*Harrisonia*) при условии их произрастания на открытых, вышедших из-под леса участках и, редко, под пологом высокоствольных лесов. Находясь длительное время в облики чуждой жизненной формы, эти растения цветут и плодоносят.

Лианы адаптированы к произрастанию в лесных древостоях с разной структурой. Пионерных лиан как обособленной экологической группы, по-видимому, не существует. Однако, предпочитая условия прямого или близкого к таковому солнечного освещения, многие лианы способны продолжать расти на открытых участках после изъятия с них лесных деревьев. При этом растения преимущественно из двух семейств — *Aporosaaceae* и *Asclepiadaceae* — активно осваивают разрушенные лесные территории, что связано с распространением семян воздушными потоками и способностью проростков выдерживать прямую инсоляцию.

Наземные лесные травы представлены растениями из 101 семейства, из которых споровые и голосеменные входят в состав 23, а цветковые — 78 семейств. Это составляет приблизительно 1660 видов трав, обитающих под пологом первичных лесов, а также осваивающих лесные «окна». При этом общее количе-

ство наземных трав, произрастающих на территории страны, приближается к 2900 видам.

Споровые и голосеменные растения (440 видов) представляют такие семейства, как

| | | |
|--------------------------|-------------------------|--------------------------|
| <i>Adiantaceae</i> | <i>Dryopteridaceae</i> | <i>Osmundaceae</i> |
| <i>Asplenaceae</i> | <i>Equisetaceae</i> | <i>Plagiogyraceae</i> |
| <i>Blechnaceae</i> | <i>Hymenophyllaceae</i> | <i>Polypodiaceae</i> |
| <i>Cheilopleuriaceae</i> | <i>Lindsaeaceae</i> | <i>Selaginellaceae</i> |
| <i>Cycadaceae</i> | <i>Lomariopsidaceae</i> | <i>Schizaeaceae</i> |
| <i>Davalliaceae</i> | <i>Lycopodiaceae</i> | <i>Thelypteridaceae</i> |
| <i>Dennstaedtiaceae</i> | <i>Marattiaceae</i> | <i>Thyrsopteridaceae</i> |
| <i>Dipteridaceae</i> | <i>Ophioglossaceae</i> | |

Цветковые растения (2415 видов) относятся к следующим семействам:

| | | |
|-------------------------|---------------------------|--------------------------|
| <i>Acanthaceae</i> | <i>Ericaceae</i> | <i>Phormiaceae</i> |
| <i>Amaranthaceae</i> | <i>Eriocaulaceae</i> | <i>Phyllodactylaceae</i> |
| <i>Amaryllidaceae</i> | <i>Euphorbiaceae</i> | <i>Piperaceae</i> |
| <i>Apiaceae</i> | <i>Gentianaceae</i> | <i>Plantaginaceae</i> |
| <i>Araliaceae</i> | <i>Geraniaceae</i> | <i>Polygonaceae</i> |
| <i>Araceae</i> | <i>Gesneriaceae</i> | <i>Portulacaceae</i> |
| <i>Aristolochiaceae</i> | <i>Gramineae</i> | <i>Primulaceae</i> |
| <i>Asparagaceae</i> | <i>Haloragaceae</i> | <i>Ranunculaceae</i> |
| <i>Asphodelaceae</i> | <i>Hypoxidaceae</i> | <i>Restionaceae</i> |
| <i>Balsaminaceae</i> | <i>Juncaceae</i> | <i>Rosaceae</i> |
| <i>Begoniaceae</i> | <i>Leeaceae</i> | <i>Rubiaceae</i> |
| <i>Berberidaceae</i> | <i>Lentibulariaceae</i> | <i>Scrophulariaceae</i> |
| <i>Boraginaceae</i> | <i>Liliaceae</i> | <i>Solanaceae</i> |
| <i>Burmanniaceae</i> | <i>Lamiaceae</i> | <i>Stylidiaceae</i> |
| <i>Caesalpinaceae</i> | <i>Lobeliaceae</i> | <i>Taccaceae</i> |
| <i>Campanulaceae</i> | <i>Malvaceae</i> | <i>Trilliaceae</i> |
| <i>Commelinaceae</i> | <i>Marantaceae</i> | <i>Umbelliferae</i> |
| <i>Caryophyllaceae</i> | <i>Melanthiaceae</i> | <i>Urticaceae</i> |
| <i>Chenopodiaceae</i> | <i>Melastomataceae</i> | <i>Utriculariaceae</i> |
| <i>Compositae</i> | <i>Myrsinaceae</i> | <i>Valerianaceae</i> |
| <i>Convallariaceae</i> | <i>Onagraceae</i> | <i>Verbenaceae</i> |
| <i>Costaceae</i> | <i>Orchidaceae</i> | <i>Violaceae</i> |
| <i>Crassulaceae</i> | <i>Oxalidaceae</i> | <i>Xyridaceae</i> |
| <i>Cyperaceae</i> | <i>Pandunaceae</i> | <i>Zingiberaceae</i> |
| <i>Dracaenaceae</i> | <i>Papilionaceae</i> | <i>Zygophyllaceae</i> |
| <i>Droseraceae</i> | <i>Pentaphragmataceae</i> | |

Только наземные травянистые растения содержат 50 семейств, из которых 11 — споровые:

| | | |
|--------------------------|------------------------|--------------------------|
| <i>Blechnaceae</i> | <i>Equisetaceae</i> | <i>Thelypteridaceae</i> |
| <i>Cheilopteridaceae</i> | <i>Marattiaceae</i> | <i>Plagiogyraceae</i> |
| <i>Dipteridaceae</i> | <i>Osmundaceae</i> | <i>Thyrsopteridaceae</i> |
| <i>Dryopteridaceae</i> | <i>Selaginellaceae</i> | |

и 39 семейств цветковые:

| | | |
|------------------------|---------------------------|--------------------------|
| <i>Amaranthaceae</i> | <i>Droseraceae</i> | <i>Phyllodactylaceae</i> |
| <i>Amaryllidaceae</i> | <i>Eriocaulaceae</i> | <i>Plantaginaceae</i> |
| <i>Asphodelaceae</i> | <i>Geraniaceae</i> | <i>Portulacaceae</i> |
| <i>Balsaminaceae</i> | <i>Haloragaceae</i> | <i>Primulaceae</i> |
| <i>Begoniaceae</i> | <i>Hypoxidaceae</i> | <i>Restionaceae</i> |
| <i>Burmanniaceae</i> | <i>Juncaceae</i> | <i>Solanaceae</i> |
| <i>Campanulaceae</i> | <i>Lentibulariaceae</i> | <i>Stylidiaceae</i> |
| <i>Caryophyllaceae</i> | <i>Liliaceae</i> | <i>Taccaceae</i> |
| <i>Chenopodiaceae</i> | <i>Marantaceae</i> | <i>Trilliaceae</i> |
| <i>Costaceae</i> | <i>Melanthiaceae</i> | <i>Umbelliferae</i> |
| <i>Crassulaceae</i> | <i>Onagraceae</i> | <i>Valerianaceae</i> |
| <i>Cyperaceae</i> | <i>Pentaphragmataceae</i> | <i>Xyridaceae</i> |
| <i>Dracaenaceae</i> | <i>Phormiaceae</i> | <i>Zygophyllaceae</i> |

В других семействах наряду с наземными травами присутствуют растения иных жизненных форм — деревья, лианы, эпифиты и полуэпифиты. Такие известные семейства тропических растений, как *Zingiberaceae*,

Pandanaceae и *Commelinaceae*, не могут быть причислены к специализированным в связи с тем, что среди имбирных имеются эпифиты, в панданусовых — деревья и лианы и в коммелиновых — лианы.

Наиболее крупные 20 семейств располагаются в следующем порядке:

| | | | | | |
|------------------------|-----|-------------------------|----|------------------------|----|
| <i>Orchidaceae</i> | 224 | <i>Urticaceae</i> | 76 | <i>Selaginellaceae</i> | 40 |
| <i>Acanthaceae</i> | 178 | <i>Thelypteridaceae</i> | 64 | <i>Balsaminaceae</i> | 33 |
| <i>Rubiaceae</i> | 115 | <i>Araceae</i> | 60 | <i>Polygonaceae</i> | 33 |
| <i>Zingiberaceae</i> | 109 | <i>Adiantaceae</i> | 59 | <i>Primulaceae</i> | 20 |
| <i>Dryopteridaceae</i> | 105 | <i>Commelinaceae</i> | 55 | <i>Violaceae</i> | 18 |
| <i>Papilionaceae</i> | 101 | <i>Gesneriaceae</i> | 52 | <i>Polygalaceae</i> | 16 |
| <i>Aspleniaceae</i> | 92 | <i>Begoniaceae</i> | 40 | | |

На долю этих семейств приходится 1483 вида трав. Лидируют семейства *Orchidaceae* и *Acanthaceae* — в сумме 402 вида.

Во многих семействах присутствует всего несколько видов трав — *Taccaceae* и *Trilliaceae* включают по 5 видов, *Droseraceae* и *Oxalidaceae* — по 3 вида, *Aristolochiaceae*, *Costaceae*, *Ericaceae*, *Pentaphragmataceae*, *Philydraceae*, *Phormiaceae* и *Osmundaceae* — по 2 вида, *Berberidaceae* и *Restoriaceae* — по одному виду наземных трав.

Самые крупные 20 родов (из 14 семейств) располагаются в следующем порядке:

| | | | |
|---|----|--|----|
| <i>Hedyotis</i> (<i>Rubiaceae</i>) | 62 | <i>Pteris</i> (<i>Adiantaceae</i>) | 26 |
| <i>Begonia</i> (<i>Begoniaceae</i>) | 40 | <i>Justica</i> (<i>Acanthaceae</i>) | 23 |
| <i>Selaginella</i> (<i>Selaginellaceae</i>) | 40 | <i>Staurogyne</i> (<i>Acanthaceae</i>) | 21 |
| <i>Diplasium</i> (<i>Aspleniaceae</i>) | 39 | <i>Chirita</i> (<i>Gesneriaceae</i>) | 20 |
| <i>Strobilanthes</i> (<i>Acanthaceae</i>) | 39 | <i>Driopteris</i> (<i>Dryopteridaceae</i>) | 20 |
| <i>Crotalaria</i> (<i>Papilionaceae</i>) | 36 | <i>Pellionia</i> (<i>Urticaceae</i>) | 20 |
| <i>Habenaria</i> (<i>Orchidaceae</i>) | 34 | <i>Amorphophallus</i> (<i>Araceae</i>) | 18 |
| <i>Asplenium</i> (<i>Aspleniaceae</i>) | 33 | <i>Viola</i> (<i>Violaceae</i>) | 18 |
| <i>Impatiens</i> (<i>Balsaminaceae</i>) | 32 | <i>Pilea</i> (<i>Urticaceae</i>) | 17 |
| <i>Tectaria</i> (<i>Dryopteridaceae</i>) | 28 | <i>Elatostema</i> (<i>Urticaceae</i>) | 16 |

Эти роды включают 582 вида лесных трав.

В тропических лесах видовое разнообразие трав нередко уступает таковому деревьев или лиан, подобное явление хрестоматийно (Ричардс, 1961) и наблюдается в лесных сообществах со сложной структурой древостоя. Так, в лесах с сомкнутым многоуровневым древесным пологом и низкой освещенностью поверхности почвы встречаются единичные экземпляры или небольшие пятна трав. Проективное покрытие травами здесь составляет не более 10%. Однако в лесах с менее сложной структурой, а также в естественных разреженных лесах покрытие травами составляет 30–60 и 80–100% соответственно. В этих случаях ярус трав в зависимости от высоты растений нередко подразделяется на несколько подъярусов.

В случае если под пологом первичного лесного древостоя сформировался травяной ярус, таковой может быть как полидоминантным, так и с выраженным доминированием или содоминированием различных таксонов. Для наземных трав в лесах Вьетнама, как и для растений других биоморф, наблюдается доминирование и содоминирование на уровне семейства, рода и вида. Среди доминирующих семейств мы выделяем 9: *Araceae*, *Balsaminaceae*, *Commelinaceae*, *Gesneriaceae*, *Melastomataceae*, *Rubiaceae*, *Selaginellaceae*, *Urticaceae*,

Zingiberaceae. На уровне рода доминируют или содоминируют 11 родов из 7 семейств: *Alpinia*, *Curcuma*, *Globba*, *Kaempferia*, *Zingiber* (*Zingiberaceae*), *Angiopteris* (*Marattiaceae*), *Begonia* (*Begoniaceae*), *Diplasium* (*Aspleniaceae*), *Ophiorrhiza* (*Rubiaceae*), *Pseudodracontium* (*Araceae*), *Selaginella* (*Selaginellaceae*). Среди видов трав доминирование отмечено у *Aspidistra typica* (*Convallariaceae*), *Cheilopleuria bicuspis* (*Cheilopleuriaceae*), *Cyanotis cf. cristata* (*Commelinaceae*), *Dianella nemorosa* (*Phormiaceae*), *Dracaena angustifolia* (*Dracaenaceae*), *Hapaline calaniae* (*Araceae*), *Leptocarpus disjunctus* (*Restionaceae*), *Phrynium placentarium*, *Stachyphrynium minus* (*Marantaceae*) и *Schizachyrium sanguineum* (*Gramineae*).

Сапротрофные травы представлены под пологом первичных лесов тремя семействами — *Burmanniaceae*, *Lentibulaceae* и *Orchidaceae*. Большинство таких трав — эфемероиды, и они появляются над поверхностью почвы только в определенные периоды года. Особняком стоит такое лесное травянистое растение, как *Monotropastrum humile* (*Ericaceae*, подсем. *Monotropoideae*), — этот вид является облигатным микосимбиотрофом.

Травы-геофиты встречаются во всех обследованных нами лесах, за исключением мангров и горного криволесья, и отмечены в следующих родах и семействах: клубневые — *Amorphophallus*, *Arisaema*, *Pseudodracontium*, *Typhonium* (*Araceae*), *Curcuma*, *Gagnepainia*, *Kaempferia*, *Stahlianthus*, (*Zingiberaceae*), *Cyanotis* (*Commelinaceae*), *Habenaria*, *Nervilia* (*Orchidaceae*), *Tacca* (*Taccaceae*); корневищные — *Abelmoschus* (*Malvaceae*), *Disporopsis*, *Polygonatum* (*Convallariaceae*), *Hedychium*, *Gastrochilus*, *Globba*, *Zingiber* (*Zingiberaceae*), *Geodorum* (*Orchidaceae*); луковичные — *Crinum*, *Lilium* (*Liliaceae*). Больше всего геофитов обитает в равнинных светлых диптерокарповых лесах на приморских песках и на древнем речном аллювии.

Эпифитные растения используют в качестве субстрата для поселения и последующего развития части других растений — стволы, ветки деревьев разных порядков ветвления, стебли лиан, а также субстраты других эпифитов. В лесах Вьетнама такие растения принадлежат к 21 семейству споровых и цветковых.

Споровые представлены 10 семействами с 220 видами (из 45 родов):

| | | | |
|-------------------------|-----|-------------------------|----|
| <i>Polypodiaceae</i> | 108 | <i>Aspleniaceae</i> | 10 |
| <i>Hymenophyllaceae</i> | 31 | <i>Lycopodiaceae</i> | 8 |
| <i>Grammitidaceae</i> | 26 | <i>Lomariopsidaceae</i> | 5 |
| <i>Davalliaceae</i> | 18 | <i>Psilotaceae</i> | 2 |
| <i>Adiantaceae</i> | 11 | <i>Ophioglossaceae</i> | 1 |

Цветковые эпифиты — 12 семейств с 625 видами (из 102 родов):

| | | | |
|-----------------------|-----|------------------------|---|
| <i>Orchidaceae</i> | 550 | <i>Convallariaceae</i> | 2 |
| <i>Asclepiadaceae</i> | 29 | <i>Rubiaceae</i> | 2 |
| <i>Ericaceae</i> | 17 | <i>Zingiberaceae</i> | 2 |
| <i>Gesneriaceae</i> | 13 | <i>Euphorbiaceae</i> | 1 |
| <i>Piperaceae</i> | 4 | <i>Melastomataceae</i> | 1 |
| <i>Araceae</i> | 2 | <i>Urticaceae</i> | 1 |

Таким образом, в лесах Вьетнама обитает 844 вида эпифитных растений.

Специализированные семейства отмечены только среди споровых, и это *Grammitidaceae* с 6 родами и 26 видами мелких горных папоротников и *Psilotaceae* с 1 родом и 2 видами.

Наиболее крупное семейство среди споровых — *Polypodiaceae* (108 видов из 21 рода), среди цветковых — *Orchidaceae* (550 видов из 81 рода).

Крупные 10 родов среди споровых образуют следующую последовательность:

| | | | |
|---|----|--|---|
| <i>Pyrrisia</i> (<i>Polypodiaceae</i>) | 16 | <i>Asplenium</i> (<i>Aspleniaceae</i>) | 9 |
| <i>Colysis</i> (<i>Polypodiaceae</i>) | 15 | <i>Trichomanes</i> (<i>Hymenophyllaceae</i>) | 9 |
| <i>Lepisorus</i> (<i>Polypodiaceae</i>) | 12 | <i>Huperzia</i> (<i>Lycopodiaceae</i>) | 8 |
| <i>Davallia</i> (<i>Davalliaceae</i>) | 11 | <i>Crypsinus</i> (<i>Polypodiaceae</i>) | 7 |
| <i>Microsorium</i> (<i>Polypodiaceae</i>) | 11 | <i>Anthrophyum</i> (<i>Adiantaceae</i>) | 6 |

Среди цветковых (кроме орхидных, которые ниже рассмотрены отдельно) 9 родов из 20 располагаются таким образом:

| | | | |
|--|----|---|---|
| <i>Hoya</i> (<i>Asclepiadaceae</i>) | 21 | <i>Peperomia</i> (<i>Piperaceae</i>) | 4 |
| <i>Aeschynanthus</i> (<i>Gesneriaceae</i>) | 9 | <i>Lysionotus</i> (<i>Gesneriaceae</i>) | 3 |
| <i>Dischidia</i> (<i>Asclepiadaceae</i>) | 9 | <i>Rhododendron</i> (<i>Ericaceae</i>) | 3 |
| <i>Vaccinium</i> (<i>Ericaceae</i>) | 8 | <i>Polygonatum</i> (<i>Convallariaceae</i>) | 2 |
| <i>Agapetes</i> (<i>Ericaceae</i>) | 4 | | |

Остальные 11 родов имеют по одному эпифитному виду.

Среди эпифитов, освоивших тропические муссонные леса Вьетнама, самое богатое видами и родами семейство *Orchidaceae*. Принимая во внимание высокий уровень представленности таксонов орхидных среди эпифитных растений — 81 род, ниже приводим перечень наиболее крупных 20 родов (с указанием числа видов):

| | | | | | | | |
|---------------------|-----|---------------------|----|---------------------|---|---------------------|---|
| <i>Dendrobium</i> | 100 | <i>Cleisostoma</i> | 21 | <i>Luisia</i> | 9 | <i>Gastrochilus</i> | 6 |
| <i>Bulbophyllum</i> | 73 | <i>Thrixspermum</i> | 20 | <i>Aerides</i> | 8 | <i>Schoenorchis</i> | 6 |
| <i>Eria</i> | 41 | <i>Liparis</i> | 18 | <i>Flickengeria</i> | 8 | <i>Trichotisia</i> | 6 |
| <i>Coelogyne</i> | 32 | <i>Cymbidium</i> | 16 | <i>Phalaenopsis</i> | 8 | <i>Ceratostylis</i> | 5 |
| <i>Oberonia</i> | 24 | <i>Pholidota</i> | 11 | <i>Epigeneium</i> | 6 | <i>Otochilus</i> | 5 |

Наряду с двумя последними родами также по 5 видов содержат *Pteroceras*, *Taeniophyllum* и *Trichoglottis*. В остальных 58 родах число видов колеблется от одного до четырех.

Эпифиты в подавляющем большинстве — травянистые растения, однако в горных лесах они также представлены и деревянистыми растениями из сем. *Ericaceae* — родами *Rhododendron* и *Vaccinium*.

Эпифитные растения наблюдались нами во всех лесах Вьетнама — от мангров до горного кривоветья, и для них характерно доминирование на уровне семейств, родов и видов. В высокоствольных равнинных лесах доминируют (содоминируют) растения из семейств *Asclepiadaceae*, *Aspleniaceae*, *Orchidaceae*, *Polypodiaceae*, в низкоствольных разреженных — *Asclepiadaceae* и *Orchidaceae*. В горных лесах на пологих экранированных участках макросклонов доминируют представители *Ericaceae*, *Davalliaceae*, *Gesneriaceae*, *Hymenophyllaceae*, *Orchidaceae*. Иногда к этому перечню добавляется *Zingiberaceae*. Среди родов доминирование отмечено у *Aeschynanthus*

(*Gesneriaceae*), *Bulbophyllum*, *Coelogyne*, *Cymbidium*, *Dendrobium*, *Eria*, *Liparis*, *Pholidota* (*Orchidaceae*), *Dischidia* (*Asclepiadaceae*), *Pyrrisia* (*Polypodiaceae*), *Vaccinium* (*Ericaceae*). В некоторых лесных древостоях — специфичных по микроклимату — нами отмечено доминирование эпифитных растений на уровне вида. Такими доминантами оказались: *Cautleya gracilis* (*Zingiberaceae*), *Ceratostylis subulata*, *Eria paniculata*, *E. spirodela*, *Holcoglossum subulifolium*, *Oberonia anceps*, *Paphiopedilum villosum*, *Pleione* sp. (*Orchidaceae*), *Aglaomorpha coronans*, *Drynaria quercifolia*, *D. rigidula*, *Platyserium grande* (*Polypodiaceae*), *Hoya multiflora*, *H. obovata*, *Dischidia major*, *D. imbricata*, *D. nummularia* (*Asclepiadaceae*), *Hydnophytum formicarium* (*Rubiaceae*), *Oleandra pistillaris* (*Davalliaceae*), *Asplenium nidus* (*Aspleniaceae*) и *Remusatia vivipara* (*Araceae*).

Эпифиты селятся на большинстве лесообразующих древесных пород и на деревьях, формирующих средний и нижний высотные уровни лесного древостоя, а также на деревянистых, особенно долгоживущих, лианах. На пионерных деревьях и в посадках лесных культур эпифиты нами не отмечены.

По предпочтительности мест поселения на деревьях эпифиты подразделяются на кроновые и стволовые. При этом внутри этих групп также наблюдается предпочтение в локализации растений — основание кроны, скелетные ветви, тонкие ветви, базальная часть ствола или его средняя часть. Такое дробное подразделение мест поселения нагляднее всего проявляется в высокоствольных лесных древостоях, где для разных уровней пространства леса характерны специфические условия освещенности, температуры и влажности воздуха.

Наличие разного по природе, размерам и форме каменного (скального) субстрата стало, по-видимому, причиной появления узкоспециализированной группы растений, которые местом поселения избрали поверхность (не трещины и разломы) такого субстрата. Это — **литофиты**. Из облигатных литофитов нами отмечены следующие растения: из сем. *Orchidaceae* — *Porpax elwesii*, *Liparis clypeolum* и *Podochilus intermedium*; из сем. *Begoniaceae* — *Begonia sinuata*; из сем. *Zingiberaceae* — *Caulokaempferia* sp.; из сем. *Philydraceae* — *Philydrum lanuginosum*; из сем. *Aspleniaceae* — *Asplenium antrophyoides*; из сем. *Balsaminaceae* — *Hydrocera triflora*.

Среди эпифитов из семейств *Araceae*, *Aspleniaceae*, *Convallariaceae*, *Gesneriaceae*, *Orchidaceae*, *Polypodiaceae* многие виды встречаются как на стволах деревьев, так и на скальном субстрате. Причина такого «перехода» с субстрата на субстрат скрыта в специфике конкретного микроклимата участка лесной территории. Кроме того, некоторые наземные травы селятся также и на каменном субстрате, особенно в зоне капельного тумана водопадов на лесных реках. Здесь спектр таких факультативных литофитов значительно расширяется, и таковыми становятся травы из се-

мейств *Aspleniaceae*, *Balsaminaceae*, *Begoniaceae*, *Commelinaceae*, *Convallariaceae*, *Gesneriaceae*, *Lycopodiaceae*, *Orchidaceae*, *Selaginellaceae*, *Urticaceae*, а также лианы из родов *Nepenthes* (*Nepenthaceae*) и *Raphidophora* (*Araceae*). В руслах лесных рек на выступающих из воды камнях обычны растения рода *Acorus* (*Araceae*), по каменистым берегам близ уреза воды встречается крупный папоротник из рода *Osmunda* (*Osmundaceae*).

Полуэпифиты — растения, которые изначально селятся как эпифиты на стволах и ветвях деревьев (иногда на крупных лианах), а затем, используя воздушные и/или продвигающиеся по стволам деревьев корни, устанавливая связь с почвой. В лесах Вьетнама полуэпифиты представлены 7 семействами, 7 родами и 31 видом:

| | | | |
|---|----|---|---|
| <i>Ficus</i> (<i>Moraceae</i>) | 19 | <i>Vaccinium</i> (<i>Ericaceae</i>) | 2 |
| <i>Schefflera</i> (<i>Araliaceae</i>) | 4 | <i>Medinilla</i> (<i>Melastomataceae</i>) | 1 |
| <i>Poikilospermum</i> (<i>Cecropiaceae</i>) | 2 | <i>Sorbus</i> (<i>Rosaceae</i>) | 1 |
| <i>Fagraea</i> (<i>Gentianaceae</i>) | 2 | | |

Растения из большинства указанных семейств, за исключением *Melastomataceae*, — это крупные деревянистые растения, а виды рода *Ficus* (*Moraceae*) — при удачном поселении и развитии — становятся одними из самых высоких и мощных деревьев муссонных тропических лесов Вьетнама.

Специализированным является семейство *Cecropiaceae*, в которое входит один род *Poikilospermum* с двумя видами — *P. annamensis* и *P. suaveolens*.

Как факультативные полуэпифиты в горных лесах центрального и северного Вьетнама (на высотах 2400–2800 м над ур. моря) отмечены деревья из крупного рода *Rhododendron* (*Ericaceae*), а также *Sorbus watti* (*Rosaceae*).

Полуэпифиты предпочитают селиться на скелетных ветках деревьев, на стволах и в основании кроны. На одном крупном дереве нередко можно наблюдать совместное поселение нескольких крупных полуэпифитных растений. Однако на фикусах, уже трансформировавшихся в деревья, поселяются *Schefflera*, *Fagraea*, но не представители собственно го рода.

Полуэпифиты встречаются во всех лесных ландшафтах, кроме мангров и разреженных светлых диптерокарповых лесов на тяжелых почвах. Видовое разнообразие и обилие полуэпифитов достигает максимума в горных массивах.

Паразиты — лесные растения с этой специфической жизненной стратегией представлены в 7 семействах, таких, как *Balanophoraceae*, *Lauraceae*, *Loranthaceae*, *Rafflesiaceae*, *Santalaceae*, *Scrophulariaceae* (*Orobanchoidae*) и *Viscaceae*, — 66 видов из 21 рода — внушительное количество, учитывая специализацию этих растений.

Наиболее крупным семейством является *Loranthaceae* с 8 родами и 34 видами, число родов в других семействах не превышает 3, а видов — 11.

По числу видов распределение в родах следующее:

| | | | |
|---|---|---|---|
| <i>Viscum</i> (<i>Viscaceae</i>) | 9 | <i>Christisomia</i> (<i>Scrophulariaceae</i>) | 2 |
| <i>Helixanthera</i> (<i>Loranthaceae</i>) | 8 | <i>Loranthus</i> (<i>Loranthaceae</i>) | 2 |
| <i>Macrosolen</i> (<i>Loranthaceae</i>) | 7 | <i>Sarpia</i> (<i>Rafflesiaceae</i>) | 2 |
| <i>Scurrula</i> (<i>Loranthaceae</i>) | 7 | <i>Elythranthe</i> (<i>Loranthaceae</i>) | 1 |
| <i>Balanophora</i> (<i>Balanophoraceae</i>) | 5 | <i>Ginaloe</i> (<i>Viscaceae</i>) | 1 |
| <i>Dendrophloe</i> (<i>Loranthaceae</i>) | 4 | <i>Hyphear</i> (<i>Loranthaceae</i>) | 1 |
| <i>Taxillus</i> (<i>Loranthaceae</i>) | 4 | <i>Korthalsella</i> (<i>Viscaceae</i>) | 1 |
| <i>Dendrotrophe</i> (<i>Santalaceae</i>) | 3 | <i>Mitrasiemma</i> (<i>Rafflesiaceae</i>) | 1 |
| <i>Phacellaria</i> (<i>Santalaceae</i>) | 3 | <i>Rhopalocnemis</i> (<i>Balanophoraceae</i>) | 1 |
| <i>Aeginetia</i> (<i>Scrophulariaceae</i>) | 2 | <i>Thesium</i> (<i>Santalaceae</i>) | 1 |
| <i>Cassytha</i> (<i>Lauraceae</i>) | 2 | | |

За исключением *Lauraceae*, все семейства специализированы. Виды *Balanophoraceae*, *Rafflesiaceae*, *Santalaceae* и *Orobanchoidae* паразитируют на корнях лесных деревьев, лиан и трав. Представители семейств *Lauraceae*, *Loranthaceae* и *Viscaceae* — паразиты стволов и ветвей покрытосеменных деревьев (мы не зафиксировали паразитов на стволах и ветвях голосеменных). Растения из *Santalaceae* и *Viscaceae* могут паразитировать на других паразитических растениях, преимущественно из семейства *Loranthaceae*. Некоторые представители *Loranthaceae* также паразитируют на растениях из других родов своего же семейства. Это феномен гиперпаразитизма.

Паразитические растения встречаются в равнинных и горных лесах вплоть до высоты 2800 м над ур. моря. В высокоствольных равнинных лесах такие растения редки. Здесь в кронах деревьев верхней части лесного полога нами отмечены лишь единичные экземпляры паразитов — предположительно из сем. *Viscaceae*. В условиях разреженных равнинных древостоев (с *Melaleuca cajuputi* (*Myrtaceae*) и *Parinari annamensis* (*Chrysobalanaceae*)) на временно переувлажненных территориях паразиты из сем. *Loranthaceae* многочисленны и достигают крупных размеров (высота до 1 м, диаметр укороченного ствола 3 см и диаметр кроны до 1,5 м). Именно в таких древостоях отмечены массовые случаи гиперпаразитизма с участием растений из сем. *Viscaceae*. С подъемом в горы разнообразие паразитических растений возрастает. Паразиты корней, в частности представители сем. *Balanophoraceae*, появляются, как правило, с высоты 400–500 м над ур. моря, однако в некоторых горных массивах эти растения обнаруживаются только с отметок 1500–1700 м. Паразиты стволов и ветвей деревьев постоянно встречаются в горных лесах то единично, то (на отдельных участках) в массе.

В горных лесах паразиты ветвей и стволов развиваются на деревьях из следующих родов: *Manglietia* (*Magnoliaceae*), *Altingia* (*Altingiaceae*), *Adinandra*, *Schima* (*Theaceae*), *Exbucklandia* (*Hamamelidaceae*), *Lithocarpus*, *Quercus* (*Fagaceae*), *Elaeocarpus* (*Elaeocarpaceae*). Для горных лесов эти породы часто являются лесообразующими. В кронах крупных деревьев может развиваться сразу несколько экземпляров паразитических растений одной или разной таксономической принадлежности. Для горных лесов обычны представители родов *Macrosolen*, *Scurrula* и *Taxillus* (*Loranthaceae*).

Корневые паразиты деревьев из сем. *Balanophoraceae* (из родов *Balanophora* и *Rhopalocnemis*) обычны в древостоях, сложенных деревьями из *Magnoliaceae*, *Fagaceae*, *Hamamelidaceae* и *Elaeocarpaceae*. Растения из подсем. *Orobanchoidae*, также являясь паразитами корней, в отличие от *Balanophoraceae*, развиваются на корнях травянистых растений. В этом семействе два некрупных рода — *Aeginetia* и *Christisomia*. В некоторых горных лесах на высотах 800–1200 м среди имбирных трав из родов *Achasma* и *Atomum* облен паразит *Christisomia siamensis*.

Обсуждение результатов

Для муссонных тропических лесов Вьетнама характерны следующие основные жизненные формы или биоморфы растений: деревья, лианы, наземные травы, эпифиты, полуэпифиты и паразиты. По общему числу видов и семейств, в которые входят эти биоморфы (за исключением мхов и лишайников), а также по числу специализированных семейств и семейств-доминантов распределение в лесной флоре выглядит следующим образом (табл. 1).

Среди представленных биоморф в лесной флоре Вьетнама по числу видов лидируют деревья — 3140 видов, тогда как число видов лесных наземных трав составляет 1660, лиан — 1310, эпифитов — 844, паразитов — 66, полуэпифитов — 31 вид. Таким образом, общее разнообразие лесной флоры складывается из 7051 вида.

Деревья входят в состав 119 семейств — это самая многочисленная среди всех биоморфа, травы

Таблица 1

Количественные характеристики основных биоморф лесной флоры Вьетнама

| Виды и семейства лесной флоры | Биоморфы | | | | | | Итого |
|-------------------------------|----------|-------|----------------|---------|-------------|----------|-------|
| | деревья | лианы | наземные травы | эпифиты | полуэпифиты | паразиты | |
| Виды растений | 3140 | 1310 | 1660 | 844 | 31 | 66 | 7051 |
| Всего семейств | 119 | 79 | 101 | 21 | 7 | 7 | — |
| Специализированные | 47 | 15 | 50 | 2 | 1 | 6 | 122 |
| Семейства-доминанты | 16 | 9 | 9 | 9 | 4 | 4 | — |

относятся к 101 семейству, лианы — к 79, эпифиты — к 21, по 7 семейств имеют в своем составе полуэпифитные и паразитические растения. При этом общее число семейств растений в лесной флоре 215.

По такому показателю, как доля специализированных семейств относительно общего числа семейств в биоморфах, первенствуют паразитические растения — 85,7% (6 семейств из 7), затем следуют травы — 49,5% (50 из 101), деревья — 39,5 (47 из 119), лианы — 20,2 (16 из 79), полуэпифиты — 14,3 (1 из 7) и эпифиты — 9,5% (2 из 21). В сумме специализированные семейства составляют 56,7% от всех семейств лесной флоры (122 из 215). Соответственно 93 семейства включает в себя от двух до четырех (из шести) биоморф.

Таблица 2

Наиболее крупные семейства с растениями разных биоморф в лесной флоре Вьетнама

| Деревья | Число видов | Лианы | Число видов | Травы | Число видов | Эпифиты | Число видов | Полу-эпифиты | Число видов | Паразиты | Число видов |
|----------------------|-------------|-----------------------|-------------|-------------------------|-------------|-------------------------|-------------|------------------------|-------------|-------------------------|-------------|
| <i>Euphorbiaceae</i> | 360 | <i>Papilionaceae</i> | 123 | <i>Orchidaceae</i> | 224 | <i>Orchidaceae</i> | 550 | <i>Moraceae</i> | 19 | <i>Loranthaceae</i> | 34 |
| <i>Rubiaceae</i> | 278 | <i>Apocynaceae</i> | 99 | <i>Acanthaceae</i> | 178 | <i>Polypodiaceae</i> | 108 | <i>Araliaceae</i> | 4 | <i>Viscaceae</i> | 11 |
| <i>Lauraceae</i> | 239 | <i>Vitaceae</i> | 92 | <i>Rubiaceae</i> | 115 | <i>Hymenophyllaceae</i> | 31 | <i>Cecropiaceae</i> | 2 | <i>Santalaceae</i> | 7 |
| <i>Fagaceae</i> | 213 | <i>Convolvulaceae</i> | 86 | <i>Zingiberaceae</i> | 109 | <i>Asclepiadaceae</i> | 29 | <i>Ericaceae</i> | 2 | <i>Balanophoraceae</i> | 6 |
| <i>Myrsinaceae</i> | 130 | <i>Asclepiadaceae</i> | 71 | <i>Dryopteridaceae</i> | 105 | <i>Grammitidaceae</i> | 26 | <i>Gentianaceae</i> | 2 | <i>Scrophulariaceae</i> | 4 |
| <i>Araliaceae</i> | 128 | <i>Annonaceae</i> | 56 | <i>Papilionaceae</i> | 101 | <i>Davalliaceae</i> | 18 | <i>Melastomataceae</i> | 1 | <i>Rafflesiaceae</i> | 3 |
| <i>Gramineae</i> * | 96 | <i>Menispermaceae</i> | 43 | <i>Aspleniaceae</i> | 92 | <i>Ericaceae</i> | 17 | <i>Rosaceae</i> | 1 | <i>Lauraceae</i> | 2 |
| <i>Moraceae</i> | 96 | <i>Dioscoreaceae</i> | 42 | <i>Urticaceae</i> | 76 | <i>Gesneriaceae</i> | 13 | | | | |
| <i>Annonaceae</i> | 91 | <i>Caesalpinaceae</i> | 40 | <i>Thelypteridaceae</i> | 64 | <i>Adiantaceae</i> | 11 | | | | |
| <i>Rutaceae</i> | 89 | <i>Smilacaceae</i> | 37 | <i>Araceae</i> | 60 | <i>Aspleniaceae</i> | 10 | | | | |
| Итого | 1720 | Итого | 689 | Итого | 1124 | Итого | 813 | Итого | 31 | Итого | 67 |

* *Gramineae* — подсем. *Bambusoideae*.

Таблица 3

Наиболее крупные роды с растениями разных биоморф в лесной флоре Вьетнама

| Деревья | Число видов | Лианы | Число видов | Травы | Число видов | Эпифиты | Число видов | Полу-эпифиты | Число видов | Паразиты | Число видов |
|--------------------|-------------|--------------------|-------------|----------------------|-------------|---------------------|-------------|-----------------------|-------------|---------------------|-------------|
| <i>Lithocarpus</i> | 113 | <i>Dioscorea</i> | 42 | <i>Hedyotis</i> | 62 | <i>Dendrobium</i> | 100 | <i>Ficus</i> | 19 | <i>Viscum</i> | 9 |
| <i>Ardisia</i> | 90 | <i>Tetrastigma</i> | 39 | <i>Begonia</i> | 40 | <i>Bulbophyllum</i> | 73 | <i>Schefflera</i> | 4 | <i>Helixanthera</i> | 8 |
| <i>Ficus</i> | 79 | <i>Jasminum</i> | 33 | <i>Selaginella</i> | 40 | <i>Eria</i> | 41 | <i>Poikilospermum</i> | 2 | <i>Macrosolen</i> | 7 |
| <i>Diospyros</i> | 73 | <i>Smilax</i> | 33 | <i>Diplasium</i> | 39 | <i>Coelogyne</i> | 32 | | | <i>Scurrula</i> | 7 |
| <i>Castanopsis</i> | 54 | <i>Piper</i> | 31 | <i>Strobilanthes</i> | 39 | <i>Oberonia</i> | 24 | <i>Fagraea</i> | 2 | <i>Balanophora</i> | 5 |
| <i>Litsea</i> | 43 | <i>Bauhinia</i> | 28 | <i>Crotalaria</i> | 36 | <i>Cleisostoma</i> | 21 | <i>Vaccinium</i> | 2 | <i>Dendrophthoe</i> | 4 |
| <i>Cinnamomum</i> | 42 | <i>Dalbergia</i> | 24 | <i>Habenaria</i> | 34 | <i>Hoya</i> | 21 | <i>Medinilla</i> | 1 | <i>Taxillus</i> | 4 |
| <i>Phyllanthus</i> | 42 | <i>Ipomoea</i> | 22 | <i>Asplenium</i> | 33 | <i>Thrixspermum</i> | 20 | <i>Sorbus</i> | 1 | <i>Dendrotrophe</i> | 3 |
| <i>Quercus</i> | 41 | <i>Calamus</i> | 20 | <i>Impatiens</i> | 32 | <i>Liparis</i> | 18 | | | <i>Phacellaria</i> | 3 |
| <i>Elaeocarpus</i> | 40 | <i>Melodinus</i> | 19 | <i>Tectaria</i> | 28 | <i>Pyrrosia</i> | 16 | | | <i>Aeginetia</i> | 2 |
| Итого | 617 | Итого | 291 | Итого | 383 | Итого | 366 | Итого | 31 | Итого | 52 |

Доминирование в муссонных лесах свойственно всем рассмотренным биоморфам и характерно для таких таксонов, как семейство, род и вид. На уровне семейства среди деревьев доминируют 16 семейств, среди лиан, наземных трав и эпифитов — по 9 семейств, среди полуэпифитов и паразитов — по 4 семейства.

В лесной флоре Вьетнама насчитывается приблизительно 330 видов деревьев, которые формируют в горных и равнинных лесах верхний древесный подъярус, из них 48 — виды-доминанты (или содоминанты). На промежуточные уровни лесного пространства приходится основное видовое разнообразие деревьев, здесь насчитывается до 2460 видов деревьев. Нижний подъярус древостоев формируют 320 видов. Столь близкое количественное соотношение с деревьями верхнего подъяруса (330) указывает, по-видимому, на присутствие экстремальных черт среды обитания (высокая инсоляция и связанные с ней высокая температура воздуха и эффект иссушения для верхних уровней пространства леса и, напротив, часто крайне низкая освещенность в приземной части лесного полога).

Распределение наиболее крупных десяти семейств и родов по биоморфам (за исключением полуэпифитов и паразитов, число семейств и частично родов которых менее десяти) представлено в табл. 2 и 3. Как следует из этих таблиц, по числу видов, входящих в наиболее крупные семейства и роды, лидируют деревья — 1720 и 617 видов соответственно, далее располагаются наземные травы (1218 и 383), эпифиты (813 и 366) и лианы (689 и 291). Ряд семейств, приведенных в табл. 2, включают разные биоморфы: *Rubiaceae* — деревья и травы, *Lauraceae* — деревья и паразиты, *Araliaceae* и *Moraceae* — деревья и полуэпифиты, *Annonaceae* — деревья и лианы, *Asclepiadaceae* — лианы и эпифиты, *Orchidaceae* — наземные травы и эпифиты, *Ericaceae* — эпифиты и полуэпифиты, *Papilionaceae* — лианы и наземные травы и

Aspleniaceae — наземные травы и эпифиты. Среди крупных родов (табл. 3) только *Ficus* и *Ardisia* совмещают более одной биоморфы — деревья и полуэпифиты и деревья, травы и лианы соответственно.

Заключение

Наиболее крупные 10 семейств и родов лесной флоры Вьетнама и входящие в их состав биоморфы представлены в табл. 4 и 5. Важно оговориться, что для флор различных лесных массивов иерархия таксонов и их общий перечень будут различны.

