

БЮЛЛЕТЕНЬ
МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА
ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

Основан в 1829 году

ОТДЕЛ БИОЛОГИЧЕСКИЙ

Том 117, вып. 5 **2012** Сентябрь – Октябрь

Выходит 6 раз в год

BULLETIN
OF MOSCOW SOCIETY
OF NATURALISTS

Published since 1829

BIOLOGICAL SERIES

Volume 117, part 5 **2012** September – October

There are six issues a year

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Платеева Н.А., Бурова Н.Д., Косинцев П.А.</i> Лошади (<i>Equus ferus</i> Boddaert, 1785) Восточной Европы конца позднего плейстоцена	3
<i>Дубровский В.Ю., Савельева О.В., Демидова Т.Н., Дубровский Ю.А.</i> Долины верховий речных систем и распространение возбудителей природноочаговых инфекций в лесной зоне	12
<i>Цуриков М.Н.</i> Пределы количества видов жесткокрылых (Insecta, Coleoptera) региональной фауны (на примере Липецкой области)	18
<i>Долгин М.М., Филиппов Н.И.</i> Ландшафтно-зональное распределение шмелей (Hymenoptera, Apidae, <i>Bombus</i> Latr.) Северо-Востока европейской части России	25
<i>Селифонова Ж.П., Ясакова О.Н.</i> Вертикальная структура фито- и зоопланктона северо-восточной части Черного моря (район Геленджика)	31
<i>Кузнецов А.Н., Кузнецова С.П.</i> Особенности тропической лесной растительности Кардамоновых гор Камбоджи	39
<i>Бязров Л.Г.</i> Стабильные изотопы азота ($\delta^{15}\text{N}$) в подцетиях лишайника <i>Cladonia rosillum</i> из Хангайского нагорья (Монголия)	51
<i>Волкова О.А., Северова Е.Э., Полева С.В.</i> Развитие спородермы пыльцевых зерен <i>Lythrum salicaria</i> L. (Lythraceae)	57
<i>Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Баянов А.В.</i> Некоторые направления исследований популяций растений за рубежом	64
<i>Научные сообщения</i>	
<i>Аксёненко Е.В., Гапонов С.П., Хицова Л.Н., Кондратьева А.М.</i> О паразитировании фазиины <i>Phasia pusilla</i> Meig. (Diptera, Tachinidae, Phasiinae) в хищном клопе <i>Prostemma aeneicolle</i> St. (Heteroptera, Nabidae)	69
<i>Давыдов Д.А.</i> Наземные цианопрокариоты западной части Хибин	72
<i>Пузырькина М.В., Силаева Т.Б., Лабутин Д.С.</i> Состояние ценопопуляции льна украинского (<i>Linum usrainicum</i> Czern., Linaceae) на северной границе ареала	78
<i>Критика и библиография</i>	
<i>Королева Н.Е., Боровичев Е. А., Нехаев И.О.</i> Рецензия на иллюстрированный атлас: Флора и фауна Белого моря. 2010. 471 с	84

УДК 569.723.(4-11): 551.791 +591.471

ЛОШАДИ (*EQUUS FERUS* BODDAERT, 1785) ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ КОНЦА ПОЗДНЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА

Н.А. Пластеева, Н.Д. Бурова, П.А. Косинцев

Проведен анализ географической изменчивости размеров, массивности и пропорций костей и зубов лошадей конца позднего плейстоцена (позднеледниковье) Восточно-Европейской равнины и Урала. Показано существование географической изменчивости размеров и массивности костей на территории Восточной Европы. Они уменьшаются с запада на восток. Пропорции костей не меняются. Лошади Восточной Европы были крупнее лошадей Западной Европы. Выявленные различия соответствуют подвидовому рангу.

Ключевые слова: лошадь, подрод *Equus*, изменчивость, Восточная Европа, Урал, поздний плейстоцен.

Большая часть обширной территории Восточной Европы представляет собой равнину без существенных горных преград вплоть до Урала. В конце позднего плейстоцена для всей этой территории были характерны сходные климатические условия, преобладание открытых ландшафтов и мамонтовый териокомплекс, одним из видов-доминантов которого была дикая лошадь (Маркова и др., 2008).

Широкого исследования картины географической изменчивости позднеплейстоценовых лошадей Европы до настоящего времени не проводилось. Большая часть работ посвящена изучению изменчивости в масштабе всего позднего плейстоцена (Громова, 1949а, 1949б; Белан, 1985; Давид, 1980, 1982; Кузьмина, 1985, 1997; Бачура, Подопригора, 2003; Eisenmann, 1991). Полное описание и изучение лошадей отдельных периодов внутри позднего плейстоцена было осложнено отсутствием точно датированных выборок.

В настоящей работе, используя синхронные выборки, мы провели сравнение лошадей конца позднего плейстоцена из разных районов Восточной Европы, а также сопоставили их с данными по лошадям этого времени Западной Европы. Такой подход позволил получить представление об общем характере географической изменчивости лошадей конца позднего плейстоцена на большей части их ареала.

Материал и методы исследования

Объектом исследования были выбраны кости дистальных отделов конечностей (*metacarpale III*, *metatarsale III*, *astragal*), а также верхние и нижние вторые предкоренные (P2 и p2) и третьи коренные (M3 и m3) зубы лошадей. Эти элементы скелета чаще

других оказываются целыми или условно целыми среди палеонтологического материала. Благодаря своей реакции на изменения окружающей среды метаподии лошадей являются удобным объектом при изучении изменчивости этих животных. Включение в рассмотрение также таранной кости позволяет более полно судить о характере изменчивости разных костей скелета. Всего использовано целых и фрагментированных костей: 80 пястных, 78 плюсневых и 80 таранных.

Выборки костей проводили из археологических памятников и зоогенных местонахождений западной (Мезин) и восточной (Борщёво и Дивногорье) частей Восточно-Европейской равнины, а также Урала (рис. 1). В настоящей работе исследованы материалы из 12 местонахождений.

Стоянка Борщёво 2 располагается в Воронежской обл. рядом с другими верхнепалеолитическими памятниками Костенковского р-на (Костенки..., 2004). В работе использована коллекция костей лошадей, хранящаяся в Зоологическом институте РАН (г. Санкт-Петербург).

Коллекция костей лошади из позднепалеолитической стоянки Мезин с территории Украины была описана в работе Н.Г. Белан (1985).

Стоянка Дивногорье 9 (50,57; 39,18) обнаружена и исследована в 2007–2009 гг. А.Н. Бессудновым (Бессуднов А.А., Бессуднов А.Н., 2010). Стоянка представляет собой многоуровневое скопление костей лошадей, залегающих преимущественно в анатомическом порядке. Кости принадлежат более чем 30 особям. Погрызов и следов от орудий на костях не выявлено, что свидетельствует об одномоментной гибели животных от естественных причин. Нижние слои содер-