Таблица 4

Наиболее крупные десять семейств лесной флоры Вьетнама

| № | Семейства | Число видов | Жизненные формы (по убыванию степени участия в семействе) | Процент от лесной флоры |
|----|----------------------|-------------|---|-------------------------|
| 1 | <i>Orchidaceae</i> | 774 | эпифиты, травы | 11,0 |
| 2 | <i>Rubiaceae</i> | 428 | деревья, травы, лианы, эпифиты | 6,0 |
| 3 | <i>Euphorbiaceae</i> | 380 | деревья, травы, лианы, эпифиты | 5,4 |
| 4 | <i>Papilionaceae</i> | 315 | лианы, травы, деревья | 4,5 |
| 5 | <i>Lauraceae</i> | 241 | деревья, паразиты | 3,4 |
| 6 | <i>Fagaceae</i> | 213 | деревья | 3,0 |
| 7 | <i>Acanthaceae</i> | 184 | травы, лианы | 2,6 |
| 8 | <i>Myrsinaceae</i> | 148 | деревья, лианы, травы | 2,1 |
| 9 | <i>Annonaceae</i> | 147 | деревья, лианы | 2,1 |
| 10 | <i>Araliaceae</i> | 139 | деревья, полуэпифиты, лианы, травы | 2,0 |
| | Итого | 2969 | | 42,1 |

Таблица 5

Наиболее крупные десять родов лесной флоры Вьетнама

| № | Роды | Число видов | Жизненные формы (по убыванию степени участия в роде) | Процент от лесной флоры |
|----|------------------------------------|-------------|--|-------------------------|
| 1 | <i>Ficus (Moraceae)</i> | 115 | деревья, полу-эпифиты, лианы | 1,6 |
| 2 | <i>Lithocarpus (Fagaceae)</i> | 113 | деревья | 1,6 |
| 3 | <i>Dendrobium (Orchidaceae)</i> | 100 | эпифиты | 1,4 |
| 4 | <i>Ardisia (Myrsinaceae)</i> | 94 | деревья, травы, лиана | 1,3 |
| 5 | <i>Bulbophyllum (Orchidaceae)</i> | 73 | эпифиты | 1,0 |
| 6 | <i>Diospyros (Ebenaceae)</i> | 73 | деревья | 1,0 |
| 7 | <i>Hedyotis (Rubiaceae)</i> | 65 | травы, лианы | 0,9 |
| 8 | <i>Phyllanthus (Euphorbiaceae)</i> | 55 | деревья, травы | 0,8 |
| 9 | <i>Castanopsis (Fagaceae)</i> | 54 | деревья | 0,8 |
| 10 | <i>Litsea (Lauraceae)</i> | 43 | деревья | 0,6 |
| | Итого | 785 | | 11,6 |

Девять из десяти указанных семейств содержат в своем составе растения разных биоморф, в то время как на уровне родов это только четыре из десяти. Вклад десяти семейств в лесную флору составляет 42,0% (для взятых в отдельности семейств колеблется от 2,0 до 11,0%), родов — 9,8% (от 0,6 до 1,6%).

Тхай Ван Чунг (Thai Van Trung, 1962, цит. по: А.И. Толмачев, 1986, с. 70) включает во флору Вьетнама 7146 видов растений, при этом, по его данным, десять крупнейших семейств представляют 30% состава флоры (2144 вида — подсчеты наши). Согласно более поздней сводке, составленной Фам Ке Локом (Pham Ke Loc, 1998, цит. по: Аверьянов et al., 2003b), общую флору страны (с учетом лесной, нелесной и интродуцентов) составляют 10 350 видов из 305 семейств, а самые крупные десять семейств включают в себя 3816 видов, или 36,9% (табл. 6).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ву Ты Лап. Вьетнам. Географические сведения. Ханой, 1980. 280 с.

Кузнецов А.Н. Растительность массива Фансипан // Материалы зоолого-ботанических исследований в горном массиве Фансипан (северный Вьетнам). Сер. Биоразнообразие Вьетнама. М.; Ханой, 1998. С. 81–128.

Кузнецов А.Н. Первичные тропические леса и биотопы горного массива Чыонг Шон на территории Национального парка Ву Куанг, Вьетнам // Материалы зоолого-ботанических исследований в Национальном парке Ву Куанг. Сер. Биоразнообразие Вьетнама. М.; Ханой, 2001. С. 51–161.

Таблица 6

Наиболее крупные десять семейств во флоре Вьетнама

| № | Семейства | Число видов | Процент от общей флоры | № | Семейства | Число видов | Процент от общей флоры |
|---|----------------------|-------------|------------------------|----|--------------------|-------------|------------------------|
| 1 | <i>Orchidaceae</i> | 753 | 7,8 | 6 | <i>Cyperaceae</i> | 304 | 3,2 |
| 2 | <i>Fabaceae</i> | 557 | 5,8 | 7 | <i>Asteraceae</i> | 291 | 3,0 |
| 3 | <i>Poaceae</i> | 467 | 4,9 | 8 | <i>Lauraceae</i> | 245 | 2,5 |
| 4 | <i>Euphorbiaceae</i> | 416 | 4,3 | 9 | <i>Fagaceae</i> | 211 | 2,2 |
| 5 | <i>Rubiaceae</i> | 395 | 4,1 | 10 | <i>Acanthaceae</i> | 177 | 1,8 |

Таким образом, флору части региона Юго-Восточной Азии в границах Вьетнама составляют 10 350 видов растений, тогда как в формировании лесной флоры участвует 7051 вид. Эти лесные растения представлены следующими биоморфами: деревья — 3140 видов (44,5%), наземные травы — 1660 видов (23,5%), лианы — 1310 видов (18,6%), эпифиты — 844 вида (12,0%), паразиты — 66 видов (0,9%), полу-эпифиты — 31 вид (0,4%).

Наиболее крупные десять семейств всей флоры страны, по Фам Ке Локу, включают в себя 3816 видов, или 36,9%, лесной, по нашим данным, — 2969 видов, или 42%. Из наиболее крупных семейств (представленных в табл. 4 и 6) совпали шесть. Следует отметить, что крупное сем. *Fabaceae* нами рассматривалось подразделенным на *Caesalpiniaceae*, *Mimosaceae* и *Papilionaceae* — в сумме эти три семейства включают 497 видов лиан, деревьев и трав.

Десять наиболее крупных семейств лесной флоры — приблизительно двадцатая часть от общего числа семейств растений, участвующих в сложении муссонных тропических лесов Вьетнама. Тем не менее они включают в себя 42% лесных видов и все биоморфы.

Очевидно, что при дальнейшем изучении лесной флоры Вьетнама рассмотренные биоморфы пополнятся новыми для науки видами растений при условии, если сами объекты исследований — муссонные тропические леса — будут сохранены.

Кузнецов А.Н. Тропический диптерокарповый лес. М., 2003. 140 с.

Кузнецов А.Н., Кузнецова С.П. Растительность карстового горного массива Ке Банг — Фон Ня, провинция Куанг Бинь, Центральный Вьетнам // Материалы зоолого-ботанических исследований в карстовом массиве Ке Банг — Фон Ня. Сер. Биоразнообразие Вьетнама. М.; Ханой, 2003. С. 21–78.

Кузнецов А.Н., Кузнецова С.П. Растительность горного массива Хон Ба — Би Дуп, пров. Кхань Хоа, Южный Вьетнам // Материалы зоолого-ботанических исследова-

ний в горном массиве Хон Ба — Би Дуп. Сер. Биоразнообразия Вьетнама. М.; Ханой, 2006.

Ричардс П.У. Тропический дождевой лес. М., 1961. 448 с.

Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Толмачев А.И. Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. Новосибирск, 1986. 195 с.

Averyanov L.V., Averyanova A.L. Updated checklist of the orchids of Vietnam. Hanoi, 2003a. 102 p.

Averyanov L.V., Phan Ke Loc, Nguen Tien Hiep, Harder D.K. Phytogeographic review of Vietnam and adjacent areas of Eastern Indochina // Komarovia, Vol. 3. Science Publishers. Enfield (NH), USA; Plymouth, UK, 2003b. 83 p.

Hill K.D., Hiep T. Nguen, Phan K. Loc. The genus *Cycas* (Cycadaceae) in Vietnam // The Botanical Review. 2004. Vol. 70, N 2. P. 134–193.

Kuznetsov A.N. The forest of Vu Quang Nature. A description of Habitats and plant communities. Hanoi, 2001a. 102 p.

Kuznetsov A.N. Forest vegetation types // A preliminary Biodiversity assessment of the Kon Plong Forest Complex, Kon Tum Province, Vietnam. Hanoi, 2001. P. 8–24.

Kuznetsov A.N. Forest vegetation types // A biodiversity survey and assessment of selected sites within Na Hang Nature Reserve and Ba Be National Park, Vietnam. Hanoi, 2003. P. 4–14.

Kuznetsov A.N. Rapid Botanical assessment of Tam Dao National Park: Detailed botanical survey. GTZ Project – TDNP. Hanoi, 2005. 74 p.

Pham Hoang Ho. Cay Co Viet Nam (An Illustrated Flora of Vietnam). Nha Xuat Ban Tre. Quyen I–III, Tp. Ho Chi Minh, 1999–2000. T. I — 991 p.; T. II — 953 p.; T. III — 1020 p. (На вьетнам. яз.)

Phan Ke Loc. On the systematic structure of Vietnamese flora // Floristic characteristics and diversity of East Asian Plants. Proceedings of the First International Symposium on Flora Characters and Diversity of E Asian Plants. Kunming, 1996. Beijing; Berlin ect., 1998. P. 122–129.

Schmid M. Vegetation Du Viet Nam, Le massif sud-annamitique et les regions limitrophes. Paris, 1974. 243 p.

Thai Van Trung. Nhung he sinh thai rung nhiet doi o Viet Nam. Tp. Ho Chi Minh, 1999. 298 p. (На вьетнам. яз.)

Ин-т проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова РАН, Москва

Поступила в редакцию
25.12.06

Российско-Вьетнамский тропический н.-и. и технологический центр,
Ханой, Вьетнам

УДК 582.657.2:581.4

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ РЕВИЗИЯ ПОДСЕКЦИИ *SALSUGINEA* TZVEL. СЕКЦИИ *POLYGONUM* (*POLYGONUM* L., *POLYGONACEAE*)

О.В. Юрцева

Настоящая работа посвящена уточнению морфологических признаков представителей подсекции *Salsuginea* рода *Polygonum*. Цель ее — дать таксонам подробную морфологическую характеристику и разрешить неясные вопросы их систематики. «Подсекция *Salsuginea* Tzvel. объединяет растения засоленных местообитаний с линейными или почти линейными листьями, часто с одной средней жилкой. Цветки довольно немногочисленные, но часто с длинной трубкой, расположены в пазухах безлистных раструбов или раструбов с сильно редуцированными пластинками; орешки длиной 1,3–2,5 мм, едва блестящие» (Цвелев, 1979). В этой подсекции было описано 4 таксона: *P. salsugineum* Bieb. (Marschall-Bieberstein, 1798), *P. aschersonianum* H. Gross (Gross, 1913), *P. samarense* H. Gross (Gross, 1913) и *P. scythicum* Клоков (Клоков, 1952). Проблемы с их распознаванием обусловлены несколькими причинами. Во-первых, эти растения очень близки габитуально и различия крайне слабы. Например, *P. aschersonianum* отличается от *P. salsugineum* лишь светлыми гиалиновыми раструбами. Описанный из Причерноморья (Аскания-Нова) *P. scythicum* (Клоков, 1952) столь сходен с *P. samarense*, что Н.Н. Цвелев (1979) включил его в состав *P. samarense* как синоним. Позднее Н.Н. Цвелев (1996) включил оба этих таксона в состав *P. aschersonianum*. Во-вторых, возможно гибридное происхождение *P. aschersonianum* и *P. samarense* от скрещивания *P. salsugineum* Bieb. × *P. aviculare* L. (Григорьев, 1930; Комаров, 1936), ведущее к повышенной изменчивости. В первом издании *Flora Europaea* (Webb, Chater, 1964) *P. salsugineum*, *P. aschersonianum* и *P. samarense* представлены как самостоятельные виды, во втором (Akeroyd, 1993) отмечено, что *P. aschersonianum* и *P. samarense* могут быть вариантами *P. salsugineum* или его гибридами с *P. aviculare* L. или *P. arenastrum* Voreau.

Затрудняет определение таксонов и гетерокарпия, которая проявляется в наличии летних и осенних плодов, различающихся размерами, окраской, консистенцией и поверхностью околоплодника, а также размерами и степенью расчленения остающегося при плодах околоцветника, на что у *P. salsugineum* впервые обратил внимание Янишевский (1927а, 1927б). Летние плоды образуются в августе — начале сентября, осенние — в конце сентября — октябре. Летние плоды с толстым кожистым околоплодником почти полностью спрятаны в околоцветнике, рассе-

ченном наполовину; осенние — с пленчатым околоплодником — далеко выдаются из околоцветника, имеющего длинную трубку и короткие доли. При сравнении разных таксонов необходимо сопоставление однотипных плодов. Кроме того, у *P. salsugineum* и *P. aschersonianum* иногда возникают аномально разросшиеся неплодущие орешки в зеленом трубчатом околоцветнике, — возможно, тераты, возникшие из-за проникновения личинок насекомых.

Поскольку первичные диагнозы видов неполны, а в ключах для определения нередко используются только вегетативные признаки (Цвелев, 1979, 1996), мы обратились к изучению типового материала и морфологической изменчивости видов. Исследован типовой материал, хранящийся в гербариях Берлинского ботанического музея (В), БИН РАН им. В.Л. Комарова (LE) и Института ботаники им. Н.Г. Холодного АН Украины (KW). Изучен гербарный материал, собранный О.В. Юрцевой и Е.В. Мавродиным в 2003–2006 гг. в окрестностях Красноармейского р-на г. Волгограда (бывший г. Сарепта). В результате мы приняли заключение о видовой самостоятельности трех из четырех видов подсекции.

Знакомство с типовым материалом, с диагнозами видов, природным и гербарным материалом подтвердило существование у *P. salsugineum*, *P. aschersonianum*, *P. samarense* характерных и стойких различий. *P. salsugineum*, без сомнения, представляет собой самостоятельный вид, отличающийся строением листьев, раструбов, желтой окраской околоцветника, шиловидными тычиночными нитями, ланцетной формой плодов, что ставит его в обособленное положение относительно большинства видов рода и секции *Polygonum*.

P. aschersonianum очень близок к *P. salsugineum*. Для обоих характерны желтые околоцветники и ланцетные темно-бурые равномерно папиллозные плоды. Но есть и отличия. У *P. salsugineum* раструбы длиной 5–6 мм, трубчато-воронковидные, бурые, с 13–20 бурыми жилками и острыми длинными ровными зубцами, а у *P. aschersonianum* раструбы длиной 7–10 мм, трубчатые, наверху полупрозрачные, с 10–17 жилками, разорванные на светлые нитевидно-ланцетные дольки. У *P. salsugineum* нити тычинок шиловидные, длиной 0,3–0,4 мм, едва расширенные в основании, а у *P. aschersonianum* тычиночные нити короче, у тычинок внутреннего круга заметно расширенные в основании.

P. samarense отличается от *P. salsugineum* и *P. aschersonianum* целым рядом признаков. Для летних цветков *P. samarense* характерны околоцветники, рассеченные на 1/2–2/3 длины, с белыми или розовато-белыми краями долей, приоткрывающих верхушку неравно трехгранного яйцевидного светло- или темно-бурого плода с равномерно или полосато-папиллозными гранями. Кроме того, он имеет резко расширенные в основании тычиночные нити, полупрозрачные, светлые, блестящие раструбы длиной 7–10 мм с 10–13 желтыми жилками, разорванные на длинные нитевидно-ланцетные дольки, что отличает его от *P. salsugineum*. Большое сходство типовых образцов *P. samarense* и *P. scythicum* позволяет объединить их под названием *P. samarense*.

Ниже приведен таксономический конспект подсемейства *Salsuginea*.

P. salsugineum. Bieb. 1798, Tabl. Prov. Casp. Terek et Kour: 114; O. et V. Fedchenko, 1916, Consp. Fl. Turkestan., 6: 287; Григорьев, 1930, Фл. Юго-Востока европ. ч. СССР, 4: 109; Павлов, 1935, Фл. Центр. Казах. 2: 85; Ком. 1936, Фл. СССР, 5: 625; Гроссгейм, 1945, Фл. Кавказа, 2-е изд., 3: 107; Клоков, 1952, Фл. УРСР, in Addenda II, 650, 202; Байтенов, Павлов, 1960, Фл. Казахстана, 3: 158; Чукавина, 1971, Опр. раст. Ср. Азии, 2: 213; Webb. a Chater, 1964, Fl. Europ., 1: 78; Шалыт, 1972, Опр. раст. Крыма: 118; Цвелев, 1979, Новости сист. высш. раст., 15: 139; Akeroyd, Webb, Chater, 1993, Fl. Europ., 1: Ed. 2: 94; Цвелев, 1996, Фл. Вост. Европы, 9: 147. — Спорыш солонцеватый.

Протолог. «Ad scaturigenes salsas et petroleo inquinatas circa Veterem Schamachiam copiosum» — Восточный Кавказ, окрестности Шемахи на территории Азербайджана.

Лектотип. «*Polygonum salsugineum*. Gen. 185. spec. Biebersteinii 753. Hab. in Caucasi orientalis. 1798» (Цвелев, 1978, с. 178, без указания места сбора, LE!).

Типовой образец, хранящийся в Гербарии БИН РАН им. В.Л. Комарова (LE), не имеет цветков и плодов, однако сопоставление его с другими сборами Ф.А. Marschall-Bieberstein и А. Becker из Сарепты не оставляет сомнений, что это *P. salsugineum*.

Морфологическая характеристика. Однолетнее растение со светло-желтым извилистым, слабо ветвящимся корнем, равным по толщине главному побегу. Главный побег высотой 5–70 см, прямостоячий, ветвящийся от основания, с многочисленными распростертыми, восходящими или приподнимающимися боковыми побегами длиной 5–50 см. Побеги голые, гладкие, едва заметно мелкоребристые, нижние междоузлия длиной 10–30 см, постепенно длина междоузлий сокращается к верхушкам побегов в 1,5–2 раза, достигая 7–20 мм (рисунок, а–е).

Раструбы нижних листьев длиной 4–8 мм, в 4–5 раз короче междоузлий, узкотрубчатые или трубчатого-воронковидные, с многочисленными (12–20) ржаво-бурыми жилками, в основании бурые, иногда с

антоциановым окрашиванием, впоследствии до половины и больше надрезанные на многочисленные нитевидные дольки, состоящие из жилки и небольшого бурого окаймления. Раструбы верхних листьев длиной 3–6 мм, трубчатые, плотно охватывают стебель, с 10–20 жилками, в основании травянистые, в верхней трети или четверти глубоко остро надрезанные между тесно расположенными ржаво-бурыми жилками, узко окаймленными полупрозрачной гиалиновой тканью (рисунок, а). Верхушки побегов несут сближенные узлы с раструбами, лишенными листовых пластинок, и напоминают побеги миниатюрного хвоща.

У нижних стеблевых листьев пластинки длиной 5–30 мм и шириной 0,3–1,2 (2) мм, линейные или линейно-шиловидные, с остроконечной или туповатой верхушкой, к основанию суженные, с подвернутыми краями или свернутые в трубку, с выраженной средней жилкой и отходящими от нее под очень острым углом боковыми жилками, плотные, темно- или серо-зеленые, легко опадающие. Листья прямые или серповидно изогнутые и постепенно уменьшаются к верхушкам побегов.

У верхних стеблевых листьев пластинки сильно или полностью редуцированы, длиной до 3–6 мм и шириной 0,3–0,5 мм, линейные или линейно-шиловидные, свернуты в трубку, с единственной жилкой.

Цветки по 1–2 в монохазиях, расположенных в раструбах верхних листьев, на цветоножках, спрятанных или выдающихся из раструба. У летних цветков околоцветник желтый, иногда с антоциановым окрашиванием, трубчатый, длиной 1,5–2,2 мм, с узкими долями, равными трубке или составляющими треть его общей длины, немного приоткрывающими верхушку плода. Внутренние доли с округлыми верхушками, внешние килеватые, с заостренными вогнутыми верхушками (рисунок, б). Тычинок 6–7 (от 5 до 9), с ланцетно-шиловидными нитями длиной 0,3–0,4 мм, которые у трех тычинок внутреннего круга едва расширены к основанию (рисунок, в).

Летние плоды длиной 1,7–2,5 мм, шириной 0,7–1 мм, в сечении почти равносторонние, с плоскими узколанцетными гранями и острыми наверху ребрами, кожистым околоплодником, 3 свободными стилодиями и головчатыми рыльцами. Молодые плоды темно-оливковые, зрелые — темно-бурые или почти черные, слегка выдаются из околоцветника (рисунок, г, д). Поверхность граней матовая, едва блестящая, тонко и равномерно усеянная мелкими папиллами (Yurtseva, 2001).

У осенних плодов околоцветник зеленовато-желтый, длиной 3–4 мм, с длинной узкой трубкой, плотно охватывающей плод, и долями, в 3–4 раза короче трубки (длиной около 1 мм). Осенние плоды длиной 5–6 мм и шириной 0,7–0,8 мм, в сечении округло-треугольные, в очертании линейно-ланцетные, серповидно изогнутые, оливково-бурые, часто с крас-

новатыми продольными штрихами, пленчатым околоплодником с матовой гладкой поверхностью, наполовину выдаются из околоцветника (на 3–4 мм) (рисунок, е).

Цветет в конце августа — сентябре, плодоносит в сентябре.

Экология. На остепненных гипсоносных, каменистых, глинистых или сланцевых меловых склонах, плотных глинистых песчаниках, по окраинам солончаков (Янишевский, 1927а, 1927б; Павлов, 1935; Комаров, 1936; Чукавина, 1971; Цвелев, 1979, 1996).

Распространение.

Украина: Причерноморье, Восточный Крым (Керченский полуостров).

Азербайджан: окрестности Шемахи.

Грузия: Тбилиси.

Россия: Предкавказье (Терек, Минеральные Воды, Тамань, Темрюк); Калмыкия (Ергени, Яшкуль-Ялмата); Дагестан (Кизыл-Юрт, Чир-Юрт); среднее и нижнее течение рек Дона и Волги (Самара, Хвалынский, Саратов и область, Камышин, Волгоград, Астрахань); Мордовия; Заволжье (Саратовская обл., Оренбургская обл. (с. Ново-Александровка, Новоорск, с. Теплое Первомайского р-на).

Казахстан: Уральская обл. (Чижи); Атырауская (Гурьевская) обл. (Джаман-Индер); Актауская (Мангышлакская) обл. (Арал-Каспий); Актыубинская обл. (Темир, г. Кора-Шоко; Челкар; Приаралье, пески Большие Барсуки, р. Эмба; Иргизский р-н, Баймен-сай); Кустанайская обл. (Донгузтау, Сай Камысти; Тургайское плато, Наурузум, оз. Куш-Мурун, г. Кабак, Наурузумский заповедник, р. Верх. Тобол; Сарысу, Джаркуль, Кара-Чохаб); Джезказганская обл. (Прибалхашье); Акмолинская обл.; Кзыл-Ординская обл. (Карсакапай, Карсакапайский заповедник).

P. aschersonianum H. Gross, 1913, Bot. Jahrb. 49, 2: 341; Григорьев, 1930, Фл. Юго-Востока европ. ч. СССР, 4: 110; Гроссгейм, 1935, Фл. Кавказа, 3: 107; Ком., 1936, Фл. СССР, 5: 629; Webb., Chater, 1964, Fl. Europ., 1: 78; Цвелев, 1978, Новости сист. высш. раст., 15: 139; Цвелев, 1989, Новости сист. высш. раст., 26: 70; Akeroyed, Webb, Chater, 1993, Fl. Europ. 1: Ed. 2: 94; Цвелев, 1996, Фл. Вост. Европы, 9: 147 pro parte. — *P. salsugineum* var. *sarepta* A. Becker, in Herb. — *P. salsugineum* var. *prostrata* Trautv., in Herb. — Спорыш Ашерсона.

Голотип. «Rossia; ad Wolgam infer. Acc. 17 Dec. 1898. Leg. A. Becker» (В 10 02 02013, изучено фото).

В Гербарии Берлинского ботанического музея имеется также лист с этикеткой «*Polygonum Aschersonianum* H. Gross; Sarepta. Becker» (В 10 02 02014, изучено фото) с аналогичными растениями.

В Гербарии БИН РАН им. В.Л. Комарова в качестве изотипа, обозначенного Н.Н. Цвелевым, хранится образец с этикеткой «*P. salsugineum* M. Bieb. var. *prostrata* Trautv. Flora Sareptana. Mis. A. Becker. 1864. n. 2690. Ex Herb. Trautv.», определенный W. Lipsky как *P. aschersonianum* Gross. (LE!), но не являющийся изотипом. Кроме того, в Гербарии БИН РАН им. В.Л. Комарова лежат еще шесть листов, собранных А. Веcker в 50–90-х гг. XIX в. на гипсоносных склонах холмов в окрестностях г. Сарепта под разными названиями: *P. salsugineum*, *P. salsugineum* var.

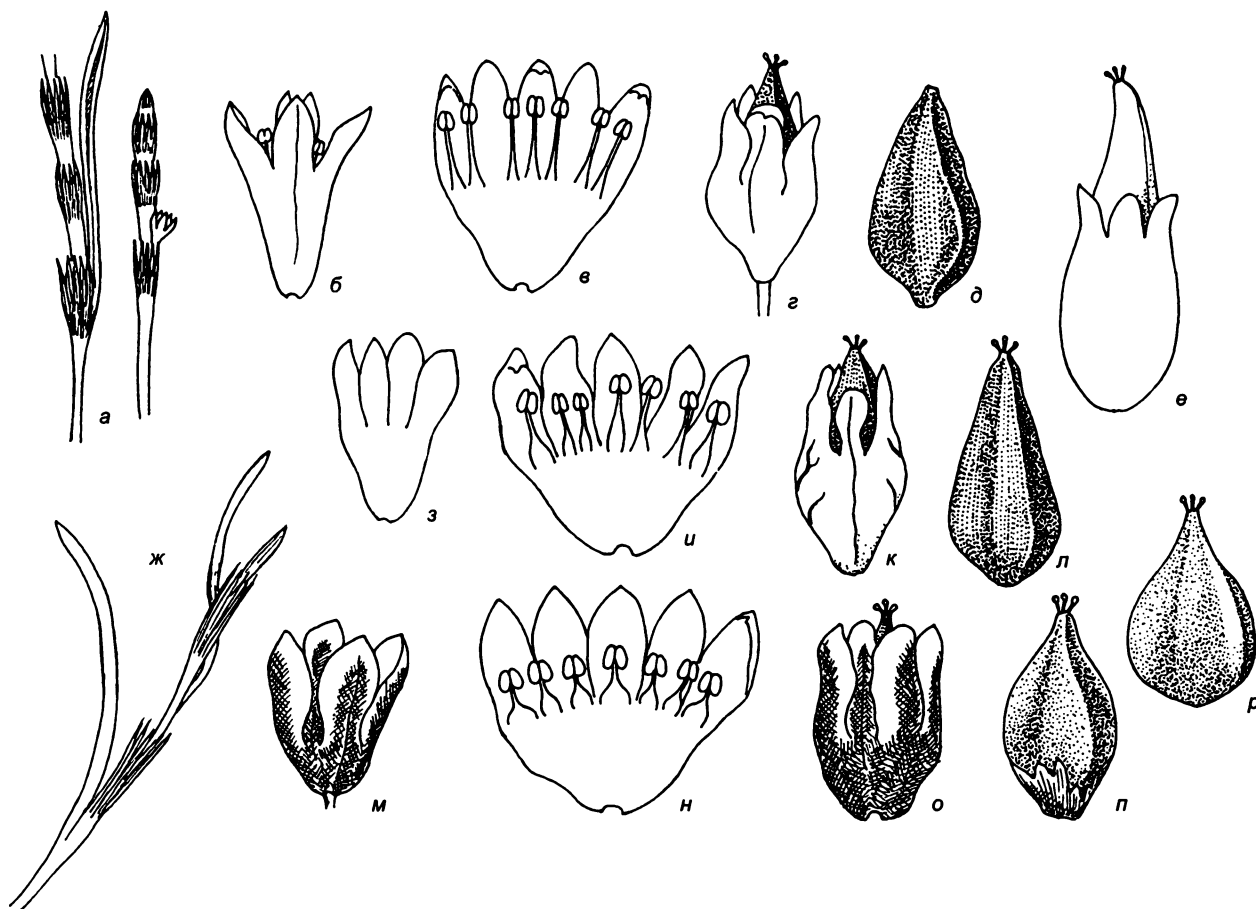
sarepta A. Becker, *P. salsugineum* var. *prostrata* Trautv., *P. graminifolium*, *P. aviculare*, *P. aschersonianum*, *P. acetosum*? Смонтированные на них растения соответствуют признакам типа.

Морфологическая характеристика. Однолетнее растение со светло-желтым извилистым, слабоветвящимся корнем, равным по толщине главному побегу или более толстым. Главный побег слабо выражен, высотой 5–30 см, с многочисленными, отходящими от основания распростертыми или приподнимающимися боковыми ветвями длиной 5–20 см. Стебли голые, гладкие, едва заметно полосатые, нижние междоузлия длиной 15–20 мм, постепенно сокращаются к верхушкам побегов вдвое. В основании побеги сильно разветвлены, на верхушке почти не ветвятся, но имеют короткие (длиной до 1 см) боковые веточки 3-го порядка с сильно сближенными узлами, закрытыми белыми раструбами.

Раструбы нижних листьев длиной 5–6 мм, в 4–5 раз короче междоузлий, трубчатые, в основании травянисто-бурые и почти кожистые, иногда с антоциановым окрашиванием, в верхней части гиалиновые, полупрозрачные, с 10–17 желтоватыми жилками, впоследствии разорванные по жилкам на нитевидно-ланцетные острые беловатые дольки. Раструбы верхних листьев длиной 3–6 мм, трубчатые, в основании травянистые, в верхней части гиалиновые, полупрозрачные, обычно на 2/3 разорванные по жилкам на многочисленные острые ланцетные дольки (рисунок, ж).

У нижних стеблевых листьев пластинки длиной 10–15 мм и шириной 0,5–1 мм, линейные или линейно-шиловидные, заостренные или туповатые, заостренные, с подвернутыми или едва подвернутыми краями, снизу с выраженной средней жилкой и сверху с почти параллельными ей боковыми жилками, плотные, темно-зеленые, легко опадающие к концу сезона. У верхних стеблевых листьев и листьев на веточках 3-го порядка пластинки сильно или почти полностью редуцированы, длиной 5–7 мм и шириной 0,3–0,5 мм, линейные или линейно-шиловидные, с единственной жилкой.

Цветки немногочисленные, по 1–2 в раструбах верхних листьев, на цветоножках длиной 0,8 мм, едва выдающихся из раструбов. Околоцветник с зеленой трубкой и светло-желтыми, иногда почти белыми краями долей, иногда с антоциановым окрашиванием. У летних цветков околоцветник трубчатый, длиной 1,8–2,2 мм, разделен на 1/2, с прижатыми к плоду долями, почти равными трубке, иногда немного приоткрывающими верхушку плода. Внутренние доли с округлыми верхушками, внешние острые, килевато-вогнутые. Тычинок 5–7. Нити их длиной 0,15–0,2 мм, в основании едва расширены у тычинок внешнего круга и резко — у тычинок внутреннего круга (рисунок, з, и).



a-e — *Polygonum salsugineum* Vieb.: *a* — раструбы в середине и на верхушке побега; *б* — цветок; *в* — околоцветник в развороте; *г* — летний плод в околоцветнике; *д* — летний плод без околоцветника; *е* — осенний плод в околоцветнике;
ж-л — *Polygonum aschersonianum* Н. Gross.: *ж* — раструбы и листья на верхушке побега; *з* — цветок; *и* — околоцветник в развороте; *к* — летний плод в околоцветнике; *л* — летний плод без околоцветника;
м-р — *Polygonum samarense* Н. Gross.: *м* — цветок; *н* — околоцветник в развороте; *о* — летний плод в околоцветнике; *п, р* — летний плод без околоцветника

Летние плоды длиной 1,5–2,5 мм, шириной 0,8–1 мм, почти равносторонние, с ланцетными гранями и острыми вверх ребрами, 3 свободными стилодиями и головчатыми рыльцами. Молодые плоды оливково-бурые, зрелые — темно-бурые, почти черные, с выпуклыми гранями. Поверхность плодов матовая, едва блестящая, равномерно усеянная мелкими папиллами (рисунок, *к, л*).

У осенних плодов околоцветник длиной 3–4 мм, шириной 1 мм, зеленовато-желтый, с длинной узкой трубкой и короткими долями, составляющими треть или четверть от его длины, 5 тычинок с короткими нитями, приросшими к трубке. Осенние плоды длиной 5–6 мм, шириной 0,8–1,0 мм, линейно-ланцетные, серповидно изогнутые, оливково-зеленые, с матовой гладкой поверхностью, выдаются из околоцветника на 3–4 мм — на треть или на четверть своей длины.

Цветет в конце августа — сентябре, плодоносит в сентябре.

Экология. На солонцеватых и глинистых почвах в степи и на лугах (Цвелев, 1996).

Распространение.

Россия: Калмыкия (Ергени, Маныч); среднее и нижнее течение Волги (Саратов, Волгоград, оз. Эльтон, Астрахань).

Казахстан: Уральская обл.; Атырауская (Гурьевская) обл.; Актыубинская обл.

Примечание. Образцы *P. aschersonianum*, собранные А. Веcker в XIX в., отличаются от сборов 2002–2006 гг. небольшими размерами побегов (5–20 см), укороченными нижними междоузлиями (5–15 мм) и наличием только осенних плодов.

Сходство *P. salsugineum* и *P. aschersonianum* заключается в наличии у обоих видов желтых околоцветников, рассеченных наполовину, линейно-шиловидных листьев, летних и осенних плодов. *P. aschersonianum* отличается от *P. salsugineum* более длинными гиалиновыми пленчато-белыми раструбами с бледно-бурыми или желтыми жилками, впоследствии разорванными по жилкам на нитевидно-ланцетные дольки, расширенными основаниями тычиночных нитей у трех тычинок внутреннего круга.

Примечание Н. Gross (1913), что *P. aschersonianum* отличается от *P. salsugineum* долями околоцветника,

второе более короткими, чем трубка венчика, связано с тем, что типовые и аутентичные образцы *P. aschersonianum* из гербария Берлинского ботанического музея (В) и из Гербария БИН РАН (LE) имеют только осенние цветки. Н. Gross фактически сопоставлял осенние цветки и плоды *P. aschersonianum* и летние цветки и плоды *P. salsugineum*. На самом деле однотипные цветки и плоды у обоих видов весьма сходны.

Ю.С. Григорьев (1930) и В.Л. Комаров (1936) предполагали, что *P. aschersonianum* — гибрид *P. salsugineum* Vieb. × *P. aviculare* L. О происхождении *P. aschersonianum* за счет гибридизации *P. salsugineum* с каким-то другим таксоном говорят их совместное произрастание на Беккеровских буграх близ г. Сарепта, сходство их габитуса, строения листьев, желтая окраска околоцветника, особенности летних и осенних цветков и плодов. Второй родитель, от которого *P. aschersonianum* мог унаследовать длинные белые гиалиновые раструбы, менее ясен, поскольку на склонах холмов в Сарепте произрастает целый ряд видов с такими же раструбами: *P. patulum* Vieb., *P. aviculare* L., *P. arenastrum* Vogeau, а также гибриды *P. patulum* × *P. aviculare* и *P. patulum* × *P. arenastrum*. Гибридизация *P. patulum* и *P. aviculare* L., *P. patulum* и *P. arenastrum* в природе показана с использованием морфологических и молекулярных методов (Юрцева, Крамина, 2006, 2007; Юрцева и др., 2007). Подтверждение гибридной природы *P. aschersonianum* — дело будущего.

Исследование типового материала *P. samarense* и *P. scythicum* привело нас к заключению о соответствии этих таксонов, что согласуется с мнением Н.Н. Цвелева, включившего *P. scythicum* в состав *P. samarense* как синоним (Цвелев, 1979). Однако в связи с существенными морфологическими отличиями мы не считаем возможным синонимизировать *P. samarense* и *P. scythicum* с *P. aschersonianum*, как это сделал Н.Н. Цвелев во «Флоре Восточной Европы» (Цвелев, 1996).

P. samarense Н. Gross. 1913, Bot. Jahrb. 49, 2: 340; Григорьев, 1930, Фл. Юго-Востока европ. ч. СССР, 4: 109; Ком. 1936, Фл. СССР, 5: 626; Цвелев, 1979, Новости сист. высш. раст. 15: 138. — Спорыш самарский.

Тип. «Prov. Samara, distr. Nowo-Usen. In prato subsalso pr. Walujka. 9 Aug. 1899. Legit. W. Bogdan». In Herb. Fl. Ross. N 787. (В 10 02 02015, изучено фото.)

Примечание к типу *P. samarense*.

Типовой образец *P. samarense* из Берлина (В) не имеет цветков и плодов, и Н. Gross (1913) не указывает в диагнозе *P. samarense* окраски околоцветника, но в примечании пишет: «*P. samarense* габитуально напоминает *P. salsugineum*, однако у него цветоножки длиннее околоцветника, доли околоцветника короче, тычиночные нити короткие и в основании расширенные, орешек с блеском, побеги толстоватые, прямые».

В Гербарии БИН РАН им. В.Л. Комарова (LE) хранятся два листа из той же серии. Лист с пометкой «*P. samarense* Н. Gross.! Ex. autent.! In Bot. Jahrb. (1913) 49, p. 340, Isotypus! determ. S. Ganeschin» (LE!) несет образцы без цветков и плодов, но с беловатыми раструбами, соответствующие признакам *P. aschersonianum* Н. Gross. Лист с пометкой «*P. samarense* Н. Gross.; Isotypus! teste W. Lipsky; Cotypus!» (LE!) несет образцы, соответствующие признакам типа. У них плоские, как у *P. patulum* или *P. neglectum*, листья, рассеченный на 1/2 околоцветник с короткой зеленоватой трубочкой и бело-розовыми краями долей, светло-бурой, широкояйцевидные, чуть блестящие орешки летнего типа. Сходные образцы найдены на Беккеровских буграх близ Сарепты и в других точках близ Волгограда в 2003—2006 гг.

Синоним. *P. scythicum* Klok., Флора УРСР, 1952, 605, 202.

Тип. «Аскания-Нова, Чапельский под. М. Klov, 28.08.1931. Если *P. aschersonianum* Gross. = *P. aviculare* × *P. sp.*, то эта раса еще не имеет наименования. Вопрос пока выясняется. 27.08.1931. Собрал М. Клоков» (LE!).

Примечание к типу *P. scythicum*.

Образец на типовом листе слева соответствует описанию *P. samarense*, образец справа — *P. salsugineum*. Хранящийся в Гербарии БИН РАН им. В.Л. Комарова лист из той же точки, что и тип, но с надписью «Isotypus!» (LE!), содержит образцы *P. salsugineum*. Хранящийся в Гербарии Института ботаники им. Н.Г. Холодного АН Украины выбранный М. Клоковым неотип «Укр. ССР, Херсонская обл., Ивановский р-н, Айгаманский под» (KW!) соответствует признакам типа *P. samarense* (Klov, 1952: 650).

Морфологическая характеристика *P. samarense*.

Однолетнее растение с желтоватым слабовеетвистым главным корнем и слабо выраженным главным побегом 10–40 см высотой, ветвистым от основания, с многочисленными распростертыми, приподнимающимися или почти прямостоячими боковыми побегами длиной 20–25 см. Стебли голые, гладкие, округлые, мелкоребристые, неветвистые или слабовеетвистые, боковые побеги 3-го порядка более-менее прямые, нитевидные или толстоватые, направлены под очень острым углом к ветвям 2-го порядка. Нижние междоузлия удлиненные, длиной 15–30 мм, длина их к верхушкам побегов постепенно сокращается почти в 2–3 раза и составляет 5–10 мм.

Раструбы нижних листьев длиной 5–10 мм, в 2–3 раза короче нижних стеблевых междоузлий, узкотрубчатые, в основании бурые и почти кожистые, в верхней части гиалиновые, блестящие, с 10–13 желтыми жилками, впоследствии почти до основания разорванные по жилкам на длинные нитевидно-ланцетные полупрозрачные дольки. Раструбы верхних листьев длиной 5–6 мм, с 5–7 жилками, трубчатые, в основании травянистые, выше гиалиновые, на 2/3 разорваны по жилкам на 3–5 острых ланцетных долек.

У нижних стеблевых листьев пластинки длиной 10–20 мм, шириной 0,7–2,0 мм, почти вдвое короче нижних междоузлий, линейные или обратнолинейно-ланцетные, к основанию оттянутые, заостренные, плоские, с немного подвернутым или плоским краем, снизу с заметной средней жилкой, и косо направленными боковыми, серо-зеленые, по направлению к верхушке побегов постепенно уменьшаются в размерах. У верхних листьев пластинки длиной 5 мм, шириной 1 мм, сидячие, линейные или почти шиловидные, к основанию заметно оттянутые, острые, с краями подвернутыми или плоскими, снизу с одной средней жилкой.

Цветки в пазухах средних и верхних стеблевых листьев немногочисленные (по 1–2), на цветоножках длиной 1,5 мм, практически спрятаны в раструбе. Околоцветник длиной 1,3–2,0 мм, разделен на 2/3–1/2, с зеленоватой трубкой и белыми долями, подкрашенными антоцианом, скрывающими или приоткрывающими верхушку плода. Три внутренние доли с одной жилкой и широкими округлыми кончиками, две внешние доли с килеватовогнутой верхушкой, притупленные. Тычинок 5–7, нити тычинок длиной 0,3–0,4 мм, в основании резко расширены, особенно у трех тычинок внутреннего круга (рисунок, м, н).

Летние плоды длиной 1,5–2 мм, шириной 1–1,2 мм, в сечении более или менее равно- или неравнотрехгранные, сплюснутые, в очертании треугольно-яйцевидные, с 2–3 стилодиями и булавовидными рыльцами, с кожистым околоплодником, в незрелом состоянии светло-бурые, в зрелом — каштановые или темно-бурые, с матовой или слабо блестящей, равномерно- или полосато-папиллозной поверхностью, на 1/4–1/3 выдаются из околоцветника (рисунок, о–р). Осенние цветки и плоды не обнаружены.

Цветет в августе, плодоносит в августе–сентябре.

Экология. Солончаковые и солонцеватые луга, степные западины, сухая разреженная степь на песчаной почве. Изредка по железнодорожным насыпям. Разреженные степи, по западинам. Солонцеватые скалы.

Распространение *P. samarense*.

Украина. Херсонская обл. (Ново-Троицкий р-н, Аскания-Нова, Чапельский под; Ивановский р-н, Агайманский под), Запорожская обл. (с. Подовки, Солончаковский под).

Россия. Ростовская обл. (Романовский р-н, с. Красный Яр), Краснодарский край (Темрюкский р-н, станица Тамань, Приморско-Ахтарский р-н, станица Приморско-Ахтарская), Самарская, Волгоградская области, Заволжье (Комаров, 1936; Цвелев, 1996).

Примечание. Видовую самостоятельность *P. samarense* признавали Ю.С. Григорьев (1930) и В.Л. Комаров (1936). Григорьев (1930) предположил, что *P. samarense*, как и *P. aschersonianum*, может быть гибридом *P. salsugineum* × *P. aviculare*. Однако особенности строения побегов, плоские листовые пластинки, светлые гиалиновые раструбы, отсутствие желтых оттенков в окраске околоцветника, резко расширенные в основании тычиночные нити и широкояйцевидные летние плоды, на наш взгляд, позволяют сблизить его с *P. patulum*, *P. aviculare*, *P. arenastrum* или с их гибридами, также произрастающими на Беккеровских буграх в Сарепте и в других пунктах Волгограда до настоящего времени.

О происхождении *P. scythicum* М.В. Клоков (1952) высказался так: «*P. scythicum* близок к *P. neglectum* Besser, но отличается сильно распростертым (в виде мата) габитусом и более мелкими плодами». Отмеченное сходство с *P. neglectum* позволяет предполагать участие его или *P. aviculare* L. s. lat. в гибридогенном происхождении *P. scythicum*. С другой стороны, типовой образец *P. scythicum* имеет характерные особенности *P. patulum* Vieb. — светло-бурые, равномерно-папиллозные плоды, но отличается более узкими листьями.

Возможное гибридогенное происхождение *P. samarense* от *P. patulum* и *P. arenastrum* или *P. aviculare* требует доказательств с использованием молекулярных методов исследования. Участие *P. salsugineum* в образовании *P. samarense* маловероятно.