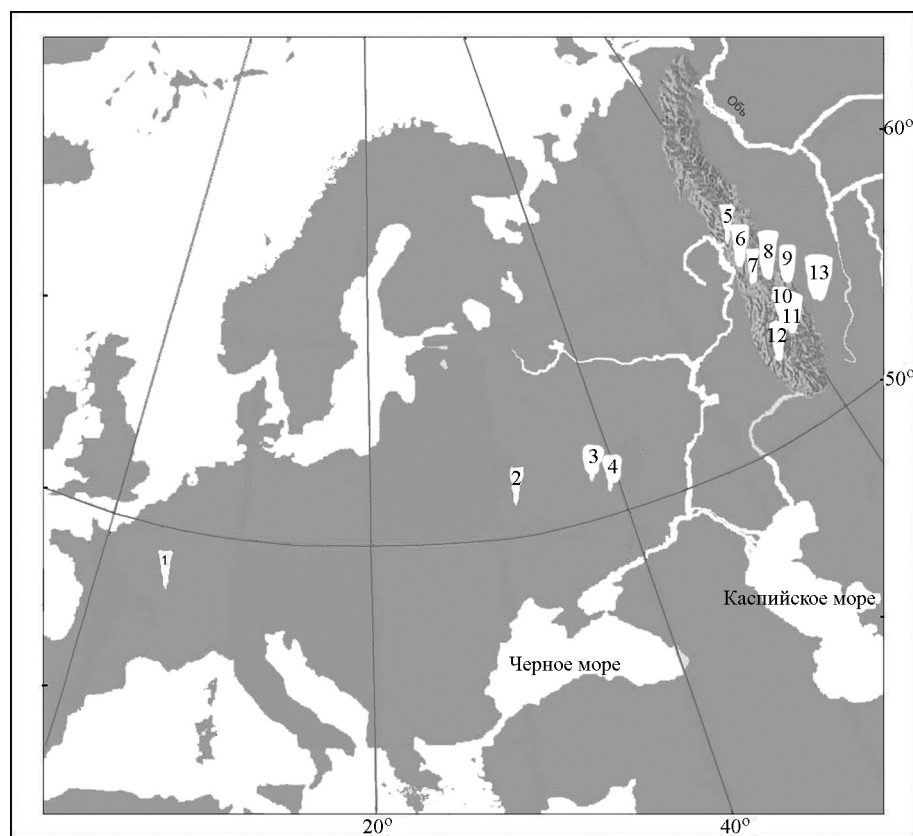


Рис. 1. Местонахождения костных остатков лошадей в Западной и Восточной Европе в конце позднего плейстоцена (номера местонахождений соответствуют таковым в табл. 1)

жали немногочисленный каменный инвентарь (Бессуднов А.А., Бессуднов А.Н., 2011). Выборка с Урала включает остатки лошадей Южного и Среднего Урала (между 54 и 60° с.ш.), что соответствует средней полосе Восточно-Европейской равнины.

По радиоуглеродным данным весь материал датируется периодом от 17 000 до 10 000 лет назад (Синицын и др., 1997; Ражев и др., 2005; неопубликованные данные) (табл. 1) и относится к концу позднего Валдая (конец позднего Weichselian или конец Морской Изотопной Стадии 2) (Арасланов, 1992; Mangerud, 1989).

При наличии серии дат, не противоречащих друг другу (Борщево 2, Першинская), приводятся те даты, которые были сделаны по костям лошади. В случае многослойного местонахождения отбирался материал из слоя, относящегося к LGT. Также использованы отдельные датированные кости лошадей. В табл. 1 и тексте приведены некалиброванные даты.

Климат на протяжении рассматриваемого времени оставался относительно холодным и нестабильным, что связано с осцилляциями ледника. На рассматриваемой территории в это время были распространены разреженные хвойно-мелколиственные леса с тундровыми и луговыми участками и перигляциальная

лесостепь и лесотундростепь (Маркова и др., 2008). Значительное потепление началось лишь с началом голоцена (Behre, 1989; Mangerud, 1989; Andersen et al., 2004).

В выборки включены кости только взрослых особей; возраст определяли по степени прирастания эпифизов. По полу материал не разделен. Промеры костей выполнены авторами согласно общепринятой методике (Eisenmann, 1979; Eisenmann et al., 1988), использована авторская нумерация признаков. С каждой пястной и плюсневой кости снимали 14 промеров (1 – длина кости наибольшая, 2 – длина кости с медиальной стороны, 3 – ширина диафиза наименьшая, 4 – поперечник диафиза наименьший, 5 – ширина проксимального сустава кости, 6 – поперечный диаметр проксимального сустава кости, 7 – диаметр фасетки carpale III (tarsale III), 8 – диаметр фасетки для carpale IV (tarsale IV), 10 – ширина нижнего конца кости над суставом, 11 – ширина дистального сустава кости, 12 – высота гребня дистального сустава кости, 13 – поперечник латерального блока нижнего сустава кости наименьший, 14 – поперечник медиального блока нижнего сустава кости наибольший).

С таранной кости снимали 5 промеров (1 – длина кости наибольшая, 2 – длина медиального гребня,

Т а б л и ц а 1

Радиоуглеродный возраст и географическое положение местонахождений

Номер местонахождения	Местонахождение	Возраст
1	Солютре (слой В), стоянка, Западная Европа	12500±250, Ly 393
2	Мезин, стоянка, Восточно-Европейская равнина	12790±100, Ки – 15511
3	Борщёво 2, стоянка, Восточно-Европейская равнина	10400±200, ГИН – 8084
		10900±300, ГИН – 8085
4	Дивногорье 9, стоянка Восточно-Европейская равнина	11400±120, ЛЕ – 8137
		12350±200, ГИН – 13192
		12980±180, ЛЕ – 8135
		13100±200, ЛЕ – 8134
		13150±150, ЛЕ – 8136
		13370±240, ЛЕ – 8130
		13560±200, ЛЕ – 8131
5	Сурья 4 и 7, гроты Средний Урал	14815±75, ОхА – 11299
		14845±75, ОхА – 11350
6	Верхнегубахинский, грот, Средний Урал	14310±150, Ки – 15498
7	Бобылек (слой 4), грот, Средний Урал	14200±400, ИЭРЖ – 164
		14630±80, ОхА – 11296
		16720±365, ИЭРЖ – 142
8	Першинская, пещера, Средний Урал	13840±160, СОАН– 5131
9	Зотинский, грот, Южный Урал	13615±215, СОАН - 2467
10	Никольская (слой 2), пещера, Южный Урал	13120±140, Ки – 14961
11	Устиново, грот, Южный Урал	12392±301, ИЭРЖ – 49
12	Кульюрт-Тамак, грот, Южный Урал	14920±660, ЛЕ – 4350
		15870±390, ЛЕ – 3350
13	Черноозерье II, стоянка, Южное Зауралье	14500±500, ГИН – 662

3 – ширина кости между гребнями, 4 – ширина нижнего сустава, 5 – поперечник нижнего сустава). Индексы метаподий высчитывали отношением ширины диафиза к длине кости (в процентах), для таранной кости – отношением ширины кости между гребнями к длине кости (в процентах). Костный материал частично фрагментирован, поэтому размеры выборок различаются.

На зубах измеряли длину коронарную (1), ширину коронарную (2), длину (3) протокона и постфлексиды, высчитывали индексы (4) протокона и постфлексиды (Eisenmann, 1980, 1981). Графики пропорций пястных и плюсневых костей построены по Eisenmann (1979) с

небольшими изменениями – признак поперечника диафиза на плюсневой кости исключен из рассмотрения. Лошадь Пржевальского привлечена для сравнения в качестве внешней группы и включает материал из коллекции ЗИН РАН, а также данные V. Eisenmann (*Equus actuels et récemment éteints* [электронный ресурс]).

Размеры костей лошадей из Западной Европы (местонахождение Солютре) приведены по литературным данным (Guadelli, 1991).

Сравнение материала проводили по основным признакам с использованием критерия Краскела–Уоллиса и теста медиан (пакет программ STATISTICA 5.5).

Таблица 2

Изменчивость размерных признаков пястной (Mc III) и плюсневой (Mt III) костей (n – количество костей, M±m/Min–Max/σ)

Место-нахождение	Признак					
	1	3	5	6	11	12
	пястная кость (McIII)					
Солотуре	n = 39	n = 40	n = 41	n = 44	n = 36	n = 39
	<u>215,7±2,07</u> 202,5–228,0	<u>34,6±0,6</u> 31,0–38,0	<u>50,8±0,78</u> 43,6–55,0	<u>33,3±0,52</u> 28,5–37,0	<u>49,9±0,61</u> 47,2–53,7	<u>36,6±0,58</u> 30,5–39,5
Мезин	n = 8	n = 8	n = 8	n = 7	n = 8	n = 7
	<u>224,4±3,35</u> 209,0–232,5 9,46	<u>36,8±0,38</u> 35,0–38,5 1,07	<u>52,1±0,59</u> 50,8–55,0 1,67	<u>33,2±0,37</u> 31,7–34,2 0,98	<u>52,7±0,30</u> 51,7–53,9 0,86	<u>38,4±0,89</u> 35,5–41,6 2,35
Борщево	n = 2	n = 1	n = 5	n = 5	n = 3	n = 3
	– 218,3;228,0	– 35,5	51,7 50,4–54,3	33,1 32,5–33,8	50,6 48,1–53,0	36,2 34,2–38,0
Дивногорье	n = 33	n = 34	n = 36	n = 36	n = 33	n = 32
	<u>225,3±0,87</u> 216,0–234,4 5,02	<u>38,4±0,44</u> 30,8–48,5 2,59	<u>54,3±0,49</u> 47,9–64,6 2,93	<u>34,4±0,32</u> 30,9–38,9 1,93	<u>52,8±0,35</u> 48,9–56,2 2,04	<u>38,2±0,33</u> 33,6–41,9 1,85
Урал	n = 25	n = 26	n = 26	n = 26	n = 27	n = 25
	<u>213,1±1,28</u> 196,9–223,6 6,41	<u>35,0±0,38</u> 30,6–39,7 1,97	<u>49,9±0,37</u> 45,2–53,9 1,89	<u>31,8±0,28</u> 29,3–35,3 1,41	<u>50,1±0,52</u> 45,7–58,0 2,70	<u>36,4±0,32</u> 32,5–38,9 1,62
	плюсневая кость (MtIII)					
Солотуре	n = 26	n = 27	n = 32	–	n = 24	n = 26
	<u>261,4±2,94</u> 245,0–275,0	<u>33,6±0,70</u> 30,4–37,5	<u>50,5±0,77</u> 45,7–55,3	–	<u>50,7±0,74</u> 48,0–55,3	<u>38,3±0,59</u> 36,0–41,3
Мезин	n = 6	n = 6	n = 6	n = 6	n = 6	n = 6
	<u>270,5±2,90</u> 260,0–279,6 7,11	<u>35,0±0,82</u> 33,3–38,5 2,01	<u>54,2±0,83</u> 51,3–56,7 2,04	<u>42,8±0,50</u> 41,0–44,3 1,24	<u>54,8±1,34</u> 50,8–59,0 3,29	<u>41,5±1,01</u> 38,6–44,7 2,46
Борщево	–	n = 2	–	–	n = 6	n = 5
	–	– 37,3;41,2	–	–	<u>52,3</u> 49,8–53,9	<u>39,6</u> 38,2–41,2
Дивногорье	n = 32	n = 33	n = 35	n = 35	n = 31	n = 32
	<u>270,9±0,93</u> 256,0–279,2 5,27	<u>35,4±0,35</u> 29,8–38,3 2,02	<u>54,7±0,38</u> 48,7–59,0 2,24	<u>46,3±0,54</u> 41,0–57,2 3,21	<u>53,1±0,34</u> 47,8–56,0 1,87	<u>39,1±0,39</u> 34,9–42,9 2,18
Урал	n = 24	n = 25	n = 24	n = 25	n = 26	n = 23
	<u>264,6±1,58</u> 249,3–278,0 7,74	<u>33,7±0,41</u> 28,4–37,3 2,07	<u>51,7±0,40</u> 45,9–55,7 1,96	<u>41,5±0,60</u> 34,7–48,0 2,99	<u>51,9±0,49</u> 44,0–56,6 2,51	<u>38,3±0,42</u> 32,0–41,0 2,03

Результаты

Характеристики размерных признаков и массивности костей и зубов сравниваемых выборок приведены в табл. 2–6.

Статистическая значимость различий по фактору «география» между выборками лошадей с Восточно-Европейской равнины и Урала подтверждена для всех

признаков пястной, плюсневой и таранной костей (табл. 4). Лошади с территории Восточно-Европейской равнины имели более крупные кости.

Изучение изменчивости размерных признаков костей лошадей показало, что лошади западной (Мезин) и восточной (Дивногорье, Борщёво) частей Восточно-

Таблица 3

Изменчивость размерных признаков таранной кости (astragal) (n – количество костей, M±m/Min–Max/σ)

Местонахождение	Признак				
	1	2	3	5	6
Солютре	n = 79	n = 80	n = 39	n = 80	n = 76
	<u>59,7±0,41</u> 54,5–64,0	<u>61,3±0,51</u> 55,5–67,0	<u>30,5±0,43</u> 28,0–34,5	<u>52,9±0,47</u> 48,0–57,3	<u>35,7±0,39</u> 31,5–39,8
Мезин	n = 12	n = 12	n = 12	n = 12	n = 11
	<u>63,3±0,82</u> 59,2–67,9 2,85	<u>64,3±0,92</u> 60,0–69,4 3,20	<u>33,3±0,71</u> 29,3–36,8 2,45	<u>56,1±0,95</u> 50,7–60,5 3,30	<u>35,9±0,56</u> 33,1–38,7 1,87
Борщево	n = 10	n = 10	n = 12	n = 11	n = 7
	<u>61,0±0,59</u> 56,8–63,8 1,88	<u>62,1±0,50</u> 60,2–64,5 1,59	<u>31,5±0,23</u> 30,3–33,2 0,81	<u>55,5±0,39</u> 53,5–57,4 1,30	<u>35,4±0,88</u> 31,9–39,1 2,34
Дивногорье n = 31	<u>61,6±0,41</u> 57,1–65,0 2,29	<u>63,3±0,52</u> 55,0–67,0 2,92	<u>31,6±0,41</u> 26,0–35,8 2,27	<u>55,4±0,48</u> 48,2–59,8 2,69	<u>36,3±0,42</u> 31,1–40,0 2,37
Урал	n = 24	n = 23	n = 25	n = 24	n = 22
	<u>58,5±0,40</u> 53,7–61,3 1,98	<u>60,2±0,51</u> 54,0–65,4 2,43	<u>30,8±0,22</u> 28,0–33,1 1,12	<u>53,1±0,46</u> 48,6–59,2 2,28	<u>34,3±0,32</u> 30,9–36,4 1,49

Таблица 4

Результаты сравнения признаков лошадей Восточно-Европейской равнины и Урала тестом Краскела–Уоллиса (df = 2, значения N, H и p)

Значение	Признак					
	1	3	5	6	11	12
пястная кость (McIII)						
N	68	69	75	74	71	67
H	33,5	32,3	38,9	26,0	17,7	10,5
p	<0,01	<0,01	<0,01	<0,01	<0,01	<0,01
плюсневая кость (MtIII)						
N	63	63	66	67	69	67
H	11,6	10,4	25,1	28,9	6,1	7,7
p	<0,01	<0,01	<0,01	<0,01	0,046	0,02
таранная кость (Astragal)						
	1	2	3	5	6	–
N	77	76	80	78	71	–
H	30,3	18,1	12,1	15,1	11,5	–
p	<0,01	<0,01	<0,01	<0,01	<0,01	–

Европейской равнины по большинству признаков не различаются. Сравнение выборок из Восточно-Европейской равнины и Урала с выборкой из Западной Европы (Солютре) показало, что для всех рассмотренных признаков наблюдается одно направление изменчивости – увеличение размеров с запада на вос-

ток на территории Европы и уменьшение размеров на Урале.