Анализ сборов М.В. Клокова в Гербарии Института ботаники им. Н.Г. Холодного АН Украины (KW) показал, что часть образцов, определенных им как *P. scythicum*, соответствуют признакам *P. neglectum* или *P. patulum*. Это, например, экземпляр из Голопристанского р-на Херсонской обл. (с. Иванивка), определенный нами как *P. patulum*; образцы из с. Григоровка Коминтерновского р-на Одесской обл. и из Очакова Николаевской обл., определенные как *P. neglectum*. Гипотеза о гибридогенном происхождении *P. samarense* (*P. scythicum*) требует подтверждения молекулярными методами.

Автор благодарит куратора Гербария Берлинского ботанического музея (Botanisches Museum Berlin-Dahlem) докт. Роберта Вогта (Robert Vogt) за возможность ознакомиться с электронными фотографиями типовых образцов *P. aschersonianum* и *P. samarense*, Е.В. Мавродиёва за помощь в сборе материала, Д.Д. Соколова за ценные замечания по тексту.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 06–04–48701–а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Байтенов В.М., Павлов Н.В. Род *Polygonum* L. // Флора Казахстана. Т. 3. Алма-Ата, 1960. С. 147–176.

Григорьев Ю.С. Род *Polygonum* L. // Флора Юго-Востока европейской части СССР. 1930. Вып. 4. С. 109–110.

Гроссгейм А.А. Флора Кавказа. 2-е изд. Т. 3. Баку, 1945. 322 с.

Клоков М.В. *Polygonum scythicum* Klokov. sp. nov. // Флора УРСР. 1952. Т. 4. Addenda II. С. 605, 202.

Комаров В.Л. Род *Polygonum* L. s. 1. // Флора СССР. Т. 5. М.; Л. 1936. С. 594–701.

Павлов Н.В. Флора Центрального Казахстана. Ч. 2. М., Н.К.З. КазССР, 1935. 550 с.

Цвелев Н.Н. О видах секции *Polygonum* рода *Polygonum* L. в европейской части СССР // Новости сист. высш. раст. Т. 15. Л., 1979. С. 128–142.

Цвелев Н.Н. Род *Polygonum* L. sensu lato (*Polygonaceae*) на Кавказе // Там же. Т. 26. Л., 1989. С. 63–73.

Цвелев Н.Н. *Polygonum* L. // Флора Восточной Европы. Т. 9. СПб., 1996. С. 136–150.

Чукавина А.П. *Polygonum salsugineum* Vieb. Определитель растений Средней Азии: Критический конспект флоры. Т. 2. 1971. С. 213.

Шалыт М.С. *Polygonaceae* // Определитель высших растений Крыма / Коллектив авторов; Под ред. Н.И. Рубцова. Л., 1972. С. 113–122.

Юрцева О.В., Войлокова В.Н., Троицкий А.В., Боброва В.К. Морфологические и молекулярные свидетельства гибридизации *Polygonum patulum* Vieb. и *Polygonum arenarium* Voeau (*Polygonum* L., *Polygonaceae*) // Бот. журн. 2007. Т. 92, № 9. С. 1320–1331.

Юрцева О.В., Крамина Т.Е. О гибридизации однолетних спорышей из подсекций *Patula* Tzvel. и *Polygonum* (*Polygonum* L., *Polygonaceae*) // Роль ботанических садов в сохранении биоразнообразия растительного мира Азиатской России: настоящее и будущее: Мат-лы Всерос. конф., посв. 60-летию Центрального сибирского ботанического сада (Новосибирск, 17–19 июля 2006 г.). Новосибирск, 2006. С. 330–332.

Юрцева О.В., Крамина Т.Е. О гибридизации однолетних спорышей из подсекций *Patula* Tzvel. и *Polygonum*

(*Polygonum* L., *Polygonaceae*) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2007. Т. 223, вып. 2. С. 28–40.

Янишевский Д.Е. К характеристике *Polygonum salsugineum* М.В. и гетерокарпии у рода *Polygonum* секции *Avicularia* Meisn. // Изв. Саратов. об-ва естествоиспыт. 1927а. Т. 2, № 1. С. 16–19.

Янишевский Д.Е. *Polygonum salsugineum* М.В.: Эколого-морфологический очерк // Изв. Саратов. Ин-та краеведения. 1927б. Т. 2. С. 51–75.

Akeroyd J.K., Webb D.A., Chater A.O. *Polygonum* L. // Flora Europaea. 2d ed. Vol. 1. Cambridge, 1993. P. 91–97.

Gross H. *Polygonum samarense* H. Gross // Botanische Jahrbucher fur Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie. 1913. Bd 49. S. 341.

Gross H. *Polygonum aschersonianum* H. Gross // Ibid. S. 341–342.

Fedchenko O.A., B.A. Conspectus Flora Turkestanicae. Pt. 6. St. Petersburg, 1916. 393 p.

Marschall-Bieberstein F.A. *Polygonum salsugineum* Vieb. // Tableau des provinces situées sur la cöte occidentale de la mer Caspienne entre les fleuves terek et Kour. St. Petersburg, 1798. S. 114.

Yurtseva O.V. Ultrasculpture of achene surface in *Polygonum* section *Polygonum* (*Polygonaceae*) in Russia // Nordic J. Botany. 2001. Vol. 21, N 5. P. 513–528.

Webb D.A., Chater A.O. *Polygonum* L. // Flora Europaea. Vol. 1. Cambridge, 1964. P. 76–80.

Биологический ф-т МГУ
119992, Москва, Ленинские горы

Поступила в редакцию
17.01.07

TAXONOMIC REVISION OF SUBSECTIO SALSUGINEA SECTIO *POLYGONUM* (*POLYGONUM*, *POLYGONACEAE*)

O.V. Yurtseva

Summary

The studying of type specimens (B, LE, KW), natural and herbarial material showed distinctive and stable features of *P. salsugineum*, *P. aschersonianum*, *P. samarense*.

P. salsugineum differs from majority *Polygonum* species by narrowest leaves, tube-funnel ochreas with 13–20 veins and sharp long teeth, yellow perianth, subulate stamen filaments, dark-brown lanceolate achenes with evenly papillate faces.

P. aschersonianum is rather similar to *P. salsugineum*, but possesses tube semi-transparent ochreas 7–10 mm long with 10–17 brown veins, torn at the top in whitish thread-lanceolate lacinales, shorter stamen filaments, which are dilatated at base in 3 inner stamens.

P. samarense differs by whitish semi-transparent ochreas 7–10 mm long, with 10–13 yellowish veins, torn to 1/3–2/3 in whitish thread-lanceolate lacinales, shorter stamen filaments, abruptly broaden in base, ovoid achenes, inequally triquetrous in section, light- or dark-brown, with evenly or striate-papillate faces.

The studying of type and herbarium material showed identity of *P. samarense* and *P. scythicum* type specimens, permitting to include *P. scythicum* in *P. samarense*.

УДК 581.9: 582.594.2

ОСОБЕННОСТИ ОПЫЛЕНИЯ ОРХИДНЫХ В СЕВЕРНЫХ ШИРОТАХ

И.В. Блинова

У орхидных плодобразование часто связано со спецификой опыления (Nilsson, 1979, 1981, 1988, 1992; Dafni, 1987; Arditti, 1992; Argue, 1996). Одним из факторов, снижающих семенную продуктивность, является недоопыление отдельного цветка, а также цветков в соцветии, нарушение эмбриогенеза и повреждение фитофагами (Назаров, 1995). Механизм опыления изучен детально рядом исследователей начиная с Ч. Дарвина (Darwin, 1862; Pijl van der, Dodson, 1966; Faegri, Pijl van der, 1971; Cingel van der, 1995; Vöth, 1999). Выявлена избирательность насекомых в опылении разных видов орхидных. Например, шмели *Bombus pascuorum* опыляют *Calypso bulbosa*, бабочки *Coenonympha gardetta* — *Leucorchis albida*, жуки *Cantharis* sp. — *Coeloglossum viride* (Arditti, 1992; Cingel van der, 1995; Vöth, 1999). Некоторые орхидные, например *Gymnadenia conopsea*, опыляются и ночными (*Diachrysis chrysitis*) и дневными (*Zygaena filipendulae*) бабочками.

Большинство исследований проводилось в Южной, Средней, Северной Европе и Северной Америке и в тропиках. Сведения по опылению орхидных в горных системах Мурманской обл. приведены в работе В.Ю. Фридолина (1936). Целью настоящей работы стало выявление особенностей опыления орхидных в Мурманской обл.

Мурманская обл. (66–70° с.ш.) находится в атлантико-арктической климатической зоне умеренного пояса (Яковлев, 1961). Большая часть ее территории расположена севернее полярного круга. Влиянием теплого морского течения Гольфстрим обусловлен относительно мягкий климат по сравнению с районами Крайнего Севера, расположенными восточнее Кольского полуострова. Это определяет развитие в регионе преимущественно лесной растительности (сосновых и елово-березовых лесов), сменяющейся при продвижении на север и с увеличением высоты местности березовыми криволесьями, кустарничковыми и лишайниковыми тундрами (Цинзерлинг, 1934; Мишкин, 1953; Раменская, 1983; Regel, 1935; Koroleva, 1994). Рельеф Мурманской обл., геоморфологически являющейся частью Балтийского шита, в целом понижается с северо-запада на юго-восток (Стрелков, 1973). В центральной части области расположены наиболее высокие горные системы — Хибинские и Ловозерские горы, высота которых достигает 1100–1200 м над ур. моря. Среднегодовая температура воздуха колеблется от 0° на побережье Баренцева и Белого морей до –2° в центральной части и в горных районах. Подобным образом изменяются и среднемесячные температуры января (от –8 до –13°) и июля (от 8 до 13°). Период вегетации в среднем длится с июня по сентябрь. Среднегодовое количество осадков также неодинаково в разных районах области. Годовая сумма осадков варьирует от 800 до 1200 мм в горных районах и до 500–800 мм на большей части равнинной территории (Яковлев, 1961; Яковлев, Козлова, 1971).

Всего в Мурманской обл. произрастает 19 видов сем. *Orchidaceae* разных жизненных форм. Однако ввиду того что *Chamorchis alpina* известен только по литературным данным (Орлова, 1954; Fellman, 1831; Hulten, 1950; Hulten, Fries, 1986), а двум видам из рода *Dactylorhiza* — *D. fuchsii*, *D. traunsteineri* — необ-

ходима таксономическая ревизия, они не рассматривались. Основной материал включал 16 видов. Работу проводили в 1992–2006 гг. в центральной части Мурманской обл. в лесных и болотных биотопах. Наблюдения проводили в дневные часы во время полевых работ в основном на постоянных площадках с орхидными. При возможности насекомых собирали в пластиковые коробочки для последующего определения или фотографировали 7.2-мегапиксельным фотоаппаратом. Во время вегетационного периода каждая популяция обследовалась еженедельно, а во время цветения — 2–3 раза. Наблюдения продолжались до рассеивания семян и отмирания надземных побегов. У *Cypripedium calceolus* собирали всех насекомых, попавших внутрь губы. Дифференциацию между посетителями и опылителями у этого вида проводили на основании соответствия размера насекомого и боковых выходов из цветка. Для большинства других видов орхидных, к сожалению, в настоящее время невозможно провести четкого разграничения между посетителями и опылителями, поскольку не всегда удается доказать факт извлечения (приноса) поллиния.

Известные в англоязычной литературе (Arditti, 1992; Cingel van der, 1995) типы опыления мотыльками (moth) и бабочками (butterfly) относятся к ночным и дневным *Lepidoptera*. Использование термина «мотылек» не соответствует при этом его толкованию в русском языке — «мелкие дневные бабочки».

Наличие нектара в цветках указано на основании литературных данных (Darwin, 1862; Arditti, 1992; Cingel van der, 1995; Vöth, 1999), поскольку не у всех видов (даже со шпорцами) это хорошо заметно. При оценке аттрактивной значимости пыльцы, нектара, расцветки венчика и запаха были использованы характеристики, значение которых известно при опылении насекомыми орхидных (Arditti, 1992; Cingel van der, 1995; Vöth, 1999). Несмотря на то что в литературе приводятся для некоторых видов запахи, например сладковатый для *Leucorchis albida* (Pijl van der, Dodson, 1966) или «репеллентный для человеческого носа» *Listera cordata* (Cingel van der, 1995), мы отмечали их в том случае, если также могли их ощущать. Экспериментальных работ по определению привлекательности отдельных цветочных составляющих для опылителей не проводили. Из-за методической сложности для европейских видов известны единичные работы в этом направлении (Neiland, Wilcock, 1994, 1998).

Из морфологических параметров цветков измеряли длину шпорца (в мм) у 10–30 особей в популяции. При возможности делали обмеры в нескольких популяциях. Популяции *Platanthera bifolia* изучали также в Испании и Нидерландах.

Названия насекомых приводятся по Fauna Europaea Web Service (2004). При определении насекомых использованы Определитель насекомых... (1964–1988) и «Насекомые» (Горностаев, 1998).

Плодобразование у алло- и автогамных видов

Известна узкая специализация опыления у ряда средиземноморских видов орхидных, когда цветки опыляются единственным видом насекомых (Arnold, 1981; Cingel van der, 1995; Dressler, 1996; Flora Iberica, 2005). Мимикрическое опыление, вероятно, возникло в условиях большого числа видов насекомых и способствовало видообразованию в семействе (Tremblay et al., 2005; Cozzolino, Widmer, 2005).

В северных широтах таких узкоспециализированных видов нет, и существует точка зрения, что для

Таблица 1

Успех опыления в популяциях орхидных в Мурманской обл.

| Самоопыляемые | Насекомоопыляемые | | |
|---|---|---|---|
| <i>Corallorrhiza trifida</i> <i>Goodyera repens</i> <i>Epipactis atrorubens</i> <i>Dactylorhiza incarnata</i> <i>Listera ovata</i> (31%**) | <i>Coeloglossum viride</i> <i>Gymnadenia conopsea</i> <i>Dactylorhiza maculata</i> <i>Platanthera bifolia</i> <i>Leucorchis albida</i> <i>Listera cordata</i> (37%) | <i>Calypso bulbosa</i> <i>Cypripedium calceolus</i> <i>Malaxis monophyllos</i> (19%) | <i>Epipogium aphyllum</i> * <i>Hammarbya paludosa</i> (13%) |
| Высокий процент плодообразования (70–100%) | Средний процент плодообразования (40–60%) | Низкий процент плодообразования (5–25%) | Без плодов (0%) |

* В 2006 г. особи появились аномально рано и впервые за 11 лет исследования завязались семена.

** Отмечен процент числа видов в группе от общего числа исследованных.

орхидных умеренных широт самоопыление играет большую роль, чем для тропических орхидных (Catling, 1990). Вероятно, ряд видов (*Corallorrhiza trifida*, *Epipogium aphyllum*, *Listera ovata*) в российской Субарктике действительно являются автогамными или переходят от аллогамии к автогамии (*Dactylorhiza incarnata*, *Epipactis atrorubens*, *Goodyera repens*). Однако популяции только одной орхидеи, *Corallorrhiza trifida*, по-видимому, облигатно самоопыляемые (табл. 1). Можно выделить четыре группы: с высокой (31%), средней (37%), низкой (19%) степенью плодообразования и даже вообще без образования плодов (13%) (рис. 1).

Невысокий процент плодообразования показывает, что недостаток опылителей является одним из основных барьеров в развитии некоторых популяций орхидных на севере. Для подтверждения этого предположения мы проводили эксперименты по искусственному опылению в некоторых популяциях. Так, оказалось, что после такого вмешательства почти все опыленные цветки в популяциях *Cypripedium calceolus* развивали коробочки с семенами, тогда как в некоторые годы естественным образом не формировалось ни одной коробочки при наличии генеративных побегов (Blinova, 2002).

Не всегда низкий процент плодообразования, однако, является показателем отсутствия опылителей. Ряд авторов (Arditti, 1992; Cingel van der, 1995; Vöth, 1994, 1999) полагают, что для надбородника безлистного (*Epipogium aphyllum*), вероятно, характерна

клеистогамия (оплодотворение на стадии бутонизации), и тогда наличие насекомых необязательно. Поскольку его цветение происходило в начале сентября, в период, когда в Мурманской обл. регулярны начальные заморозки, то наши эксперименты по опылению несколько раз были неудачными — особи отмирали вследствие заморозков. Но в 2005 г. искусственным способом удалось получить плоды, после того как из-за заметной тенденции повышения температуры воздуха особи появились в середине августа, на две недели раньше обычного. Выяснилось, что плоды очень быстро созревают. В 2006 г., когда особи в популяции этого вида зацвели также аномально рано, их оставили для естественного опыления. Насекомые отмечены не были, но плоды образовались так же быстро, как и при искусственном опылении. Это показывает, что отсутствие плодов у *Epipogium aphyllum* связано не с недостатком насекомых-опылителей, а с поздним надземным развитием, на исходе вегетационного периода.

Недостаток опылителей на Крайнем Севере, по-видимому, имеет болотная орхидея *Hammarbya paludosa*. Цветет этот вид с начала июля, т.е. в период массовой активности насекомых, до конца августа. За шесть лет исследования мы не наблюдали образования у него плодов. При этом в Северной Америке процент плодообразования у этого вида варьирует от 21 до 64 (Reeves, Reeves, 1984).

Поскольку большинство видов Мурманской обл. — перекрестноопыляемые (аллогамные) растения, которые довольно сильно связаны с насекомыми-опылителями, то исключение последних из консортивных связей может существенно влиять на распространение вида в регионе (Blinova, 2002; Roberts, 2003). Показано, что риск вымирания высок у короткоживущих, не размножающихся вегетативно и зависимых от опылителей видов (Roberts, 2003). В Мурманской обл. к ним относятся *Leucorchis albida*, *Coeloglossum viride*.

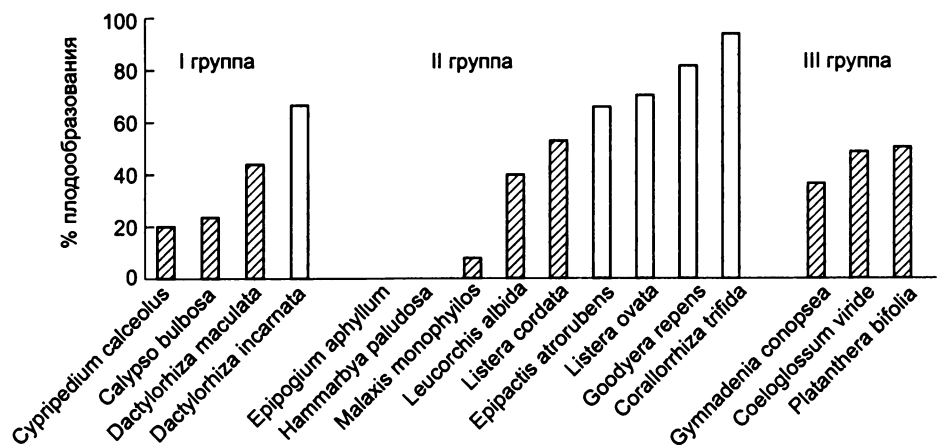


Рис. 1. Процент плодообразования в трех группах орхидных в Мурманской области: I — безнектарные, II — с мизерным количеством нектара, III — со значительным количеством нектара и часто с запахом. Различия между группами недостоверны ($p_{I-II} = 0,57$, $p_{II-III} = 0,98$, $p_{I-III} = 0,57$). Аллогамные виды заштрихованы

Насекомые-опылители

Таблица 2

Опылители и посетители орхидных в Мурманской обл.

Энтомофауна Крайнего Севера России, в том числе Мурманской обл., представлена разными группами (Шутова, 2004; Александров и др., 2005; Кулакова, Татарин, 2006; Пестов, 2006). Многочисленные (около 700) виды Lepidoptera выявлены наиболее полно (Гилязова, 1997; Шутова, 2001; Шутова и др., 1999; Kozlov, Jalava, 1994; Kozlov et al., 2000; Kozlov, Kullberg, 2006). Высокое видовое разнообразие также характерно для Diptera (Чернов, 1995; Пестов, 2006; Fauna Europaea, 2004). По сравнению с большей частью Европы в высоких широтах уменьшается наполненность отрядов потенциальных опылителей — Coleoptera, Diptera, Hymenoptera, Lepidoptera, а также численность локальных популяций (Шутова, 2004; Fauna Europaea..., 2004). Однако недостает данных по биологии популяций насекомых, особенно в Субарктике, где многие европейские таксоны становятся редкими. Некоторые бабочки и перепончатокрылые включены в Красную книгу Мурманской обл. (2003).

Существует очень мало сведений об опылителях определенных видов орхидных в северных широтах. Так, известно, что в Хибинах (Мурманская обл.) опылителями *Dactylorhiza maculata*, *Gymnadenia conopsea* являются чешуекрылые (*Argynnis* sp., *Colias palaeno*, *Zygaena exulans*) и шмели (род *Bombus*), *Leucorchis albida* — наездники (*Ichneumonidae*) (Фридолин, 1936).

В типологии опыления орхидей известны пять основных вариантов (в англоязычной литературе их часто называют синдромами), ориентированных на опыление пчелами, ночными и дневными бабочками, мухами и жуками (Cingel van der, 1995), а также других, реже встречающихся (Arditti, 1992). В целом в семействе орхидных большинство видов ориентировано на опыление Hymenoptera (54–60%), в меньшей степени Diptera (4–15%) и Lepidoptera (11–28%) (Pijl van der, Dodson, 1966; Demares, 1999; Vöth, 2001). Насекомые — опылители орхидных в Мурманской обл. происходят из отрядов Coleoptera, Diptera, Hymenoptera, Lepidoptera (табл. 2). На северном пределе распространения это соотношение изменяется: ведущую роль в опылении играют виды Diptera (50%) (рис. 2), хотя их следует, вероятно, считать атипичными опылителями в представлении W. Vöth (2002).

Изучение состава насекомых-опылителей в популяциях *Cypripedium calceolus* в Мурманской обл. показало, что большинство относится к сем. Syrphidae (Diptera): *Anasimyia lunulata*, *Eupeodes punctifer*, *Epistrophe nitidicollis*, *Dasysyrphus tricinctus*, *Syrphus* sp., *Cheilosia frontalis*, *Sphaerophoria* sp. и *Eristalis* sp. (табл. 3). Только однажды отмечены пчелы *Anthophora* sp., *Nomada* sp. из сем. Anthophoridae (Hymenoptera). Ни разу не были обнаружены пчелы из рода *Andrena*, традиционно считающиеся опылителями этого вида (Darwin, 1862; Nilsson, 1979; Vöth, 1999, 2001; Genera Orchidacearum, 2003), хотя единичные находки этих насекомых встречаются в энтомологических сборах в Мурманской обл. (Фридолин, 1936; Ануфриев, личное сообщение).

| Орхидные | Coleoptera | Diptera | Hymenoptera | Lepidoptera |
|-------------------------------|------------|---------|-------------|-------------|
| <i>Calypso bulbosa</i> | | | + | |
| <i>Coeloglossum viride</i> | | + | | |
| <i>Corallorrhiza trifida</i> | нет | нет | нет | нет |
| <i>Cypripedium calceolus</i> | + | + | + | + |
| <i>Dactylorhiza incarnata</i> | | | + | |
| <i>Dactylorhiza maculata</i> | | + | | + |
| <i>Epipactis atrorubens</i> | + | + | | |
| <i>Epipogium aphyllum</i> | нет | нет | нет | нет |
| <i>Goodyera repens</i> | нет | нет | нет | нет |
| <i>Gymnadenia conopsea</i> | | + | | + |
| <i>Hammarbya paludosa</i> | нет | нет | нет | нет |
| <i>Leucorchis albida</i> | | + | | + |
| <i>Listera cordata</i> | | + | | |
| <i>Listera ovata</i> | | + | | |
| <i>Malaxis monophyllos</i> | | + | | |
| <i>Platanthera bifolia</i> | | | | + |
| Процент | 12,5 | 56,3 | 18,8 | 31,3 |

В Северной Америке викарирующие виды *C. calceolus* также являются миофильными (Christensen, 1994). В Республике Коми на северной границе ареала вида преобладающей группой посетителей цветков являются мухи-журчалки (Syrphidae) семи видов, из которых наиболее многочисленные и часто встречаемые — виды рода *Dasysyrphus* (Пестов, Тетерюк, 2007). На Южном Урале основными опылителями *C. calceolus* были двукрылые из семейства Muscidae (*Musca corvina*), Syrphidae (*Chrysotoxum festivum*, *Syrphus ribesii*), а также перепончатокрылые преимущественно из семейства Andrenidae (*Andrena cineraria*, *Eucera albicans*) и реже из семейства Colletidae (*Colletes* sp.) (Ишмуратова и др., 2006). Одни авторы подчеркивают, что завязываемость плодов в популяциях *C. calceolus* связана с типом фитоценоза и наличием насекомых-опылителей в конкретном сообществе (Князева, Князев, 1998), другие отмечают

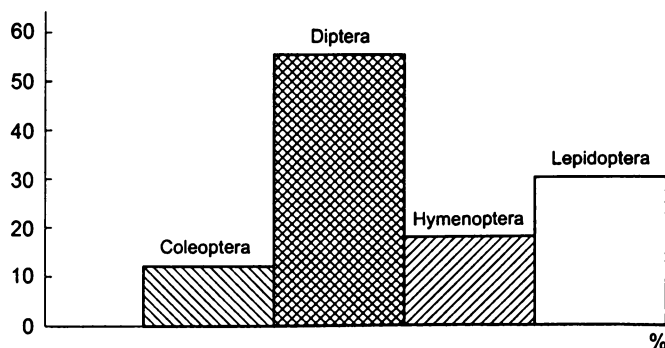


Рис. 2. Участие разных групп насекомых в опылении орхидных в Субарктике

Таблица 3

Консорты некоторых орхидных в Мурманской обл.

| Орхидные | Насекомые и моллюски | | |
|------------------------------|----------------------------|---------------|--|
| | Отряд | Семейство | Вид |
| <i>Cypripedium calceolus</i> | Coleoptera | Nitidulidae | <i>Omosita depressa</i> <i>Anasimyia lunulata</i> , <i>Eupeodes punctifer</i> , <i>Epistrophe nitidicollis</i> , <i>Dasysyrphus tricinctus</i> , <i>Syrphus</i> sp., <i>Sphaerophoria</i> sp., <i>Eristalis</i> sp., <i>Cheilosia frontalis</i> |
| | Diptera | Anthomyiidae | |
| | | Syrphidae | |
| | Hymenoptera | Empididae | <i>Anthophora</i> sp., <i>Nomada</i> sp. <i>Micropterix aureatella</i> <i>Phiaris</i> sp. <i>Misumena vatia</i> |
| | Lepidoptera | Anthophoridae | |
| | Micropterigidae | | |
| | Tortricidae | | |
| | Araneida | Thomisidae | |
| | Pulmonata, Stylommatophora | Arionidae | |
| | | Limacidae | |
| <i>Dactylorhiza maculata</i> | Diptera | Simuliidae | |
| | Lepidoptera | Lycaenidae | <i>Lycaeides idas</i> |
| <i>Coeloglossum viride</i> | Diptera | Bibionidae | <i>Dilophus febrilis</i> |
| <i>Listera ovata</i> | Diptera | Anthomyiidae | |
| <i>Epipactis atrorubens</i> | Coleoptera | Melandryidae | <i>Melandrya</i> sp. |
| | Hymenoptera | Vespidae | <i>Dolichovespula norvegica</i> , <i>D. adulterina</i> |
| <i>Calypso bulbosa</i> | Hymenoptera | Formicinae | <i>Formica</i> sp. |

большую роль экотопов, пригодных для размножения опылителей (Ишмуратова и др., 2006). Таким образом, данные последних лет показывают, что *C. calceolus* не обладает узкой специализацией опыления, как это высказывалось ранее (Darwin, 1862). Более того, сравнение особенностей опыления двух родственных видов *C. calceolus* и *C. guttatum* на Урале (Ишмуратова и др., 2006) подтверждает теорию R. Tremblay (1992) о большей специализации и сокращении числа опылителей от предковых таксонов к более продвинутым.

Даже на северном пределе распространения группы консортов *C. calceolus* весьма разнообразны (табл. 3). Интересно, что среди них встречаются примитивные чешуекрылые из сем. Micropterigidae, у которых еще не развит хоботок, но есть мандибулы, как у жуков, которыми они поедают пыльцу. Непосредственное участие этих мелких насекомых в опылении *C. calceolus* вызывает сомнение. По крайней мере количество пыльцы, которое они способны доставить, по-видимому, недостаточно для оплодотворения. Однако, активно поедая пыльцу, они уменьшают количество пыльцевых зерен. А как было показано, уменьшение количества пыльцы напрямую связано с числом семян, образующихся в коробочках (Proctor, Harder, 1994).

Из других консортов *C. calceolus* также интересны пауки *Misumena vatia* из семейства Thomisidae. Они не строят ловчих сетей, а подстерегают своих жертв как раз у боковых выходов из цветка. Разумеется, в случае удачной охоты дальнейший перенос пыльцы блокируется. Большой вред могут приносить также наземные моллюски: они охотно поедают части цветка.

Сотни разных видов насекомых-опылителей, преимущественно наездников, ос, жуков и мух, за-

регистрированы на *Listera ovata* в Швеции (Nilsson, 1981). Странным является то, что процент плодообразования составлял в среднем 37. В Мурманской обл. у этого вида наблюдается переход к автогамии, хотя миофилия тоже не является редкостью. В среднем процент плодообразования относительно высок (рис. 1). В Крыму *L. ovata* также является автогамной (Назаров, 1995).

Аллоавтогамия характерна как для рода *Epipactis* в целом, так и для *Epipactis atrorubens* (Cingel van der, 1995). Среди опылителей отмечены шмели, осы, мухи и жуки (Cingel van der, 1995; Vöth, 1982, 1999). Экспериментально показано, что, хотя индуцированная автогамия у этого вида может давать 100% плодов по максимуму, при спонтанном самоопылении в Польше процент плодов не превышает в среднем 3,4 (Talalaj, Brzosko, 2007). В Мурманской обл. этот вид не показывает больших отклонений в процессе опыления. Среди опылителей мы наблюдали жуков и ос. Чрезвычайно высокий процент плодообразования (до 100%), стабильный в разные годы, и расположение коробочек, «без пропусков», в соцветии показывают, что на северной границе ареала спонтанное самоопыление, вероятно, может быть более значимым для этого вида.

Несмотря на то что высказывалась точка зрения, что клональная орхидея *Goodyera repens*, возможно, автогамная (Hagegup, 1947, 1952), в европейских странах в качестве ее частых опылителей упоминались шмели *Bombus pratorum*, *B. pascuorum* (Cingel van der, 1995; Vöth, 1999). Однако в Мурманской обл. для этого вида характерна автогамия с высоким процентом плодообразования (рис. 1).

Выдвинутое на основании строения цветка предположение, что *Leucorchis albida* опыляется чешуе-

крыльями (Müller, 1881; Knuth, 1899; Ziegenspeck, 1936), позднее подтвердилось в ходе наблюдений: моли из семейства Tineidae, а также одиночные пчелы и другие перепончатокрылые посещали цветки в Атлантической Европе (Summerhayes, 1951; Pijl van der, Dodson, 1966). Тем не менее для этого вида, особенно в аркто-альпийских районах, таких, как Гренландия и Фарерские острова, предполагалась автогамия (Hagerup, 1951, 1952 (клейстогамия); Summerhayes, 1951; Nilsson, 1992). В Мурманской обл. для этого вида характерна смешанная система опыления (автогамия и насекомоопыление), на которую указывали и другие авторы (Summerhayes, 1951; Davies et al., 1983; Reinhammar, Hedren, 1998).

Аттрактанты насекомых у орхидных

У орхидных привлекательными для насекомых являются цвет, запах, пыльца, нектар, а также визуальные образы (Neiland, Wilcock, 1994; Dressler, 1996; Arditti, 1992; Vöth, 2001). Значение, или вес, этих признаков тесно связано с коэволюцией насекомых и орхидных (Назаров, 1995; Rudall, Bateman, 2002; Vöth, 2003; Cozzolino, Widmer, 2005). Например, наиболее примитивные орхидные, похожие на современную *Listera ovata*, имели неспециализированные к опылению определенными насекомыми цветки, на что указывает их зеленая окраска, доступная пыльца и отсутствие шпорца с нектаром (Vöth, 1999).

Полагают, что в целом в семействе наиболее сильным аттрактантом для насекомых является нектар. В зависимости от его наличия орхидные разделяют на содержащие нектар и безнектарные. Процент плодообразования существенно выше у нектаросодержащих видов (Neiland, Wilcock, 1994; Ackerman et al., 1997; Tremblay et al., 2005). Причем достаточно его мизерного количества для привлечения насекомых. Экспериментально показано, что дополнительное добавление объема нектара не вызвало увеличения числа завязавшихся плодов, тогда как нанесение нектара на цветки безнектарных орхидей дало положительный эффект (Cole, Firmage, 1984; Ackerman et al., 1994; Salguero-Farías, Ackerman, 1999). Состав нектара выявлен только у отдельных видов. Так, у некоторых видов рода *Epipactis* нектар содержит этанол, возникающий в результате ферментации сахаров грибами и бактериями, переносимыми осами (Ehlers, Olesen, 1997).

Несмотря на наличие пыльцы в цветках орхидных, ее компактная упаковка в поллинии и защита последних с помощью дополнительных морфоструктур часто «блокируют» сигнал этого пищевого источника для насекомых. Исследования последних лет показали, что треть видов семейства привлекает насекомых обманными способами: шпорец без нектара, имитация образа насекомого, имитация соседних пищевых растений, укрытие. В обмане основное значение придается цвету и форме цветков. Процент пло-

дообразования при таком привлечении насекомых невысок, но это важный фактор стимуляции перекрестного опыления, обеспечивающий более жизнеспособное потомство и способствующий прогрессивному видообразованию в семействе (Cozzolino, Widmer, 2005; Tremblay et al., 2005; Jersáková et al., 2006).

Изучение распределения этих составляющих среди орхидных Мурманской обл. (по степени встречаемости среди всех видов) показало, что большинство из них могут привлекать насекомых пыльцой и нектаром и в меньшей степени окраской цветков и запахом (табл. 4). Однако и в целом семействе реальная привлекательность пыльцы у многих видов ограничена.

Из тех видов, которые предлагают нектар, только у 42% он сосредоточен в шпорце (табл. 5). При этом 71% видов со шпорцем содержат нектар и только два — *Gymnadenia conopsea*, *Platanthera bifolia* — имеют значительную длину шпорца (10–20 мм), положительно коррелирующую с объемом нектара и его запахом (табл. 5). Изучение степени плодообразования у нектарных и безнектарных орхидных в Мурманской обл. показало высокую вариабельность внутри групп и не выявило различий между группами (рис. 1).

Длина шпорца постоянно подвергается воздействию естественного отбора. Так, в северных популяциях *Platanthera bifolia* длина шпорца варьирует от 16 до 20 мм, в Нидерландах — от 16 до 22 мм, а в испанских популяциях в Пиренеях она составляет 20–27 мм. Это указывает на то, что существует местная селекция особей, приспособленная к определенной длине хоботка бабочек. В Мурманской обл. чрезвычайно редко и только в южной части встречаются виды семейства Sphingidae, являющиеся традиционными опылителями *P. bifolia* в более южных районах. Среди вероятных опылителей этого вида на севере чешуекрылые из семейств Noctuidae, Geomet-

Таблица 4

Роль аттрактантов у орхидных в Мурманской обл.

| Орхидные | Пыльца | Цвет | Нектар | Запах |
|-------------------------------|--------|------|--------|-------|
| <i>Calypso bulbosa</i> | + | + | | |
| <i>Coeloglossum viride</i> | + | | + | |
| <i>Corallorrhiza trifida</i> | + | | + | |
| <i>Cypripedium calceolus</i> | + | + | | + |
| <i>Dactylorhiza incarnata</i> | + | + | | |
| <i>Dactylorhiza maculata</i> | + | + | | |
| <i>Epipactis atrorubens</i> | + | + | + | |
| <i>Epipogium aphyllum</i> | + | | + | |
| <i>Goodyera repens</i> | + | | + | |
| <i>Gymnadenia conopsea</i> | + | + | + | + |
| <i>Hammarbya padosa</i> | + | | + | |
| <i>Leucorchis albida</i> | + | | + | |
| <i>Listera cordata</i> | + | + | + | |
| <i>Listera ovata</i> | + | | + | |
| <i>Malaxis monophyllos</i> | + | | + | |
| <i>Platanthera bifolia</i> | + | | + | + |
| Процент | 100 | 43,8 | 75,0 | 18,8 |

Таблица 5

Показатели длины шпорца и наличие нектара
в цветках орхидных в Мурманской обл.

| Орхидные | Длина шпорца, мм | Нектар |
|-------------------------------|------------------|--------|
| <i>Coeloglossum viride</i> | 2–3 | + |
| <i>Corallorrhiza trifida</i> | | + |
| <i>Dactylorhiza incarnata</i> | 4–7 | |
| <i>Dactylorhiza maculata</i> | 3–8 | |
| <i>Epipactis atrorubens</i> | | + |
| <i>Epipogium aphyllum</i> | 6–8 | + |
| <i>Goodyera repens</i> | | + |
| <i>Gymnadenia conopsea</i> | 10–20 | + |
| <i>Hammarbya paludosa</i> | | + |
| <i>Leucorchis albida</i> | 1–2 | + |
| <i>Listera cordata</i> | | + |
| <i>Listera ovata</i> | | + |
| <i>Malaxis monophyllos</i> | | + |
| <i>Platanthera bifolia</i> | 16–20 | + |

ridae, Pyralidae с меньшей длиной хоботка. L.A. Nilsson (1981) указывает, что в Швеции *P. bifolia* имеет шпорец длиной 11–48 мм. Это самый большой диапазон из известных в литературных источниках: 19–31 мм (Flora Iberica..., 2005), 20–30 (Reinhard et al., 1991), 13–23 мм (Delforge, 2002). По-видимому, в Швеции существует несколько географических рас, приспособленных к разным опылителям. По нашим данным, в Нидерландах близкородственный вид *Platanthera chlorantha* имеет более длинный шпорец, чем *P. bifolia*, — 30–35 мм. Однако в Испании длина шпорца у *P. chlorantha* (18–35 мм) только слегка превосходит его длину у *P. bifolia* (19–31 мм) (Flora Iberica..., 2005). По-видимому, естественный отбор разных опылителей способствовал видообразованию в роде *Platanthera*.

На северном пределе распространения обманная аттракция выявлена у ряда видов орхидных. Так, виды рода *Dactylorhiza* «предлагают» шпорец без нектара. Желтая губа цветков *Cypripedium calceolus* «подстраивается» под образ желтых цветков *Trollius europaeus*, розовые цветки *Calypso bulbosa* — под единственные цветущие в это время розовые соцветия *Daphne mezereum*. Темно-розовые цветки *Dactylorhiza incarnata* сменяют опылителей с фиолетовых цветков *Bartsia alpina*. Горизонтально расположенные цветки *Coeloglossum viride* являются укрытием от дождя для мелких насекомых.

Форма цветков

Цветки большинства орхидных зигоморфносимметричны. В Европе цветки, имитирующие форму самок (иногда самцов) насекомых, имеют виды рода *Ophrys*. Наиболее примитивные в семействе апостасиевые имеют актиноморфные цветки. Дальнейшая радиация в *Orchidaceae* связана с появлением зигоморфности и ресупинации цветков (Rudall, Bateman,

2002). Очень редко среди современных европейских орхидных есть виды с почти симметричными цветками, например *Neottia nidus-avis*.

В Мурманской обл. цветки с переходной от актиноморфной к зигоморфной симметрией имеют *Malaxis monophyllos*, *Hammarbya paludosa*, *Goodyera repens*, виды рода *Listera*, тогда как у большинства видов цветки зигоморфные в основном за счет преобразования губы и шпорца (табл. 6).

Козволюция насекомых и орхидных

Считается, что орхидные эволюционировали совместно с определенными группами насекомых (Dressler, 1996; Vöth, 1999). Причем показано, что, несмотря на то что жуки могут успешно опылять орхидные, коэволюции у этих групп не было (Vöth, 2003). У них не выработалось взаимных приспособлений в отношении формы, размера, запаха и т.д.

Представляется актуальным проследить специализацию у видов, распространенных в арктических широтах (табл. 7). Предположительно цветки примитивных орхидных обладали формой, близкой к актиноморфной, и не были приспособлены к опылению определенными группами насекомых (табл. 7). В Мурманской обл. к этой исходной группе можно отнести, например, *Malaxis monophyllos*.

Развитие цветков-ловушек, как у *Cypripedium calceolus*, которые ориентированы на большой спектр насекомых, сопровождалось размерным отбором наиболее эффективных опылителей. Как известно, попавшие в башмачковидный цветок насекомые должны выползти через боковые отверстия определенного размера. Дальнейшая эволюция опыления связана

Таблица 6

Морфологические структуры, обеспечивающие зигоморфность цветков орхидных

| Орхидные | Губа* | Шпорец |
|-------------------------------|-------|--------|
| <i>Calypso bulbosa</i> | + | |
| <i>Coeloglossum viride</i> | | + |
| <i>Corallorrhiza trifida</i> | + | |
| <i>Cypripedium calceolus</i> | + | |
| <i>Dactylorhiza incarnata</i> | | + |
| <i>Dactylorhiza maculata</i> | | + |
| <i>Epipactis atrorubens</i> | + | |
| <i>Epipogium aphyllum</i> | + | + |
| <i>Goodyera repens</i> | | |
| <i>Gymnadenia conopsea</i> | | + |
| <i>Hammarbya paludosa</i> | | |
| <i>Leucorchis albida</i> | | + |
| <i>Listera cordata</i> | | |
| <i>Listera ovata</i> | | |
| <i>Malaxis monophyllos</i> | | |
| <i>Platanthera bifolia</i> | | + |

* Отмечена губа, сильно выделяющаяся по цвету, размеру и форме.

Таблица 7

Эволюция процесса опыления на примере орхидных Мурманской области

| | | | | | | | |
|-----------------------------|---|---|---|--|--|---|---|
| Виды орхидных | <i>Goodyera repens</i> <i>Hammarbya paludosa</i> <i>Listera ovata</i> <i>Malaxis monophyllos</i> | <i>Calypso bulbosa</i> <i>Corallorrhiza trifida</i> <i>Cypripedium calceolus</i> <i>Epipogium aphyllum</i> | <i>Epipactis atrorubens</i> <i>Listera cordata</i> | <i>Coeloglossum viride</i> <i>Leucorchis albida</i> | <i>Gymnadenia conopsea</i> <i>Platanthera bifolia</i> | <i>Dactylorhiza incarnata</i> <i>Dactylorhiza maculata</i> | <i>Corallorrhiza trifida</i> <i>Dactylorhiza incarnata</i> <i>Epipactis atrorubens</i> <i>Epipogium aphyllum</i> <i>Goodyera repens</i> <i>Listera ovata</i> |
| Проявления коэволюции | Невзрачные, близкие к актиноморфным цветки без запаха, с доступными пыльцой и нектаром | Переход к зигоморфным цветкам и появление цветков-ловушек | Изменение окраски цветков: становится яркой | Возникновение специальной морфологической структуры для хранения нектара — мешковидного шпорца | Специализация шпорца — длинноцилиндрический | Укорочение шпорца и исчезновение в нем нектара | Возможное самоопыление |
| Отряды насекомых-опылителей | Coleoptera, Diptera, Hymenoptera | Coleoptera, Diptera, Hymenoptera | Diptera, Hymenoptera | Diptera | Lepidoptera | Diptera | |

с появлением чешуекрылых, питающихся цветочным нектаром, сосредоточенным в шпорце. Примитивный мешковидный шпорец, известный у *Coeloglossum viride*, нектар которого доступен многим насекомым, достигнувшим губы цветка, трансформировался в длинноцилиндрический, как у *Platanthera bifolia* и *Gymnadenia conopsea*, нектар которого способны проглотить бабочки с хоботком определенной длины. В составе арктических флор встречаются два вида — *Coeloglossum viride* и *Corallorrhiza trifida* (Толмачев, 1963), относительно древние, судя по особенностям опыления. Новым этапом в коэволюции цветков орхидных и насекомых стало развитие короткошпорцевых цветков без нектара. Такие цветки-обманки известны в роде *Dactylorhiza*, один из видов которого, *D. maculata*, широко распространен в Мурманской обл. Поскольку надежность опыления чешуекрылыми уменьшается с продвижением в северные широты, то цветки эволюционируют в сторону приспособления к многочисленным популяциям двукрылых, особенно из сем. Simuliidae. Однако экспериментально показано, что удаление шпорцев у цветков *D. maculata* уменьшает число принесенных поллиниев (Neiland, Wilcock, 1994, 1998). Интенсивная гибридизация в северных районах сопровождается появлением новых рас в роде *Dactylorhiza*. Активное видообразование и специализация опыления показывают, что некоторые северные расы *D. maculata* займут в будущем устойчивое положение в арктической флоре.

В данной работе обобщены первичные сведения по опылению орхидных в арктических широтах. Необходимо дальнейшее выявление насекомых-опыли-

телей отдельных видов, определение значимости цветочных структур, а также сравнение механизмов опыления в разных биотопах.

Выводы

1. Можно выделить четыре группы: с высокой (31%), средней (37%), низкой (19%) степенью плодородия и без образования плодов (13%). Несколько видов (*Corallorrhiza trifida*, *Epipogium aphyllum*, *Listera ovata*) в российской Субарктике являются автогамными или переходят от аллогамии к автогамии (*Dactylorhiza incarnata*, *Epipactis atrorubens*, *Goodyera repens*).

2. Недостаток опылителей и позднее цветение являются основными барьерами в репродуктивном развитии популяций орхидных на севере.

3. Если в целом в семействе орхидных большинство видов ориентировано на их опыление Hymenoptera, в меньшей степени Diptera и Lepidoptera, то на северном пределе распространения ведущую роль в опылении играют виды Diptera (50%).

4. Нектар и обманные способы аттракции, среди которых форма частей цветка и цвет — основные стимулы привлечения насекомых, являются наиболее важными в опылении орхидных Мурманской обл.

5. Коэволюция насекомых и орхидных, начавшаяся у ряда видов орхидных в третичный период, продолжается. У молодых таксонов орхидных арктических широт наблюдается потеря нектара в шпорце и переход на обманную аттракцию.

Автор выражает глубокую признательность за обсуждение данной работы старшему научному сотруднику отдела флоры и растительности Полярно-альпийского ботанического сада-инсти-

тута Н.Е. Королевой и доценту кафедры биологии экологического факультета Кольского филиала Петрозаводского государственного университета А.А. Похилько. За определение двукрылых большая благодарность энтомологам Г.В. Фарафоновой (МГУ, г. Москва), Н.Г. Горностаеву (ИБР, г. Москва), жуков — P. Audisio (Rome University «Sapienza»), перепончатокрылых — Л. Шу-

товой (Кандалакшский заповедник), П.В. Рудоискателю (УрГУ, г. Екатеринбург), Г.А. Ануфриеву (НиЖГУ, Нижний Новгород), паукообразных — Т.К. Тунёвой (Институт экологии растений и животных, г. Екатеринбург), чешуекрылых — М.В. Козлову (Turku University, Finland), А.В. Сочивко (г. Москва), J. Kullberg (Zoological Museum, Helsinki, Finland).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Горностаев Г.Н. Насекомые // Энциклопедия природы России. М., 1998. 560 с.

Ишмуратова М.М., Жирнова Т.В., Ишибирдин А.Р., Суюндуков И.В., Магафуров А.М. Антэкология, фенология и консорты *Cyripedium calceolus* L. и *Cyripedium guttatum* Sw. на Южном Урале // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2006. Т. 110, вып. 6. С. 40–46.

Князева О.И., Князев М.С. Некоторые особенности распространения и численность видов *Cyripedium* L. на Урале и в Западной Сибири // Экология и акклиматизация растений. Екатеринбург, 1998. С. 40–49.

Красная книга Мурманской области / Под ред. Н.А. Константиновой, А.С. Корякина, О.А. Макаровой. Мурманск, 2003. 400 с.

Мишкин Б.А. Флора Хибинских гор. М.; Л., 1953. 113 с.

Назаров В.В. Репродуктивная биология орхидных Крыма: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1995. 26 с.

Определитель насекомых европейской части СССР / Под ред. Г.Я. Бей-Биенко, Г.С. Медведева Т. I–V. М.; Л., 1964–1988.

Орлова Н.И. Сем. Ятрышниковые — *Orchidaceae* // Флора Мурманской области. М.; Л., 1954. С. 214–238.

Пестов С.Н., Тетерюк Л.В. Состав консортов *Cyripedium calceolus* L. (*Orchidaceae*) на северной границе ареала: Мат-лы VIII Междунар. конф. «Охрана и культивирование орхидей», IV Междунар. совещ. по динамике популяций орхидных. 5–10 июня 2007 г., Тверь, ТвГУ // Вестник ТвГУ. 2007. Т. 8, № 36. С. 66–69.

Раменская М.Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л., 1983. С. 64–66, 193–199.

Стрелков С.А. Морфоструктуры северо-восточной части Балтийского щита и закономерности их формирования // Палеогеография и морфоструктуры Кольского полуострова. Л., 1973. С. 5–79.

Толмачев А.И. Арктическая флора СССР. Т. 4. М.; Л., 1963. С. 73–85.

Фридолин В.Ю. Животно-растительное сообщество горной страны Хибин // Биоценотические исследования 1930–1935 гг. М.; Л., 1936. 295 с.

Цинзерлинг Ю.Д. География растительного покрова северо-запада европейской части СССР. Л., 1934. 378 с.

Шутова Е.В. Изученность насекомых и других наземных беспозвоночных в Кандалакшском заповеднике на 1997 год / Ред. И.М. Кежнер // Изучение беспозвоночных животных в заповедниках. М., 2001. С. 23–32.

Шутова Е.В. Дополнения и изменения к списку видов чешуекрылых Леридоптера Кандалакшского заповедника: VI–VII Междунар. семинары «Рациональное использование прибрежной зоны северных морей», 18 июля 2002 г., 17 июля 2003 г., г. Кандалакша. Ч. 1. СПб., 2004. С. 144–160.

Шутова Е.В., Антонова Е.М., Свиридов А.В., Кутенкова Н.Н. Чешуекрылые Кандалакшского заповедника / Ред. Е.М. Антонова, Г.Н. Горностаев // Флора и фауна заповедников. Вып. 80. М., 1999. 46 с.

Яковлев Б.А. Климат Мурманской области. Мурманск, 1961. 180 с.

Яковлев Б.А., Козлова Л.Г. Климатические карты // Атлас Мурманской области. М., 1971. С. 9–11.

Ackerman J.D., Meléndez-Ackerman E.J., Salguero-Farías J. Variation in pollinator abundance and selection on fragrance phenotypes in an epiphytic orchid // Amer. J. Bot. 1997. Vol. 84. P. 1383–1390.

Ackerman J.D., Rodríguez-Robles J.A., Meléndez E.J. A meager nectar offering by an epiphytic orchid is better than nothing // Biotropica. 1994. Vol. 26. P. 44–49.

Arditti J. Fundamentals of orchid biology. N.Y., 1992. 691 p.

Argue Ch. L. Pollination notes on Minnesota orchids, heart-leaved twayblade, *Listera cordata* // North Am. Nat. Orchid J. 1996. Vol. 2, N 1. P. 20–27.

Arnold J.E. Notas para una revision del genero *Ophrys* L. (*Orchidaceae*) en Cataluña // Collectanea Botánica. 1981. Vol. 12, N 1. P. 5–61.

Blinova I.V. A northernmost population of *Cyripedium calceolus* L. (*Orchidaceae*): demography, flowering, pollination // Selbyana. 2002. Vol. 23, N 1. P. 111–120.

Catling P.M. Auto-pollination in the *Orchidaceae* / Ed. by J. Arditti // Orchid Biology. Review and perspectives, V. Portland, Oregon, 1990. P. 123–158.

Christensen D.E. Fly pollination in the *Orchidaceae* // Ibid. Review and Perspectives, VI. N.Y., 1994. P. 413–454.

Cingel N.A. van der. An Atlas of orchid pollination — European orchids. Rotterdam, A.A. Balkema, 1995. 175 p.

Cole F.R., Firmage D.H. The floral ecology of *Platanthera blephariglottis* // Amer. J. Bot. 1984. Vol. 71. P. 700–710.

Cozzolino S., Widmer A. Orchid diversity: an evolutionary consequence of deception? // Trends in Ecology & Evolution. 2005. Vol. 20. P. 487–494.

Dafni A. Pollination in orchid and related genera: evolution from reward to deception / Ed. by J. Arditti // Orchid Biology. Review and perspectives, IV. 1987. P. 79–105.

Darwin Ch. The various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects, and on the good effects of intercrossing. L., 1862. 365 p.

Davies P., Davies J., Huxley A. Wild orchids of Britain and Europe. L., 1983.

Delforge P. Guía de las orquídeas de España y Europa. Barcelona, 2002. 592 p.

Demares M. Insectes sur Orchidees-pollinisateurs // Presentation du travail. M. Demares-Colloque SFO; 20 novembre 1999. 1999. P. 1–16.

Dressler R.L. Die Orchideen. Augsburg, 1996. 394 p.

Ehlers B.K., Olesen J.M. The fruit-wasp route to toxic nectar in *Epipactis* orchids? // Flora. 1997. Vol. 192. P. 223–229.

Faegri K., Pijl L. van der. The principles of pollination ecology. N.Y., 1971.

Fauna Europaea Web Service. База данных. Fauna Europaea version 1.1, 2004 // <http://www.faunaeur.org>

Fellman J. Index plantarum phanerogamarum in territorio Kolaënsi, lectarum // Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou, 1831. Vol. III. P. 299–328.

- Flora Iberica. *Smilacaceae* — *Orchidaceae* / Ed. by C. Aedo, A. Herrero. Real Jardin Botanico. 2005. Vol. XXI. 366 p.
- Genera Orchidacearum / Ed. by A.M. Pridgeon, Ph.J. Cribb, M.W. Chase, F.N. Rasmussen. Vol. 1. General Introduction, *Apostasioideae*, *Cypripedioideae*. N.Y.; Oxford, 2003. 197 p.
- Hagerup O. The spontaneous formation of haploid, polyploid and aneuploid embryos in some orchids // Kongelige Dansk Videnskabernes Selskabs, Biologiske Meddelelser. 1947. Vol. 20. P. 1–22.
- Hagerup O. Pollination in the Faroes in spite of rain and poverty in insects // Dansk Biologisk Meddelelser. 1951. Vol. 18. P. 1–48.
- Hagerup O. Bud autogamy in some northern orchids // Phytomorphology. 1952. Vol. 2. P. 51–60.
- Hulten E. Atlas of the distribution of vascular plants in NW. Europe. Stockholm, 1950. 512 p.
- Hulten E., Fries M. Atlas of North European vascular plants. Koenigstein, 1986. Vol. I. P. 268–295. Vol. III. P. 1022–1025.
- Jersáková J., Steven D., Johnson S.D., Kindlmann P. Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids // Biological Reviews. 2006. Vol. 81. P. 219–235.
- Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Vol. 2. Leipzig, 1899.
- Koroleva N.E. Phytosociological survey of the tundra vegetation of the Kola Peninsula, Russia // J. Veg. Sci. 1994. Vol. 5. P. 803–812.
- Müller H. Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassungen an dieselben. Leipzig, 1881.
- Neiland M.R. M., Wilcock C.C. Reproductive ecology of European orchids // Proceedings of the Glasgow's Conference. Glasgow, 1994. P. 138–147.
- Neiland M.R.M., Wilcock C.C. Fruit set, nectar reward, and rarity in the *Orchidaceae* // Amer. J. Bot. 1998. Vol. 85, N 12. P. 1657–1671.
- Nilsson L.A. Anthecological studies on the Lady's Slipper *Cypripedium calceolus* (*Orchidaceae*) // Bot. Notis. 1979. Vol. 132, N 3. P. 329–347.
- Nilsson L.A. The pollination ecology of *Listera ovata* (*Orchidaceae*) // Nordic J. Bot. 1981. N 1. P. 461–480.
- Nilsson L.A. The evolution of flowers with deep corolla tubes // Nature. 1988. Vol. 334. P. 147–149.
- Nilsson L.A. Orchid Pollination biology // TREE. 1992. Vol. 7, N 8. P. 255–259.
- Pijl L. van der, Dodson C.H. Orchid flowers. Their pollination and evolution. Coral Gables, University of Miami Press, 1966.
- Proctor H.C., Harder L.D. Pollen load, capsule weight, and seed production in three orchid species // Can. J. Bot. 1994. Vol. 72. P. 249–255.
- Reeves L.M., Reeves T. Life history and reproduction of *Malaxis paludosa* in Minnesota // Am. Orchid Soc. Bull. 1984. Vol. 53. P. 1280–1291.
- Regel C. Die Vegetationsverhältnisse der Halbinsel Kola. 1. Lieferung. Berlin; Dahlem, Verlag des Repertoriums. 1935. 160 s.
- Reinhammar L.-G., Hedren M. Allozyme differentiation between lowland and alpine populations of *Pseudorchis albida* s. lat. (*Orchidaceae*) in Sweden // Nord. J. Bot. 1998. Vol. 18, N 1. P. 7–14.
- Reinhard H.R., Götz P., Peter R., Wildermuth H. Die Orchideen der Schweiz und angrenzender Gebiete. Egg, Fotrotar AG. 1991. 348 p.
- Roberts D.L. Pollination biology: the role of sexual reproduction in orchid conservation // Ed. by K.W. Dixon, S.P. Kell, R.L. Barrett, P.J. Cribb, Orchid conservation. 2003. Natural history publications (Borneo), Kota Kinabalu, Sabah. 2003. P. 113–136.
- Rudall P.J., Bateman R.M. Roles of synorganisation, zygomorphy and heterotopy in floral evolution: the gynostemium and labellum of orchids and other lilioid monocots // Biol. Rev. 2002. Vol. 77. P. 403–441.
- Salguero-Farías J.A., Ackerman J.D. A nectar reward: is more better? // Biotropica. 1999. Vol. 31. P. 303–311.
- Summerhayes V.S. Wild orchids of Britain. London, 1951. P. 1–318.
- Talalaj I., Brzosko E. Breeding system potential in three *Epipactis* species (Материалы VIII Международной конференции «Охрана и культивирование орхидей», IV Международного совещания по динамике популяций орхидных. 5–10 июня 2007 г., Тверь, ТвГУ) // Вестник ТвГУ. Тверь. 2007. Т. 8, № 36. С. 141–148.
- Tremblay R.L. Trends in the pollination ecology of the *Orchidaceae*: evolution and systematics // Can. J. Bot. 1992. Vol. 70. P. 642–650.
- Tremblay R.L., Ackerman J.D., Zimmerman J.K., Calvo R.N. Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification // Biol. J. Linn. Soc. 2005. Vol. 84. P. 1–54.
- Vöth W. Blütenökologische Untersuchungen an *Epipactis atrorubens*, *E. helleborine* und *E. purpurata* in Niederösterreich // Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. 1982. Bd 14, N 4. S. 393–437.
- Vöth W. Bestäubungsbiologische Beobachtungen an *Goodyera repens* (L.) R. Br. // Ibid. 1992. Bd 24, N 3. S. 517–530.
- Vöth W. Sind Blüten von *Epipogium aphyllum* Sw. entomogam oder autogam? // Die Orchidee. 1994. Bd 45, N 6. S. 248–251.
- Vöth W. Lebensgeschichte und Bestäuber der Orchideen am Beispiel von Niederösterreich // Stapfia. 1999. Bd 65. S. 1–257.
- Vöth W. Orchideen und ihre Wespen und Fliegen // J. Eur. Orch. 2001. Bd 33, N 4. S. 1025–1052.
- Vöth W. Sind Fliegen Bestäuber der Orchideen? // Ibid. 2002. Bd 34, N 1. S. 3–18.
- Vöth W. Orchideen und ihre Käfer // Ibid. 2003. Bd 35, N 2. S. 381–405.
- Ziegenspeck H. *Orchidaceae* // Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas / Ed. by O. Kirchner, E. Loewe, C. Schröter. Stuttgart, 1936. Bd 1. N 4. S. 2–550.

Полярно-альпийский ботанический сад-институт
184256 Кировск 6, Мурманская обл.
e-mail: ilona@aprec.ru

Поступила в редакцию
25.01.07

ORCHID POLLINATION IN NORTHERN LATITUDES

I.V. Blinova

Summary

Orchid pollination is analyzed at arctic latitudes within Murmansk Region. The taxa of insect-pollinators, their attractants and possible co-evolution lines of insects and orchids are discussed.

НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ

SCIENTIFIC COMMUNICATIONS

УДК 599.322.2 (477)

СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ЧЕЛОВЕКА КАК КЛЮЧЕВОЙ ФАКТОР КОЛЕБАНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ЕВРОПЕЙСКОГО ПОДВИДА СТЕПНОГО СУРКА

В.А. Токарский, В.И. Ронкин, Г.А. Савченко

В начале XX в. степной сурок (*Marmota bobak* (Müller, 1776); Rodentia, Sciuridae) на Украине оказался на грани полного исчезновения; в 20-е гг. были предприняты энергичные меры, направленные на сохранение этого вида. Степной сурок считался типичным обитателем целинных степей, «безвозвратно вымирающим под натиском человеческой культуры» (Оболенский, 1925). Однако в 60-е гг. в условиях интенсификации сельскохозяйственного производства происходит его бурное «возрождение», характеризующееся всплеском численности и быстрым расширением ареала из двух материнских очагов — Великобурлукского (Харьковская обл.) и Стрельцовского (Луганская обл.), расположенных в развитых сельскохозяйственных районах, где целинные участки степи были практически полностью распашаны. По мнению Д.И. Бибикова, причины «возрождения» степного сурка нельзя было объяснить только охраной и они были «не вполне понятны» (Бибиков, Дежкин, 1988).

Мы рассматриваем причины указанного процесса с позиции понимания места степного сурка в сложной многокомпонентной экосистеме, какой является степь. Зональные экосистемы степей (и пустынь), по мнению Б.Д. Абатурова (2001, 2006), представляют собой специфические природные образования, в функционировании которых господствующее положение занимают пищевые цепи пастбищного типа. Такие экосистемы формируются и поддерживаются в состоянии стабильности крупными копытными. На территории Украины в настоящее время роль данного структурного звена выполняют, с одной стороны, крупные домашние копытные, а с другой — сложившаяся система землепользования. В связи с этим мы рассматриваем домашних копытных как биотический фактор, которым непосредственно управляет человек. С тех же позиций мы рассматриваем и используемые человеком системы земледелия, включающие в себя не только механическую обработку почвы, но и различные способы использования пашни.

Очевидно возникает необходимость подробного описания указанных факторов в их историческом раз-

витии в комплексе с анализом состояния какого-либо значимого компонента данной экосистемы. Основываясь на архивных, литературных и собственных данных, мы попытались в предлагаемой работе применить подобный подход для анализа причин колебания численности степного сурка на протяжении XX в.

Материалом для исследования послужили данные учета численности степного сурка в Великобурлукском р-не Харьковской обл., полученные в 1980–2006 гг. Кроме того, мы использовали архивные данные по динамике численности крупного рогатого скота и изменению структуры землепользования в том же районе (справки архивного отдела Великобурлукской государственной администрации, основанные на документах постоянного хранения фонда управления сельского хозяйства: ф. 283, оп. 1, оп. 2). Учет численности степного сурка проводили на основе сплошной инвентаризации всех семейных участков района исследований. Данная часть работы включала следующие два направления.

1. Картирование поселений в соответствии с общепринятыми методиками (Бибиков, 1956; Румянцев, 1986) с нанесением на картосхему масштаба 1:25 000 всех семейных участков степного сурка было проведено четырежды (1980–1981, 1986–1987, 1995–1996 и 2005–2006 гг.). При выделении семейных участков использовали стандартные пространственные критерии (Середнева, 1986).

2. Подсчет числа особей в семье на учетных площадках. Общее число площадок 10. Площадки (размером от 20 до 200 га) закладывали по всему ареалу с таким расчетом, чтобы охватить участки с разной плотностью населения животных. Учеты проводили в 1986–1987 гг. трехкратно в течение года (два раза в апреле и один раз в конце мая — начале июня). Наблюдения вели либо в бинокль из укрытия (в период максимальной дневной активности животных), либо на маршруте по балкам: проходя пешком по противоположному склону балки, отмечали число зверьков в каждой семье. На каждой площадке подсчитывали число семей (семейных участков), общее число взрослых и общее число сеголетков. Разделив затем число взрослых (или число сеголетков) на число семей, получали усредненный показатель числа особей в семье по всем десяти площадкам. Он составляет 5 особей (3 взрослых и 2 сеголетка) (Токарский, 1997). Показатель числа взрослых особей в семье был подтвержден посредством индивидуального мечения животных (Савченко, 2002).

Первые подробные данные по численности степного сурка на Украине приведены В.И. Абеленцевым с соавторами (Абеленцев и др., 1961; Абеленцев, 1967, 1971, 1975). На тот момент земли Великобурлукского р-на были распределены (более или менее поровну) между 30 хозяйствами (колхозами и совхозами). Благодаря тому, что автор приводит данные по чис-

ленности сурка на территории каждого из хозяйств, мы имели возможность проанализировать распределение численности степного сурка начиная с 1956–1958 гг. На конец 50-х гг. XX в. размещение степного сурка было крайне неравномерным. Данный вид встречался на территории 24 хозяйств, из них в пяти хозяйствах был очень малочисленным (от 5 до 17 особей). Основные ресурсы сурка были сосредоточены в 13 хозяйствах, причем четыре из них включали более 70% особей (6780) всей Великобурлукской популяции. Эти хозяйства с наибольшей численностью животных были расположены вокруг наиболее старых (со времен заселения «дикого поля») населенных пунктов, основанных в XVII–XVIII вв. землевладельцами, которые традиционно уделяли большое внимание развитию товарного животноводства. Например, одно из поместий, Конный хутор, предназначалось для разведения лошадей, другое, Серый Яр, — овец и коз. На конец 50-х гг. XX в. на землях бывшего Конного хутора была зафиксирована наибольшая (среди хозяйств) численность степного сурка (2500 особей). Напротив, наименьшая численность животных зафиксирована на землях сл. Ольховатка, жители которой занимались преимущественно растениеводством. Вероятно, именно на пастбищных землях колонии сурка сохранялись в годы депрессии численности и из этих поселений происходило расселение животных по овражно-балочной системе, начавшееся, по предположению В.И. Абеленцева с соавторами (1961), с 1947 г. В конце 60-х гг. байбак встречался на территории 27 хозяйств, и лишь в двух

из них был очень малочисленным (10 и 15 особей), при этом прежняя неравномерность распределения численности животных сохранялась вплоть до начала 70-х гг.

Далее мы постараемся осветить коренные преобразования, произошедшие в структуре сельскохозяйственного производства, которые привели к существенному изменению потенциальных местообитаний степного сурка (таблица). Господствующей системой земледелия до конца 20-х гг. XX в. было трехполье с толочным паром. Пастбищные нагрузки на пастбищно-сенокосный фонд были относительно невелики и составляли в среднем 0,8 головы на 1 га (в пересчете на крупный рогатый скот) (Животноводство СССР..., 1940). Нагрузка на целинные участки была еще меньше, так как при толочном трехполье и выгонно-пастбищном животноводстве выпас скота осуществлялся в основном на толоках и выгонах. Необходимо добавить, что развитие и размещение сельскохозяйственного производства было неравномерным и неоднородным (являясь отражением прежнего общественного уклада, когда структура землепользования определялась собственником земли). Такая неоднородность сохранялась до начала 30-х гг.

С 30-х гг. XX в. руководство страны (СССР) начало осуществлять централизованное управление сельским хозяйством, наращивая темп развития земледелия и животноводства. По мере повсеместного вытеснения трехпольной системы травополем (Постановление июньского (1937 г.) Пленума ЦК ВКП(б)), происходило сокращение пастбищных пло-

Преобразование структуры сельскохозяйственного производства в Великобурлукском р-не Харьковской обл. в XX в.

| Период времени | Система земледелия | Способ использования пашни | Тип скотоводства | Состояние животноводства | Размещение отраслей производства |
|---------------------------------|---|--|---------------------|--------------------------------|--|
| Начало XX в. — до 1914 г. | Толочное трехполье | В обработке около двух третей пахотнопригодных земель. На остальной части производится выпас скота | Выгонно-пастбищный | Стабильный рост поголовья | Неравномерное и неоднородное |
| 1914 г. — начало 20-х гг. | Упадок сельскохозяйственного производства | | | | |
| Середина 20-х — начало 30-х гг. | Толочное трехполье | то же | Выгонно-пастбищный | Кратковременный рост поголовья | Неравномерное и неоднородное |
| Начало 30-х — середина 30-х гг. | —«— | —«— | Крах животноводства | | то же |
| Середина 30-х гг. — 1941 г. | Трехполье и травополье | —«— | —«— | Кратковременный рост поголовья | Начало создания упорядоченной структуры отраслей |
| 1941–1947 гг. | Крах сельскохозяйственного производства | | | | |
| Начало 50-х — конец 80-х гг. | Переход от травополья. Зернопропашная и пропашная | Все пригодные для пашни земли заняты посевами. Чистые пары отсутствуют | Стойлово-пастбищный | Стабильный рост поголовья | Упорядоченное и равномерное |
| Конец 80-х гг. — начало XXI в. | Зернопропашная и пропашная | то же | то же | Стабильное снижение поголовья | Разрушение прежней структуры |

щадей в основном за счет распашки залежей и толок. К началу 40-х гг. площадь засеянной пашни достигла 72% (против 55% в начале XX в.), а пастбишно-сенокосный фонд сократился до 16,5% (против 37%). Это могло привести к усилению пастбищной нагрузки на целинные участки, однако, как известно, перед этим произошло катастрофическое сокращение поголовья домашнего скота. Только к концу 30-х гг. поголовье домашнего скота снова приблизилось к уровню 1916 г., но за период Великой Отечественной войны оно было практически уничтожено. В послевоенные годы поголовье скота динамично росло, еще быстрее (по сравнению с довоенным уровнем) увеличивались пастбищные нагрузки (рис. 1). В 50-е гг. в соответствии с постановлением Совета Министров СССР и ЦК ВКП(б) от 20 октября 1948 г. «О плане полезащитных лесонасаждений, внедрения травопольных севооборотов, строительства прудов и водоемов...» были распашаны практически все оставшиеся участки целины, ранее используемые под сенокосы и пастбища. Поэтому с 50-х гг. площадь пашни и пастбишно-сенокосный фонд оставались относительно постоянными. Централизованное управление сельским хозяйством в условиях характерной для этой части Украины невысокой заселенности и развитой сети сравнительно небольших населенных пунктов (без урбанизации и техногенизации окружающих территорий) привело к тому, что практически все овражно-балочные системы одновременно и достаточно равномерно стали подвергаться усиливающейся пастбищной нагрузке. Опрос местного населения показал, что в 50–70-е гг. XX в., в период резкой интенсификации сельского хозяйства, все без исключения балки использовались под пастбища.

Ответом на данное воздействие явилась трансформация растительности целинных участков, используемых под выпас крупного рогатого скота, до средних и последних стадий (III–V, по Л.Г. Раменскому (1971)) пастбищной дигрессии. Как было показано в наших работах (Ронкин, Савченко, 2000), это коренным образом улучшило кормовые условия степного сурка. Наилучшие кормовые условия для этого вида формируются на участках, где под влия-

нием выпаса образуются пастбищные луговые сообщества. В них преобладают виды поздних этапов пастбищной дигрессии (*Polygonum aviculare* L., *Taraxacum officinale* Webb ex Wigg., *Trifolium repens* L., *Plantago media* L., *Achillea submillefolium* Klok. et Krytska и др.). Такие сообщества, наиболее полно отвечающие пищевым потребностям сурка, формируются на днищах балок, т.е. на относительно увлажненных участках. В связи с этим именно на левобережье р. Северский Донец, характеризующемся наиболее изрезанным холмистым рельефом с развитой овражно-балочной сетью, сложились оптимальные условия для «возрождения» степного сурка. Это создало возможности для быстрого роста численности вида (на то время он уже имел статус охраняемого) и расширения территории его распространения.

Благоприятные условия обитания для степного сурка были созданы практически по всей овражно-балочной сети и долинам рек как в Великобурлукском р-не, так и за его пределами. Численность Великобурлукской (Харьковской) местной популяции степного сурка в 1967 г. составила 17 110 (Абеленцев, 1971), в 1974 г. — около 30 000 (Абеленцев, 1975). Она неуклонно росла до начала 80-х гг. (в 1981 г. — 60 000 (Кривицкий, Токарский, 1983)), а затем после непродолжительной стабилизации (к концу 80-х гг.) наметилась тенденция к снижению численности (в 1987 г. — около 50 000). За 15 лет (с конца 80-х гг. XX в.) численность популяции уменьшилась более чем в 2 раза (в 2005–2006 гг. — около 23 000 особей). Вместе с тем площадь территории, занимаемая ею, продолжает расширяться. Так, в 1958 г. она составляла 750 км², в 1967 г. — 1130, в 1974 г. — 1250, в 1987 г. — 2750, в 2005 г. — 4500 км² (Токарский и др., 2006). Те же процессы отмечаются и в Стрельцовской (Луганской) местной популяции (Абеленцев, 1967, 1971, 1975; Токарский, 1997).

Поскольку увеличение поголовья крупного рогатого скота происходило повсеместно и характеризовалось сходными темпами, выпас в условиях сплошной распашки стал тем фактором, который преобразовал ландшафт и определил направление развития всей экосистемы. Количественной характеристикой данного фактора (при равных внешних условиях) может служить пастбищная нагрузка (рис. 1). Плавное изменение этого показателя позволяет сопоставить пастбищную нагрузку и численность степного сурка в одни и те же годы. Полученную зависимость иллюстрирует рис. 2 (верхняя линия тренда). Высокое значение коэффициента корреляции ($r = 0,9$; $P < 0,05$) свидетельствует о значительной зависимости численности степного сурка от степени пастбищной нагрузки, а выброс одной из точек — о неизбежном влиянии иных факторов, что вполне естественно для биологических систем. При исключении этой точки (соответствующей 1987 г.) линия тренда прак-

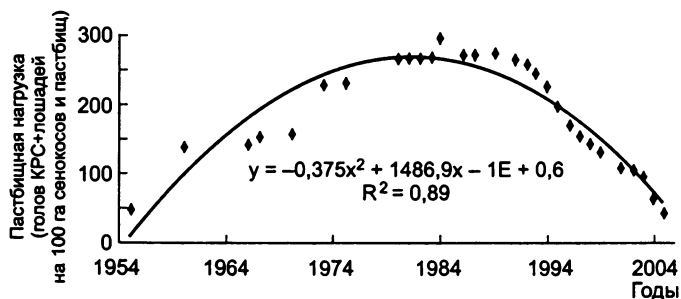


Рис. 1. Динамика пастбищной нагрузки на сенокосы и пастбища (потенциальные местобитания степного сурка) в Великобурлукском р-не Харьковской области в 1954–2005 гг.

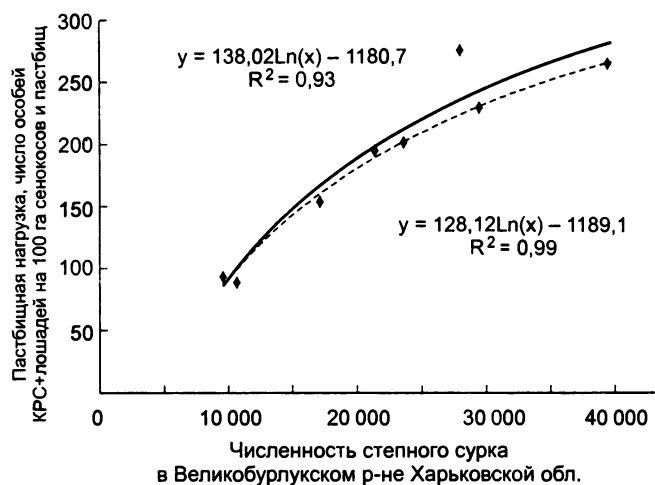


Рис. 2. Зависимость численности степного сурка от пастбищной нагрузки на его местообитания (всрхняя линия тренда; $R^2 = 0,93$; $r = 0,9$; $P < 0,05$)

тически полностью вписывается в имеющиеся данные (нижняя линия; $R^2 = 0,99$; $r = 1$; $P < 0,05$). Подчеркнем, что представленная зависимость говорит о высокой опосредованности динамики численности степного сурка динамикой пастбищной нагрузки крупных домашних копытных.

Близкое соседство балок пастбищеоборота, заселенных сурками, с сенокосными лугами, с полями многолетних трав (где по отаве также производится выпас) и полями сельхозкультур с разной фенологией, а также с дорогами (на обочинах которых преобладает сорная растительность) еще более повысило кормовую емкость овражно-балочных систем. Впоследствии к перечисленным выше предпочитаемым местообитаниям сурков прибавились оставленные людьми деревни и хутора, из которых жители переселились в города и большие поселки (Бибииков, Дежкин, 1988; Токарский, 1997; и др.), что было характерно в целом для всей европейской части бывшего СССР. По данным Л.Л. Семаго и Л.С. Рябова (1973), Д.И. Бибиикова и А.В. Дежкина (1988), на начальном этапе заселения в колониях сурков, возникших на месте бывших хуторов и деревень, достигается наибольшая плотность населения (13,8 особи/га, в 10 раз выше средней). Со временем эти территории включаются в пастбищеоборот и полностью сливаются с окружающим ландшафтом; плотность населения сурков устанавливается в соответствии с уровнем пастбищной дигрессии растительности.

Максимальная (по нашим данным, предельная) плотность поселений степного сурка (1,9 семьи/га на стационарном участке исследований в 1992–2006 гг.) наблюдается в условиях значительной (IV–V стадии) пастбищной дигрессии травостоев, что обеспечивает для животных оптимальную кормовую базу. Резкое снижение пастбищной нагрузки на местообитания степного сурка приводит к качественному изменению этих местообитаний. После прекращения выпаса

они превращаются в сплошной «лес» из татарника (*Onopordum acanthium* L.) и чертополоха (*Carduus acanthoides* L.) высотой в человеческий рост. В результате дальнейших демутиационных процессов коренным образом меняется (в сторону, неблагоприятную для питания степного сурка) соотношение кормовой и не кормовой фитомассы (Ронкин, Савченко, 2000; Ronkin, Savchenko, 2004), что приводит к падению кормовой емкости данных территорий и как следствие к резкому уменьшению числа семей на единицу площади при I–II стадиях пастбищной дигрессии. Так, на стационарном участке исследований в пределах территории, полностью исключенной из пастбищеоборота, плотность населения животных уменьшилась более чем в 2 раза (с 0,7 до 0,3 семьи/га) в период с 1992 по 1996 г.

Анализ динамики численности крупного рогатого скота в Великобурлукском р-не показывает, что пик его поголовья приходился на середину 80-х гг., а в 90-е гг. началось его резкое снижение. Такая же тенденция наблюдается и в динамике численности степного сурка. За 15 лет (с конца 80-х гг. XX в.) численность крупного рогатого скота уменьшилась в 5 раз. Резкое сокращение животноводческого сектора фактически означает выведение ряда балок из системы пастбищеоборота (прекращение выпаса). В настоящее время данный процесс происходит повсеместно. Многолетние наблюдения за состоянием поселений степного сурка на стационарных участках свидетельствуют о том, что это влечет за собой снижение воспроизводства и (в среднем по учетным площадкам) с 1992 г. двукратное ($2,44 \pm 0,79$, $n = 6$) уменьшение числа семей на единицу площади (Токарский и др., 2006), что приводит к снижению численности данного вида в целом. Вместе с тем в балках, продолжающих подвергаться значительным пастбищным нагрузкам, число семей на единицу площади остается на прежнем уровне. Именно такие местообитания пока еще обеспечивают дальнейшее расширение ареала популяции.

Таким образом, сочетание овражно-балочного рельефа со сложившейся к середине XX в. структурой сельскохозяйственного производства, моделирующей естественные отношения крупных фитофагов и растительности, наряду с мерами охраны позволило степному сурку занять свое исконное место в образовавшейся экосистеме, т.е. не адаптационная пластичность вида, а, напротив, реставрация экосистем пастбищного типа (под влиянием хозяйственной деятельности человека) является причиной феномена «возрождения» степного сурка. Отметим, что дальнейшая интенсификация сельскохозяйственного производства в направлении высокопродуктивного стойлового животноводства очень быстро (за считанные годы) приведет к краху сложившихся под влиянием выпаса степных экосистем.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абатуров Б.Д. Экологические последствия пастьбы копытных млекопитающих для экосистем полупустыни // Экологические процессы в аридных биогеоценозах: Докл. на XIX ежегодных чтениях памяти акад. В.Н. Сукачева, 22 ноября 2000 г. М., 2001. С. 57–83.
- Абатуров Б.Д. Пастбишный тип функционирования степных и пустынных экосистем // Усп. совр. биол. 2006. Т. 126, № 5. С. 435–447.
- Абеленцев В.И. Запасы, охрана и использование байбака на Украине // Мат-лы совещ. «Ресурсы фауны сурков в СССР», 27–29 марта 1967 г. М., 1967. С. 8–11.
- Абеленцев В.И. Байбак на Украине // Фауна и экология грызунов. Вып. 5. М., 1971. С. 217–233.
- Абеленцев В.И. Численность и хозяйственное использование степного сурка на Украине // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80, вып. 6. С. 29–35.
- Абеленцев В.И., Самош В.М., Модин Г.В. Современное состояние поселений байбака и опыт его реакклиматизации на Украине // Тр. Среднеазиат. н.-и. противочум. ин-та. Вып. 7. Алма-Ата; Фрунзе, 1961. С. 309–320.
- Бибиков Д.И. Маршрутный способ учета численности сурков // Там же. Вып. 3. Алма-Ата, 1956. С. 143–147.
- Бибиков Д.И., Дежкин А.В. Возрождение европейского байбака // Природа. 1988. № 3. С. 46–49.
- Животноводство СССР за 1916–1938 гг. / Статистический сборник Центр. упр. народно-хозяйственного учета Госплана СССР / Под ред. И.В. Саутина. М.; Л., 1940. 219 с.
- Кривицкий И.А., Токарский В.А. Размещение и численность байбака в Харьковской области // Мат-лы Всес. совещ. «Охрана, рациональное использование и экология сурков», 3–5 февраля 1983 г., Москва. М., 1983. С. 54–57.
- Оболенский С.И. Заметки о зверях Каменной степи Воронежской губернии // Природа и охота. Приложение к журналу «Украинский охотник и рыболов». 1925. С. 10–15.
- Раменский Л.Г. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л., 1971. 336 с.
- Ронкин В.И., Савченко Г.А. Зависимость пригодности местообитаний для степного сурка, *Marmota bobak* (Rodentia, Sciuridae) от структуры растительного покрова // Зоол. журн. 2000. Т. 79, № 10. С. 1229–1234.
- Румянцев В.Ю. Учет и картографирование степного сурка в Северном Казахстане // Тез. докл. Всес. совещ. по проблеме кадастра и учета животного мира. М., 1986. Т. 1. С. 188–190.
- Савченко Г.А. Использование территории степным сурком (*Marmota bobak* Müll.) на северо-востоке Украины: Автореф. дис.... канд. биол. наук: 03.00.08, 03.00.16 / МГУ. М., 2002. 24 с.
- Семаго Л.Л., Рябов Л.С. Восстановление и расселение сурка в Воронежской области // Охрана и рациональное использование биологических ресурсов Центрально-Черноземной полосы. Воронеж, 1973. С. 41–44.
- Середнева Т.А. Определение абсолютной плотности населения и численности сурков (*Marmota*) // Зоол. журн. 1986. Т. 65, вып. 10. С. 1556–1566.
- Токарский В.А. Байбак и другие виды рода Сурки. Харьков, 1997. 303 с.
- Токарский В.А., Ронкин В.И., Савченко Г.А. Ключевые экологические факторы возрождения европейского подвиды степного сурка в середине XX века и депрессии его численности на рубеже XX–XXI веков // Вісник Харківського національного університету ім. В.Н. Каразіна. 2006. № 729. С. 193–201.
- Ronkin V.I., Savchenko G.A. Effect of cattle grazing on habitats for the steppe marmot (*Marmota bobak*) in north-eastern Ukraine // Vestnik zoologii. 2004. Vol. 38, N 1. P. 55–60.

Харьковский национальный университет
им. В.Н. Каразина
Victor. A. Tokarsky@univer. kharkov. ua

Поступила в редакцию
25.12.06

AGRICULTURAL ACTIVITY AND LIVE-STOCK FARMING AS THE KEY FACTORS OF NUMBER FLUCTUATIONS OF EUROPEAN SUBSPECIES OF THE STEPPE MARMOT

V.A. Tokarsky, V.I. Ronkin, G.A. Savchenko

Summary

Dynamic of the steppe marmot (*Marmota bobak* (Müller, 1776); Rodentia, Sciuridae) number in Velikoburluk district (Kharkov region) during XX century has been traced. The process of progressive increasing of pasturable pressure of live-stock on potential habitats of the steppe marmot has been represented. It is recognized, that this process has caused the restoration of pasturable ecosystems, one of the basic components is the steppe marmot. On the Velikoburluk (Kharkov) steppe marmot population the key role of the anthropogenous factor in dynamics of number fluctuation of *Marmota bobak* has been shown.

УДК 598.2

ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ГНЕЗДЯЩИХСЯ ПТИЦ ВЫСОКОГОРИЙ МАЛОГО КAVKAZA

Н.А. Садыхова

Высокогорные ландшафты Малого Кавказа имеют богатую и своеобразную орнитофауну, зоогеографические связи и экологическая структура которой все еще остаются изученными недостаточно. История орнитологических исследований Малого Кавказа восходит к работам натуралистов конца XIX — начала XX в. (Радде, 1884; Сатунин, 1907). Из более поздних работ заслуживает упоминания и сводка по орнитофауне Армении (Ляйстер, Соснин, 1942). Кроме того, опубликованы специальные статьи по птицам Малого Кавказа (Ханмамедов, 1960; Мустафаев, Ханмамедов, 1965; Кривошеев, Степанян, 1959; Агаева, Гарайбейли, 1982). Некоторые сведения по птицам Малого Кавказа имеются в сводках по птицам Азербайджана (Гамбаров, 1941; Фауна Азербайджана, 1977; Животный мир Азербайджана, 2000; Мустафаев, Садыхова, 2005; Мустафаев, Мамедов, 2006).

Наша задача — собрать воедино разрозненные данные по орнитофауне высокогорий Малого Кавказа, составить ее обобщенный список и провести эколого-географический анализ в целях выявления основных экологических групп птиц, а также уточнить место Малого Кавказа в общей системе зоогеографического районирования Палеарктики.

В основу статьи легли материалы, собранные и обработанные автором на азербайджанской территории Малого Кавказа. Летом (июнь–июль) 1956 г. Г.Т. Мустафаевым был собран материал по гнездовой жизни птиц в Нахичеванской АР. В 1971–1980-е гг. сотрудники и студенты кафедры зоологии позвоночных Бакинского государственного университета под руководством Г.Т. Мустафаева изучали гнездящихся птиц в Кельбаджарском, Лачинском, Шушинском, Ордубадском и Шахбузском районах, включая субальпийский и альпийский горные пояса. В конце января и в начале февраля 1979 и 1980 гг. Г.Т. Мустафаевым была изучена зимняя жизнь птиц на высокогорьях Малого Кавказа в пределах Кельбаджарского р-на. Через 25 лет нами совершены кратковременные летние и зимние экспедиции в Кедабекский р-н для ознакомления с современным состоянием горных птиц Малого Кавказа.