Географическая изменчивость проявляется не только в абсолютных размерах костей, но и в их пропорциях. Массивность метаподий, как и размеры, увеличивается с запада на восток в Европе и умень-

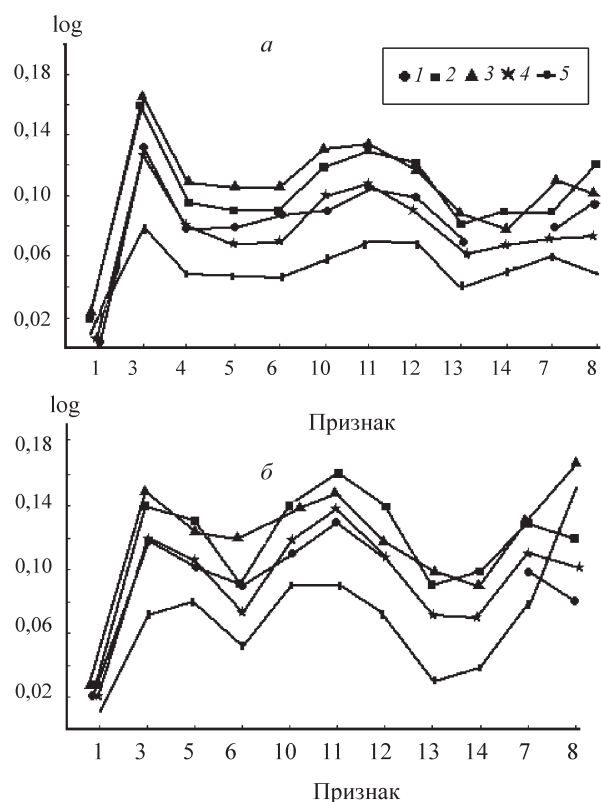


Рис. 2. График пропорций пястных (а) и плюсневых (б) костей (1 – Солютре, 2 – Мезин, 3 – Дивногорье, 4 – Урал, 5 – лошадь Пржевальского)

шается на Урале (табл. 5). Массивность таранной кости не имеет такой выраженной изменчивости.

По абсолютным размерам и массивности костей, лошади из местонахождения Солютре (Западная Европа) наиболее мелкие из всех изученных лошадей конца позднего плейстоцена.

Графики пропорций пястных (а) и плюсневых (б) костей всех лошадей конца позднего плейстоцена имеют одинаковый вид (рис. 2). Незначительные различия в положении финального отрезка связаны с изменчивостью фасетки для tarsale IV на верхнем конце кости. Подобная конфигурация кривых характерна для лошадей всего позднего плейстоцена (Бачура, Подпригора, 2003), что свидетельствует о сходстве пропорций метаподий лошадей этого времени в Европе.

Совпадение формы кривых средних пропорций костей конечностей свидетельствует о сходстве их морфологии. Форма кривой у лошади Пржевальского отличается от формы кривых у лошадей позднего плейстоцена Европы (рис. 2). Это отражает большую близость между собой (по размерам и пропорциям метаподиальных костей) лошадей из разных районов Европы по отношению к лошади Пржевальского.

Абсолютные значения размерных признаков зубов, а также индексы протокона и постфлексиды приведе-

ны в табл. 6. Из коллекции Дивногорья в нашем распоряжении оказались только нижние челюсти, а количество зубов лошадей с территории Урала невелико. Это ограничило изучение изменчивости зубов.

Линейные размеры зубов лошадей Европы изменяются аналогично размерам костей конечностей – их значения наибольшие у лошадей Восточной Европы. Однако значения индексов длины протокона к длине зуба у лошадей из Солютре (Западная Европа) большие (P2) или сопоставимые (M3) с таковыми лошадями из Мезина (Восточная Европа). Значения индекса постфлексиды (p2) у лошадей из Солютре значительно выше, чем у лошадей Восточной Европы. Зубы лошадей Урала единичны, но значения их признаков и индексы попадают в общие пределы изменений у лошадей Восточной Европы (табл. 6).

Морфология зубов, вероятно, отражает особенности питания лошадей, поэтому ее изменения могут свидетельствовать о разных условиях среды, в которых обитали рассматриваемые группы животных.

Обсуждение

В конце позднего плейстоцена на изученной территории существовала географическая изменчивость размеров и массивности костей и зубов лошадей. На Восточно-Европейской равнине обитали лошади с наиболее крупными и массивными костями конечностей, крупными зубами с относительно длинным протоконом. Лошади Урала существенно уступали им в размерах костей, при этом пропорции костей оставались сходными.

В это же время в Западной Европе (Солютре) обитали наиболее мелкие лошади с менее массивными костями конечностей, но относительно длинными протоконом и постфлексидом.

Как уже было отмечено, кости конечностей лошадей, особенно метаподии, достаточно пластичны и отражают условия обитания животных (Громова, 1949). Их размеры и массивность косвенно связаны с влажностью климата и плотностью грунта. Характер грунта в свою очередь связан с рельефом местности и влажностью климата. Оценить уровень влажности климата можно опосредованно через характеристику растительности.

Для Западной Европы (Солютре) в конце позднего плейстоцена характерны условия перигляциальной горной лесостепи, для Восточной Европы (Мезин, Борщёво, Дивногорье) – равнинные перигляциальные лесостепи (Маркова и др., 2008). Подробных работ по реконструкции растительности всей территории Урала нет, однако есть данные по Южному

Т а б л и ц а 5

Значения индексов ширины диафиза пястной (Mc III) и плюсневой (Mt III) костей и индекс ширины таранной (astragal) кости (n; M)

Местонахождение	Пястная кость		Плюсневая кость		Таранная кость	
	n	M	n	M	n	M
Солютре	37	16,0	26	12,9	39	51,1
Мезин	8	16,4	6	12,9	12	52,6
Борщёво	1	16,3	–	–	10	51,5
Дивногорье	33	16,9	32	13,1	31	51,2
Урал	25	16,4	23	12,8	24	52,8

Зауралью, отражающие господство перигляциальных разнотравно-злаковых степей с формациями еловых редколесий и березово-сосновых островных лесов (Лаптева, 2006). Можно предположить, что на Среднем и Южном Урале была также представлена перигляциальная горная лесостепь. Кроме того, в горных условиях, в том числе и на Урале, грунты естественно более плотные, чем на равнинах. В условиях плотного грунта в районе Солютре (перигляциальная горная лесостепь) и Урала (горные условия) лошади имели менее массивные кости конечностей, чем в равнинных условиях Русской равнины с более мягким грунтом.

Таким образом, характер географической изменчивости размеров, массивности и пропорций разных костей и зубов различен. У метаподий изменчивость размеров и массивности имеет хорошо выраженный характер – увеличивается с запада на восток в Европе и уменьшается на Урале, но пропорции при этом не меняются. Изменчивость массивности таранной кости имеет флуктуирующий характер. Изменчивость размеров зубов имеет выраженный характер – увеличивается с запада на восток, пропорции (индексы протокона и постфлексиды) не изменяются или имеют обратное направление изменений.

Однозначного объяснения причин географической изменчивости костей и зубов лошадей в конце позднего плейстоцена на территории Восточной Европы нет. Вероятно, имело место сочетание многих факторов, а широкий ареал обитания позднеплейстоценовых лошадей в разных своих частях представлял разнообразие климатических и ландшафтных условий, что способствовало проявлению изменчивости.