Методическую основу работы составляет концепция Г.Т. Мустафаева (1985, 1998, 2003) «Комплексный ландшафтно-экологический анализ авифауны».

Синантропизация и характер питания птиц установлены по оригинальной шкале (Мустафаев, Садыхова, 2005). Комплексный анализ проводили по 12 параметрам, отражающим жизнь птиц: принадлежности к типу фауны, макроструктуре вида, сезонной динамике фауны, численности, биотопической приуроченности, синантропности, характеру пользования птиц ландшафтом, условиям гнездования, типу социальной структуры, типу развития, суточной активности, кормодобыванию, характеру питания. Таксономия птиц Азербайджана на подвидовом уровне разработана недавно (Мустафаев, 2004; Мустафаев, Садыхова, 2005).

По нашим материалам, современная авифауна высокогорий Малого Кавказа в пределах Азербайджана содержит 67 видов птиц, относящихся к 56 родам, 24 семействам и 9 отрядам. Монотипических видов 10, а политипических 57 (85,1%). Эндемичный подвид в пределах района всего один — *Saxicola torquata armenica*. Обитает он в горах Малого Кавказа и викарирует с *S.t. variegata*, распространенным от берегов Каспия до гор Малого Кавказа.

Следует отметить, что 28 видов птиц в пределах Восточно-Кавказского участка обитают только в районе высокогорья Малого Кавказа. Из них 8 видов встречаются здесь во все сезоны года, остальные 20 прилетают только для размножения. Своеобразие авифауны высокогорья Малого Кавказа обусловлено его современными ландшафтами — расчлененными высокими горами и высоковулканическими плато с субальпийскими и альпийскими лугами. Местами имеются субнивальные и нивальные ландшафты со скальной петрофильной растительностью. Нижняя граница района соответствует верхней границе горных лесов на востоке, а на западе — сухим степям и лугово-степным склонам, вернее, котловану среднегорья Нахичеванской АР. Климат района умеренно влажный, холодный. Высотные показатели среднегорья Малого Кавказа заметно выше, чем на Большом Кавказе. В субальпийском поясе Малого Кавказа имеются населенные пункты, практически отсутствующие в высокогорье Большого Кавказа.

Основной автор концепции «Типы фауны птиц», Б.К. Штегман (1938), относил орнитофауну Кавказа, включая Закавказье, к европейскому типу. Однако уже доказано, что европейский тип авифауны доминирует только в древесно-кустарниковых ландшафтах (Мустафаев, 1985). В степных, луговых, полупустынных и других открытых ландшафтах доминируют транспалеаркты и представители средиземноморского типа фауны (Магеррамова, личное сообщ.).

Представители монголо-тибетского типа фауны в высокогорье Малого Кавказа занимают второе место (22,4%), а европейских птиц — всего 7 видов (10,4%).

Большинство видов птиц (57 видов — 85,1%) политипические. Оседлость их по сравнению с птицами Большого Кавказа высокая (21 вид — 31,1%). Однако ряд птиц зимует только в селениях. По численности основу авифауны составляют редкие виды (критические, субкритические и уязвимые) — 49 ви-

дов, или 73,1%. Эколого-биологические характеристики орнитофауны высокогорного района Малого

Типы фауны:

Транспалеаркты = 21 (31,3)
Средиземноморские = 19 (28,4)
Монголо-Тибетские = 15 (22,4)
Европейские = 7 (10,4)
Остальные = 5 (7,5)

Макроструктура вида:

Монопитические = 10 (14,9)
Политипические = 57 (85,1)

Динамика авифауны:

Оседлые виды = 21 (31,5)
Гнездящиеся = 46 (68,5)

Численность популяции:

Многочисленных = 5 (7,5)
Обычных = 13 (19,4)
Редких = 49 (73,1)

Биотопы:

Петрофил = 36 (53,8)
Ореофил = 10 (14,9)
Хамео-фанеробионт = 10 (14,9)
Лимнофил = 8 (11,9)
Полный синантроп = 3 (4,5)

Пользование биотопом:

Гнездование = 27 (40,3)
Всестороннее = 40 (59,7)

Условия гнездования:

Открытое = 32 (47,8)
Закрытое = 19 (28,3)
Промежуточное = 16 (23,9)

Синантропность:

Частично синантроп = 2 (3,0)
Полусинантроп = 4 (5,9)
Неполный синантроп = 2 (3,0)
Полный синантроп = 3 (4,9)

Ухудшение кормовой базы, усиление фактора беспокойства и длительное преследование птиц человеком послужили причиной редкости ряда видов: беркута, бородача, белоголового сипа, черного грифа, серой куропатки, каспийского улара и филина — во все сезоны года, а курганника, змеяда, сапсана, кавказского тетерева — на гнездовье (последние на зиму откочевывают вниз).

Петрофильная группа птиц в данном районе составляет основу авифауны (36 видов, или 53,8%). Птицы-петрофилы гнездятся на выступах и в трещинах скал, в кучках камней (27 видов, или 40,3%), а более половины видов использует высокогорье всесторонне (для гнездования, кормодобывания, ночевки и дневного отдыха). Открытое расположение гнезд (на скалах и кустах или на земле) характерно примерно для половины видов (32 вида, или 47,8%). Второе место в этом отношении занимает группа закрытогнездящихся видов, которые устраивают гнезда в трещинах скал и в норах (19 видов, или 28,3%). Остальные виды в соответствии с типом гнездования занимают промежуточное положение (16 видов, или 23,9%). Высокогорье Малого Кавказа лишено дендрофильных птиц, так как для этого региона нехарактерно взаимопроникновение лесов и субальпийских лугов, которое имеет место на Большом Кавказе.

Кавказа в пределах Азербайджана (в скобках — процент от числа видов) следующие.

Социальность:

Одиночные гнезда = 55 (82,1)
Переход к колониальным = 5 (7,5)
Колония факультативная = 4 (5,9)
Колония облигатная = 3 (4,5)

Тип развития:

Матуронат = 7 (10,4)
Имматуронат = 60 (89,6)

Суточная активность:

Дневные = 64 (95,5)
Ночные = 2 (3,0)
Сумеречные = 1 (1,5)

Кормодобывание:

На земле = 39 (58,2)
На земле и в воздухе = 12 (18,0)
На земле и в кустах = 6 (8,9)
На воздухе = 4 (5,9)
В траве и на кусте = 3 (4,5)
Из воды = 2 (3,0)
На земле и из воды = 1 (1,5)

Характер питания:

Фитофаг = 7 (10,4)
Зоофаг = 37 (55,2)

из них:

энтомофаг = 24 (64,8)
хищные = 11 (29,7)
Полифаг = 23 (34,4)

Наличие населенных пунктов на Малом Кавказе благоприятствует синантропной группе птиц (11 видов, или 16,4%), тогда как в высокогорье Большого Кавказа эта экологическая группа птиц практически отсутствует. По типу социальной организации преобладают виды, гнездящиеся обособленными парами (55 видов, или 82,1%), что связано, вероятно, с богатством гнездовых условий. По типу развития доминируют имматуронаты (60 видов, или 89,6%), а по суточной активности — дневные (64 вида, или 95,5%).

В отношении кормодобывания большинство видов (48 видов, или 71,6%) связано с землей (почвой). По характеру питания доминируют зоофаги (37 видов, или 55,2%), субдоминантной группой являются полифаги (23 вида, или 34,4%).

Эколого-биологические показатели видов гнездящихся птиц высокогорья Малого Кавказа представлены в таблице.

Выводы

Проведенный нами комплексный анализ орнитофауны высокогорий Малого Кавказа свидетельствует о ее значительном богатстве и своеобразии. С учетом обособленного географического положения

Эколого-биологические показатели гнездящихся птиц высокогорья Малого Кавказа в пределах Азербайджана

| № п/п | Виды птиц | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 |
|-------|--|------|----|----|-----|-----|------|----|--------|-----|-----|-----|--------|-----|
| 1 | <i>Ardea cinerea cinerea</i> | ТП | Пт | Гн | Р | Лим | Вс | Ог | Нес | Одг | Имм | Сум | Вод | Жя |
| 2 | <i>Tadorna ferruginea</i> | ТП | Мт | Гн | Р | Лим | Вс | Зг | Нес | Одг | Имм | Днв | Вод | РЖя |
| 3 | <i>T. tadorna</i> | М | Мт | Гн | Р | Пф | Вс | Зг | Нес | Одг | Имм | Днв | Вод | РЖя |
| 4 | <i>Buteo rufinus rufinus</i> | М | Пт | Гн | Р | Пф | Гс | Ог | Нес | Одг | Имм | Днв | 3 | Хищ |
| 5 | <i>Circetus gallicus gallicus</i> | ТП | Пт | Гн | Р | Пф | Гс | Ог | Нес | Одг | Имм | Днв | 3 | Хищ |
| 6 | <i>Aquila chrysaetos homeyeri</i> | ТП | Пт | Гн | Р | Пф | Гс | Ог | Нес | Одг | Имм | Днв | 3 | Хищ |
| 7 | <i>Neophron percnopterus percnopterus</i> | ГП | Пт | Гн | Р | Пф | Гс | Ог | Нес | Одг | Имм | Днв | 3 | Хищ |
| 8 | <i>Gypaeus barbatus aureus</i> | Т | Пт | Ос | Р | Пф | Вс | Ог | Нес | Одг | Имм | Днв | 3 | Хищ |
| 9 | <i>Aegyptius monachus</i> | ГП | Мт | Гн | Р | Пф | Гс | Ог | Нес | Одг | Имм | Днв | 3 | Хищ |
| 10 | <i>Gyps fulvus</i> | ГП | Пт | Гн | Р | Пф | Гс | Ог | Нес | Одг | Имм | Днв | 3 | Хищ |
| 11 | <i>Falco peregrinus brookei</i> | ТП | Пт | Гн | Р | Пф | Гс | Ог | Нес | Одг | Имм | Днв | В, 3 | Хищ |
| 12 | <i>F. tinnunculus tinnunculus</i> | Сб | Пт | Гн | Р | Пф | Гс | Пр | Чс | Одг | Имм | Днв | 3 | Хищ |
| 13 | <i>Lyrurus mlokosiewiczzi</i> | ГП | Мт | Гн | Р | Пф | Гс | Пр | Нес | Одг | Мат | Днв | 3 | Ря |
| 14 | <i>Tetraogallus caspius tauricus</i> | Т | Пт | Ос | Р | Пф | Вс | Пр | Нес | Одг | Мат | Днв | 3 | Ря |
| 15 | <i>Alectoris chukar kurdestanica</i> | ГП | Пт | Ос | Обч | Пф | Вс | Пр | Нес | Одг | Мат | Днв | 3 | Ря |
| 16 | <i>Perdix perdix canescens</i> | ТП | Пт | Ос | Р | Оф | Вс | Пр | Нес | Одг | Мат | Днв | 3 | Ря |
| 17 | <i>Coturnix coturnix coturnix</i> | ТП | Пт | Гн | Р | Пф | Вс | Ог | Нес | Одг | Мат | Днв | 3 | Ря |
| 18 | <i>Columba livia neglecta</i> | ГП | Пт | Ос | Обч | Пф | Вс | Зг | Пс | Ко | Имм | Днв | 3 | Ря |
| 19 | <i>Bubo bubo interpositus</i> | ТП | Пт | Ос | Р | Пф | Вс | Ог | Нес | Одг | Имм | Ноч | 3, Вод | Хищ |
| 20 | <i>Athene noctua indigena</i> | М | Пт | Ос | Р | Пф | Вс | Зг | Нпс | Одг | Имм | Ноч | 3, Вод | Хищ |
| 21 | <i>Apus melba melba</i> | ГП | Пт | Гн | Обч | Пф | Гс | Пр | Нес | Кф | Имм | Днв | Вод | Ня |
| 22 | <i>A. apus apus</i> | Евр | Пт | Гн | Обч | Пф | Гс | Пр | Нпс | Кф | Имм | Днв | Вод | Ня |
| 23 | <i>Upupa epops epops</i> | Ср | Пт | Гн | Р | Пф | Гс | Зг | Нпс | Одг | Имм | Днв | 3 | Ня |
| 24 | <i>Ptyuoprogne rupestris</i> | Ср | Мт | Гн | Мнч | Пф | Гс | Пр | Нес | Кф | Имм | Днв | Вод | Ня |
| 25 | <i>Hirundo rustica rustica</i> | ТП | Пт | Гн | Р | — | Корм | Пр | Полнс | Кнс | Имм | Днв | Вод | Ня |
| 26 | <i>Delichon urbica urbica</i> | ТП | Пт | Гн | Обч | Пф | Гс | Пр | Пс | Ко | Имм | Днв | Вод | Ня |
| 27 | <i>Eremophila alpestris penicillata</i> | М | Пт | Ос | Мн | Оф | Вс | Ог | Нес | Одг | Имм | Днв | 3 | РНя |
| 28 | <i>Calandrella rufescens pseudobaetica</i> | ГП | Пт | Ос | Р | Оф | Вс | Ог | Нес | Одг | Имм | Днв | 3 | РНя |
| 29 | <i>Alauda arvensis cantarella</i> | ТП | Пт | Гн | Обч | Оф | Вс | Ог | Нес | Одг | Имм | Днв | 3 | РНя |
| 30 | <i>Anthus spinoletta</i> | Т | Пт | Гн | Обч | Оф | Вс | Пр | Нес | Одг | Имм | Днв | 3 | Ня |
| 31 | <i>A. trivialis trivialis</i> | ТП | Пт | Гн | Р | Оф | Вс | Ог | Нес | Одг | Имм | Днв | 3 | Ня |
| 32 | <i>Motacilla alba dukhunensis</i> | ТП | Пт | Гн | Р | Лим | Вс | Пр | Чс | Одг | Имм | Днв | 3, В | Ня |
| 33 | <i>M. cinerea cinerea</i> | ТП | Пт | Гн | Р | Лим | Вс | Пр | Нес | Одг | Имм | Днв | 3, В | Ня |
| 34 | <i>M. feldegg feldegg</i> | Ср | Пт | Гн | Р | Лим | Вс | Пр | Нес | Одг | Имм | Днв | 3, В | Ня |
| 35 | <i>Sturnus vulgaris caucasicus</i> | Евр | Пт | Гн | Р | — | Вс | Зг | Полн/с | Кф | Имм | Днв | 3 | РНя |
| 36 | <i>Pyrhocorax pyrrhocorax docilis</i> | М | Пт | Гн | Обч | Пф | Гс | Ог | Нес | Ко | Имм | Днв | 3 | РЖя |
| 37 | <i>P. graculus graculus</i> | Т | Пт | Ос | Р | Пф | Вс | Пр | Нес | Ко | Имм | Днв | 3 | РНя |
| 38 | <i>Corvus corax</i> | ТП | Пт | Ос | Обч | Пф | Вс | Ог | Кс | Одг | Имм | Днв | 3 | РЖя |
| 39 | <i>C. cornix sharpii</i> | ТП | Пт | Гн | Р | Пф | Гс | Ог | Нес | Одг | Имм | Днв | 3 | РЖя |
| 40 | <i>Cinclus cinclus</i> | ТП | Пт | Ос | Обч | Лим | Вс | Ог | Нес | Одг | Имм | Днв | 3 | Жя |
| 41 | <i>Prunella collaris montana</i> | Т | Пт | Ос | Р | Пф | Вс | Пр | Нес | Одг | Имм | Днв | 3 | Ня |
| 42 | <i>Acrocephalus palustris</i> | ТП | Пт | Гн | Р | Лим | Вс | Ог | Нес | Одг | Имм | Днв | 3 | Ня |
| 43 | <i>Sylvia communis icterops</i> | Евр | Пт | Гн | Р | Хб | Вс | Ог | Нес | Одг | Имм | Днв | Кч | Ня |
| 44 | <i>S. althaea althaea</i> | Евр | Пт | Гн | Р | Хб | Вс | Ог | Нес | Одг | Имм | Днв | Кч | Ня |
| 45 | <i>Phylloscopus lorenzii</i> | Ср | Пт | Гн | Р | Хб | Вс | Ог | Нес | Одг | Имм | Днв | Кч | Ня |
| 46 | <i>Saxicola rubetra</i> | Евр | Мт | Гн | Р | Оф | Вс | Ог | Нес | Одг | Имм | Днв | В | Ня |
| 47 | <i>S. torquata armenica</i> | ГП | Мт | Гн | Р | Оф | Вс | Ог | Нес | Одг | Имм | Днв | 3, В | Ня |
| 48 | <i>Oenanthe oenanthe oenanthe</i> | ГП | Пт | Гн | Мнч | Пф | Гс | Зг | Нес | Одг | Имм | Днв | 3, В | Ня |
| 49 | <i>O. hispanica melanoleuca</i> | Ср | Пт | Гн | Обч | Пф | Гс | Зг | Нес | Одг | Имм | Днв | 3 | Ня |
| 50 | <i>O. xanthopygma chrysoptigia</i> | ГП | Пт | Гн | Р | Пф | Гс | Зг | Нес | Одг | Имм | Днв | 3, В | Ня |
| 51 | <i>Monticola saxatilis saxatilis</i> | Ср | Пт | Гн | Обч | Пф | Гс | Зг | Нес | Одг | Имм | Днв | 3 | РНя |
| 52 | <i>M. solitarius solitarius</i> | Ср | Мт | Гн | Р | Пф | Гс | Зг | Нес | Одг | Имм | Днв | 3 | РНя |
| 53 | <i>Phoenicurus ochruros ochruros</i> | ТП | Пт | Гн | Р | Пф | Вс | Зг | Нес | Одг | Имм | Днв | 3, В | Ня |
| 54 | <i>Ph. erythrogaster</i> | М, Т | Пт | Ос | Р | Пф | Вс | Зг | Нес | Одг | Имм | Днв | 3, В | Ня |
| 55 | <i>Turdus torquatus amicornum</i> | Евр | Пт | Гн | Р | Хб | Вс | Пр | Нес | Одг | Имм | Днв | 3, Кч | РНя |
| 56 | <i>Sitta neumayer rupicola</i> | ГП | Пт | Ос | Мнч | Хб | Гс | Зг | Нес | Кне | Имм | Днв | 3, В | Ня |
| 57 | <i>Tichodroma muraria</i> | Т | Мт | Гн | Р | Пф | Гс | Зг | Нес | Одг | Имм | Днв | 3 | Ня |

Окончание таблицы

| № п/п | Виды птиц | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 |
|-------|---|-----|----|----|-----|----|----|----|-----|-----|-----|-----|-------|-----|
| 58 | <i>Passer domesticus caucasicus</i> | ТП | Пт | Ос | Обч | — | Вс | Зг | Пс | Кнс | Имм | Днв | 3 | РНя |
| 59 | <i>Petronia petronia exigua</i> | ТП | Пт | Гн | Обч | Пф | Гс | Зг | Нес | Кф | Имм | Днв | 3 | РНя |
| 60 | <i>Montifringilla nivalis alpicola</i> | Т | Пт | Ос | Р | Пф | Гс | Зг | Нес | Ко | Имм | Днв | 3 | РНя |
| 61 | <i>Serinus pusillus</i> | Ср | Мт | Ос | Р | Пф | Гс | Зг | Нес | Одг | Имм | Днв | 3 | РНя |
| 62 | <i>Acanthis cannabina bella</i> | Евр | Пт | Гн | Р | Хб | Вс | Ог | Нес | Одг | Имм | Днв | 3, Кч | РНя |
| 63 | <i>A. flavirostris brevirostris</i> | Т | Пт | Ос | Мнч | Хб | Вс | Ог | Нес | Одг | Имм | Днв | 3, Кч | РНя |
| 64 | <i>Rhodopechys sanguinea sanguinea</i> | Ср | Пт | Гн | Р | Пф | Гс | Пр | Нес | Одг | Имм | Днв | 3 | Ря |
| 65 | <i>Carpodacus erythrinus kubanensis</i> | ТП | Пт | Гн | Р | Хб | Вс | Ог | Нес | Одг | Имм | Днв | 3, Кч | РНя |
| 66 | <i>Emberiza calandra calandra</i> | Евр | Пт | Гн | Р | Хб | Вс | Ог | Нес | Одг | Имм | Днв | 3, Кч | РНя |
| 67 | <i>E. cia prageri</i> | Ср | Пт | Ос | Р | Оф | Вс | Ог | Нес | Одг | Имм | Днв | 3 | РНя |

Обозначения: 1 — тип фауны: ТП — транспалеаркт, Ср — средиземноморские, Т — Тибетские, М — Монгольские, Сб — сибирские, ГП — нагорно-пустынные, Евр — европейские; 2 — макроструктура вида: Мт — монотипические, Пт — политипические; 3 — характер пребывания: Ос — оседлые, Гн — прилетающие для размножения; 4 — численность: Мнг — многочисленные, Обч — обычные, Р — редкие; 5 — природные биотопы: Лим — лимнофиль, Пф — петрофиль, Оф — ореофиль, Хб — хамебионт; 6 — пользование ландшафтом: Вс — всестороннее; Гс — для гнездостроения, Корм — для кормодобывания; 7 — условия гнезда: Ог — открытое условие, Зг — закрытое условие, Пр — промежуточное условие; 8 — синантропность: Нес — несинантроп, Кс — кормовой синантроп; Чс — частичный синантроп, Пс — полусинантроп, Нпс — неполный синантроп, Полнс — полный синантроп; 9 — социальность: Одг — одиночное гнездование, Кнс — колония в начальной стадии, Кф — колония факультативная, Ко — колония облигатная; 10 — типы развития: Мат — матуронат, Имм — имматуронат; 11 — суточная активность: Днв — дневная, Ноч — ночная, Сум — сумеречная; 12 — кормодобывание: 3 — на земле, В — в воздухе, Вод — в воде, Кч — на кустарничке; 13 — характер питания: Жя — животнойядные, Ря — растительнойядные, Ня — насекомоядные, Хищ — хищные, РЖя — полифаги.

этого региона, особенностей его климата и растительности выделение Малого Кавказа в качестве самостоятельного зоогеографического подразделения

Палеарктики оправданно. Мы полагаем, что его можно рассматривать в качестве отдельного района в составе Сахаро-Гобийской подобласти.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агаева Ч.А., Гарайбейли Ф.З. Материалы по экологии высокогорных птиц Малого Кавказа // Фауна и экология наземных и водных животных Кура-Аракской низменности и Малого Кавказа. Баку, 1982. С. 79–86.

Гамбаров К.М. Каталог птиц Азербайджана (Воробьиные). Баку, 1941. 92 с.

Животный мир Азербайджана. Т. III. Позвоночные / Под ред. Д.В. Гаджиева, И.К. Рахматулиной. Баку, 2000. С. 261–435.

Кривошеев В.Г., Степанян Л.С. Орнитологические наблюдения в Нагорном Карабахе // Вторая Всес. орнитол. конф., Москва, 18–25 августа 1959 г.: Тез. докл. Ч. 3. М., 1959. С. 57–58.

Ляйстер А.Ф., Соснин Г.В. Материалы по орнитофауне Армянской ССР. Ереван, 1942. 383 с.

Мустафаев Г.Т. Птицы наземных экосистем Азербайджана. М., 1985. 54 с.

Мустафаев Г.Т. Роль антропогенных факторов во взаимоотношениях наземных и горных элементов фауны // Мат-лы науч. конф. «80-летие Азербайджана». Баку, 1998. С. 29–31.

Мустафаев Г.Т. Параметры комплексного экологического анализа наземных животных // Мат-лы I съезда Зоол. об-ва Азербайджана. Баку, 2003. С. 466–470.

Мустафаев Г.Т. Таксономический спектр птиц в Азербайджане. Баку, 2004. 35 с.

Мустафаев Г.Т. Птицы Азербайджана (таксономия, распространение). Баку, 2005. 40 с.

Мустафаев Г.Т., Ханмамедов А.И. Материалы по распространению некоторых птиц, гнездящихся колониями или небольшими группами в Нахичеванской АССР // Уч. зап. АГУ. Сер. биол. наук. 1965. № 1. С. 9–14.

Мустафаев Г.Т., Садыхова Н.А. Птицы Азербайджана. Баку, 2005. 419 с.

Мустафаев Г.Т., Мамедов А.Т. Колониальные птицы Азербайджана. Баку, 2006. 231 с.

Радде Г. Орнитологическая фауна Кавказа. Тифлис, 1884. 415 с.

Сатунин К.А. Материалы к познанию птиц Кавказа, Тифлис, 1907. 144 с.

Фауна Азербайджана. Т. VI. Птицы (Нонпассериформес) / Под ред. Ю.А. Абдурахманова, Г.Т. Мустафаева. Баку, 1977. 315 с.

Ханмамедов А.И. Материалы к авифауне Нахичеванской АР // Труды Ин-та зоологии АН АзССР. Т. XXI. Баку, 1960. С. 5–26.

Штегман Б.К. Основы орнитогеографического деления Палеарктики // Фауна СССР. Т. 1. Птицы. Вып. 2. М., 1938. 157 с.

ECOLOGICAL AND GEOGRAPHICAL ANALYSIS OF BIRD FAUNA
OF THE TALISH HIGHLANDS

N.A. Sadikhova

Summary

The results of the complex analysis of ecological and biological adaptations of nesting birds to the conditions of mountainous steppes of the Talish mountains are presented. Data were analysed according to 12 parameters. Comprehensive characteristic of the bird fauna reflects the regional peculiarities, emphasises the value of birds of the region, and provides for elaboration of conservation measures.

УДК 595.76

ФАУНА И ЭКОЛОГИЯ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ, СВЯЗАННЫХ
С КСИЛОТРОФНЫМИ ГРИБАМИ И МИКСОМИЦЕТАМИ,
ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ

А.Ф. Татаринова, Н.Б. Никитский, М.М. Долгин

Жесткокрылые, связанные в своем развитии с дереворазрушающими грибами и миксомицетами, играют важную роль в жизни лесных экосистем. Многие активно летающие виды жуков являются переносчиками грибных спор дереворазрушающих грибов. Жесткокрылые данной группы разрушают плодовые тела и древесину, пронизанную грибным мицелием, ускоряя тем самым процесс разложения отмерших деревьев. Трутовики иногда прорастают на поверхность стволов деревьев через отверстия, сделанные ксилобионтными жуками. Среди насекомых, населяющих дереворазрушающие грибы, жесткокрылые доминируют по числу видов. Количество жесткокрылых, связанных с ксилотрофными грибами и миксомицетами, огромно. В Палеарктике встречается более 1100 видов мицетофильных жуков (Benick, 1952). Для территории бывшего СССР из обитателей более или менее ксилотрофных грибов (без учета Staphylinidae) отмечено более 530 видов (Никитский, 1994). Наиболее полный аннотированный список этих жуков применительно к средней полосе Европейской России приведен Н.Б. Никитским с сотр. (1996, 1998, 2001), а для территории Урала и Зауралья — Б.В. Красуцким (2005). На европейском Северо-Востоке России жесткокрылые древесные мицето- и миксомицетобионты изучались мало, поэтому исследование фауны и экологии этой группы жуков в регионе представляет на сегодняшний день большой интерес.

Исследования проводились с 1998 по 2005 г. в 9 географических точках европейского Северо-Востока России (рис. 1). Жесткокрылых собирали на поверхности и внутри ксилотрофных грибов и миксомицетов, на коре и под корой деревьев. Широко применялись оконные ловушки, прикрепляемые к стволам деревьев под плодовыми телами трутовиков. Помимо собственных материалов, проанализирова-

ны сборы коллег и коллекции зоологических музеев СыктГУ и Института биологии Коми НЦ УрО РАН.

В ходе исследований на территории европейского Северо-Востока России были обнаружены 232 вида жесткокрылых из 28 семейств, связанных в той или иной мере с ксилотрофными грибами и миксомицетами. Ведущими по числу видов семействами жуков этой группы являются Staphylinidae (62 вида), Nitidulidae (35), Latridiidae (20), Ciidae (18), Cryptophagidae (16), Leiodidae (12), Monotomidae (7) (рис. 2). По шесть видов жуков, связанных с ксилотрофными грибами и миксомицетами, обнаружено в семействах Erotylidae, Mycetophagidae, Tenebrionidae, по четыре вида — в семействах Elateridae, Anobiidae, Melandryidae, по три вида — в семействах Trogossitidae, Silvanidae, Cerylonidae, Colydiidae, Mordellidae, Scolytidae. Представители этих семейств формируют ядро сообщества обитателей ксилотрофных грибов и миксомицетов — на их долю приходится 94% от общего числа видов жесткокрылых, населяющих дереворазрушающие грибы региона. Остальные 9 семейств жесткокрылых представлены одним-двумя мицетобионтными видами, находки которых малочисленны или единичны.

Нами исследовано около 20 видов дереворазрушающих грибов, принадлежащих трем классам: базидиомицеты (*Basidiomycetes*), аскомицеты (*Ascomycetes*) и дейтеромицеты (*Deuteromycetes*). Жесткокрылые 23 видов (10%) из 6 семейств связаны с миксомицетами (таблица). Это Leiodidae, Cerylonidae, некоторые Latridiidae (представители родов *Latridius* и *Enicmus*), *Aspidiphorus orbiculatus* (Gyll.) (Sphindidae). Кроме того, на миксомицетах обнаружены два вида стафилинид (*Acrulia inflata* (Gyll.), *Atheta paracrassicornis* Brund.) и один вид блестянок (*Ipidia binotata* Rtt.).

Преобладающее количество жесткокрылых связано с базидиомицетами. При этом 174 вида (75%) посещают афиллофоровые грибы или развиваются в них.

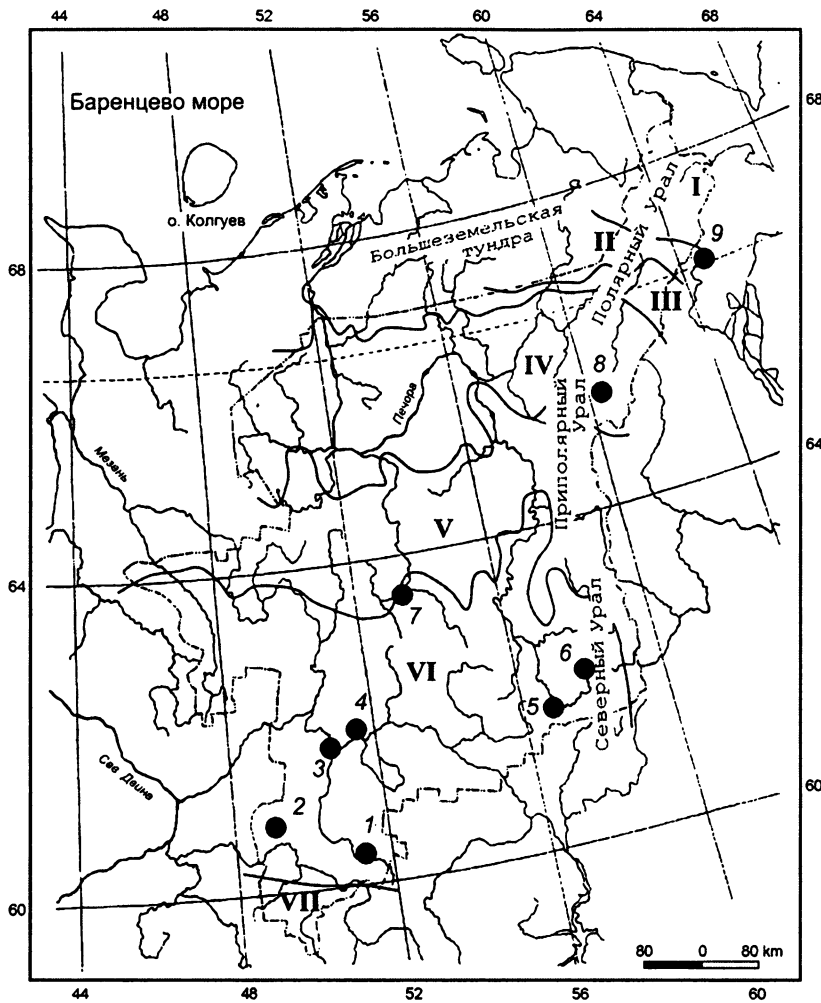


Рис. 1. Картограмма района исследований.

Точки сбора материала: 1 — Кажым, 2 — Шутрэм, 3 — Сыктывкар, 4 — биостанция СыктГУ, 5 — Якша, 6 — Шайтановка, 7 — Ухта, 8 — Северные Малды, 9 — Красный Камень. Подзоны растительности: I — южная кустарниковая тундра, II — северная лесотундра, III — южная лесотундра, IV — крайнесеверная тайга, V — северная тайга, VI — средняя тайга, VII — южная тайга

Это представители 23 семейств (таблица): стафилиниды, трутовиковые жуки, некоторые блестянки, скрытники, гладкотелки, часть скрытноедов, грибовики, грибоеды, щитовидки, точильщики из рода *Dorcatoma*, сфиниды, некоторые монотомиды, церилониды, гнилевика и многие другие. Число видов жуков, связанных с ксилотрофными агариковыми, составляет 58 (25%). Среди них отмечены представители 13 семейств, при этом доминируют Staphylinidae, Erotylidae, Mycetophagidae и некоторые Nitidulidae.

Довольно многообразной по числу видов является группа жуков, связанных в своем развитии с аско- и дейтеромицетами. Пи-

тание этими грибами установлено нами для представителей 16 семейств: Nitidulidae (из родов *Eपुरaea*, *Glischrochilus*), многих Latridiidae, Cryptophagidae, Monotomidae, Silvanidae, Cucujidae, Laemophloeidae (*Cryptolestes*), Colydiidae, Mycetophagidae (*Litargus connexus* (Geoffr.), *Typhaea stercorea* (L.)), Salpingidae и др. Хорошо известны также трофические связи имаго Lytxelidae и Scolytidae с аско- и дейтеромицетами, которые служат впоследствии кормом для их личинок. Жесткокрылые данной группы находят необходимые им грибы под корой в ходах ксилобионтов, на стволах деревьев, на подгнивающих плодовых телах трутовиков и на разных других субстратах. Всего с аско- и дейтеромицетами связано 85 видов жуков (37%).

На дрожалковых гетеробазидиальных грибах (*Heterobasidiomycetidae*) нами обнаружено лишь три вида жуков: *Atheta paracrassicornis* Brund., *Atheta subtilis* (Scriba) (Staphylinidae), *Rhizophagus dispar* (Payk.) (Monotomidae). Однако данная группа грибов изучена нами недостаточно полно, поэтому в таблицу мы ее не включили.

Комплекс древесных мицетофильных жесткокрылых экологически неоднороден. Большинство из них относится к облигатным мицетофагам (143 вида, или 62%) — обитателям собственно плодовых тел грибов. Весь жизненный цикл эти мицетобионты проводят либо на поверхности, либо в толще живых и отмерших базидиом, осуществляя начальные этапы утилизации плодовых тел. Питаются они или непосредственно телами грибов, или грибными спо-

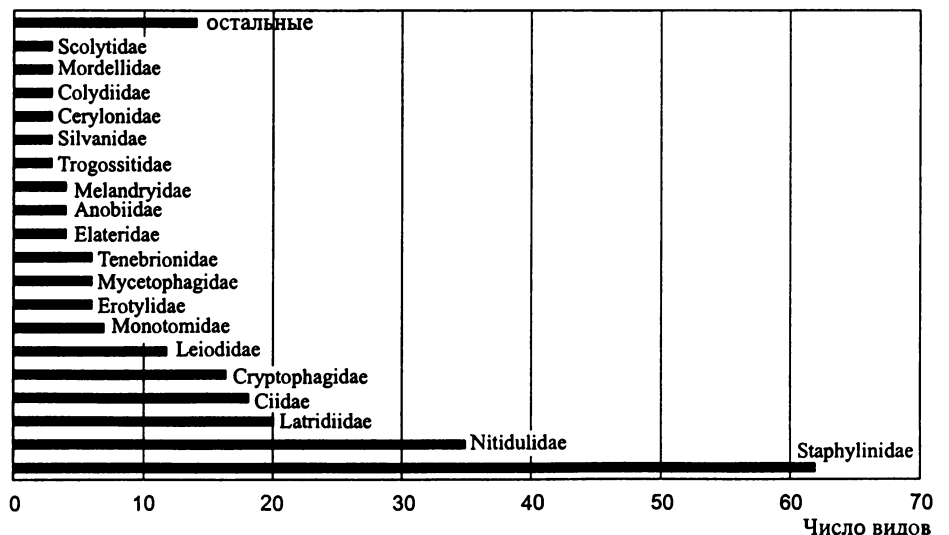


Рис. 2. Число видов древесных мицетобионтов в различных семействах жесткокрылых европейского Северо-Востока России

Распределение ксилобионтных жесткокрылых по разным группам ксилотрофных грибов и миксомицетам

| Семейства жуков | <i>Basidiomycetes</i> | | <i>Ascomycetes, Deuteromycetes</i> | <i>Mycosporia</i> |
|-----------------|-----------------------|-------------------|--|-------------------|
| | <i>Aphyllphorales</i> | <i>Agaricales</i> | | |
| Carabidae | 2 | 1 | — | — |
| Leiodidae | 12 | 3 | — | 12 |
| Staphylinidae | 57 | 31 | 9 | 2 |
| Elateridae | 4 | — | — | — |
| Anobiidae | 4 | — | — | — |
| Lymexylidae | — | — | 2 | — |
| Trogossitidae | 3 | 1 | — | — |
| Nitidulidae | 17 | 4 | 21 | 1 |
| Sphindidae | 1 | — | — | 1 |
| Monotomidae | 2 | 1 | 6 | — |
| Silvanidae | — | — | 3 | — |
| Cucujidae | — | — | 1 | — |
| Laemophloeidae | — | — | 2 | — |
| Cryptophagidae | 8 | 2 | 12 | — |
| Erotylidae | 6 | 5 | — | — |
| Cerylonidae | 3 | 1 | 1 | 3 |
| Endomychidae | 1 | — | — | — |
| Corylophidae | 2 | — | 1 | — |
| Latridiidae | 15 | 3 | 15 | 4 |
| Ciidae | 18 | — | — | — |
| Colydiidae | 1 | 1 | 3 | — |
| Mycetophagidae | 5 | 4 | 2 | — |
| Salpingidae | 1 | — | 2 | — |
| Tenebrionidae | 4 | — | 2 | — |
| Mordellidae | 3 | 1 | — | — |
| Tetratomidae | 1 | — | — | — |
| Melandryidae | 4 | — | — | — |
| Scolytidae | — | — | 3 | — |
| Всего видов: | 174 | 58 | 85 | 23 |

рами. К этой группе относятся Ciidae, некоторые Anobiidae (представители рода *Dorcatoma*), Leiodidae, некоторые Staphylinidae (из родов *Scaphidium*, *Scaphisoma*, *Lordithon*, *Gyrophæna*), Nitidulidae (многие *Epuræa*, отчасти *Ipidia binotata* Rtt., *Pocadius ferrugineus* (F.), *Cyllodes ater* (Hbst.)), виды рода *Cychramus*), отчасти имаго Sphindidae, Erotylidae, отчасти Cerylonidae, Endomychidae, Corylophidae, Mycetophagidae (*Litargus*, *Mycetophagus*), Tetratomidae, некоторые Tenebrionidae, Melandryidae и Mordellidae. К этой же группе следует отнести жесткокрылых, которые облигатно питаются

грибами, но встречаются не только непосредственно на плодовых телах грибов (свежих, спорулирующих или подгнивших), но и под корой деревьев и (или) на гнилых растительных остатках, в компостных кучах или в продовольственных запасах, где они в основном питаются аско- и (или) дейтеромицетами. Это прежде всего многие Latridiidae, Cryptophagidae, некоторые Colydiidae (*Bitoma crenata* (F.)), Mycetophagidae (*Typhaea stercorea* (L.)).

Вторая группа включает более факультативных мицетофагов. Эти жуки часто связаны с пронизывающим древесину грибным мицелием и могут переходить к ксило-мицетофагии или при поедании различных растительных остатков к сапро-мицетофагии. Такими экологическими особенностями характеризуются, например, некоторые Staphylinidae, Trogossitidae, Melandryidae и Mordellidae. Другие жесткокрылые, входящие во вторую группу, могут совмещать мицетофагию и факультативное хищничество. Для этих жуков грибы также являются дополнительным пищевым ресурсом. Хищничают в ходах ксилобионтов, а также поедают растущие там грибы 42 вида (18%) жуков, среди которых следует отметить жужелицу *Tachyta nana* (Gyll.), некоторых Staphylinidae (*Atrecus*, *Phloeopora*, *Placusa* и, возможно, *Phloeonomus*), Nitidulidae (*Glischrochilus*, *Pityophagus*, часть *Epuræa*), часть Monotomidae, часть Cucujidae и Laemophloeidae, некоторых Colydiidae (*Lasconotus jelskii* (Wank.)) и Tenebrionidae (*Corticeus*). В общем факультативными мицетофагами являются 80 видов жесткокрылых, что составляет 34% от общего числа древесных мицетофильных жуков региона.

Третью, самую малочисленную группу составляют хищники (9 видов, или 4%), посещающие древесные грибы в поисках жертвы: жужелицы (*Pterostichus oblongopunctatus* (F.)), личинки некоторых шелкоунов (из родов *Harminius* и *Denticollis*), некоторые стафилиниды (например, *Quedius*, иногда *Nudobius*).

Среди обнаруженных в ходе исследований мицето- и миксомицетобионтных жесткокрылых 28 видов впервые отмечены для региональной фауны. Объясняется это тем, что данная группа лесных насекомых на европейском Северо-Востоке России изучалась довольно мало.

В заключение необходимо отметить, что число зарегистрированных нами видов мицето- и миксомицетобионтных жесткокрылых для европейского Северо-Востока России, безусловно, не окончательное. В ходе дальнейших исследований можно ожидать довольно много новых интересных находок среди жуков данной группы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Красуцкий Б.В. Мицетофильные жесткокрылые Урала и Зауралья. Т. 2. Система «грибы—насекомые». Челябинск, 2005. 213 с.
 Никитский Н.Б. Основные комплексы жесткокрылых-ксилобионтов и их региональная специфика: Автореф. дис.... докт. биол. наук. М., 1994. 56 с.

Никитский Н.Б., Осипов И.Н., Чемерис М.В., Семенов В.Б., Гусаков А.А. Жесткокрылые — ксилобионты, мицетобионты и пластинчатоусые Приокско-террасного биосферного заповедника (с обзором фауны этих групп Московской области): (Исследования по фауне) // Сб. трудов Зоол. музея МГУ. Т. 36. М., 1996. 197 с.

Никитский Н.Б., Семенов В.Б. К познанию жесткокрылых насекомых (Coleoptera) Московской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2001. Т. 106, вып. 4. С. 38–49.

Никитский Н.Б., Семенов В.Б., Долгин М.М. Жесткокрылые — ксилобионты, мицетобионты и пластинчатоусые Приокско-террасного биосферного заповедника (с обзором фауны этих групп Московской области). Дополне-

ние 1 (с замечаниями по номенклатуре и систематике некоторых жуков Melandryidae мировой фауны): (Исследования по фауне) // Сб. трудов Зоол. музея МГУ. Т. 36. М., 1998. 55 с.

Benick L. Pilzkäfer und Käferpilz. Ökologische und statistische Untersuchungen // Acta. zool. fenn. 1952. Vol. 70. S. 1–250.

Химико-биологический факультет Сыктывкарского гос. ун-та
alfija_t@rambler.ru

Поступила в редакцию
20.02.07

Зоологический музей МГУ
125009, г. Москва, ул. Б. Никитская, 6

FAUNA AND ECOLOGY OF BEETLES RELATED WITH WOOD-INHABITING FUNGI AND MYXOMYCETES IN THE EUROPEAN NORTH-EAST OF RUSSIA

A.F. Tatarinova, N.B. Nikitsky, M.M. Dolgin

Summary

Species composition and biology of beetles related with wood-inhabiting fungi and myxomycetes in the European North-East of Russia are investigated. 232 beetle species from 28 families were found. The great part of beetle species related with Basidiomycetes. We defined three ecological groups of mycetophilous beetles: obligatory mycetophagous (143), facultative mycetophagous (80) and predators (9 species).

УДК 595.786

ВИД СОВКИ, НОВЫЙ ДЛЯ ФАУНЫ ЕВРОПЫ И УКРАИНЫ, — ОРЕХОВАЯ НИКТЕОЛИНА (*ERSCHOVIELLA MUSCULANA* ERSCHOV) (LEPIDOPTERA: NOCTUIDAE)

А.В. Свиридов

Фауна совок Украины хорошо изучена благодаря в первую очередь многолетним исследованиям З.Ф. Ключко (Ключко и др., 2001). Поэтому находка каждого нового для республики вида является заметным событием. Это тем интересней, что в материалах сборов школьников из энтомологического кружка кафедры энтомологии Московского университета нам удалось обнаружить три экземпляра вида, не приведенного ни в современных списках совок (в широком смысле) Европы (Hartig, Heinicke, 1973; Fibiger, Nacker, 2004), ни в указанном списке совок Украины с рядом дополнений. Этот вид — так называемая ореховая никтеолина (*Erschoviella musculana* Erschov), диагностике и морфологическим особенностям которой была посвящена наша специальная статья (Свиридов, Джапаров, 1991). Наше исследование было выполнено совместно с киргизским энтомологом в связи с экономическим значением вида как вредителя грецкого ореха в орехоплодных лесах Средней Азии. Никаким европейским материалом по нему мы тогда не располагали. Судя по данным Организации защиты растений Европы и Средиземноморья (Organisation Européenne et Méditerranéenne pour la protection des

plantes) (*Erschoviella*..., 2005), ореховая никтеолина является объектом внешнего карантина для Европы и в Европе не отмечена. В Интернете (официальный сайт <www.eppo.org/QUARANTINE/insects>) мы находим и более позднее указание на этого карантинного для Европы вредителя с картой распространения, на которой ареал вида ограничивается регионом Средней Азии.

Приведем изученный нами недавно новый материал, положенный в основу настоящей статьи: Крым, Севастополь, лагерь «Горизонт», 05.08.2006, 1 самец; там же, 12.08.2006, 1 самка; там же, [без точной даты], 08.2006, 1 экземпляр. Все экземпляры обнаружены нами в небольших сборах на свет А.А. Марусова, которые он передал нам на определение. Два экземпляра хранятся в фонде Зоологического музея МГУ.

Вид известен как монофаг, гусеницы которого развиваются на грецком орехе (*Juglans regia* L., 1753). Основные сведения об экологии вида, включая преимагинальные стадии, изложены, например, в известной сводке по вредителям сельскохозяйственных культур (Насекомые и клещи..., 1999). Необходимо отметить, что в этой сводке И.Л. Сухарева в общем

виде указывает ореховую никтеолину для Крыма, не приводя сведений ни об одном конкретном экземпляре, называет ее ореховой плодояжкой, давая при этом ссылку на работу Е.В. Новопольской (1952). Правда, ссылка на источник не вполне точна, но по страницам можно судить, о какой работе Новопольской идет речь у Сухаревой. В работах Новопольской (1941, 1952) для Крыма действительно приведена ореховая плодояжка. Иногда так именуют вид бабочки, который мы, во избежание путаницы, предлагали называть «ореховая никтеолина», который принадлежит к экологической группе плодояжек, но относится к семейству совок. Знакомство с работами Е.В. Новопольской не оставляет сомнений, что у нее речь идет не о совке-никтеолине, а о виде из другого семейства — из листоверток, это хорошо известная яблонная плодояжка — *Laspeyresia pomonella* (L.). При этом Новопольская обсуждает вопрос о принадлежности плодояжки к «форме» *putaminana* Stgr., 1859. Эта «форма» авторитетными специалистами по семейству листоверток (Данилевский, Кузнецов, 1968) рассматривается как младший синоним *L. pomonella* (L.). Авторы монографии определенно указывают на то, что данный вид является не только вредителем плодов яблони, но и важным вредителем плодов грецкого ореха. По-видимому, Новопольская не встречала *Erschoviella musculana* Erschov или не отличала ее по гусеницам от *L. pomonella*. То же можно сказать и о более ранней работе о вредителях грецкого ореха в Крыму (Мокржецкий, 1902), как и об относительно недавней публикации по вредителям грецкого ореха в соседней Молдавии (Недов и др., 1977). Мы запросили З.Ф. Ключко, какие коллекционные материалы по *E. musculana* имеются в ее распоряжении из государственных коллекций Украины. За предоставление запрошенных сведений мы ей глубоко благодарны. Сообщенные ею данные этикеток относятся исключительно к материалу из Средней Азии. В любом случае плодояжки — вредители грецкого ореха на территории Европы заслуживают внимания специалистов-систематиков, поскольку, по-видимому, плодояжка из семейства совок на юге Европы — *E. musculana* Erschov — либо не встречалась здесь до наших данных, либо смешивалась с плодояжкой из другого семейства — листоверток — *L. pomonella* (L.) (!). Если имело место последнее, то это, видимо, было связано с трудностями определения стадии гусеницы и отсутствием выводного материала по никтеолине или с тем, что выводной материал не показывали специалистам по совкам. В связи с этим анализ ситуации требует осторожного отношения к имеющимся в литературе сведениям и предложениям по мерам борьбы с плодояжками — вредителями грецкого ореха на европейском юге бывшего СССР. Причем при определении вида вредителя необходим тесный контакт со специалистами по совкам и листоверткам.

Распространение широко известного кормового растения ореховой никтеолины — грецкого ореха — общеизвестно. В одном из современных изданий указано, например, что «орех грецкий — реликтовое растение, сохранившееся с третичного периода в горных районах Средней и Малой Азии, Восточной Азии и Балканского полуострова. В настоящее время разводится почти во всех странах мира и во многих местах дичает» (Алексеев и др., 1997). Здесь же сообщается, что орех полностью натурализовался в Северной Америке, а в России культивируется с незапамятных времен и как одичавшее растение широко встречается на Кавказе. Плоды ореха созревают в сентябре, что делает их вполне пригодными в качестве личиночной кормовой базы для указанных выше плодояжек из обеих семейств чешуекрылых. В трехтомнике «Ареалы деревьев и кустарников СССР» (Сokolov и др., 1977) к ареалу вида отнесены следующие регионы: горы Средней Азии, включая и долину р. Сумбар (Туркмения), предположительно Кавказ (Ленкорань), Балканский полуостров, Малая Азия, Иран, Афганистан, Юго-Восточный Китай и Вьетнам. Здесь разделяется известная точка зрения, что орех в дикорастущем состоянии встречается на довольно ограниченной территории, в других же местах лишь культивируется и дичает. Поэтому здесь и на карте (карта 67) распространение ореха не отмечено ни для Украины, включая Крым, ни для Европейской России, а для Кавказа указывается только Талыш. В еще более раннем издании, хорошо известном определителе деревьев и кустарников средней полосы европейской части СССР (Рычин, 1950), утверждается, что на этой территории он местами разводится в садах и парках, доходя к северу до широты г. Тула, и что он имеет североамериканское происхождение. Здесь его именуют орешина серая (*Juglans cinerea* L.). В то же время в классической «Флоре СССР» (Некрасова, 1936) прямо указывается на то, что грецкий орех широко культивируется в Крыму, а к общему его распространению автор относит и Балканы. Расспрос сборщика подтвердил, что в районе сбора компактные произрастания ореха не являются редкостью.

Результаты нашего открытия вида в Европе с необходимостью ставят вопрос о целесообразности специальных исследований характера распространения вредителя в этой части света, изъятии его из официальных списков объектов внешнего карантина для Европы и оперативном помещении в список объектов внутреннего карантина. При изучении вида, его вредоносности и разработке мер борьбы с ним сельскохозяйственным энтомологам необходимо самым тщательным образом отличать сведения о нем от сведений по плодояжкам, питающимся грецким орехом, но относящимся к видам из семейства листоверток. Это возможно только при прямых контактах с энтомологами-систематиками по соответствующим группам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев Ю.Е., Жмылев П.Ю., Карпущина Е.А. Деревья и кустарники // Энциклопедия природы России. М., 1997. 592 с.

Данилевский А.С., Кузнецов В.И. Листовертки Tortricidae, триба плодоярки Laspeyresini // Фауна СССР. Насекомые чешуекрылые. Т. V, вып. 1. Л., 1968. 636 с.

Ключко З.Ф., Плющ И.Г., Шешурак П.Н. Аннотированный каталог совок (Lepidoptera, Noctuidae) фауны Украины. Киев, 2001. 884 с.

Мокржецкий С.А. Яблочная плодоярка [*Carposcapa rottonella* Linné]. Естественная история плодоярки, значение ее в плодоводстве и меры борьбы с нею. Симферополь, 1902.

Насекомые и клещи — вредители сельскохозяйственных культур. Т. III. Чешуекрылые / Ред. В.И. Кузнецов. Ч. 2. СПб., 1999. 410 с.

Недов П.Н., Патерило Г.А., Верещагина В.В. Защита грецкого ореха от болезней и вредителей // Садоводство, виноградарство и виноделие Молдавии. 1977. № 7 (291). С. 43–45.

Некрасова В.Л. Сем. XLII. Ореховые — *Juglandaceae* Lindb. // Флора СССР. Т. V. М.; Л., 1936. С. 247–252.

Новопольская Е.В. Вредители грецкого ореха в условиях Крыма // Труды Крымского с.-х. ин-та им. М.И. Калинина. 1941. Т. I. С. 283–285.

Новопольская Е.В. Материалы по плодоярке, повреждающей грецкий орех в Крыму // Там же. 1952. Т. III. С. 241–244.

Рычин Ю.В. Деревья и кустарники лесов, парков, садов и полезащитных лесонасаждений средней полосы европейской части СССР: Определитель. М., 1950. 187 с.

Свиридов А.В., Джапаров Э.Б. Систематическое положение и строение гениталий бабочек ореховой никтеолины (*Erschoviella musculana* Ersch. Lepidoptera, Noctuidae) // Изв. АН Республики Кыргызстан. Химико-технологические и биологические науки. 1991. № 1. С. 45–48.

Соколов С.Я., Связева О.А., Кубли В.А. при участии Скворцова А.К., Грудзинской И.А., Огуреевой Г.Н. Ареалы деревьев и кустарников СССР: В 3 т. Т. 1. Л., 1977. 164 с.

Erschoviella musculana // Bull. OEPP (Organisation Européenne et Méditerranéenne pour la protection des plantes). 2005. Vol. 35, N 3. P. 425–428.

Fibiger M., Hacker H.H. Systematic list of the Noctuoidea of Europe (Notodontidae, Nolidae, Arctiidae, Lymantriidae, Erebidae, Micronoctuidae, and Noctuidae) // Esperiana. Buchreihe zur Entomologie. Bd 11. Staffelstein, 2004. S. 83–172.

Hartig F., Heinicke W. Elenco sistematico dei nottuidi Europei (Lepidoptera — Noctuidae) // Entomologica. 1973. Vol. IX. P. 187–214.

Зоологический музей МГУ
sviridov@zmmu.msu.ru

Поступила в редакцию
19.07.07

THE WALNUT NYCTEOLINE-MOTH, *ERSCHOVIELLA MUSCULANA* ERSCHOV —
NOCTUID SPECIES, NEW FOR EUROPE AND UKRAINE (LEPIDOPTERA: NOCTUIDAE)

A. V. Sviridov

Summary

The quarantine pest of Walnut, the Walnut Nycteoline-Moth, *Erschoviella musculana* Erschov, is registered in Europe and Ukraine (Krym: Sevastopol) for first time. Bibl. 15.

УДК 593.66

НОВЫЕ ДАННЫЕ О БЕЗЗООКСАНТЕЛЛЯТНЫХ СКЛЕРАКТИНИЕВЫХ КОРАЛЛАХ
СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ИНДИЙСКОГО ОКЕАНА

Н.Б. Келлер

Склерактиниевые беззooksантеллятные кораллы хорошо и достаточно полно изучены в юго-западной части Индийского океана (Cairns, Keller, 1993). Кораллы этой группы, населяющие северную часть Индийского океана, были до сего времени практически не исследованы. В литературе приводились лишь отрывочные сведения о находках этих организмов.

За долгий период океанических работ в Институте океанологии сосредоточилась представительная коллекция беззooksантеллятных коралловых полипов, поднятых из вод северной части Индийского океана в 8 рейсах научно-исследовательских судов с 26 стан-

ций (табл. 1) с глубин от 15 до 2700 м. В этой работе мы публикуем сведения о систематическом составе этих организмов (табл. 1), а также анализ их зоогеографических связей и особенностей батиметрического распространения (табл. 2).

Географическое распространение. Всего из северной части Индийского океана нами было изучено 33 вида, принадлежащие 8 семействам, 3 подотрядам. Из них 4, или 12,1% от их общего числа, являются видами широкого географического распространения, или космополитами: *Madrepora oculata*, *Desmophyllum dianthus*, *Solenosmilia variabilis*, *Enalopsammia rostrata*. Три вида (8,1% от их общего числа) встречаются в Индийском, Тихом

Таблица 1

Список станций и видов беззооксантеллятных склерактиниевых кораллов северной части Индийского океана

| НИС | № станции | Координаты, с.ш., в.д. | Орудие лова | Глубина, м | Вид | Число экз. |
|---|------------------------------------|------------------------|---------------|------------|--|---|
| «Витязь», 22-й рейс, 1955 г. | 3541 | 30°31' 127°40' | ДО | 150 | <i>Leptopenus</i> sp. A | 4 |
| «Витязь», 31-й рейс, 1959–1960 гг. | 4533 | 07°56' 108°40' | ТС | 109 | <i>Flabellum magnificum</i> <i>Caryophyllia dentata</i> <i>Truncatoflabellum marcoeschara</i> <i>Heterocyathus sulcatus</i> | 1 29 1 26 |
| | 4586 | 05°54' 81°18' | ДО | 74 | <i>Placotrochides scapula</i> | 3 |
| | 4618 | 06°24' 75°47' | ТГ | 1930 | <i>Fungiacyathus stephanus</i> <i>Caryophyllia ambrosia</i> | 1 1 |
| | 4619 | 09°17' 75°57' | ДО | 95 | <i>Heterocyathus sulcatus</i> | 5 |
| | 4620 | 08°30' 75°39' | ТС | 850–1250 | <i>Flabellum apertum</i> | 5 |
| | 4625 | 04°27' 72°55' | ДО | 250 | <i>Thrypticotrochus multilobatus</i> | 1 |
| | 4726 | 12°48' 52°38' | ДО | 2385 | <i>Deltocyathus rotulus</i> | 1 |
| | 4732 | 13°47' 48°37' | ДО | 780 | <i>Caryophyllia mabahithi</i> | 1 |
| | «Витязь», 33-й рейс, 1960–1961 гг. | 4860 | 23°21' 66°42' | ДО | 128 | <i>Heterocyathus sulcatus</i> <i>Balanophyllia</i> cf. <i>imperialis</i> |
| 4861 | | 20°41' 69°07' | ДО | 998 | <i>Deltocyathus andamanicus</i> | 1 |
| 4862 | | 19°58' 70°13' | ДО | 80 | <i>Eguchipsammia gadinata</i> <i>Heterocyathus sulcatus</i> | 1 7 |
| 4970 | | 11°44' 93°32' | ДО | 102 | <i>Balanophyllia rediviva</i> <i>Peponocyathus dawsoni</i> | 1 1 |
| 4973 | | 09°22' 92°45' | ДО | 143 | <i>Trochocyathus rhombocolumna</i> <i>Trochocyathus rawsonii</i> | 1 2 |
| 4979 | | 06°40' 93°52' | ДО | 54 | <i>Anthemiphyllia dentata</i> | 1 |
| «Витязь», 35-й рейс, 1962 г. | | 5301 | 04°09' 99°27' | ТС | 58 | <i>Flabellum politum</i> |
| | 5246 | 06°13' 81°38' | ДО | 62 | <i>Endopachys philippensis</i> <i>Sphenotrochus imbricatocostatus</i> | 8 1 |
| «Витязь-2», 17-й рейс, 1988–1989 гг. | 2567 | 12°39' 53°22' | ТР | 43 | <i>Madrepora oculata</i> <i>Enalopsammia rostrata</i> | 1 1 |
| | 2569 | 10°18' 56°07' | ТС | 410 | <i>Madrepora oculata</i> <i>Desmophyllum dianthus</i> <i>Aulocyathus recidivus</i> | 7 1 7 |
| | 2575 | 10°17' 56°09' | ТАК | 400–1100 | <i>Madrepora oculata</i> <i>Balanophyllia</i> sp. | 3 1 |
| | 2585 | 00°26' 56°04' | ПТ | 360–900 | <i>Madrepora oculata</i> | 10 |
| «Обь», 3-й рейс, 1958 г. | 328 | 20°00' 88°09' | ТС | 1100 | <i>Flabellum japonicum bythios</i> | 2 |
| «Академик Мстислав Келдыш», 9-й рейс, 1981 г. | 1079 | 11°58' 145°06' | ГТ | 682 | <i>Solenosmilia variabilis</i> <i>Caryophyllia scobinosa</i> <i>Yavania lamprotichum</i> <i>Vaughanella multipalifera</i> <i>Trochocyathus rawsoni</i> | 2 30 5 20 4 |
| | 1082 | 12°00' 145°05' | ТС | 1150 | <i>Madrepora oculata</i> | 1 |
| «Академик Курчатов», 36-й рейс, 1983 г. | 3776 | 01°08' 56°34' | ТС | 950–1120 | <i>Madrepora oculata</i> | 10 |
| | 3779 | 01°06' 56°28' | ТС | 1280–1380 | <i>Desmophyllum dianthus</i> <i>Caryophyllia profunda</i> <i>Madrepora oculata</i> | 1 2 20 |

Обозначения: ТГ — трал «Галатея»; ТС — трал «Сигсби», ТАК — трал «Айзекс Кидда», КТ — креветочный трал; ПТ — пелагический трал; ДО — дночерпатель «Океан»; ГТ — геологическая трубка.

и Атлантическом океанах, но распространены не так широко. Это *Fungiacyathus stephanus*, *Caryophyllia ambrosia*, *Eguchipsammia gadinata*. Эндемиком в северной час-

ти Индийского океана только 2 (5,3%) — *Caryophyllia mabahithi* и *Sphenotrochus imbricatocostatus*. Остальные 25 видов (75,5%) обитают как в Индийском, так и в

Таблица 2

Зоогеографические связи видов беззооксантеллятных склерактиний, обнаруженных в северной части Индийского океана российскими научно-исследовательскими судами

| Виды | Океаны | | | | | | | | | | Глубина, м | |
|---|------------|-------|---|---|---|---|---|---|---|-----------------|------------|------------------------|
| | Индий-ский | Тихий | | | | | | | | Атлан-тиче-ский | | |
| | | ЮЗ | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | | | 8 |
| 1. <i>Fungiacyathus stephanus</i> (Alcock, 1893) | + | | | | + | + | + | + | + | + | + | 1930 (245–2000) |
| 2. <i>Leptopenus</i> sp. | | | | | | | | | | | + | 150 |
| 3. <i>Madrepora oculata</i> Linnaeus, 1758 | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | 360–1380 (15–2700) |
| 4. <i>Anthemiphyllia dentata</i> (Alcock, 1902) | + | | | | + | | + | + | | | | 54 (75–522) |
| 5. <i>Caryophyllia dentata</i> (Moseley, 1881) | | + | | | | + | | | | | | 109 (90–263) |
| 6. <i>Caryophyllia scobinosa</i> Alcock, 1902 | + | + | | | + | | | + | + | | | 682 (535–1270) |
| 7. <i>Caryophyllia profunda</i> Moseley, 1881 | + | | | | | | | + | | | | 1380 (35–1116) |
| 8. <i>Caryophyllia ambrosia</i> Alcock, 1898 | + | + | | | + | | | + | | + | | 1930 (430–2670) |
| 9. <i>Caryophyllia mabahithi</i> Gardiner & Waugh, 1938 | + | | | | | | | | | | | 780 (655–1022) |
| 10. <i>Heterocyathus sulcatus</i> (Verrill, 1866) | | + | | | | | + | + | | | | 80–128 (11–150) |
| 11. <i>Trochocyathus rawsoni</i> Gardiner, 1904 | + | | | | | | | | | | + | 143–682 (82–780) |
| 12. <i>Trochocyathus rhombocolumna</i> Alcock, 1902 | + | + | | | | | | + | | | | 143 (110–522) |
| 13. <i>Vaughanella multitalifera</i> Cairns, 1995 | | | | | | | | + | | | | 682 (1357–1450) |
| 14. <i>Deltocyathus rotulus</i> (Alcock, 1898) | + | + | | | + | | | | | | | 2385 (510–1986) |
| 15. <i>Deltocyathus andamanicus</i> Alcock, 1898 | + | + | | | | + | | | + | | | 998 (240–1463) |
| 16. <i>Desmophyllum dianthus</i> (Esper, 1794) | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | 410 (35–2460) |
| 17. <i>Aulocyathus recidivus</i> (Dennant, 1906) | + | + | | | + | + | + | + | | | | 410 (128–1137) |
| 18. <i>Solenosmilia variabilis</i> Duncan, 1873 | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | 682 (220–2165) |
| 19. <i>Thrypticotrochus multilobatus</i> Cairns, 1989 | + | + | + | | | | | + | | | | 25 (95–925) |
| 20. <i>Sphenotrochus imbricatocostatus</i> Cairns, 1993 | + | | | | | | | | | | | 62 (37–347) |
| 21. <i>Peponocyathus dawsoni</i> Cairns, 1995 | | | | | | | | + | | | | 102 (87–988) |
| 22. <i>Flabellum polium</i> Cairns, 1989 | | + | + | + | + | | + | | | | | 58 (40–402) |
| 23. <i>Flabellum magnificum</i> Marenzeller, 1904 | | + | | | + | | + | | | | | 109 (291–700) |
| 24. <i>Flabellum japonicum bythios</i> Cairns | + | + | | | + | | | | | | | 1100 (128–1720) |
| 25. <i>Flabellum apertum</i> Moseley, 1876 | + | | | | + | + | | + | + | | | 850–1250 (220–1575) |
| 26. <i>Truncatoflabellum marcoeschara</i> Cairns, 1998 | | | | | | | + | | | | | 109 (58–201) |
| 27. <i>Yavania lamprotichum</i> (Moseley, 1880) | | + | | | | + | + | + | | | | 682 (244–710) |
| 28. <i>Placotrochides scaphula</i> Alcock, 1902 | + | + | | | + | | + | + | | | | 74 (80–1628) |

Окончание табл. 2

| Виды | Океаны | | | | | | | | | | Глубина, м | |
|---|-----------|-------|---|---|---|---|---|---|---|---------------|------------|------------------|
| | Индийский | Тихий | | | | | | | | Атлантический | | |
| | | ЮЗ | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | | | 8 |
| 29. <i>Balanophyllia rediviva</i> Mosceley, 1881 | | + | | | | + | | | | | | 102 (90–522) |
| 30. <i>Balanophyllia</i> cf. <i>imperialis</i> Saville Kent, 1871 | | + | + | | | | | + | | | | 128 (18–170) |
| 31. <i>Enallopsammia rostrata</i> (Pourtales, 1878) | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | 43 (229–2165) |
| 32. <i>Endopsammia philippensis</i> M-E & H, 1848 | | + | | | | | | | + | | | 62 (0–73) |
| 33. <i>Eguchipsammia gadinata</i> (Duncan, 1873) | + | + | | | | + | + | + | + | | + | 80 (73–505) |

Обозначения: 1 — Филиппины, Индонезия; 2 — Южно-Китайское море; 3 — Восточно-Китайское море; 4 — Япония; 5 — Центральная часть Тихого океана; 6 — Западная и Южная Австралия; 7 — Восточная Австралия, Новая Зеландия; 8 — Галапагосские острова, хребет Наска.

Глубины наших находок обозначены обычным шрифтом, известные ранее глубины распространения вида — жирным шрифтом в скобках.

Тихом океане, главным образом в его западной части (табл. 2). Таким образом, коралловую фауну северной части Индийского океана можно охарактеризовать как типичную индо-вестпацифическую, включающую также некоторые атлантические элементы.

Более половины видов беззооксантеллятных склерактиниевых кораллов, встреченных нами в северном тропическом секторе Индийского океана, распространено также в юго-западном секторе этого океана, коралловая фауна которого была описана нами ранее (Келлер, 1993; Келлер, Кернс, 1994; Cairns, Keller, 1993). Мы высказывали предположение, что неверно было бы говорить об эндемичности фауны кораллов юго-западного сектора Индийского океана даже на основании присутствия 21 вида склерактиний, которые в то время были известны только из названного района, так как этот факт в действительности отражает только неполноту наших знаний (Келлер, Кернс, 1994; Cairns, Keller, 1993). Проведенные нами в настоящей работе исследования кораллов северной части Индийского океана выявили значительно более широкое распространение бывших «эндемиков», что подтверждает высказанное нами 10 лет назад предположение. Эти исследования демонстрируют большую однородность индо-вестпацифической коралловой фауны.

Между склерактиниями, населяющими северный сектор Индийского океана и воды Филиппинского моря и Индонезии, наблюдается наибольшее сходство — обнаружено 24 общих вида (Келлер, Кернс, 1994; Cairns, Keller, 1993; Cairns et al., 1997). С фауной Японского моря общность склерактиний также высока — выявлено 16 общих видов (Cairns, 1994). В Южно-Китайском и Восточно-Китайском морях с их сложной системой течений и проливов обитает сравнительно небольшое число общих видов — соответственно 7 и 5 (Келлер, 2001; Cairns, 1994). Имеет-

ся 20 видов, общих с кораллами восточной Австралии и Новой Зеландии (Келлер и др., 2004; Cairns, 1995; Cairns, Parker, 1992); 15 — общих со склерактиниевой фауной западной и южной части Австралии (Келлер и др., 2004; Cairns, 1995; Cairns, Parker, 1992); 12 — с кораллами, населяющими центральные части тропической Пацифики (Cairns, 1984, 1999); и всего 8 общих видов с коралловым населением юго-восточной Пацифики — хребта Наска и Галапагосских островов (Келлер, 1998; Cairns, 1991) (табл. 2).

Батиметрическое распространение. Изученные нами кораллы из северной части Индийского океана населяют интервалы глубин от 15 до 2700 м. Согласно количественному вертикальному распространению видов склерактиний, выделяются три основных батиметрических интервала: 0–500; 500–1400 и 1400–2700 м.

1. 0–500 м. Всего в этом интервале обитает 24 вида беззооксантеллятных кораллов, 5 из которых не выходят за его пределы, являясь эндемиками. Нижняя граница распространения наиболее часто встречающихся здесь видов расположена вблизи 500-метровой отметки глубины (7 видов), 3 вида опускаются до 700 м. Примерно на глубине 500 м происходит значительная смена фаунистического состава; отсюда берут начало 4 более глубоководных вида.

2. 500–1400 м. От верхней до нижней границы этого интервала происходит равномерное уменьшение числа видов, из которых в нижних горизонтах остается всего 8. Три вида являются эндемиками интервала, не выходя за его пределы.

3. Фауна нижнего интервала наименее обособленна: здесь обитают 10 видов, имеющих широкое географическое и батиметрическое распространение; эндемики отсутствуют; новые виды не появляются.

Как видим, верхний край шельфа и верхняя часть континентального склона наиболее благоприятны для

жизни беззооксантеллятных склерактивных. Вертикальные границы, намечающиеся по характеру распространения этих кораллов, лишь незначительно отличаются от принятых в общей схеме вертикальной биологической зональности (Виноградова, 1969), однако они согласуются с границами, установленными нами ранее по этой же группе организмов в юго-западном секторе Индийского океана (Келлер, Кернс, 1994).

Выводы

1. Выявлен комплекс склерактивных кораллов, обитающих в северной части Индийского океана.
2. Зоогеографический анализ коралловой фауны позволил охарактеризовать ее как типично индо-вест-

пацифическую, включающую некоторые атлантические элементы.

3. Исследование особенностей батиметрического распространения показало, что вертикальные границы, намечающиеся по характеру распространения склерактивных, в этом районе незначительно отличаются от принятых в общей схеме вертикальной биологической зональности, но согласуются с границами, установленными нами ранее по этой же группе организмов в юго-западном секторе Индийского океана. Уточнены глубины распространения 6 видов склерактивных этого района (*Placotrochides scapula*, *Flabellum magnificum*, *Thrypticotrochus multilobatus*, *Enalopsammia rostrata*, *Deltocyanthus rotulus*, *Caryophyllia profunda*) (табл. 2).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Виноградова Н.Г.* Вертикальное распределение глубоководной донной фауны // Биология Тихого океана. Кн. 2. М., 1969. С. 129–152.
- Келлер Н.Б.* Склерактивные беззооксантеллятные кораллы подводных гор Наска и Сала и Гомес // Бентос высокоширотных районов М., 1998. С. 89–93.
- Келлер Н.Б.* Беззооксантеллятные склерактивные кораллы тропической и субтропической зон северо-западной части Тихого океана // Состав и структура морского донного населения. М., 2001. С. 134–136.
- Келлер Н.Б.* Новые находки глубоководных мадрепарий в южной части Атлантического и Индийского океанов // Труды ИО РАН. 1993. Т. 127. С. 89–95.
- Келлер Н.Б., Кернс С.Д.* Лишенные зооксантелл склерактивные тропической зоны юго-западной части Индийского океана // Там же. 1994. Т. 129. С. 65–83.
- Келлер Н.Б., Оськина Н.С., Ушакова М.Г.* Склерактивные беззооксантеллятные кораллы Австрало-Новозеландского района // Океанология. 2004. Т. 45, вып. 3. С. 431–439.
- Cairns S.D.* New records of ahermatypic corals (Scleractinia) from the Hawaiian and Line Islands // Occas. Papers of the Bernice Pauahi Bishop Mus. 1984. Vol. 25, N 10. P. 1–30.
- Cairns S.D.* A revision of the ahermatypic Scleractinia of the Galapagos and Cocos Islands // Smithsonian contributions to zoology. 1991. Vol. 504. 32 p.
- Cairns S.D.* Scleractinia of the temperate North Pacific // Ibid. 1994. Vol. 557. 150 p.
- Cairns S.D.* The Marine Fauna of New Zealand: Scleractinia (Cnidaria: Anthozoa) // New Zealand Oceanograph. Inst. Mem. 1995. Vol. 103. 144 p.
- Cairns S.D.* Cnidaria Anthozoa: Deep-water azooxanthellate scleractinia from Vanuatu, and Wallis and Futuna Islands // Ed. A. Crosnier. Resultats des Camp. Musorstom. Vol. 20. Mem. Mus. Nat. Histoire naturelle. 1999. N 180. P. 31–167.
- Cairns S.D., Keller N.B.* New taxa and distributional records of azooxanthellate Scleractinia (Cnidaria: Anthozoa) from the tropical south-west Indian Ocean with comments on their zoogeography and ecology // Ann. South African Museum. 1993. Vol. 103, N 5. P. 213–292.
- Cairns S.D., Parker S.A.* Review of the Recent Scleractinia of South Australia, Victoria, and Tasmania // Records of the south Australian Museum. 1992. 82 p.
- Cairns S.D., Zibrowius H.* Cnidaria Anthozoa: Azooxanthellate Scleractinia from the Philippine and Indonesian Regions // Eds. A. Crosnier et P. Bouchet Result. des Camp. Musorstom. Vol. 16. Mem. Mus. Nat. Hist. Nat. 1997. 172. 214 p.

Ин-т океанологии им. П.П. Ширшова РАН,
Москва

Поступила в редакцию
03.10.06

THE NEW DATA ABOUT THE AZOOXANTELLATA SCLERACTINIAN CORALS OF THE NORTH PART OF THE INDIAN OCEAN

N.B. Keller

Summary

The scleractinian azooxanthellate corals association consisting out of 33 species are reported from collections made by the Russian research vessels in the north of Indian ocean. The zoogeographical and the bathymetrical analysis of this corals fauna is done.

УДК 581.554

УРОВЕНЬ ВИДОВОЙ ПОЛНОЧЛЕННОСТИ И ОБИЛИЕ ИНВАЗИВНЫХ ВИДОВ В ОТКРЫТЫХ И СОМКНУТЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

В.В. Акатов, Т.В. Акатова

На основе обобщения огромного фактического материала по распространению адвентивных видов, накопленного в последние десятилетия, было предложено значительное число гипотез, объясняющих, почему растительные сообщества характеризуются разной устойчивостью к их внедрению (Миркин, Наумова, 2002). Некоторые из них фитоценозам отводят весьма пассивную роль. В частности, существует мнение, что все растительные сообщества являются инвазибельными, а степень их адвентивизации определяется лишь числом инородных видов в регионе, способных произрастать в тех или иных условиях (Kruger et al., 1989; Meekins, McCarthy, 2001). Однако большинство экологов связывают инвазибельность сообществ с наличием в них неиспользованных ресурсов и соответственно с относительно низкой интенсивностью конкуренции за эти ресурсы (Миркин, Наумова, 2002). Так, по мнению Элтона, в качестве основного показателя инвазибельности ценозов следует рассматривать их видовое богатство, поскольку сообщества, включающие значительное число видов, должны характеризоваться более полным использованием ресурсов и соответственно более высокой напряженностью межвидовых взаимодействий, что препятствует внедрению чужеродных видов (Elton, 1958). В последние годы значительное внимание привлекла гипотеза флуктуирующих ресурсов, в соответствии с которой флуктуации условий среды и природные или антропогенные нарушения ведут к временному высвобождению некоторого количества ресурсов и способствуют, таким образом, инвазиям (Davis et al., 2000, 2005).

Следует отметить, однако, что результаты математического моделирования инвазий и данные полевых наблюдений нередко противоречат этим гипотезам. Так, на примере модельных видовых ансамблей было показано, что неполное использование ресурсов может наблюдаться как в бедных, так и в богатых видами ценозах (Moore et al., 2001). Поэтому, скорее всего, отрицательная зависимость между видовым богатством и числом инвазивных видов не была обнаружена для многих сообществ (Миркин, Наумова, 2002; Виноградова, 2003; Réjmanek, 1989; Brown, Peet, 2003; Davis et al., 2005). Кроме того, в ряде работ подчеркивается, что пространственная шкала также влияет на характер соотношения между этими параметрами: если на маленьких участках со-

обществ (до 1 м²) зависимость между ними действительно может быть отрицательной, то с увеличением размера площадок обычно меняется на положительную (Levine, 2000; Brown, Peet, 2003). Это может быть связано с изменением относительной роли локальных (конкурентное исключение) и региональных (иммиграция) процессов в определении видового богатства сообществ на пространственной шкале (Brown, Peet, 2003) либо является статистическим артефактом (Fridley et al., 2004).

Универсальность гипотезы флуктуирующих ресурсов (Davis et al., 2000) также вызывает сомнение, поскольку даже зрелые леса с нечастыми нарушениями могут включать инвазивные виды (Saunders et al., 1991; Meekins, McCarthy, 2001). Кроме того, инородные виды нередко предпочитают именно малонарушенные или высокопродуктивные участки сообществ (Sax, 2002; Gilbert, Lechowicz, 2005). Что же касается свалок, обочин дорог и распаханых полей, обычно обильно заселенных инородными видами, то многие из этих местообитаний являются принципиально новыми и для аборигенных видов, которые из-за недостатка эволюционного времени еще не успели сформировать флористические комплексы, достаточно полно использующие данное ресурсное пространство (Sax, Brown, 2000).

Более 20 лет назад Т.А. Работнов (1983) высказал предположение, что фактором, определяющим уязвимость фитоценозов к проникновению новых видов, является их флористическая или ценотическая неполноценность, которая в соответствии с современными представлениями может быть обусловлена сукцессионной или эволюционной молодостью сообществ, влиянием изоляции, современных нарушений или нарушений в историческом прошлом (Davis et al., 2005; Ricklefs, Schluter, 1993), а также потенциальной невозможностью достижения некоторыми из них предельного видового богатства на локальных участках (Cornell, Lawton, 1992; Cornell, 1993) (это положение спорно: Akatov et al., 2005; He et al., 2005). Однако только в последние годы проблема инвазибельности начала активно пересекаться с дискуссией об уровне видовой полночленности (неполночленности) современных биот (Акатов, Акатова, 2006; Ricklefs, Schluter, 1993; Sax, Brown, 2000; Moore et al., 2001; Dupre et al., 2002; Brown, Peet, 2003; Davis et al., 2005; Gilbert, Lechowicz, 2005; Sax et al., 2005). При

этом в качестве аргументов, указывающих на высокую инвазивность неполноценных сообществ, приводятся результаты сопоставления степени адвентивизации островных и континентальных флор (Миркин, Наумова, 2002; Шварц, 2004; Sax, Brown, 2000; Sax et al., 2005), а также тот факт, что большинство инвазий происходит без вытеснения аборигенных видов (Ricklefs, Schluter, 1993; Sax, Gaines, 2003; Sax et al., 2005). Кроме того, теоретический анализ показывает, что косвенным доказательством неполноценности многих заселенных инородными видами сообществ является наличие в них положительной корреляции между числом инвазивных и аборигенных видов (Moore et al., 2001).

В целом же, несмотря на очевидную перспективность данного направления изучения инвазивности, оно до сих пор не получило адекватного внимания (Gilbert, Lechowicz, 2005). Одной из возможных причин сложившейся ситуации являются методические проблемы, поскольку при существующих подходах уровень полнотности сообществ определяется на основе уже свершившихся инвазий, что делает невозможным использование полученных знаний для определения потенциала инвазивности еще не затронутых этим процессом биот.

Авторы на протяжении многих лет изучали феномен неполнотности на примере растительных сообществ и открытых фитоагрегатов различных высотных поясов Западного Кавказа (Акатов, 1995; Акатов и др., 2002, 2003, 2005; Akatov et al., 2005). При этом для оценки уровня видовой полнотности сообществ использовался подход, основанный на анализе соотношения между видовым богатством сообществ на более крупных (N) и меньших по размеру (S) участках (чем выше уровень полнотности, тем выше значения N/S). Поэтому представляло интерес сопоставить уровень видовой полнотности некоторых сообществ, оцененный через показатель N/S , и насыщенность их инвазивными видами.

В случае если уровень видовой полнотности сообществ является фактором, влияющим на их устойчивость к внедрению чужеродных видов и характер последствий этого процесса для аборигенных видов, можно ожидать следующих эффектов.

1. Статистически значимой отрицательной зависимости между уровнем видовой полнотности растительных сообществ (открытых фитоагрегатов) и числом (суммарной численностью) произрастающих в них инвазивных видов (предсказание 1).

2. Внедрения чужеродных видов в сообщества с низким уровнем видовой полнотности, которое должно сопровождаться ростом их видового богатства. Соответственно в сообществах такого типа не следует ожидать отрицательной корреляции между суммарной численностью инвазивных видов и числом аборигенных видов (Moore et al., 2001; Gilbert, Lechowicz, 2005) (предсказание 2).

3. Внедрения чужеродных видов в сообщества с высоким уровнем видовой полнотности, которое должно сопровождаться падением аборигенных. Соответственно в таких сообществах между суммарной численностью инвазивных видов и числом аборигенных видов должна наблюдаться отрицательная зависимость (предсказание 3).

В качестве объектов исследований были выбраны травяные сообщества двух типов.

1. Открытые растительные группировки прирусловых отелей четырех горных рек Сочинского национального парка (Шепси, Псеуапсе, Западный Дагомыс, Мзымта), расположенные в пределах высот 50–650 м над ур. моря. Из константных видов отметим следующие: *Polygonum persicaria* L., *Setaria glauca* (L.) P. Beauv., *S. viridis* (L.) P. Beauv., *Festuca gigantea* (L.) Vill., *Medicago lupulina* L., *Lolium rigidum* Gaudin, *Equisetum arvense* L. Общее проективное покрытие описанных группировок от 1 до 21%.

2. Фитоценозы остепненных лугов и полей, используемые под выпас или сенокосение и расположенные в пределах высот 200–680 м над ур. моря (бассейны рек Белая и Киша). В остепненно-луговых фитоценозах доминируют *Bothriochloa ischaemum* (L.) Keng и *Festuca valesiaca* Gaudin; наиболее часто встречаются *Agrimonia eupatoria* L., *Achillea millefolium* L., *Plantago lanceolata* L., *Trifolium arvense* L., *Sanguisorba officinalis* L., *Centaurea micrantha* S.G. Gmelin и др. Проективное покрытие этих сообществ 50–100%. В луговых сообществах полей нет хорошо выраженных доминантов. Относительно высоким обилием характеризуются *Agrostis vinealis* Schreber, *Phleum pratense* L., *Dactylis glomerata* L.; высокой встречаемостью — *Achillea millefolium*, *Trifolium repens* L., *T. pratense* L., *Prunella vulgaris* L. и др. Общее покрытие 98–100%.

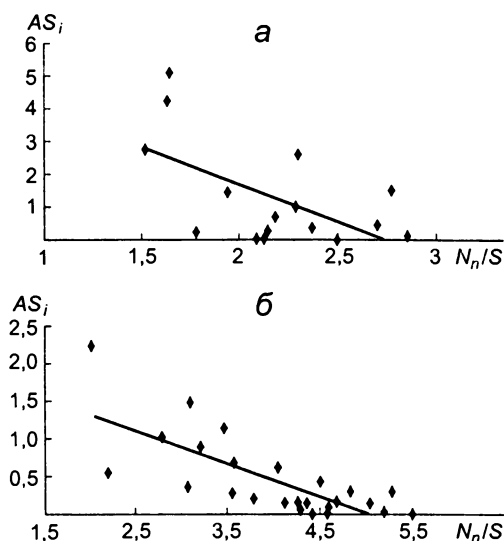
Описания выполнялись на площадках 15 м², в пределах которых регулярным способом закладывались 20 площадок по 0,5 м². На каждой маленькой площадке оценивалось общее проективное покрытие растений и отмечались виды. Общее число обследованных и описанных участков фитоагрегатов 26, луговых сообществ — 17. Общее число инвазивных видов, попавших в описания фитоагрегатов отелей, 9, на площадках 15 м² — от 0 до 7 видов; остепненно-луговых фитоценозов — 5, на площадках — 0–4 вида; в фитоценозах полей — 4 и 0–3 вида. Среди инвазивных видов наиболее высокую встречаемость во всех случаях имели *Ambrosia artemisiifolia* L., *Erigeron canadensis* L., *E. annuus* (L.) Pers., *Oxalis stricta* L., *Xanthium californicum* Greene, *Galinsoga parviflora* Cav.

На основе собранного материала были рассчитаны следующие показатели: среднее число всех видов (S), а также среднее число аборигенных (S_n) и инородных (S_i) видов на площадках 0,5 м², общее число видов (N), а также число аборигенных (N_n) и инородных (N_i) видов на площадках 15 м², встречаемость видов на маленьких площадках (R), фактический уровень видовой полнотности сообществ (N/S) и предполагаемый исходный (до внедрения инвазивных видов) уровень полнотности сообществ (N_n/S).

Общее (суммарное) обилие инвазивных видов (AS_i) в открытых фитоагрегатах оценивалось через сумму R , а в сомкнутых сообществах — через сумму средних баллов проективного покрытия на маленьких площадках. Для этих целей использовалась следующая балльная шкала: 1 — покрытие менее 1%, 2 — 1–5, 3 — 6–15, 4 — 16–25, 5 — 26–50, 6 — 51–75, 7 — 76–100%.