Проведенный анализ позволяет сделать таксономические выводы. Ряд выявленных различий соответствуют подвидовому уровню. Лошади из Мезина и Борщёво ранее были отнесены к одному подвиду – *E.*

Т а б л и ц а 6

Значения размерных признаков зубов лошадей Европы и Урала (n, M; Min-Max)

Зуб	Признак	Солютре	Мезин	Дивногорье	Урал
P2		n = 10	n = 7	–	n = 1
	1	37,1; 33,3–39,6	42,1; 40,0–43,5	–	39,7
	2	24,3; 21,5–26,4	27,4; 25,5–30,0	–	26,6
	3	9,8; 9,0–11,5	11,0; 9,0–12,5	–	10,3
	4	26,3; 23,7–29,0	26,0; 22,5–28,5	–	25,9
M3		n = 9	n = 16	–	n = 4
	1	27,3; 24,4–31,0	29,4; 27,0–31,5	–	28,2; 27,1–28,9
	2	23,0; 21,0–24,0	25,1; 23,0–28,5	–	22,1; 21,5–22,6
	3	14,3; 12,3–16,8	15,7; 14,0–18,0	–	14,8; 13,5–15,5
	4	53,5; 45,25–61,5	53,5; 50,0–63,2	–	52,5
p2		n = 11	n = 7	n = 20	n = 2
	1	33,7; 31,2–36,0	35,2; 33,5–37,5	34,9; 31,0–38,2	33,9; 34,0
	2	14,8; 14,0–15,6	17,2; 15,0–19,0	15,4; 13,5–17,9	14,6; 15,4
	3	17,0; 12,0–20,0	16,0; 14,7–17,0 (n = 3)	16,5; 14,3–19,0	15,6; 16,4
	4	50,6; 34,5–56,8	47,0; 41,6–50,9 (n = 3)	47,2; 41,1–56,4	46,0; 48,2

f. latipes Gromova (Белан, 1985; Кузьмина, 1997). Как показано выше, выборка из Дивногорья не отличается от выборок из Мезина и Борщёво. Это позволяет всех лошадей конца позднего плейстоцена Восточно-Европейской равнины отнести к подвиду *E. f. latipes* Gromova. Лошади конца позднего плейстоцена Урала имели достоверно меньшие размеры костей, что позволяет считать их самостоятельным подвидом. По материалам из позднеплейстоценовых местонахождений Северного, Среднего и Южного Урала описано два подвида лошадей – *E. f. uralensis* Kuzmina, 1975 и *E. f. levis* Kuzmina, 1997 (Кузьмина, 1997). Однако эти подвиды описаны по выборкам, имеющим широкую дату – поздний плейстоцен (Кузьмина, 1997), т.е. охватывают весь Валдай (Weichselian, Морские Изотопные Стадии 5d-2). Как отмечалось выше, лошади являются экологически пластичным видом, и размеры их костей реагируют на изменения климата. Поэтому описанные ранее подвиды позднеплейстоценовых лошадей Урала могут отражать как географические различия места сбора выборок, так и хронологические различия и связанные с этим различия климата разных климато-стратиграфических подразделений позднего плейстоцена (Арасланов, 1992). По этой причине сейчас затруднительно опре-

делить подвидовую принадлежность лошадей конца позднего плейстоцена Урала. Для этого необходима ревизия датированных выборок позднеплейстоценовых лошадей с территории Урала. Сейчас лошади конца позднего плейстоцена Урала могут быть обозначены как *E. ferus* ssp.

Таким образом, можно сделать следующий вывод. В конце позднего плейстоцена для лошадей Восточной Европы характерна географическая изменчивость, которая проявляется в размерах зубов, в размерах и массивности костей конечностей. На территории Восточно-Европейской равнины обитали лошади с наиболее крупными и массивными конечностями, достоверно отличающиеся от синхронных лошадей Урала, а также от лошадей Западной Европы размерами и массивностью, но не пропорциями костей. Лошади западной и восточной частей Восточно-Европейской равнины были достаточно однородны. Изменчивость индексов протокона и постфлексиды носит иной характер: наибольшие значения этих показателей характерны для лошадей Западной Европы. Причины наблюдаемой изменчивости костей лошадей заключаются, вероятно, в климатических и ландшафтных особенностях среды в разных частях обширного ареала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арасланов Х.А. Геохронологическая шкала позднего плейстоцена Русской равнины // Геохронология четвертичного периода. М., 1992. С. 10–19.
- Бачура О.П., Подопригора И.Н. Систематическое положение позднеплейстоценовых лошадей (*Equus* (*Equus*) S.L.) Урала // Четвертичная палеозоология на Урале. Екатеринбург, 2003. С. 221–226.
- Белан А.Г. Позднеплейстоценовая лошадь бассейна Десны // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1985. Т. 131. С. 50–63.
- Бессуднов А.А., Бессуднов А.Н. Новые верхнепалеолитические памятники у хутора Дивногорье на Среднем Дону // Российская археология. 2010. № 2. С. 125–134.
- Бессуднов А.А., Бессуднов А.Н. Характер связи Дивногорских стоянок на Среднем Дону // Тр. III (XIX) Всерос. арх. съезда. Т. 1. СПб.; М.; Великий Новгород, 2011. С. 27–28.
- Громова Вера. История лошадей (рода *Equus*) в Старом Свете // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 17. Вып. 1. М., 1949. 374 с.
- Громова Вера. История лошадей (рода *Equus*) в Старом Свете // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 17. Вып. 2. М., 1949. 163 с.
- Давид А.И. Териофауна плейстоцена Молдавии. Кишинев, 1980. 188 с.
- Давид А.И. Формирование териофауны Молдавии в антропогене. Кишинев, 1982. 152 с.
- Костенки и ранняя пора верхнего палеолита Евразии: общее и локальное. Воронеж, 2004. 148 с.
- Кузьмина И.Е. Уральская позднеплейстоценовая лошадь // Млекопитающие Северной Евразии в четвертичном периоде. Тр. Зоол. ин-та РАН. 1985. Т. 131. С. 64–88.
- Кузьмина И.Е. Лошади Северной Евразии от плиоцена до современности // Тр. Зоол. ин-та РАН. 1997. Т. 273. 223 с.
- Лантева Е.Г. Палинологическая характеристика рыхлых отложений пещеры Сыртинская (Южное Зауралье) // Экология в меняющемся мире: Мат-лы конф. молодых ученых. Екатеринбург, 2006. С. 126–137.
- Маркова А.К., Ван Кольфсхотен Т., Бохнке Ш., Косинцев П.А., Мол И., Пузаченко А.Ю., Симакова А.Н., Смирнов Н.Г., Верпоорте А., Головачев И.Б. Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену. М., 2008. 556 с.
- Синицын А.А., Праслов Н.Д., Свеженцев Ю.С., Сулержицкий Л.Д. Радиоуглеродная хронология верхнего палеолита Восточной Европы // Археологические изыскания. Вып. 52. СПб., 1997. С. 21–67.
- Ражев Д.И., Косинцев П.А., Улитко А.И. Фауна крупных млекопитающих позднего плейстоцена и голоцена из грота Бобылек (Средний Урал) // Фауны Урала и Сибири в плейстоцене и голоцене. Челябинск, 2005. С. 190–210.
- Andersen K.K., Azuma N., Barnola J.-M., Bigler M.P., Biscaye B., Caillon N., Chappellaz J., Clausen H.B., Dahl-Jensen D., Fischer H., Flückiger J., Fritzsche D., Fujii Y., Goto-Azuma K., Grønvald K., Gunderstrup N.S., Hansson M., Huber C., Hvidberg C.S., Johnsen S.J., Jonsell U., Jouzel J., Kipfstuhl S., Landais A., Leuenberger M., Lorrain R., Masson-Delmotte V.,