Результаты анализа соотношения между современным и исходным уровнем полнотности (N/S , N_n/S) и суммарным обилием инвазивных видов (AS_i) в сообществах лугов и группировках прирусловых отелей представлены на рисунке и в табл. 1.

Как видно из рисунка и табл. 1, в сообществах обоих типов между N/S , (N_n/S) и AS_i наблюдается статистически значимая зависимость, что согласуется с предсказанием 1 и, таким образом, свидетельствует о меньшей устойчивости неполноценных сообществ к инвазии чужеродных видов. Следует также обратить внимание, что инвазивные виды достигают более высокого обилия на участках сообществ и группировок с большими видовым богатством на 0,5 м² (S) и общим проективным покрытием травостоя (Cov) (табл. 1). Причем в случае фитоагрегатов прирусловых отелей связь между указанными параметрами является достоверной для высокого уровня зна-



Соотношение между уровнем видовой полноты (N_n/S) и суммарным обилием инвазивных видов (AS_i) в растительных сообществах остепненных лугов и полей (*а*) и группировках прирусловых отмелей (*б*)

чимости (табл. 1). Данный результат противоречит как предположению Элтона о более высокой устойчивости к инвазиям многовидовых сообществ (Elton, 1958), так и гипотезе флуктуирующих ресурсов Дэвиса (Davis et al., 2000), но согласуется с ранее сделанными наблюдениями, что факторы среды, благоприятные для поддержания высокого локального разнообразия фитоценозов, нередко являются благоприятными и для инвазивных видов (Sax, Brown, 2000; Moore et al., 2001; Brown, Peet, 2003; Gilbert, Lechowicz, 2005). Кроме того, как следует из табл. 1, между видовой полнотой и локальным видовым богатством сообществ и группировок имеет место отрицательная зависимость, которую мы неоднократно выявляли для других типов фитоценозов, испытывающих влияние изоляции или исторических факторов (Акатов, 1995; Акатов и др., 2002,

2003, 2005). Можно предположить, что сообщества с более высокой емкостью среды для полного насыщения их видами требуют более высокой интенсивности иммиграции и соответственно более значительного размера видовой фонды, чем сообщества, сформированные на менее благоприятных местообитаниях. Таким образом, по мере роста видовой емкости биотопов на пространственных или временных градиентах поток диаспор из источников колонизации оказывается недостаточным для полного насыщения сообществ или группировок местными видами, обуславливая более низкую полнотность многовидовых ценозов и соответственно благоприятные условия для внедрения и натурализации инвазивных видов.

Для проверки предсказаний 2 и 3 мы сопоставили у сообществ и фитогруппировок с разным уровнем видовой полнотности суммарное обилие инвазивных видов (AS_i) с числом аборигенных видов (S_n). При этом, поскольку понятия «высокий» и «низкий» уровень полнотности являются относительными, на первом этапе анализа мы разделили ценозы по этому признаку на две примерно равные по численности группы. Результаты сопоставления AS_i и S_n для каждой из этих групп представлены в табл. 2, из которой следует, что луговые фитоценозы и открытые фитогруппировки отмелей с относительно низкими значениями N_n/S характеризуются положительной (а не отрицательной) корреляционной зависимостью между суммарным обилием инвазивных видов и числом аборигенных видов, что хорошо согласуется с предсказанием 2. Из этой же таблицы видно, что отрицательная зависимость между AS_i и S_n нехарактерна и для ценозов (фитогруппировок) с относительно высоким уровнем полнотности, что не согласуется с предсказанием 3.

В ходе последующего анализа мы изменяли пороговое значение параметра N_n/S , добиваясь такого разделения ценозов (группировок) на две группы, при котором достигались максимально высокие значения корреляции (независимо от знака) между AS_i и S_n в одной из этих групп. В результате к числу луговых сообществ с относительно низким уровнем видовой полнотности были отнесены 11 из 17 ценозов, характеризующихся существенным варьированием суммарного обилия инвазивных видов (от 0 до 5,10) и несколько более высокой, чем в предыдущем случае, положительной (но опять статистически незначимой) корреляцией между значениями этого параметра и числом аборигенных видов (табл. 2). К числу луговых сообществ с относительно высоким уровнем видовой полнотности в данном случае было отнесено только 7 ценозов, характеризующихся незначительным варьированием AS_i (от 0 до 1,55) и фактически отсутствием связи между AS_i и S_n .

К открытым фитогруппировкам с относительно низким уровнем видовой полнотности во втором случае было отнесено 19 и с относительно высоким 7.

Таблица 1

Соотношение между общим проективным покрытием (Cov), видовым богатством (S), уровнем полнотности (N/S , N_n/S) и суммарным обилием инвазивных видов (AS_i) в растительных сообществах и группировках

| Тип сообщества | Параметры | | n | r | P |
|-----------------|-----------|--------|----|--------|---------|
| | независ. | завис. | | | |
| Луга | Cov | AS_i | 17 | 0,270 | |
| | N/S | AS_i | 17 | -0,487 | |
| | N_n/S | AS_i | 17 | -0,575 | < 0,05 |
| | S | AS_i | 17 | 0,398 | < 0,05 |
| | S | N/S | 17 | -0,273 | |
| Фитогруппировки | Cov | AS_i | 26 | 0,530 | < 0,01 |
| | N/S | AS_i | 26 | -0,637 | < 0,001 |
| | N_n/S | AS_i | 26 | -0,748 | < 0,001 |
| | S | AS_i | 26 | 0,643 | < 0,001 |
| | S | N/S | 26 | -0,595 | < 0,01 |

Соотношение между суммарным обилием инвазивных (AS_i) и числом аборигенных (S_n) видов в сообществах и группировках с разным уровнем видовой полноты (N_n/S)

| Тип сообщества | n | N_n/S | AS_i | S_n | r | P |
|-----------------|-----|-----------|-----------|------------|--------|--------|
| Луга | 9 | 1,51–2,19 | 0–5,10 | 8,90–18,50 | 0,458 | < 0,05 |
| | 8 | 2,30–2,92 | 0–2,60 | 4,75–18,25 | 0,182 | |
| | 11 | 1,51–2,30 | 0–5,10 | 6,60–15,65 | 0,476 | |
| | 6 | 2,31–2,92 | 0–1,55 | 4,75–18,25 | 0,123 | |
| Фитогруппировки | 13 | 2,03–4,29 | 0,15–2,30 | 1,85–7,60 | 0,335 | |
| | 13 | 4,32–5,52 | 0–0,45 | 1,80–5,35 | 0,223 | |
| | 19 | 2,03–4,58 | 0–2,30 | 1,85–8,25 | 0,468 | |
| | 7 | 4,59–5,52 | 0–0,30 | 2,90–5,35 | –0,628 | |

Как следует из табл. 2, характер соотношения AS_i/S_n в этих группировках достаточно хорошо согласуется с предсказаниями 2 и 3: в менее полнотных группировках это соотношение характеризуется статистически значимой положительной, а в более полнотных — существенной отрицательной связью (лишь из-за недостаточного объема выборки коэффициент корреляции в данном случае оказался статистически недостоверным).

Таким образом, полученные нами результаты в целом хорошо соответствуют предсказаниям 1 и 2, что свидетельствует о низкой устойчивости неполнотных сообществ и фитогруппировок к внедрению чужеродных видов и об отсутствии существенных последствий этого воздействия в таких ценозах для аборигенных видов. Что касается соотношения AS_i/S_n в относительно полнотных ценозах и группировках, то, как следует из табл. 2, нам не удалось выявить однозначную реакцию аборигенных видов на весьма слабые инвазии на эти участки, возможно связанные с «масс-эффектом» (Shmida, Wilson, 1985).

Следует также особо отметить, что результаты проведенного нами тестирования оказались весьма сходными у сомкнутых сообществ и открытых растительных группировок. В связи с этим необходимо обратить внимание на высказанную ранее точку зрения, что возможность достижения предельного видового богатства неодинакова у разных типов сообществ (Cornell, Lawton, 1992; Cornell, 1993). По этому признаку выделяют сообщества с интенсивными межвидовыми взаимодействиями (interactive community) и неинтенсивными взаимодействиями (non-interactive community). В формировании первых значительную роль играют межпопуляционные взаимодействия, а скорость иммиграции новых видов зависит от числа уже присутствующих в них. У вторых, по мнению авторов гипотезы, влияние этого фактора ограничено, нишевое пространство всегда открыто, и их колонизация новыми видами является случайным процессом, скорость которого не зависит

от числа присутствующих видов (Cornell, Lawton, 1992; Cornell, 1993). По мнению Конелла, сообщества с неинтенсивными биотическими взаимодействиями чаще формируются в условиях среды, где локальные вымирания видов являются следствием более абиотических нарушений, чем конкуренции или выедания хищниками. В соответствии с предположением Конелла такие сообщества неспособны достигать полнотности и влияние региональных процессов, включая внедрение инвазивных видов, на их локальное богатство может быть значительным.

Необходимо отметить, однако, что это мнение представляется не бесспорным, поскольку кажется нереальным хотя бы относительно длительное существование сообществ, на небольших участках которых количество индивидуумов может увеличиваться безгранично. Если же оно конечно, то по мере роста локального видового богатства на участках средний размер их популяций будет снижаться, а скорость вымирания, вызванная стохастичностью условий среды, — экспоненциально расти (MacArthur, Wilson, 1963; Sale, 1977; Tilman, Pacala, 1993) до тех пор, пока она не станет столь значительной, что даже существенный рост видового фонда не будет оказывать заметного влияния на число видов, произрастающих на участках. Таким образом, «мягкий предел» локального видового богатства, соответствующий некоторому минимально возможному среднему значению плотности популяций, может быть достигнут даже без наличия биотических взаимодействий. На это, в частности, указывают как результаты численных экспериментов с модельными сообществами, так и полевые наблюдения (He et al., 2005; Akatov et al., 2005). Но если это так, то открытые растительные группировки могут быть столь же устойчивы к инвазивным видам на локальных участках, как и сомкнутые сообщества. Сходство результатов анализа инвазивности открытых и сомкнутых сообществ, представленных в настоящей работе, можно рассматривать в качестве аргумента в пользу данного вывода.

Заключение

Результаты наших исследований показывают, что устойчивость как сомкнутых растительных сообществ, так и открытых фитогруппировок к внедрению чужеродных видов в существенной степени определяется уровнем соответствия их видового богатства видовой емкости среды: менее полнотные ценозы характеризуются более высокой насыщенностью инвазивными видами по сравнению с более полнотными, причем инвазии таких видов в неполнотные ценозы не ведут к выпадению аборигенных видов. Кроме того, в пределах определенных типов растительных сообществ менее полнотными и соответственно более инвазивными могут оказывать

ся, по-видимому, участки ценозов, сформированные в более благоприятных условиях среды и характеризующиеся более высоким видовым богатством.

Поскольку реакция различных сообществ на внедрение новых видов может оказаться в значительной мере индивидуальной и в немалой степени зависящей

от особенностей биологии таких видов и конкретных условий (Миркин, Наумова, 2002), полученные результаты и сделанные выводы мы считаем предварительными. Требуются дополнительные исследования в данном направлении на примере других биологических сообществ или их компонентов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акатов В.В.* Анализ степени флористической неполноценности фитоценозов как способ тестирования островного эффекта // Бот. журн. 1995. Т. 80, № 4. С. 49–64.
- Акатов В.В., Акатова Т.В.* Об устойчивости естественных растительных сообществ Западного Кавказа к инвазии чужеродных видов // Экологический вестник научных центров Черноморского экономического сотрудничества (ЧЭС). Приложение 1. 2006. С. 5–13.
- Акатов В.В., Чефранов С.Г., Акатова Т.В.* Об эволюционной полнотности видовых фондов современных растительных сообществ высокогорной зоны Западного Кавказа // Журн. общ. биол. 2003. Т. 64, № 4. С. 308–317.
- Акатов В.В., Чефранов С.Г., Акатова Т.В.* Роль исторических процессов в определении современного видового богатства древесного яруса лесов Западного Кавказа // Там же. 2005. Т. 66, № 6. С. 479–490.
- Виноградова Ю.К.* Экспериментальное изучение растительных инвазий (на примере рода *Bidens*) // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ. М., 2003. С. 31–33.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* Адвентивизация растительности в призме идей современной экологии // Журн. общ. биол. 2002. Т. 63, № 6. С. 500–508.
- Работнов Т.А.* Фитоценология. М., 1983. 296 с.
- Шварц Е.А.* Сохранение биоразнообразия: сообщества и экосистемы. М., 2004. 111 с.
- Akatov V., Chefranov S., Akatova T.* The relationship between local species richness and species pool: a case study from the high mountains of the Greater Caucasus // Plant Ecology. 2005. Vol. 181, N 1. P. 9–22.
- Brown R.L., Peet R.K.* Diversity and invisibility of Southern Appalachian plant communities // Ecology. 2003. Vol. 84, N 1. P. 32–39.
- Cornell H.V.* Unsaturated patterns in species assemblage: the role of regional processes in setting local species richness // Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives / Eds. R.E. Ricklefs, D. Schluter. Chicago, 1993. P. 243–253.
- Cornell H.V., Lawton J.H.* Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective // J. of Animal Ecology. 1992. Vol. 61. P. 1–12.
- Davis M.A., Grime J.P., Thompson K.* Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invisibility // J. Ecol. 2000. Vol. 88. P. 528–536.
- Davis M.A., Thompson K., Grime J.P.* Invasibility: the local mechanism driving community assembly and species diversity // Ecography. 2005. Vol. 28, N 5. P. 696–704.
- Dupre C., Wessberg C., Diekmann M.* Species richness in deciduous forests: effects of species pools and environmental variables // J. Veg. Sci. 2002. Vol. 13. P. 505–516.
- Elton C.S.* The ecology of invasions by animals and plants. Methuen; London, 1958. 181 p.
- Fridley J.D., Brown R.L., Bruno J.E.* Null models of exotic invasion and scale-dependent patterns of native and exotic species richness // Ecology. 2004. Vol. 85, N 12. P. 3215–3222.
- Gilbert B., Lechowicz M.J.* Invasibility and abiotic gradients: the positive correlation between native and exotic plant diversity // Ibid. 2005. Vol. 86, N 7. P. 1848–1855.
- Kruger F.J., Breytenbach G.J., MacDonald I.A. W., Richardson D.M.* The characteristics of invaded Mediterranean-climate regions // Biological invasions: a global perspective. Published by J. Wiley and Sons. Ltd, 1989. P. 181–213.
- Levine J.* Species diversity and biological invasions: relating local process to community pattern // Science. 2000. Vol. 288. P. 852–854.
- Meekins J.F., McCarthy B.C.* Effect of environmental variation on the invasive success of a nonindigenous forest herb // Ecological Applications. 2001. Vol. 11, N 5. P. 1336–1348.
- Moore J.L., Mouquet N., Lawton J. H, Loreau M.* Coexistence, saturation and invasion resistance in simulated plant assemblages // Oikos. 2001. Vol. 94. P. 303–314.
- Réjmanek M.* Invasibility of plant communities // Biological invasions: a global perspective. Published by J. Wiley and Sons. Ltd., 1989. P. 369–388.
- Ricklefs R.E., Schluter D.* Species diversity: regional and historical influences // Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives / Eds. R.E. Ricklefs, D. Schluter. Chicago, 1993. P. 350–362.
- Sale P.E.* Maintenance of high diversity in coral reef fish communities // American naturalist. 1977. Vol. 111. P. 337–359.
- Saunders D.A., Hobbs R.J., Marculles C.R.* Biological consequences end ecosystem fragmentation // Conservation Biology. 1991. Vol. 5. P. 18–32.
- Sax D.F.* Native and naturalized plant diversity are positively correlated in scrub communities of California and Chile // Diversity and Distributions. 2002. Vol. 2002. P. 193–210.
- Sax D.F., Brown J.H.* The paradox of invasion // Global Ecology and Biogeography. 2000. Vol. 9. P. 363–371.
- Sax D.F., Brown J.H., White E., Gaines S.D.* The dynamics of species invasions: insights into the mechanisms that limit species diversity. Ch. 17 // Species invasions: insights into Ecology, Evolution and Biogeography / Eds. D.F. Sax, S.D. Gaines. Snauer Associates, Sunderland, MA., 2005. P. 447–465.
- Sax D.F., Gaines S.D.* Species diversity: from global decreases to local increases // Trends in Ecology and Evolution. 2003. Vol. 18, N 11. P. 561–566.
- Shmida A., Wilson M.* Biological determinants of species diversity // J. Biogeogr. 1985. Vol. 12. P. 1–20.
- Tilman D., Pacala S.* The maintenance of species richness in plant communities // Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives / Eds. R.E. Ricklefs, D. Schluter. Chicago, 1993. P. 13–26.

THE SPECIES SATURATION LEVEL AND ABUNDANCE OF THE INVASIVE SPECIES
IN OPEN AND CLOSED PLANT COMMUNITIES OF THE WESTERN CAUCASUS

V. V. Akatov, T. V. Akatova

Summary

The relationship between the local species saturation and the invasion resistance in open communities of the river shallows and in closed low altitude meadow communities of the Western Caucasus was studied. The relative level of local species saturation of these communities was estimated by analysis of the relationships between species richness in 0,5 m² (*S*) and in 15 m² plots (*N*): the higher are values of *N/S* ratio the higher is the relative level of the local species saturation of the communities on larger plots. It is found that: 1) there is a significant negative correlation between *N/S* ratio and abundance of the invasive plants; 2) there is no negative relationship between abundance of the invasive plants and native species diversity in the communities with low saturation level; 3) the test results are similar for closed and open communities. These results agree with the idea that establishment by a new (invasive) species is more difficult in saturated communities.

УДК 582.232(23.02-924-16)

НАЗЕМНЫЕ ЦИАНОПРОКАРИОТЫ НА ТЕРРИТОРИИ ПОЛЯРНО-АЛЬПИЙСКОГО
БОТАНИЧЕСКОГО САДА-ИНСТИТУТА (ХИБИНЫ, КОЛЬСКИЙ ПОЛУОСТРОВ)

Д.А. Давыдов

Первые сведения о синезеленых водорослях (цианопрокариотах) Хибин в 1895 г. приводит Ф. Elfing (цит. по: Еленкин, 1938, 1949). Н.Н. Воронихин (1936), работавший в окрестностях Полярно-альпийского ботанического сада-института (ПАБСИ), публикует 10 видов *Cyanophyta* из наземных и водных местообитаний. Б.В. Громов (1956) при исследовании микрофлоры примитивных почв Хибинских гор на территории ПАБСИ указывает лишь один неустановленный вид — *Tolypothrix* sp., так как синезеленые водоросли в посевах развивались редко. В исследованиях М.Б. Ройзина (1960) в элювиальном мелкозем на горе Вудъяврчорр обнаружен *Synechocystis aquatilis* Sauv. Позднее Э.А. Штиной и Ройзиным (1966) были проведены исследования видового состава и численности водорослей в подзолистых почвах Хибин и их предгорий. Ими было обнаружено 27 видов *Cyanophyta*, и только 9 из них — в целинных почвах.

Настоящая работа посвящена изучению видового состава наземных цианопрокариот и их распространению в естественных местообитаниях на территории ПАБСИ.

Полярно-альпийский ботанический сад-институт расположен в Хибинских горах (Мурманская обл.). Большая его часть (около 12 600 тыс. м²) — особо охраняемая природная территория (Особо охраняемые..., 1992). Территория ПАБСИ имеет типичный горный рельеф и включает горные склоны и плато. Растительный покров характеризуется четко выраженной поясностью. Подножия и склоны (до 320–430 м над ур. моря) занимает горно-лесной пояс. Он складывается редкостойными ельниками, часто с примесью березы (*Betula pubescens* Ehrh.). Ярус кустарничков представлен *Vaccinium* spp. (чаще *Vaccinium myrtillus* L.) и *Empetrum hermaphroditum* Hagerup. В моховом покрове доминируют *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp., *Pleurozium schreberi*

(Brid.) Mitt., *Dicranum* spp. Пояс березовых криволесий (350–450 м над ур. моря) образован кустарничково-зеленомошными березняками, нижние ярусы которых по составу сходны с соответствующими сообществами ельников. Пояс горных тундр занимает верхние (450–1067 м над ур. моря) части склонов и платообразные вершины гор. Здесь участки с хорошо развитой растительностью прерываются каменистыми осыпями и россыпями, выходами горных пород, занимающими значительные пространства. Основу пояса составляют различные варианты кустарничковых и моховых тундр. Более засушливые участки верхней части пояса представляют собой лишайниковые тундры (Мохообразные..., 2001).

Особенность района исследований — преобладание выходов щелочных пород — нефелиновых сиенитов, на их поверхности формируются сильнощебенчатые Al–Fe–гумусовые почвы без элювиального оподзоленного горизонта (Никонов, Переверзев, 1989). Щелочная реакция среды благоприятна для развития цианопрокариот (Голлербах, Штина, 1969; Hoffmann, 1989; и др.). Цианопрокариоты зачастую являются первыми автотрофами и первичными почвообразователями на новых субстратах. В полярных экосистемах особое значение имеет и азотфиксирующая способность цианопрокариот, так как фиксированный ими азот становится основным источником этого элемента (Granhall, Lid-Torsvik, 1975).

Материал собран в летние сезоны 2002–2004 гг. на территории ПАБСИ. Сборы цианопрокариот проводили во всех растительных поясах, на склонах всех экспозиций. Пробы отбирали на каменистом субстрате, с голых грунтов и почв, куртинок мохообразных. Всего обработано 124 пробы. Видовой состав определяли прямым микроскопированием проб с использованием определителей М.М. Голлербаха с соавт. (1953) и J. Komárek, K. Anagnostidis (1998). Частоту встречаемости видов рассчитывали по формуле $F = N/\Sigma N_0 \times 100\%$, где *F* — частота встречаемости; *N* — число проб, в которых обнаружен вид; *N*₀ — общее количество исследованных проб. Номенклатура и классификация таксонов даны по: Komárek, Anagnostidis (1986, 1989, 1998, 2005), Anagnostidis, Komárek (1988, 1990).

При анализе образцов стало очевидно, что цианопрокариоты в своем развитии приурочены к определенным местообитаниям, характеризующимся ре-

жимом постоянного или длительного увлажнения. В связи с этим мы выделили 4 типа экотопов (см. таблицу): 1) голые участки грунта, камней и скальных обнажений в горно-тундровом поясе, где цианопрокариоты присутствуют в виде налета на субстрате; 2) сообщества мохообразных горно-тундрового пояса, в которых цианопрокариоты произрастают на поверхности мхов и печеночников, непосредственно на куртинках или между отдельными растениями; 3) сообщества мохообразных горно-лесного пояса; местообитание цианопрокариот аналогично предыдущему; 4) заболоченные участки в горно-лесном поясе, испытывающие постоянное избыточное увлажнение; цианопрокариоты располагаются в пленке воды и между высшими растениями.

Видовой состав цианобактерий различных местообитаний на территории ПАБСИ

| Вид | 1 | 2 | 3 | 4 |
|--|---|---|---|---|
| Пор. CHROOCOCCALES | | | | |
| Сем. Synechococcaceae Kom. et Anagn. | | | | |
| * <i>Cyanothece aeruginosa</i> (Näg.) Kom. | | + | | |
| Сем. Merismopediaceae Elenk. | | | | |
| ** <i>Aphanocapsa fusco-lutea</i> Hansg. | | + | | |
| * <i>A. muscicola</i> (Menegh.) Wille | + | + | | |
| ** <i>A. parietina</i> Näg. | + | | | |
| * <i>Synechocystis sallensis</i> Skuja | | + | | |
| Сем. Chroococcaceae Näg. | | | | |
| ** <i>Chroococcus cohaerens</i> (Bréb.) Näg. | | + | | |
| <i>Ch. minutus</i> (Kütz.) Näg. | | + | | |
| Пор. OSCILLATORIALES | | | | |
| Сем. Phormidiaceae Anagn. et Kom. | | | | |
| ** <i>Phormidium irriguum</i> (Kütz. ex Gom.) Anagn. et Kom. | + | | | |
| Пор. NOSTOCALES | | | | |
| Сем. Microchaetaceae Lemm. | | | | |
| <i>Tolypothrix fasciculata</i> Gom. | + | + | | |
| ** <i>T. penicillata</i> Thur. | + | + | | |
| Сем. Rivulariaceae Kütz. | | | | |
| ** <i>Dichothrix baueriana</i> (Grun.) Born. et Flah. | + | | | |
| Сем. Nostocaceae Dumort. | | | | |
| * <i>Anabaena delicatula</i> Lemm. | | | + | |
| <i>Cylindrospermum</i> sp. | + | | + | |
| * <i>Nodularia spumigena</i> Mert. | | | + | + |
| <i>Nostoc paludosum</i> Kütz. | + | | | |
| <i>N. punctiforme</i> (Kütz.) Hariot | | + | + | + |
| Пор. STIGONEMATALES | | | | |
| Сем. Strygonemataceae (Hass.) Kirchn. | | | | |
| <i>Stigonema informe</i> Kütz. | + | + | | |
| <i>S. minutum</i> (C. Ag.) Hass. | + | | | |
| <i>S. ocellatum</i> (Dillw.) Thur. | + | + | | + |

Обозначения: 1 — участки голого грунта в горно-тундровом поясе; 2 — куртины мохообразных в горно-тундровом поясе; 3 — куртины мохообразных в горно-лесном поясе; 4 — заболоченные участки в горно-лесном поясе. * — вид приводится впервые для территории Хибин, ** — вид приводится впервые для территории Мурманской обл.

Всего выявлен 21 вид цианопрокариот. Из них 17 видов впервые приводятся для территории ПАБСИ, 5 — для Хибин, 7 — для Мурманской обл. (таблица).

Небольшое разнообразие *Cyano-prokaryota* определяется площадью территории ПАБСИ. Схожее число видов получено нами для флор окрестностей пос. Терберка (Мурманская обл.) — 19 видов (Давыдов, 2004) и Беломорской биостанции МГУ — 16 видов (Давыдов, 2005). На ненарушенных участках территории Юньягинского угольного карьера (Республика Коми) выявлено 29 видов (Природная среда..., 2005). Такое же число получено для альпийских фитоценозов Тебердинского заповедника (Кавказ) (Штина и др., 1995).

По количеству видов в изученной флоре преобладают представители порядка *Chroococcales* (10 видов) и *Nostocales* (7), родов *Chroococcus* (4), *Aphanocapsa* (4), *Stigonema* (3 вида). Обращает на себя внимание почти полное отсутствие представителей *Oscillatoriales* (обнаружен лишь один вид — *Phormidium irriguum*). В целом таксономическая структура изученной флоры имеет выраженные монотанные черты.

По частоте встречаемости в районе превалирует *Nostoc punctiforme* (F = 92%). Нередки и *Stigonema ocellatum* (F = 76%), *Tolypothrix fasciculata* (F = 61%). Редко встречаются виды *Nodularia spumigena* (F = 7%) и *Anabaena delicatula* (F = 4%).

Большинство видов (13) произрастает только на каком-то одном субстрате. Типичными обитателями камней и скал можно считать *Aphanocapsa parietina*, *Chroococcus varius*, *Dichothrix baueriana* и др. Синузия на каменистых субстратах характеризуется доминированием *Tolypothrix fasciculata*, в состав нее также входят *Nostoc paludosum*, *Chroococcus turgidus*.

Из видов, обитающих только на мохообразных, зарегистрированы *Aphanocapsa fusco-lutea*, *Chroococcus cohaerens*, *Ch. minutus*, *Cyanothece aeruginosa*, *Synechocystis sallensis*. Такие аэрофитные виды, как *Stigonema informe*, *Tolypothrix* spp., переходят на мохообразные при обрастании последними голых камней.

Характерные для заболоченных участков виды не обнаружены. Широко распространенные виды *Nostoc punctiforme* и *Stigonema ocellatum* не проявляют приуроченности к определенному типу субстрата.

Экологическая приуроченность цианопрокариот, по нашим данным, обуславливается только режимом увлажнения и типом субстрата. По отношению к другим факторам (экспозиция склона, тип растительного сообщества и т.п.) специфика распределения видов не обнаружена.

В арктических и субарктических регионах цианопрокариоты образуют ассоциации с мохообразными (выступая как эпифиты, так и эндофиты) (Гецен, 1985; Alexander, 1974; Rosswall, Heal, 1975, цит. по: Jordan et al., 1978). Такой способ существования определяется более благоприятными условиями обитания: меньшими колебаниями влажности и температуры (Alexander et al., 1978). В качестве форофитов на территории ПАБСИ выступают виды, тяготеющие

к увлажненным местообитаниям: *Anthelia juratzkana* (Limpr.) Trev., *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaerg., *Bryum weigeli* Spreng. in Biehler, *Limprichtia revolvens* (Sw.) Loeske, *Philonotis fontana* (Hedw.) Brid. и др.

Большинство выявленных видов цианопрокариот являются азотфиксаторами, а значит, могут играть существенную роль в обеспечении экосистем азотом. Облигатной аэробной нитрогеназной активностью обладают все гетероцистные виды (11), а также *Cyanothece aeruginosa*. В микроаэробных и анаэробных условиях теоретически способны к азотфиксации *Chroococcus* spp., *Synechocystis* spp., *Phormidium irriguum* — всего 7 видов (Bergman et al., 1997).

Преобладающей группой во флоре территории ПАБСИ являются широко распространенные космо-

политы (10 видов). Редких, спорадически встречающихся видов не обнаружено.

В заключение отметим, что наземные цианобактерии в горных условиях Хибин тяготеют к постоянно увлажненным субстратам, при этом наряду с голыми грунтами часто встречаются и в сообществах мохообразных в качестве эпифитов. Разнообразие цианопрокариот в Мурманской обл. и отдельных ее районах изучено недостаточно, о чем свидетельствуют новые находки на относительно небольшой территории ПАБСИ.

Автор благодарит Н.А. Константинову и О.А. Белкину за определение печеночных и листостебельных мхов.

Работа частично выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проекты № 05-04-97518, 05-04-52140, 06-04-48225).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воронихин Н.Н. Водоросли, собранные в окрестностях Горной станции Академии наук СССР в Хибинах // Тр. Бот. ин-та АН СССР. 1936. Сер. II. Спорывые растения. Вып. 3. С. 395–399.
- Гецен М.В. Водоросли в экосистемах Крайнего Севера. Л., 1985. 165 с.
- Гецен М.В., Стенина А.С., Патова Е.Н. Альгофлора Большеземельской тундры в условиях антропогенного загрязнения. Екатеринбург, 1994. 147 с.
- Голлербах М.М., Косинская Е.К., Полянский В.И. Синезеленые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 2. М., 1953. 653 с.
- Голлербах М.М., Штина Э.А. Почвенные водоросли. Л., 1969. 228 с.
- Громов Б.В. Наблюдения над водорослями примитивных почв некоторых северных районов СССР // Уч. зап. ЛГУ. Сер. биол. наук. 1956. Вып. 41, № 216. С. 170–179.
- Давыдов Д.А. Наземные цианобактерии (*Cyanobacteria* / *Cyanophyta*) в районе Териберкской губы, Баренцево море // Мат-лы докл. XV Коми респ. молодеж. науч. конф.: В 2 т. Т. 2. Сыктывкар, 2004. С. 73–75.
- Давыдов Д.А. Цианобактерии окрестностей Беломорской биостанции МГУ // Тр. Беломорской биол. станции им. Н.А. Перцова биологического ф-та МГУ. М., 2005. С. 68–72.
- Еленкин А.А. Синезеленые водоросли СССР. Специальная (систематическая) часть. Вып. 1. М.; Л., 1938. 984 с.
- Еленкин А.А. Синезеленые водоросли СССР. Специальная (систематическая) часть. Вып. 2. М.; Л., 1949. С. 990–1908.
- Медведева Л.А. Пресноводные водоросли // Кадастр растений и грибов заповедника Кедровая падь: Списки видов. Владивосток, 2002. С. 6–11.
- Мохообразные и сосудистые растения территории Полярно-альпийского ботанического сада (Хибинские горы, Кольский полуостров). Апатиты, 2001. 91 с.
- Никонов В.В., Переверзев В.Н. Почвообразование в Кольской Субарктике. Л., 1989. 168 с.
- Особо охраняемые природные территории Мурманской области: Информационный материал. Апатиты, 1992. С. 1–70.
- Патова Е.Н. *Cyanophyta* в водоемах и почвах восточноевропейских тундр // Бот. журн. 2004. Т. 89, № 9. С. 1403–1419.
- Природная среда тундры в условиях открытой разработки угля (на примере Юньягинского месторождения) / Ред. М.В. Гецен. Сыктывкар, 2005. 246 с.
- Ройзин М.Б. Микрофлора скал и примитивных почв высокогорной арктической пустыни // Бот. журн. 1960. Т. 45, № 7. С. 997–1007.
- Штина Э.А., Онопченко В.Г., Разран Л.М. Почвенные водоросли высокогорных фитоценозов Тебердинского заповедника (Северо-Западный Кавказ) // Альгология. 1995. Т. 5, № 1. С. 17–28.
- Штина Э.А., Ройзин М.Б. Водоросли подзолистых почв Хибин // Бот. журн. 1966. Т. 51, № 4. С. 509–519.
- Alexander V. A synthesis of the IBP tundra biome circumpolar study of nitrogen fixation // Soil organism and decomposition in tundra / Ed. by A. Holding, J.O.W. Heal, S.F. MacLean, P.W. Flanagan. Stockholm, 1974. P. 109–121.
- Alexander V., Billington M., Shell D.M. Nitrogen fixation in arctic and alpine tundra // Vegetation and production ecology of an Alaskan arctic tundra / Ed. by L.L. Tieszen. N.Y., 1978. P. 539–558.
- Anagnostidis K., Komárek J. Modern approach to the classification system of cyanophytes 3 — *Oscillatoriales* // Arch. Hydrobiol. 1988. Suppl. 80. H. 1–4. (Alg. Stud. 50–53). P. 327–472.
- Anagnostidis K., Komárek J. Modern approach to the classification system of cyanophytes 5 — *Stigonematales* // Ibid. 1990. Suppl. 86. H. 1. (Alg. Stud. 59). P. 1–73.
- Bergman B., Gallon J.R., Rai A.N., Stal L.J. N-2 fixation by non-heterocystous cyanobacteria // FEMS Microbiol. Rev. 1997. Vol. 19. P. 139–185.
- Granhall U., Lid-Torsvik V. Nitrogen fixation by bacteria and free-living blue-green algae in tundra areas // Ecol. Stud. 1975. Vol. 16. P. 305–315.
- Hoffmann L. Algae of terrestrial habitats // Bot. Rev. 1989. Vol. 55. P. 77–105.
- Jordan D.C., McNicol P.J., Marshall M.R. Biological nitrogen fixation in the terrestrial environment of a high Arctic ecosystem (Truelove Lowland, Devon Island, N. W. T.) // Can. J. Microbiol. 1978. Vol. 24, N 6. P. 643–649.
- Komárek J., Anagnostidis K. Modern approach to the classification system of cyanophytes 2 — *Chroococcales* // Arch. Hydrobiol. 1986. Suppl. 73. H. 2. (Alg. Stud. 43). P. 157–226.
- Komárek J., Anagnostidis K. Modern approach to the classification system of cyanophytes 4 — *Nostocales* // Ibid. 1989. Suppl. 82. H. 3. (Alg. Stud. 56). P. 247–345.

Komárek J., Anagnostidis K. *Cyanoprokaryota*. I. *Chroococcales* // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd 19, N 1. Jena; Stuttgart; Lübek; Ulm. 1998. 643 p.

Komárek J., Anagnostidis K. *Cyanoprokaryota*. II. *Oscillatoriales* // Ibid. Bd 19, N 2. Jena; Stuttgart; Lübek; Ulm, 2005. 759 p.

Sculberg O.M. Terrestrial and limnic algae and cyanobacteria // A catalogue of Svalbard plants, fungi, algae and Cyanobacteria / Ed. by A. Elvebakk, P. Prestud. Oslo, 1996. P. 383–395.

Полярно-альпийский бот. сад-ин-т Кольского НЦ РАН

Поступила в редакцию
30.01.07

TERRESTRIAL CYANOPROKARYOTA OF THE TERRITORY OF POLAR-ALPINE BOTANICAL GARDEN-INSTITUTE (Khibiny Mountains, KOLA PENINSULA)

D.A. Davydov

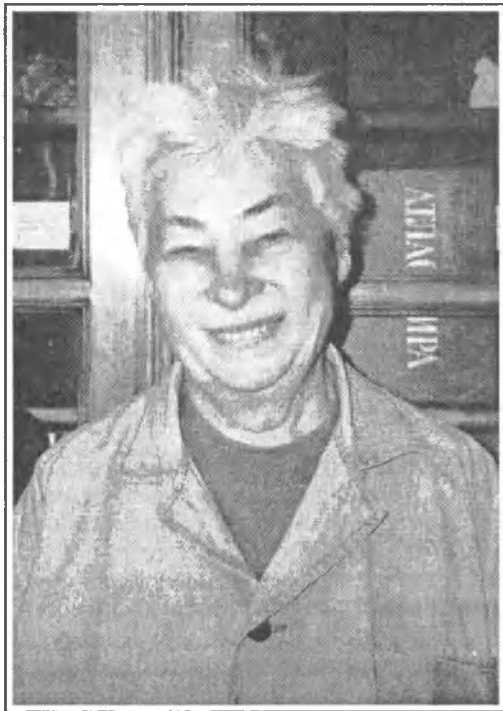
Summary

The results of studies of terrestrial cyanobacteria (*Cyanoprokariota/Cyanophyta*) of the territory of Polar-Alpine Botanical Garden-Institute (Khibiny Mountains, Kola Peninsula) for the period of 2002–2004 are presented. 21 species have been recorded. Of them 17 species are new for studied area, 5 species are new for Khibiny Mountains. *Aphanocapsa fusco-lutea*, *A. parietina*, *Chroococcus cohaerens*, *Ch. varius*, *Dichothrix baueriana*, *Phormidium irriguum*, *Tolypothrix penicillata* are for the first time recorded for Murmansk Region.

ПОТЕРИ НАУКИ
LOSSES OF SCIENCE

ЯРКАЯ ЖИЗНЬ ЭНТОМОЛОГА
ПАМЯТИ ЕЛЕНА МИХАЙЛОВНЫ АНТОНОВОЙ
(1936–2007)

*BRITE LIFE OF THE ENTOMOLOGIST
IN MEMORY OF E.M. ANTONOVA*



24 июня 2007 г. после продолжительной болезни ушла из жизни Елена Михайловна Антонова. Для многих энтомологов долгие годы в первую очередь с ней был связан Зоологический музей Московского университета. Елена Михайловна прожила удивительно яркую жизнь ученого — фауниста насекомых чешуекрылых, специалиста по охране насекомых, блестящего популяризатора энтомологии, увлеченного миром насекомых друга и наставника молодежи, радителя музейных коллекций, превосходного полевика, изъездившего самые различные регионы страны. Она была жизнерадостна и общительна, прекрасно разбиралась в самой разнообразной художественной литературе — от народных сказок до Тютчева и от протопопы Аввакума до фантастики Лема, которого читала в подлиннике. Она любила песни — от старинных романсов, песен Вертинского, Галича, Го-

родницкого до биофаковского фольклора, и сама пела. В молодости она не раз активно участвовала в поездках так называемой агитбригады — художественной самодеятельности факультета. Это был человек с чувством стиля и хорошим вкусом. Кроме того, для нее было очень характерно то, что она, обладая педагогической жилкой, порой не отказывала себе в публичном обнародовании своих принципиальных оценок людей и событий. Редкое ныне качество. На многие явления она смотрела как наблюдательный натуралист. Круг ее друзей и знакомых из числа известных зоологов-энтузиастов, профессионалов и непрофессионалов — от известнейших теоретиков до сотрудничавших с ней многочисленных краеведов из множества регионов — был исключительно широк.

Увлечение насекомыми, особенно бабочками, пришло к Лене Антоновой рано, в школьные годы. Пожалуй, девочки реже в раннем возрасте увлекаются энтомологией — чаще предпочитают цветы. Цветы тоже были любимы Еленой Михайловной и окружали ее многие годы, но и в ее пристрастии к энтомологии ощущались порой какие-то, как кажется, женские мотивы. Вообще же как энтомолог-коллекционер она была, конечно, охотницей, своего рода Дианой, охотничьи инстинкты распространялись у нее и на любимый ею подледный лов рыбы.

Елена Михайловна родилась 21 января 1936 г. в г. Орехово-Зуево Московской обл., однако в этом же году семья переселилась в Москву. Ее отец — Антонов Михаил Васильевич, мать — Назаренко Нина Александровна, скромная деятельная семья, выжившая войну. Тетя, Евдокия Васильевна Аринушкина, — известный профессор-почвовед в МГУ. В 1944 г. Елена Михайловна поступила во 2-й класс средней школы № 627 г. Москвы, а окончила ее в 1953 г. с серебряной медалью.

В тот же год Елена Михайловна поступила на биолого-почвенный факультет МГУ, в 1958 г. окончила его по кафедре энтомологии, получив диплом с отличием. В 1958 г. она была направлена на работу

на санитарно-эпидемиологическую станцию с. Чадыр-Лунга Молдавской ССР, однако по независящим от нее обстоятельствам получила свободное распределение. В сентябре 1958 г. она поступила в Центральную карантинную лабораторию при Министерстве сельского хозяйства СССР на должность агронома-энтомолога и перешла в Зоологический музей МГУ на должность старшего лаборанта отдела энтомологии. С 1961 по 1965 г. Елена Михайловна обучалась в заочной аспирантуре факультета под руководством проф. Е.С. Смирнова, работая над темой «Фауна и экология пядениц (*Lepidoptera*, *Geometridae*) юга лесной зоны европейской части СССР». Ученой степени, однако, она, несмотря на свой авторитет в энтомологических кругах, в дальнейшем не имела. В январе 1971 г. Елена Михайловна была переведена на должность заместителя директора Зоологического музея МГУ по административно-хозяйственной работе, а в марте 1975 г. — на должность младшего научного сотрудника без степени кафедры энтомологии биологического факультета МГУ, прикрепленного для работы в Зоологическом музее МГУ, с 1986 г. она младший научный сотрудник лаборатории таксономической зоологии и кадастровых исследований НИЧ биологического факультета. Недолго состояла старшим научным сотрудником музея (1987–1990). С 2004 г. была переведена из младших научных сотрудников лаборатории на ставку таксидермиста (на ней она была до последних дней). Сторона карьерного роста занимала в ее помыслах самое малое место. И все же среди ее наград помимо многочисленных почетных грамот и благодарностей, премий и т.д. от различных организаций — медали «Ветеран труда» и «В память 850-летия Москвы», юбилейная памятная медаль Центрального совета ВООП (1984 г.) и юбилейный нагрудный знак «250 лет МГУ им. М.В. Ломоносова» («За самоотверженное служение российской науке и образованию»). Своеобразной наградой Елене Михайловне от энтомологов явилось также описание в ее честь нового подвида сатиры — *Oeneis oeno antonovae* Lukhtanov, 1989.