- Miller H., Motoyama H., Narita H., Popp T., Rasmussen S.O., Raynaud D., Rothlisberger R., Ruth U., Samyn D., Schwander J., Shoji H., Siggard-Andersen M.-L., Steffensen J.P., Stocker T., Sveinbjörnsdóttir A.E., Svensson A., Takata M., Tison J.-L., Thorsteinsson Th., Watanabe O., Wilhelms F., White J.W.C. High-resolution record of Northern Hemisphere climate extending into the last interglacial period // *Nature*. 2004. Vol. 43. P. 147–151.
- Behre K.-E. Biostratigraphy of the last glacial period in Europe // *Quaternary Science Reviews*. Vol. 8. 1989. P. 25–44.
- Eisenmann V. Les metapodes d'*Equus* sensu lato (Mammalia, Perissodactyla). *Geobios*, 12, 1979. P. 863–886.
- Eisenmann V. Les Chevaux (*Equus* s.l.) fossiles et actuels: Crânes et dents jugales supérieures. Paris, 1980. 186 p.
- Eisenmann V. Etude des dents jugales inférieures des *Equus* (Mammalia, Perissodactyla) actuels et fossiles. *Palaeovertebrata*, 1981. Vol.10-III/IV. P.127–226.
- Eisenmann V., Alberdi M.T., de Giuli G., Staeche U. Studying fossil horses. Vol. 1: Methodology // *Collected papers after the "New York International Hipparion Conference, 1981"*. Leiden; New York; København; Köln, 1988. 71p.
- Eisenmann V. Proportions squelettiques de chevaux quaternaires et actuels // *Geobios*, 1991. P. 25–32.
- Equus* actuels et récemment éteints // Vera Eisenmann: [электронный ресурс]. URL: <http://www.vera-eisenmann.com/equidae-equus-actuels-et-recemment-eteints-rubrique17.html> (дата обращения 1.11.2010).
- Guadelli J.-L. Les chevaux de solutre. (Saône-et-Loire, France) // *Cahiers du Quaternaire*, 16, Actes des Symposium "Datation et Caractérisation des Milieux Pleistocènes" (Clermont-Ferrand, 1986) Paris, 1991. P. 261–336.
- Mangerud J. Correlation of the Eemian and the Weichselian with deep sea oxygen isotope stratigraphy // *Quaternary International*. Vol. 3/4. 1989. P. 1–4.

Поступила в редакцию 04.10.11

CABALLOID HORSES (*EQUUS FERUS* BODDAERT, 1785) FROM EASTERN EUROPE IN THE END OF LATE PLEISTOCENE

N.A. Plasteeva, N.D. Burova, P.A. Kosintsev

On the basis of already known and later data on Late Pleistocene horses were studied horse remains from Eastern Europe. Dental elements, metapodial and astragalus bones were analyzed for size and shape differences. Measurements of these skeletal elements display geographical variation. Although the caballoid horses were relatively homogeneous in the morphology in Late Pleistocene there were variation between local populations. Horses from East-European plain in the end of Late Pleistocene were larger in size and more robust than the Ural horses. Eastern Europe horses also distinguished from the Western Europe horses on their size and dental morphology. The reason of variation is complex and it might be related to adaptation to local conditions. Those skeletal elements are influenced by a large number of factors, like temperature, humidity, relief, habitat quality.

Key words: *Equus*, morphological variation, Eastern Europe, the Urals, Late Pleistocene.

Сведения об авторах: *Пластеева Наталья Алексеевна* – мл. науч. сотр. Института экологии растений и животных УрО РАН (plasteeva@ramber.ru); *Бурова Наталья Дмитриевна* – мл. науч. сотр. Института истории материальной культуры РАН (ikb@mail.ru); *Косинцев Павел Андреевич* – ст. науч. сотр. Института экологии растений и животных УрО РАН, канд. биол. наук (Кра@ipae.uran.ru).

УДК 616.0362

ДОЛИНЫ ВЕРХОВИЙ РЕЧНЫХ СИСТЕМ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВОЗБУДИТЕЛЕЙ ПРИРОДНООЧАГОВЫХ ИНФЕКЦИЙ В ЛЕСНОЙ ЗОНЕ

В.Ю. Дубровский, О.В. Савельева, Т.Н. Демидова, Ю.А. Дубровский

Изучены лесные природные очаги лептоспироза и туляремии, проведены исследования зверьков на наличие возбудителя криптоспоридиоза (*Cryptosporidium parvum*). Материал собран в течение двух лет на Русской равнине, в Марийской низменности и в горах Северного Урала. Отдельно рассматривали зональные (поясные) местообитания и интразональные (межпоясные) – долины малых рек. Отмечена ведущая роль в поддержании лесных очагов лептоспироза полевки-экономки – обитателя заливных лугов малых рек. Признаков заболевания туляремией не найдено ни на плакоре, ни в речных долинах, но анализ помета лесной куницы, собранного на плакоре, дал положительные результаты в 40% случаев. Число зверьков с ооцистами криптоспоридий как в горах, так и на равнине, в долинных местообитаниях несколько больше, нежели на водоразделах.

Ключевые слова: природная очаговость, лептоспироз, туляремия, криптоспоридиоз, мелкие млекопитающие.

Лесные природные очаги лептоспироза и туляремии известны гораздо меньше, чем эпидемически более значимые очаги приозерных котловин, заболоченных лугов в долинах крупных рек, антропогенно нарушенных ландшафтов лесной зоны с чередованием полей, лугов и остатков лесов. Причиной тому как меньшая посещаемость людьми лесов, нежели полей и сенокосов, так и меньшая эпидемическая активность лесных очагов (Карулин и др., 1993). Поскольку все очаги лептоспироза и туляремии² приурочены к влажным биотопам, мы решили определить роль долин небольших речек и ручьев в поддержании лесных природных очагов. Такой интерес связан с тем, что водотоки последних и предпоследних порядков, составляющие верховья речных систем, в отличие от их участков в среднем и нижнем течении, особенно многочисленны и покрывают территорию густой сетью. Их долины в больших лесных массивах порой представляют собой единственную форму ландшафта, где присутствуют небольшие луговины, часто сильно увлажненные. Это, как мы предполагали, обеспечивает сохранение возбудителя в очаге. Кроме того, вполне вероятно, что по долинам верховий речных систем, имеющих достаточно большую протяженность и пересекающих разные уголья, возможно проникновение инфицированных зверьков из природных очагов открытых ландшафтов в глубь лесных массивов. Материал собран на Русской равнине в Волоколамском р-не Московской обл. близ пос. Чисмена (осень и весна 2001 г., осень

2002 г.), на Марийской низменности в заповеднике Большая Кокшага (осень 2001 г.) и в горных условиях: на западном макросклоне Уральского хребта (Вишерский заповедник, лето 2002 г.) и на восточном макросклоне (заповедник Денежкин Камень, лето 2001 г.).

Кроме забора проб на лептоспироз и туляремию, в Вишерском заповеднике и на участке Чисмена проведены исследования зверьков на наличие возбудителя криптоспоридиоза (*Cryptosporidium parvum*), вызывающего расстройство пищеварения (диарею) у людей и домашних копытных животных, особенно часто – у детей и молодняка. Феномен природной очаговости этой инвазии впервые обнаружен и описан сравнительно недавно (Дубровский и др., 1994, 1999 и др.).