Общественная деятельность Елены Михайловны в музее с самого начала была весьма обширной: член страхового совета музея, уполномоченный по работе Общества охраны природы в музее, член совета Московского отделения Всесоюзного энтомологического общества, член Московского общества испытателей природы. С 1950 по 1964 г., пока не выбыла по возрасту, она состояла в ВЛКСМ, избиралась членом курсового бюро. В партиях она не состояла, но была секретарем комсомольской организации музея, участвовала в работе ряда организаций и комиссий, будучи их активным членом. Это и Проблемная комиссия «Природные ресурсы» Научного совета по проблемам научно-технического и социально-экономического прогнозирования при АН СССР и ГКНТ, и бюро секции охраны животного мира Проблемно-

го совета по фауне при АН СССР, и бюро секции охраны полезных насекомых Московского областного совета ВООП, и бюро секции охраны животного мира Проблемного совета по фауне СССР при АН СССР, и Межведомственная комиссия по Красной книге СССР. Она состояла также в Международном европейском лепидоптерологическом обществе. Всё — актуальная и по сей день и вовсе не формальная деятельность. Однако, пожалуй, у широкого круга энтомологов деятельность Елены Михайловны особенно прочно связана со школьным кружком при кафедре энтомологии МГУ, большое число будущих энтомологов с 1965 по 1974 г. прошло через ее кружок и сохраняют глубочайшую благодарность за приобщение к любимой науке и поддержку. Так называемые хоры «костного зала», где трудилась Елена Михайловна, на многие годы превратились в центр притяжения энтомологической молодежи, многие маститые энтомологи и начинающие встречали здесь радушный прием и участвовали в различных работах с коллекционными фондами, и в первую очередь в постановке коллекций. Хоры стали и долгие годы служили одним из своего рода культурных центров музея. А ряд энтомологов из разных вузов выполняли под руководством Елены Михайловны курсовые и дипломные работы. Иногда она привлекалась и к совместному руководству аспирантами.

В последние годы Елена Михайловна активно работала в профбюро музея. Многие сотрудники встречали у нее душевный прием и реальную помощь в получении путевок, билетов на детские мероприятия, а нуждающиеся получали и материальную помощь через профком. Во всех благих делах организации она принимала самое живейшее участие, явно испытывая удовольствие от своей полезности людям.

Кажется, иногда, делая главный акцент на популяризацию энтомологии и подготовку молодых ученых, недостаточно подчеркивают значение собственно научной деятельности Елены Михайловны, а она явно придавала ей приоритетное значение. В последние годы она особенно много занималась завершением ряда своих исследований. Наука многогранна, попытки ограничивать ее меню выглядят жалко. Тем более что часто актуальность исследований диктуется исторически самой таксономической группой. Порой «теория» мертва, а древо фаунистической инвентаризации «пышно зеленеет». Первостепенное значение в своих трудах Елена Михайловна уделяла именно фаунистической инвентаризации — области, порой неблагодарной и несправедливо принижаемой теми, кто мало понимает актуальность этой сферы биологии.

Будучи уникальным специалистом по семейству пядениц (*Geometridae*), второму по объему в отряде чешуекрылых, Елена Михайловна внесла существенный вклад в изучение распространения этой группы в Европейской России. Ею опубликованы базовые

списки по более чем полутора десяткам областей и республик региона, а также по более чем десятку заповедников (помимо региона, еще и по двум из Белоруссии и Украины). Благодаря кооперации с другими редкими специалистами по большим группам чешуекрылых стало возможным создавать базовые сводки по всем высшим чешуекрылым целого ряда регионов. Эти сводки играют сейчас роль в современной общей каталогизации чешуекрылых России. Надо сказать, что такая каталогизация ранее практически не предпринималась, если не считать настолько устаревший и фрагментарный каталог середины XIX в., что им давно не пользуются.

Порой со стороны трудно оценить, какое приоритетное значение в некоторых больших и до сих пор малоизученных и трудноопределяемых группах насекомых имеет инвентаризация фауны территории нашей страны. Это с полной очевидностью касалось и исследований Еленой Михайловной пядениц, ее заслуга здесь очень велика. Большое общее значение имело и то, что Елена Михайловна с группой коллег-лепидоптерологов разработала современные стандарты фаунистических инвентаризационных сводок, которые удобны и в настоящее время применяются уже рядом фаунистов, изучающих регионы страны. Существенны для ареалогии пядениц изданные Е.М. Антоновой карты распространения ряда видов. Весьма велик ее позитивный вклад в изучение видов насекомых, требующих охраны. Ее фаунистическая деятельность поспела как раз к тому времени, когда люди стали наконец догадываться, что кичливый диктат по отношению к природе — путь в тупик.

Природоохранительный вклад Елены Михайловны измеряется хотя бы количеством опубликованных ею видовых очерков в Красных книгах СССР и Московской области — 114. Новизна и базовый характер этих работ Елены Михайловны неоспоримы. Не со всеми разделявшимися ею программными предложениями в природоохранительной сфере можно согласиться. Так, в одной из официальных программ, соавтором которой была и она, в авторитарном духе ставилась задача — «...запретить добычу и сбор любых видов животных и растений для любых целей без разрешения соответствующих органов», сугубо отрицательно оценивалось коллекционирование насекомых для школ и частных коллекций. Это, конечно, плод кулуарности и конформизма. Но роль Елены Михайловны в продвижении здравых идей охраны природы и изучения фауны в заповедниках, создании системы Красных книг несомненно велика и перекрывает по значению приведенный выше нереализовавшийся тезис. Многие из того, что было инициировано тогда, имеет значение и сейчас. Так что среди имен поборников этого движения мы должны с благодарностью назвать и имя Елены Михайловны Антоновой. Кстати, стоит напомнить, что в самой первой научной публикации Елены Михайловны, еще студентки, был очень смело для эпохи

тотального применения инсектицидов в сельском хозяйстве поставлен вопрос о возможности отрицательного влияния химии на соотношение полезной и вредной энтомофауны. Таков был результат ее насколько возможно независимой экспертизы.

Общее число научных и научно-популярных публикаций энтомолога Антоновой составляет около 2,5 сотен, чему могли бы позавидовать иные менее плодовитые коллеги. Среди трудов шесть небольших книг по фауне чешуекрылых разных регионов (все в соавторстве с коллегами), около 70 публикаций в научных журналах, сборниках и материалах конференций, об очерках в Красных книгах мы уже упомянули. Сюда же входят около 70 научно-популярных работ самого широкого спектра: статьи в популярных журналах, реже в газетах, многочисленные комплекты открыток с изображениями насекомых, тексты которых написаны ею, вплоть до календаря-месячника и любимых детьми переводных картинок с бабочками. Рисунки выполнялись превосходными художниками на коллекционных материалах музея. Елена Михайловна часто и охотно делилась своими результатами и яро и мастерски пропагандировала значение энтомологии и охраны насекомых на разных представительных научных форумах, во многих городах страны и за рубежом. Материалы около 20 ее докладов отражены в литературе. Она была весьма публичным человеком, и ее запоминающиеся выступления можно было услышать и в зале музея, и во многих аудиториях, на радио и на телевидении. И еще. Елена Михайловна прожила полноценную интересную жизнь, но не имела при этом особой склонности к писанию мемуаров. И все-таки так получилось, что список ее публикаций начинается с воспоминания о биофаковских агитпоходах — своего рода экспедициях художественной самодеятельности — и завершается ими. Светлые эмоции — светлые воспоминания! Порой они напоминают птичьих трели... В последние годы Елена Михайловна особенно любила слушать записи любимых песен и призывала к совместному слушанию.

С юности и в течение многих лет, пока поток материалов, поступающих к ней от многих лиц, не превысил некоторую планку, Елена Михайловна проводила сборы во многих регионах бывшего СССР. В музее хранятся зримые следы ее поездок с энтомологическими целями по Московской обл. (включая Приокско-террасный заповедник), во Владимирскую, Липецкую, Саратовскую области, в Мордовию, Белоруссию (включая Березинский заповедник), в Армению и Азербайджан, Крым, на Чаткальский хребет. Последнее ее путешествие — в верховья Колымы (с базированием на стационаре Абориген) — состоялось в 1980 г. Со слайд-фильмом этого путешествия Елены Михайловны имели возможность познакомиться многие — это была увлекательная заочная экскурсия в природу далекого края, где не довелось побывать большинству энтомологов.

Родившись до войны, Елена Михайловна в своей многие годы неутомимой деятельности всецело принадлежала к знаковому послевоенному поколению, романтически обратившемуся к природе, стремившемуся отстроить надолго стабильное и разумное будущее без нелепых помех, лишних страданий и катаклизмов. В таких людях, старающихся и продолжать традиции, большой потенциал и в ведении и развитии музейного дела. Елена Михайловна внесла большой вклад в создание коллекции отдела энтомологии музея и экспозиции 70-х гг., существующей поныне. Когда на заседании отдела энтомологии музея 23 января 1984 г. было коллегиально принято сложившееся к тому времени разумное распределение курирования коллекций, Елена Михайловна взялась примерно за половину фондовой коллекции чешуекрылых (дневные бабочки и семейство пяденицы). Кроме того, многие годы она в форме, удобнейшей для проведения исследований сотрудниками отдела и проходящими специалистами, курировала ватные сборы (около 25 шкафов). Проблемы с ней легко решались, а не создавались искусственно. Надо сказать, что и до этого она внесла значительный вклад в приведение в порядок и заметное расширение коллекции чешуекрылых музея в целом. Действующему энтомологу трудно переоценить и специальную поисковую картотеку к ватным сборам, которую она вела до середины 70-х гг., исключительно важную для музейных коллекций как основы изучения фауны страны. К настоящему вре-

мени картотека, к сожалению, не ведется. Хочется надеяться на продолжение этого ее дела в будущем!

Оглядываясь назад на благие труды Елены Михайловны в целом, нельзя не отметить их масштабность и полезность. Что-то в наше непростое время, конечно, сделать не удалось, но, как посмотреть, делалось-то как раз то, что действительно нужно многим, и многое сделано. Число дававшихся ею консультаций по энтомологии не поддается учету. Собранная Еленой Михайловной уникальная библиотека, фундаментальная для работы в музее (включая около 60 папок с оттисками), ныне является первой по чешуекрылым в составе научной библиотеки Зоо музея МГУ. Особенно богато в библиотеке представлена литература по пяденицам. Энтомологам немало помогло и многолетнее и в больших объемах участие Елены Михайловны в реферировании энтомологической литературы для РЖ ВИНТИ «Энтомология».

Елена Михайловна Антонова сохранится в памяти благодарных энтомологов и как человек, и как ученый, как большой энтузиаст — создатель немало из того, чему и далее должно быть обеспечено достойное будущее. Ее утрата ошутима. Ее, конечно, будут помнить до конца жизни еще и те по меньшей мере сотни людей, которым довелось иметь самое разнообразное общение с этим ярким, запоминающимся, незаурядным человеком.

✓
А.В. Свиридов

НАУЧНЫЕ, НАУЧНО-ПОПУЛЯРНЫЕ И МЕМУАРНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ Е.М. АНТОНОВОЙ

1958. Nous étions vingt-six... // *Femme de nos jours*. N 4. P. 28–30 (на франц. яз.).

Влияние препарата ДДТ на состав энтомоценоза пшеничного поля // Тезисы межвузовской студенческой научной конференции по вопросам биологии и сельского хозяйства на тему «Единство организма и условий его существования (организм и среда)» (биолого-почвенный ф-т МГУ им. М.В. Ломоносова и Московская сельскохозяйственная академия им. К.А. Тимирязева). М. С. 76–77.

1964. Фауна и экология пядениц (Lepidoptera, Geometridae) юга лесной зоны европейской части СССР // Первая годичная научная отчетная конференция, 9–12 марта 1964 г., рефераты докладов (МГУ, биолого-почвенный ф-т). М. С. 78–79.

1967. Перелетающие через океаны // *Знание — сила*. № 4. С. 32–35.

1968. Перелетающие через океаны: наши экспедиции // *Знание — сила*. № 1. С. 43.

Fauna und geographische Verbreitung der Geometriden im Moskauer Gebiet // XIII Международный энтомологический конгресс, Москва, 1968. Резюме докладов. М. С. 13.

1970. К составу фауны бабочек пядениц Галичской горы (Липецкой обл.) и их стациальной приуроченности // Шестой съезд Всесоюзного энтомологического общества, Воронеж, 17–23 августа 1970 г., аннотации докладов. Воронеж. С. 12–13.

Грозная беззащитность // *Знание — сила*. № 10. С. 28–30.

Бабочки Дальнего Востока. [Комплект открыток из серии «Бабочки СССР»]. М. 16 открыток.

1971. Фауна и географическое распространение Geometridae (Lepidoptera) в Московской области // XIII Международный эн-

томологический конгресс, Москва, 2–9 августа 1968 г. Труды. Т. 1. Л. С. 103–104.

Краски тропиков // *Юный натуралист*. № 1. С. 25–31.

Шестиногий хирург // *Знание — сила*. № 9. С. 43.

1972. К составу фауны бабочек пядениц (Lepidoptera, Geometridae) Березинского государственного заповедника и их экологическому распределению // Березинский заповедник. Вып. 2. Минск. С. 140–159.

1974. К познанию фауны и экологии бабочек пядениц (Geometridae, Lepidoptera) Мордовского заповедника // Труды Мордовского государственного заповедника имени П.Г. Сидовича. Вып. VI. Саранск. С. 121–133.

Бабочки [Средней Азии] [Комплект открыток из серии «Бабочки СССР»]. Вып. 2. М. 16 открыток.

1975. Зоогеографические компоненты фауны пядениц (Geometridae) юга лесной зоны европейской части СССР и их характеристика // Актуальные вопросы зоогеографии (VI Всесоюзная зоогеографическая конференция, сентябрь 1975 г. Тез. докл.). Кишинев. С. 10.

Бабочки [Средней Азии]. [Комплект открыток из серии «Бабочки СССР», дополнительный, стереотипный тираж]. М. 16 открыток.

Бабочки Сибири. [Комплект открыток из серии «Бабочки СССР»]. М. 16 открыток.

1976. Дневные бабочки Таймыра // Биологические проблемы Севера. VII симпозиум. Зоология беспозвоночных, паразитология, физиология и биохимия животных. Тез. докл. Петрозаводск. С. 6–7.

Состав и особенности фауны Macrolepidoptera Березинского государственного заповедника // Биологические основы ос-

воения, реконструкции и охраны животного мира Белоруссии (тезисы IV зоологической конференции Белорусской ССР, Минск, октябрь 1976 г.). Минск. С. 152–154.

Бабочки. [Переводные картинки, комплект]. М. 10 листов. Бабочки Центральной России. [Комплект открыток из серии «Бабочки СССР»]. М. 16 открыток.

1977. К познанию фауны пядениц (Geometridae, Lepidoptera) заповедника Галичья гора (Липецкая обл.) // Новые и малоизвестные виды насекомых европейской части СССР. Л. С. 41–46.

Состав и особенности фауны пядениц (Lepidoptera, Geometridae) лесостепи Пензенской области // VII Международный симпозиум по энтомофауне Средней Европы, Ленинград, 19–24 сентября 1977 г.: Тез. докл. Л. С. 8–9.

Проблемы и принципы охраны эндемичных насекомых СССР на примере дневных бабочек // Редкие животные и их охрана в СССР: Тезисы семинара по обмену опытом охраны редких животных, 29–30 декабря 1977 г., [Москва]. М. С. 24–26.

1978. Видовой состав, трофические связи и зоогеографические особенности пядениц заповедника Тростянец (Geometridae, Lepidoptera) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 83, вып. 1. С. 52–61 (Е.М. Антонова, А.Н. Сметанин).

Незванные пришельцы // Наука и жизнь. 1978. № 8. С. 39, 1-я с. обложки.

Глава V. Биологические ресурсы // Комплексная программа научно-технического прогресса и его социально-экономических последствий на перспективу до 2000 года: Материалы, обоснования и расчеты к сводному документу. Т. 8. Природные ресурсы, их рациональное использование и охрана окружающей среды (АН СССР, Гос. комитет СССР по науке и технике) (для служебного пользования). М. С. 197–251 (В.Е. Соколов, Д.С. Павлов, Т.Б. Саблина, Д.А. Криволицкий, В.А. Свешников, Г.Д. Поляков, М.И. Шатуновский, В.Д. Ильичев, Л.С. Бердичевский, П.А. Моисеев, В.А. Земский, А.В. Яблоков, В.Н. Тихомиров, Е.Н. Гогина, В.И. Фертиков, Е.М. Антонова).

Die Geometriden-Fauna der osteuropäischen Waldsteppe und ihre Besonderheiten (Pensaer Gebiet) // VII Internationales Symposium über Entomofaunistik in Mitteleuropa. Verhandlungen. Leningrad, 19–24. September 1977. Leningrad. S. 244–246.

Восточноевропейская лесостепь как совокупность границ ареалов различных зоогеографических группировок на примере бабочек пядениц // VII Всесоюзная зоогеографическая конференция, Москва, 7–9 января 1980 г. Тез. докл. М. С. 7–9.

[Статья «Бабочки» (с. 638, 640, вклейка табл. XXIII)] // Латинская Америка: Энциклопедический справочник: В 2 т. Т. 1 (А–К). М.

1980. [6 карт ареалов пядениц — «*Pseudoterpna pruinata* (Hufnagel, 1767)», «*Geometra papilionaria* (Linnaeus, 1758)», «*Thetidia smaragdaria* (Fabricius, 1787)», «*Thalera fibrialis* (Scopoli, 1763)», «*Iodis lactearia* (Linnaeus, 1758)», «*Iodis putata* (Linnaeus, 1758)»] // Ареалы насекомых европейской части СССР, карты 21–72. Л. С. 28–33.

1981. [4 карты ареалов пядениц — «*Comibaena pustulata* (Hufnagel, 1767)», «*Hemithea aestivaria* (Hübner, 1789)», «*Chlorissa viridata* (Linnaeus, 1758)», «*Hemistola chrysoprasaria* (Esper, 1794)»] // Ареалы насекомых европейской части СССР, карты 73–125. Л. С. 32–35.

Фауна и географическое распространение пядениц (Geometridae, Lepidoptera) в Московской области // Насекомые. Исследования по фауне Советского Союза: Сб. трудов Зоологического музея МГУ. Т. XIX. М. С. 171–207.

Типовые экземпляры Lepidoptera, хранящиеся в коллекциях Зоологического музея МГУ // Там же. М. С. 208–227.

Бабочки Кавказа и Закавказья. [Комплект открыток из серии «Бабочки СССР»]. М. 16 открыток.

1982. [4 карты ареалов пядениц — «*Calothyssanis grisearia* (Petersen, 1924) (= *amata* auct.)», «*Rhodostrophia vibicaria* (Linnaeus, 1758)», «*Cyclophora pendularia* (Clerck, 1759)», «*Cyclophora orbicularia* (Hübner, 1799)»] // Ареалы насекомых европейской части СССР, карты 126–178. Л. С. 32–35.

[6 статей — «Комары кровососущие» (с. 31), «Кошениль» (с. 170), «Морфо» (с. 240, вклейка табл. XXIII), «Муравьи-листорезы» (с. 242–243), «Пауки-птицееды» (с. 324), «Термиты» (с. 476)] // Латинская Америка: Энциклопедический справочник: В 2 т. Т. 2 (К–Я). М.

Состав и особенности фауны Macrolepidoptera Березинского государственного заповедника // Наземные и водные экосистемы: Межвузовский сб. Вып. 5. Горький. С. 105–111.

Бабочки Арктики. [Комплект открыток из серии «Бабочки СССР»]. М. 16 открыток.

1983. К зоогеографии дневных бабочек Магаданской области // «Биологические проблемы Севера»: Тезисы X Всесоюзного симпозиума. Ч. 2 (Животный мир, секции VII, VIII, X–XV, XVII). Магадан. С. 343.

Проблемный раздел 2.1. Природные ресурсы // Комплексная программа научно-технического прогресса СССР на 1986–2005 годы (по пятилетиям) / АН СССР, Гос. комитет СССР по науке и технике: Для служебного пользования. М. 484 с. (В алфавитном списке соавторов на страницу — Е.М. Антонова).

Бабочки Нижнего Поволжья. [Комплект открыток из серии «Бабочки СССР»]. М. 16 открыток.

Бабочки Нижнего Поволжья. [Комплект открыток из серии «Бабочки СССР», «Mariposas» — вариант издания на испанском языке]. М. 16 открыток.

1984. [3 карты ареалов пядениц — «*Cyclophora punctaria* (Linnaeus, 1758)», «*Cyclophora annulata* (Schulze, 1775)», «*Cyclophora porata* (Fabricius, 1775)»] // Ареалы насекомых европейской части СССР: Атлас, карты 179–221. Л. С. 41–43.

[66 очерков по насекомым чешуекрылым — «Павлиноглазка артемида», «Павлиний глаз малый ночной», «Шелкопряд китайский дубовый», «Шелкопряд дикий тутовый», «Медведица гера», «Медведица-госпожа», «Лента орденская малиновая», «Лента орденская голубая», «Совка шпорниковая», «Совка амурская змеиная», «Совка пухокрылая юнона», «Пяденица великолепная», «Носса уссурийская», «Листовертка гигантская», «Алкиной» (Ю.П. Коршунов, Е.М. Антонова, А.В. Свиридов), «Хвостоносец Маака» (Ю.П. Коршунов, А.В. Свиридов, Е.М. Антонова), «Махаон», «Подалирий», «Аполлон», «Мнемозина (аполлон черный)», «Аполлон Нордманна» (Ю.П. Коршунов, Е.М. Антонова, Н.И. Кочетова), «Аполлон Эверсманна» (Ю.П. Коршунов, Е.М. Антонова, А.В. Свиридов, Н.И. Кочетова), «Аполлон восточносибирский» (Ю.П. Коршунов, Е.М. Антонова, А.В. Свиридов, Н.И. Кочетова), «Феб» (Ю.П. Коршунов, Е.М. Антонова, А.В. Свиридов, Н.И. Кочетова), «Серицин» (Ю.П. Коршунов, Е.М. Антонова, А.В. Свиридов, Н.И. Кочетова), «Зеринтия кавказская», «Поликсена», «Людорфия Пуцило» (Ю.П. Коршунов, Е.М. Антонова, А.В. Свиридов), «Зорька Грюнера», «Зорька закавказская», «Зорька китайская» (Ю.П. Коршунов, Е.М. Антонова, Н.И. Кочетова), «Зорька зергис», «Данаида сита» (Ю.П. Коршунов, Е.М. Антонова, А.В. Свиридов, Н.И. Кочетова), «Чернушка Хевитсона» (Ю.П. Коршунов, Е.М. Антонова, Н.И. Кочетова), «Чернушка иранская» (Ю.П. Коршунов, Е.М. Антонова, Н.И. Кочетова), «Чернушка манто», «Чернушка японская» (Ю.П. Коршунов, А.В. Свиридов, Е.М. Антонова), «Сенница геро», «Сенница саади», «Фатуа» (Ю.П. Коршунов, Е.М. Антонова, А.В. Свиридов), «Сатир Бишоффа», «Краеглазка талышская» (Ю.П. Коршунов, Е.М. Антонова, Н.И. Кочетова), «Меланаргия иранская» (Ю.П. Коршунов, Е.М. Антонова), «Меланаргия закавказская» (Ю.П. Коршунов, Е.М. Антонова, Н.И. Кочетова), «Бархатница Гошкевича» (Ю.П. Коршунов, Е.М. Антонова), «Диана» (Ю.П. Коршунов, Е.М. Антонова), «Бархатница каллиперис» (Ю.П. Коршунов, А.В. Свиридов, Е.М. Антонова), «Переливница Шренка» (Ю.П. Коршунов, А.В. Свиридов, Е.М. Антонова), «Переливница большая», «Перламутровка александра» (Ю.П. Коршунов, Е.М. Антонова, Н.И. Кочетова), «Перламутровка пенелопа» (Ю.П. Коршунов, Е.М. Антонова, А.В. Свиридов), «Перламутровка нериппе (корейская)» (Ю.П. Коршунов, А.В. Свиридов, Е.М. Антонова), «Многоцветница ионийская», «Сефиза» (Ю.П. Коршунов, А.В. Свиридов, Е.М. Антонова), «Траурница японская» (Ю.П. Коршунов, Е.М. Антонова, А.В. Свиридов), «Перламутровка хакутозана» (Ю.П. Коршунов, А.В. Свиридов, Е.М. Антонова), «Томарэс Романова» (Ю.П. Коршунов, Е.М. Антонова, Н.И. Кочетова), «Каллимах» (Ю.П. Коршунов, Е.М. Антонова), «Томарэс южный» (Ю.П. Коршунов, Е.М. Антонова), «Голубянка степная угольная», «Малинница мистафская», «Голубянка Филиппева» (Ю.П. Коршунов, Е.М. Антонова, А.В. Свиридов), «Голубянка мелеагр», «Голубянка марсида» (Ю.П. Коршунов, Е.М. Антонова), «Пест-

рянка лета», «Эпикопея» // Красная книга СССР. 2-е изд. Т. 1. М. С. 281–283, 290–291, 293–295, 297–300, 301–304, 305–307, 309–311, 313–315, 320–322, 325–340, 341–349.

1985. Пяденицы Башкирии (Lepidoptera, Geometridae) и их зоогеографические особенности // Морфологические и географические аспекты эволюции насекомых. Исследования по фауне Советского Союза: Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. XXIII. М. С. 183–197.

Бабочки Арктики. [Комплект открыток из серии «Бабочки СССР», дополнительный стереотипный тираж]. М. 16 открыток.

Бабочки Арктики. [Комплект открыток из серии «Бабочки СССР», «Magirosas» — вариант издания на испанском языке]. М. 16 открыток.

1986. Некоторые проблемы составления кадастров насекомых // Всесоюзное совещание по проблеме кадастра и учета животного мира: Тез. докл. Ч. II. М. С. 462–464.

Закавказские виды рода *Zygaena* (Lepidoptera, Zygaenidae), требующие охраны // Первая Закавказская конференция по энтомологии 17–19 ноября 1986 г.: Тез. докл. Ереван. С. 25–26.

К биологии вносных в Красную книгу СССР *Nemoptera sinuata* и *Olivierina extensa* (Nemopteridae, Neuroptera) // Там же. С. 26–27.

Бабочки Алтая и Саян. [Комплект открыток из серии «Бабочки СССР»]. М. 16 открыток.

Бабочки Алтая и Саян. [Комплект открыток из серии «Бабочки СССР», «Magirosas», fasc. 3 — вариант издания на испанском языке]. М. 16 открыток.

1987. Чешуекрылые (Macrolepidoptera) острова Врангеля // Экология и география членистоногих Сибири, Новосибирск. С. 11–14 (Е.М. Антонова, О.А. Хрулева).

Экологические группировки пядениц заповедника Галичья гора // Природа малых охраняемых территорий: Сб. научных трудов. Воронеж. С. 124–127.

Стрекозы. [Комплект открыток]. М. 16 открыток.

Нитекрылка закавказская: Рассказ // Никитский Н.Б., А.В. Свиридов. Насекомые Красной книги СССР. М. С. 106–108.

Оливьерина: Рассказ // Там же. С. 108–109.

Аскалаф пестрый: Рассказ // Там же. С. 109–110.

1988. Бабочки-пестрянки рода *Zygaena* (Lepidoptera, Zygaenidae) в Московской области // Насекомые Московской области. Проблемы кадастра и охраны. М. С. 139–145.

Дневные бабочки реликтовых степей северо-восточной Якутии // Насекомые лугово-таежных биоценозов Якутии: Сб. научных трудов. Якутск. С. 57–59 (Е.М. Антонова, Д.И. Берман).

Проблемы охраны энтомофауны Подмосковья // Состояние, перспективы изучения и проблемы охраны природных территорий Московской области. М. С. 40–43.

Пяденицы (Geometridae, Lepidoptera) Горьковской области. I. Подсемейства Archiearinae, Oenochrominae, Hemitheinae и Sterrhinae // Наземные и водные экосистемы: Межвузовский сб. Вып. 11. Горький. С. 62–67.

Хоровод вокруг яблони // Наука и жизнь. № 6. С. 96, с. V цв. вкладки.

Друзья и враги // Там же. № 7. С. 95–96, с. V цв. вкладки.

Самые разные жужелицы // Там же. № 8. С. 97–98, с. V цв. вкладки.

Вредители уходят на зимовку // Там же. № 10. С. 96, с. V цв. вкладки.

Дераканта // Юный натуралист. № 11. С. 19–20.

1989. Пяденицы (Lepidoptera, Geometridae) Горьковской области. II. Подсемейства Larentiinae и Ennominae // Наземные и водные экосистемы. Межвузовский сб. Вып. 12. Горький. С. 51–60.

Фауна и зоогеография пядениц (Geometridae, Lepidoptera) Ильменского государственного заповедника // Насекомые в экосистемах Сибири и Дальнего Востока: Исследования по фауне Советского Союза: Сб. трудов Зоологического музея МГУ. Т. XXVII. М. С. 180–191.

Южный Урал как зоогеографическая граница (на примере бабочек-пядениц) // Насекомые в биогеоценозах Урала. Свердловск. С. 5–6.

Фауна пядениц и совок (Geometridae, Noctuidae) Удмуртии // Фауна и экология животных УАССР и прилегающих районов. Ижевск. С. 108–121 (Е.М. Антонова, А.В. Свиридов, В.И. Рошиненко).

Нахлебники в кухонном шкафу // Наука и жизнь. № 1. С. 97, с. VIII цв. вкладки.

Вредители просыпаются // Там же. № 4. С. 96, с. V цв. вкладки.

Тли и их враги // Там же. № 6. С. 94–96, с. V цв. вкладки.

Сладка ягода малина // Там же. № 7. С. 97–98, с. VIII цв. вкладки.

Вредители сливы и вишни // Там же. № 8. С. 97–98, с. VIII цв. вкладки.

1990. Фауна бабочек-пядениц Приокско-террасного заповедника и их экологические группировки // Заповедники СССР — их настоящее и будущее: Зоологические исследования: Тез. докл. Всесоюзной конференции. Ч. 3. Новгород. С. 6–8.

Чешуекрылые Macrolepidoptera Приокско-террасного биосферного заповедника // Там же. С. 8–11 (Е.М. Антонова, И.Н. Осипов, А.С. Осипова, Г.Д. Самодуров, А.В. Свиридов).

Состав фауны бабочек-пядениц Жигулевского заповедника // Социально-экологические проблемы Самарской Луки: Тез. докл. II науч.-практ. конф., 1–3 октября 1990 г., г. Куйбышев. Куйбышев. С. 124–126 (Е.М. Антонова, Т.В. Галасьева, О.В. Компаниец, И.В. Любина, С.А. Сачков).

Экологические группировки пядениц Жигулевского заповедника // Там же. С. 127–128.

Кузнечики, сверчки, кобылки. [Комплект открыток]. М. 16 открыток.

Вокруг королевы огородов // Наука и жизнь. № 6. С. 65–66, с. 8 цв. вкладки.

Вредители моркови и свеклы // Там же. № 7. С. 65–66, с. VIII цв. вкладки.

Лук — от семи недуг // Там же. № 8. С. 65–66, с. VIII цв. вкладки.

1991. Чешуекрылые Дарвинского заповедника. М. 49 с. (В.В. Немцев, Е.М. Антонова, А.В. Свиридов). (Сер. «Флора и фауна заповедников СССР». Вып. 36).

Энтомологические коллекции // Два века в коллекциях Зоологического музея МГУ. М. С. 69–115 (Е.М. Антонова при участии А.В. Антропова, Л.В. Зиминой, Г.Ю. Любарского, Н.Б. Никитского, А.Л. Озерова, А.В. Свиридова, А.И. Шаталкина).

В очередь за хлебом // Наука и жизнь. № 4. С. 106–107, с. 2–3 цв. вкладки.

1992. Региональный кадастр пядениц Ивановской области (подсемейства Archiearinae, Hemitheinae, Sterrhinae и частично Larentiinae) // Вопросы инвентаризации фауны: Межвуз. сб. науч. трудов. Иваново. С. 17–26 (Е.М. Антонова, А.М. Тихомиров).

1993. Прозрачный полет // Юный натуралист. № 7. С. 40–41.

1994. *Eversmannia exornata* (Eversmann, 1837), the only known representative of the Epiplemidae family (Lepidoptera) in West Palearctic // Actias. Vol. 1. P. 19–23 (V.V. Dubatolov, E.M. Antonova, O.E. Kosterin).

Семейства Zygaenidae, Epiplemidae, Geometridae // Чешуекрылые Приокско-террасного заповедника. М. С. 11, 23–31 (Сер. «Флора и фауна заповедников России». Вып. 55).

Рекомендации к охране отдельных видов чешуекрылых Приокско-террасного заповедника // Там же. С. 32–33 (Е.М. Антонова, А.В. Свиридов). (Сер. «Флора и фауна заповедников России». Вып. 55).

1995. Пяденицы (Lepidoptera, Geometridae) Тульской области // Actias. Vol. 2, N 1–2. С. 13–32 (Е.М. Антонова, Л.В. Большаков).

Звонкогласое племя // Юный натуралист. № 7. С. 1–6.

Бабочки: календарь на 1996 г. М.

1996. Чешуекрылые (Lepidoptera) // Беспозвоночные Жигулевского заповедника. М. С. 48–130 (С.А. Сачков, Е.М. Антонова, А.В. Свиридов). (Сер. «Флора и фауна заповедников России». Вып. 61).

1998. Высшие чешуекрылые Окского заповедника. М. 40 с. (А.В. Свиридов, Е.М. Антонова, А.Е. Блинушов, О.М. Бутенко). (Сер. «Флора и фауна заповедников России». Вып. 70).

[47 очерков по 48 видам пядениц и 2 видам пестрянки]: «Ракитниковый комплекс пядениц», «Пяденица каемчатая», «Пяденица краснополосая», «Кольчатая пяденица кленовая», «Кольчатая пяденица дубовая», «Кольчатая пяденица буро-желтая», «Скопуля торфяная», «Скопуля девичья», «Скопуля украшенная», «Малая пяденица красноватая», «Малая пяденица лесная», «Ма-

лая пяденица скромная», «Малая пяденица темная», «Ларенция августовская», «Пяденица болотная», «Лопастная пяденица зеленоватая», «Лопастная пяденица жимолостная», «Пяденица северная», «Серая пяденица розанная, или крушинная», «Пяденица сетчатая», «Пяденица василистниковая», «Пяденица бело-бурая», «Пяденица (цидария) головастая», «Цидария силыеата, или пяденица кипрейная», «Пяденица красноватая», «Цидария субхастата, или пяденица копыноносная малая», «Пяденица тенелюбивая», «Пяденица луговая», «Пяденица (цидария) можжевельниковая», «Пяденица опушечная», «Пяденица вязовая», «Ольховая пяденица грязно-белая», «Цветочная пяденица ясколковая», «Цветочная пяденица колокольчиковая», «Цветочная пяденица вересковая», «Цветочная пяденица северная», «Зеленоватая пяденица зубчатая», «Струйчатая пяденица грязно-бурая», «Большая пяденица болотная (голубичная)», «Осиновая пяденица желтая», «Пяденица лунчатая», «Пяденица папоротниковая», «Пяденица голарктическая», «Степная пяденица темная», «Дымчатая пяденица дубравная», «Пестрянка лядвенцевая», «Пестрянка-эффальт» // Красная книга Московской области. М. С. 232–261, 297–299, 304–313 (литература) (Е.М. Антонова, Л.Б. Волкова).

[14 статей по насекомым — «Властелины планеты», «Спрячьтесь, напугать или обмануть?», «Тараканы», «Термиты», «Богомолы», «Палочники», «Прямокрылые», «Поденки», «Клопы», «Жуки», «Бабочки», «Ручейники», «Перепончатокрылые», «Прожорливые странники»] // Энциклопедия для детей. Т. 2. Биология. М. С. 500–508, 513–525, 527–531.

1999. Новые и редкие находки разноусых чешуекрылых (Lepidoptera: Heterocera) для бассейна верхней Оки // Russian Entomol. J. Vol. 8. N 1. P. 53–56 (Е.М. Антонова, В.Г. Миронов, А.В. Свиридов, И.В. Шмытова).

Материалы по фауне пядениц Ульяновской области (Lepidoptera: Geometridae) // Естественно-научные исследования в Симбирско-Ульяновском крае на рубеже веков. Ульяновск. С. 112–126 (Е.М. Антонова, В.В. Золотухин).

Чешуекрылые Кандалакшского заповедника. М. 46 с. (Е.В. Шутова, Е.М. Антонова, А.В. Свиридов, Н.Н. Кутенкова) (Сер. «Флора и фауна заповедников». Вып. 80).

2000. Разноусые чешуекрылые северной части Мещеры Владимирской области (Lepidoptera: Macroheterocera) // Лепидоптерофауна Владимирской области. Вып. 1. Владимир. 37 с. (М.В. Усков, А.В. Свиридов, Е.М. Антонова).

Пяденицы (Lepidoptera, Geometridae) Ивановской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 105, вып. 3. С. 17–26 (Е.М. Антонова, А.М. Тихомиров).

Пяденицы (Lepidoptera: Geometridae) Ярославской области // Russian Entomol. J. Vol. 9, N 1. P. 79–90 (Е.М. Антонова, М.А. Клепиков).

«Fauna lepidopterologica Volgo-Uralensis» 150 years later: changes and additions. Part 3. Geometridae (Insecta, Lepidoptera) //

Atalanta. Bd 31, N. 1/2. S. 293–326 (V.V. Anikin, S.A. Sachkov, V.V. Zolotuhin, E.M. Antonova).

2001. Пяденицы (Lepidoptera, Geometridae) Тульской области. Дополнение (с включением данных по сопредельным районам Калужской, Московской и Орловской областей) // Биологическое разнообразие Тульского края на рубеже веков: Сб. науч. трудов. Вып. 1. Тула. С. 53–63 (Е.М. Антонова, Л.В. Большаков).

Высшие чешуекрылые (Lepidoptera: Macrolepidoptera) северной части Мещеры Владимирской области и прилегающих территорий. Владимир. 40 с. (М.В. Усков, А.В. Свиридов, Е.М. Антонова). (Сер. «Лепидоптерофауна Владимирской области». Вып. 2).

Чешуекрылые заповедника Галичья гора. М. 44 с. (Е.М. Антонова, А.В. Свиридов, В.Т. Кузнецова). (Сер. «Флора и фауна заповедников». Вып. 96).

Энтомологические экспозиции Музея землеведения МГУ в отделе «Природная зональность»: Краткий обзор // Жизнь Земли. Синергетика, экология, геодинамика, музееведение: Сб. Музея землеведения МГУ. Вып. 31. С. 285–289 (Е.М. Антонова, Н.В. Беляева, И.Д. Величковская).

Пяденицы (Lepidoptera: Geometridae) Центрально-Черноземного государственного заповедника // Изучение беспозвоночных животных в заповедниках. Проблемы заповедного дела: Сб. науч. тр. Вып. 10. М. С. 184–194.

2002. Энтузиасты «двигают» науку: энтомологи-любители пополняют научные фонды Зоологического музея МГУ // Слово (еженедельная газета). № 8. 1–7 марта. С. 15.

Пяденицы (Lepidoptera: Geometridae) Брянской области // Russian Entomol. J. 2002. Vol. 11, N 3. P. 313–316.

Пяденицы (Lepidoptera, Geometridae) Пинежского государственного заповедника // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 107, вып. 6. С. 38–41 (Е.М. Антонова, А.М. Тихомиров).

2003. Пяденицы (Lepidoptera: Geometridae) Тамбовской области // Russian Entomol. J. Vol. 12, N 2. P. 221–226 (Е.М. Антонова, Р.Н. Ишин).

Пяденицы (Lepidoptera, Geometridae) Владимирской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 108, вып. 6. С. 14–22 (Е.М. Антонова, М.В. Усков).

2004. Пяденицы (Lepidoptera, Geometridae) Волгоградской области // Там же. Т. 109, вып. 3. С. 30–37 (Е.М. Антонова, Д.А. Комаров).

2005. Пяденицы (Lepidoptera, Geometridae) Республики Марий Эл // Там же. Т. 110, вып. 1. С. 38–44 (Е.М. Антонова, В.А. Матвеев).

О работе «точки» во Владимирском походе (из дневника похода) // Ты в сердце моем, биофак. Художественная самодельность и агитпоходное движение на биофаке (1949–2004): Воспоминания, дневники, письма, фотографии. М. С. 206–208 (Антонова, Малахова, Клочков, Крашенинникова, Неупылов, Строганов).

В Вологодские едем края // Там же. С. 209–212.

CONTENTS

| | |
|--|----|
| <i>Chikurova E.A.</i> Nearest neighbor distances of adult European bison under enclosure condition | 3 |
| <i>Sviridova T.V., Volkov S.V., Koltsov D.B., Konovalova T.V., Zubakin V.A.</i> Dynamics of spatial distribution, numbers and nestings success of the Eurasian curlew at the North of Moscow region under influence of anthropogenic factors and weather | 12 |
| <i>Kuznetsov A.N.</i> Composition of plant living forms in the Vietnam monsoon tropical forests . . . | 21 |
| <i>Yurtseva O.V.</i> Taxonomic revision of subsectio <i>Salsuginea</i> sectio <i>Polygonum</i> (<i>Polygonum</i> , <i>Polygonaceae</i>) | 32 |
| <i>Blinova I.V.</i> Orchid pollination in northern latitudes | 39 |

Scientific communications

| | |
|--|----|
| <i>Tokarsky V.A., Ronkin V.I., Savchenko G.A.</i> Agricultural activity and live-stock farming as the key factors of number fluctuations of European subspecies of the steppe marmot | 48 |
| <i>Sadykhova N.A.</i> Ecological and geographical analysis of bird fauna of the Talish highlands . . . | 53 |
| <i>Tatarinova A.F., Nikitsky N.B., Dolgin M.M.</i> Fauna and ecology of beetles related with wood-inhabiting fungi and myxomycetes in the European North-East Russia | 57 |
| <i>Sviridov A.V.</i> The Walnut Nycteoline-Moth <i>Erschoviella musculana</i> <i>Erschov</i> — Noctuid species, new for Europe and Ukraine (Lepidoptera: Noctuidae) | 60 |
| <i>Keller N.B.</i> The new data about the azooxantellata scleractinian corals of the north part of the Indian ocean | 62 |
| <i>Akatov V.V., Akatova T.V.</i> The species saturation level and abundance of the invasive species in open and closed plant communities of the Western Caucasus | 67 |
| <i>Davydov D.A.</i> Terrestrial Cyanoprocarvota of the territory of Polar-Alpine Botanical Garden-Institute (Khibiny Mountains, Kola Peninsula) | 72 |

Losses of science

| | |
|--|----|
| Brite life of the Entomologist. In memory of E.M. Antonova | 76 |
|--|----|

«Бюл. МОИП. Отд. биол.» 2007. Т. 112. Вып. 6 вышел в свет 06.02.2008

Contents and summaries are available in INTERNET (<http://herba.msu.ru>)
Содержание и английские резюме статей воспроизводятся в ИНТЕРНЕТ (<http://herba.msu.ru>)

**В Издательстве Московского университета
работает
Ассортиментный кабинет вузовской литературы**

Здесь Вы найдете весь спектр учебной литературы для студентов и абитуриентов от Издательства Московского государственного университета и различных факультетов и подразделений МГУ, Издательства Санкт-Петербургского университета, издательств «Алетейя», «Петербургское Востоковедение», «Специальная литература», «Азбука», «Амфора», «Гиперион», «БХВ», «Дмитрий Буланин», «Молодая гвардия», «Росспэн», «Республика», «Мысль», «Наука», «Высшая школа», «Изд-во УРСС», «Гнозис», «Прогресс Традиция», «Праксис», ЧеРо, «Смысл» и других издательств, выпускающих литературу по психологии, философии, культурологии, юриспруденции, филологии, журналистике, компьютерную литературу. В ближайшее время появятся книги издательств «Рипол Класик», «Ad marginem», «Бахрах М», «Энигма», «Юридическая литература», «АСТ Пресс», «Индрик», «Восточная литература». Кроме того, в магазинах большой выбор «звуковой книги» — литературы в звуковом формате MP-3, интеллектуального кино на DVD.

Книги продаются по минимальной розничной цене.

Москва, Центр, ул. Б.Никитская, д. 5/7.
Тел.: 629-47-02. **Факс:** 629-75-41, 203-66-71
E-mail: kd_mgu@rambler.ru

Москва, ул. Хохлова, 11 (Воробьевы горы, МГУ). **Тел./Факс:** 939-33-23.
E-mail: izd-mgu@yandex.ru

Сайт Издательства МГУ: www.msu.ru/depts/MSUPubl2005