Зверьков отлавливали по стандартной методике ловушками Соколова («стульчик»). Для лабораторного анализа у них брали мазки крови на фильтровальную бумагу («отпечатки крови») и селезенку, которую хранили в пробирке Эппендорфа, помещенной в термос со льдом. И на бумаге, и на пробирке отмечали номер зверька по журналу вскрытия. О наличии возбудителей лептоспирозов в популяциях судили по присутствию особей со специфическими к ним антителами, которые выявляли в серологической реакции микроглютинации (РМА).

Туляремийный микроб определяли, исследуя методом биологических проб селезенки добытых зверьков. Положительными считали титры от 1:100 и выше.

Для поиска ооцист криптоспоридий у зверьков брали дистальные участки прямой кишки с экскрементами. Высушенный материал хранили в прохладном месте. Затем пробы фекалий измельчали, промывали изотоническим раствором NaCl, фильтровали, центрифугировали в течение 5 мин при 3000 об./мин. Пробу из осадка наносили тонким слоем на предметное стекло, фиксировали смесью Никифорова, на заключительном этапе обрабатывали по Циллю–Нильсону и затем микрокопировали (Дубровский и др., 1999). Исследования на наличие в пробах возбудителей лептоспироза, туляремии и криптоспориоза выполнены в тех же лабораториях отдела природноочаговых инфекций НИИЭМ им. Н.Ф. Гамалеи, где были обработаны материалы Т.Н. Демидовой с соавт. (1991), Б.Е. Карулина с соавт. (1993) и Ю.А. Дубровского с соавт. (1999)

На участке Чисмена отработано 2200 ловушко-суток, поймано 353 зверька 8 видов; в заповеднике Большая Кокшага – на 1000 ловушко-суток 198 зверьков 5 видов; в Вишерском заповеднике – 1650 ловушко-суток, 47 зверьков 7 видов; в заповеднике Денежкин Камень – 2000 ловушко-суток, 200 зверьков 7 видов.

Данные по численности мелких млекопитающих и наличию у них антител к лептоспирам (*Leptospira gryppothyphosa*) различных серогрупп в обследованных участках выглядят следующим образом.

На участке Чисмена рельеф равнинный, речная сеть густая. Плакорные пространства заняты в основном ельниками кустарничково-зеленомошными и зеленчуковыми, а также вырубками на разных стадиях зарастания. В нешироких (50–150 м) долинах лесных речек и ручьев поймы заняты сероольшаниками, часто перемежающимися небольшими (диаметром 50–100 м) луговинами, по склонам коренного берега и в притеррасье – ельники кустарничково-зеленомошные и зеленчуковые, местами кисличные. Материалы представлены в табл. 1.

Как на плакоре, так и в долине доминируют по численности рыжая полевка и обыкновенная бурозубка. Другие виды встречаются значительно реже. И на плакоре, и в долине отмечено примерно одинаковое число зверьков с антителами. Среди обоих доминирующих видов доля зверьков с антителами невысока и примерно одинакова как в долинных местообитаниях, так и на плакоре. Весьма сходен этот показатель в сравниваемых биотопах и у малой лесной мыши, но значения его заметно выше, нежели у фоновых видов. Почти все полевки-экономки, зарегистрированные только в долинных местообитаниях, имели антитела к лептоспирам. У обыкновенных бурозубок в до-

лине отмечены серогруппы: *Sejroe*, *Grippytyphosa* и *Javanica*, на плакоре только *Sejroe*, *Grippytyphosa*.

У рыжей полевки отмечена *Grippytyphosa* (в долине), *Grippytyphosa* и *Sejroe* (на плакоре), у малой лесной мыши – *Grippytyphosa* (в долине), *Sejroe* (на плакоре). У полевко-экономок – *Grippytyphosa* и *Sejroe* (в долине), на плакорах вид не отмечен. То есть все выделенные серогруппы встречаются как в долине, так и на плакорах.

В заповеднике Большая Кокшага отловы проводили в плакорном сосняке кустарничково-зеленомошном и в долине ручья с черноольшаником в пойме и ельником разнотравным в притеррасье и по бровке коренного берега (табл. 2).

Здесь так же, как и на участке Чисмена, доминируют рыжая полевка и обыкновенная бурозубка, но в отловах отсутствуют серые полевки и равнозубая бурозубка. Антитела к лептоспирам зарегистрированы только в долине реки у двух особей обыкновенной бурозубки (серогруппа *Javanica*), у одной малой лесной мыши и у одной средней бурозубки (*Hebdomadis*). На плакоре зверьков с антителами не обнаружено.

В Вишерском заповеднике большинство отловов выполнено в широкой межгорной депрессии, где долины речек по своему типу близки к равнинным – они заметно меандрируют, в пойме присутствуют заливные луга и ивняки. Внедолинные местообитания – елово-пихтовые разнотравные леса. Здесь материал собирали в период очень низкой численности мелких млекопитающих, антитела к лептоспирам обнаружили у двух полевко-экономок в пойменных лугах (*Grippytyphosa*, *Javanica*) и одной обыкновенной бурозубки вне долины (*Javanica*) (табл. 3).

В заповеднике Денежкин Камень большинство мелких речек горные, долины их неширокие (до 50–70 м), заняты елово-пихтовыми разнотравными лесами. На окружающих горных склонах – елово-пихтовые и сосновые кустарничково-зеленомошные леса. Соотношение численности видов мелких млекопитающих в этом районе представлено в табл. 4. Единственного зверька – пашенную полевку – с антителами к лептоспирам (*Sejroe*) обнаружили один раз на внедолинной молодой вырубке. Доля зверьков с антителами в этом случае составила 12,5 %.

Проверку на возбудителя туляремии прошли все зверьки, исследованные на лептоспироз. Обнаружить его удалось только в одном случае: инфицированной оказалась красная полевка, пойманная в ельнике зеленомошном на горном склоне в заповеднике Денежкин Камень. Не дали положительных результатов обследования многочисленных зверьков, отловленных в

Т а б л и ц а 1

Численность зверьков разных видов (на 100 ловушко-суток) на участке Чисмена и доля особей с антителами к лептоспирам

Вид	Местообитание									
	плакорный ельник кисличник					долина р. Чисмена				
	численность	отловлено особей	из них с антителами	доля зверьков с антителами (%)	численность	отловлено особей	особи с антителами	доля зверьков с антителами (%)		
Рыжая полевка	8,1	81	4	4,9	4,7	56	1	1,8		
Пашенная полевка	0,0	0	0	0,0	0,3	3	0	0,0		
Полевка-экономка	0,0	0	0	0,0	0,4	5	4	80,0		
Малая лесная мышь	0,7	7	2	28,6	1,0	12	4	33,3		
Обыкновенная бурозубка	7,0	70	5	7,1	5,3	63	5	7,9		
Равнозубая бурозубка	0,7	7	0	0,0	0,1	1	0	0,0		
Средняя бурозубка	1,9	19	0	0,0	0,6	7	0	0,0		
Малая бурозубка	2,1	21	1	4,8	0,1	1	0	0,0		
Все виды	20,5	205	12	5,8	12,3	148	14	9,5		

Т а б л и ц а 2

Численность зверьков разных видов (на 100 ловушко-суток) в заповеднике Большая Кокшага и доля особей с антителами к лептоспирам

Вид	Местообитание									
	плакорный сосняк кустарничково-зеленомошный					долина р. Интунг				
	численность	отловлено особей	особи с антителами	доля зверьков с антителами (%)	численность	отловлено особей	особи с антителами	доля зверьков с антителами (%)		
Рыжая полевка	7,0	21	0	0,0	6,0	42	0	0,0		
Малая лесная мышь	0,0	0	0	0,0	0,4	3	1	33,3		
Обыкновенная бурозубка	9,0	27	0	0,0	11,0	77	2	2,6		
Средняя бурозубка	1,4	10	0	0,0	1,0	7	1	14,2		
Малая бурозубка	0,1	1	0	0,0	0,4	10	0	0,0		
Итого	18,5	59	0	0,0	19,8	139	4	2,9		

Таблица 3

Численность зверьков разных видов (на 100 ловушко-суток) в Вишерском заповеднике и доля особей с антигенами к лептоспирам

Вид	Местообитание									
	внедолинное сообщество					долины ручьев				
	численность	отловлено особей	из них с анти-телами	доля зверьков с антигенами (%)	численность	отловлено особей	особи с анти-телами	доля зверьков с антигенами (%)		
Красная полевка	2,0	11	0	0,0	1,3	14	0	0,0		
Красно-серая полевка	0,2	1	0	0,0	0,0	0	0	0,0		
Полевка-экономка	0,0	0	0	0,0	0,5	6	2	33,3		
Пашенная полевка	1,1	6	0	0,0	0,1	1	0	0,0		
Лесная мышовка	0,0	0	0	0,0	0,2	2	0	0,0		
Обыкновенная бурозубка	0,2	1	1	100,0	0,2	2	0	0,0		
Равнозубая бурозубка	0,2	1	0	0,0	0,2	2	0	0,0		
Итого	3,6	20	1	5,0	2,5	37	2	8,0		

Таблица 4

Численность зверьков разных видов (на 100 ловушко-суток) в заповеднике Денежкин Камень

Вид	Местообитание					
	внедолинное сообщество			долины ручьев		
	численность	отловлено особей	численность	отловлено особей	отловлено особей	
Красная полевка	6,2	74	8,6	69	69	
Красно-серая полевка	1,4	17	0,0	0	0	
Рыжая полевка	0,0	0	1,0	8	8	
Пашенная полевка	0,7	8	0,0	0	0	
Обыкновенная бурозубка	0,8	10	0,7	6	6	
Средняя бурозубка	0,2	2	0,7	5	5	
малая бурозубка	0,1	1	0,0	0	0	
Итого	9,3	112	11,0	88	88	

Волоколамском р-не Московской обл. Между тем анализ помета лесной куницы, собранного на коренном берегу р. Чисмена (16 экскрементов) в реакции нейтрализации антител дал положительные результаты в 40% случаев. Похожую картину описывают Т.Н. Демидова с соавт. (1991) для Тверской обл. (Центральнолесной заповедник), где при анализе селезенки, почек, а у некоторых особей и костного мозга мелких млекопитающих возбудитель выявить не удалось, но при исследовании помета лесной куницы туляремийный антиген обнаружен в 16 образцах из 31 (51,6 %).

Ооцисты криптоспоридий обнаружены в обоих районах, где брали пробы. Результаты представлены в табл. 5.

Число зверьков с ооцистами криптоспоридий как в горах (Вишерский заповедник), так и на Русской равнине, в долинных местообитаниях несколько больше, нежели на водоразделах. В сумме данные по обоим регионам различаются в два раза, но величина выборки недостаточна.

Итак, при проведении общих итогов исследований можно обсуждать лишь данные по одной бактериальной инфекции – лептоспирозу. На Русской равнине наибольшая доля зверьков с антителами отмечена для сравнительно малочисленных видов – малая лесная мышь и полевка-экономка. Первая встречается в долинных местообитаниях заметно чаще, нежели в плакорных, поймки второй приурочены исключительно к пойменным лугам. В Марийской низменности зверьки с антителами обнаружены только в долинах малых рек, но в небольшом числе (малая лесная мышь и обыкновенная бурозубка). На западном макросклоне Северного Урала зараженные зверьки отмечены один

раз во внедолинных местообитаниях (обыкновенная бурозубка) и два раза в заливных лугах (полевка-экономка). На восточном макросклоне антитела зарегистрированы единожды у пашенной полевки (разнотравная внедолинная вырубка).

Известно, что в лесном природном очаге лептоспироза в Тверской обл. (Карулин и др., 1993) основной носитель данного возбудителя – рыжая полевка (20,7 % зверьков с антителами). У полевки-экономки этот показатель составляет 10%, а среди бурозубок (до вида не определенных) выявлено 8,6% особей с антителами. Видовой состав и соотношение численности видов мелких млекопитающих весьма сходны с нашими результатами, полученными для Волоколамского р-на Московской обл., но, по нашим данным, в распространении этой инфекции рыжая полевка участвует заметно меньше, нежели полевка-экономка, малая лесная мышь и обыкновенная бурозубка. На Северном Урале среди других лесных полевок (красная и красносерая) зверьки с антителами не выявлены вовсе. Как видно, в разных районах спектры видов-носителей различаются.

Таким образом, долины лесных речек, составляющих верховья речных систем, способствуют поддержанию природных очагов лептоспироза и, вероятно, туляремии и криптоспоридиоза. Наибольший процент зверьков с антителами к лептоспирам отмечен у серых полевок, особенно у полевки-экономки. Этот вид малочислен в плакорных лесных местообитаниях, а в долинах речек его присутствие обусловлено наличием заливных лугов в пойме. В результате по долинам лесных речек происходит проникновение обитателей открытых пространств в глубь лесных массивов. Вместе с ними сюда проникают возбудители природноочаговых инфекций, которые успешно существуют в долинных (интразональных) местообитаниях. Обнаруженная закономерность справедлива как для равнинных, так и для горных территорий.

Вполне возможно, что низкая доля в отловах полевки-экономки сравнительно с другими видами мелких млекопитающих (0,4–0,5 особей на 100 ловушко-суток) объясняет невысокий процент инфицированных зверьков. Там, где в долинах малых рек есть заливные луга – места обитания полевки-экономки (Чисмена и Вишерский заповедник) процент зараженных зверьков этого вида высок (80 и 33% соответственно). Поскольку в поддержании других (не лесных) природных очагов лептоспирозов и туляремии главную роль играет как раз полевка-экономка (Ананьин, Карасева, 1961; Карасева, 1955; Карасева, Свешникова, 1971), думаем, что увеличе-

Таблица 5

Число зверьков, исследованных на криптоспоридиоз и доля особей с ооцистами

Место взятия проб	Местообитание	Исследовано зверьков	Число зверьков с ооцистами
Вишерский заповедник	долина	15	3
	вне долины	10	2
Участок Чисмена	долина	26	4
	вне долины	36	2
Всего	долина	41	7
	вне долины	46	4

ние выборки полевки-экономки целенаправленными отловами этого вида на заливных лугах может дать положительный результат при выявлении антител к туляремийному микробу. В таком случае станет по-

нятным, как при низкой инфицированности мелких млекопитающих анализ помета основного потребителя этих зверьков – лесной куницы дал положительные результаты почти в половине случаев.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананьин В.В., Карасева Е.В. Природная очаговость лептоспирозов. М., 1961. 289 с.
- Демидова Т.Н., Шлыгина К.Н., Никитина Н.А., Карулин Б.Е., Истомин А.В., Волков В.А., Желтухин А.С., Пажетнов С.В. Природный очаг туляремии лесного типа в Тверской области. // Мат-лы конф. «Актуальные проблемы профилактики туляремии» М., 1991. С. 48–49.
- Дубровский Ю.А., Емельянова Л.П., Лисина С.В. Зараженность диких млекопитающих криптоспориозом // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 5. С. 27–31.
- Дубровский Ю.А., Дубровский В.Ю., Емельянова Л.П., Лисина С.В. Распространение криптоспориоза в естественных экосистемах // Мед. паразитол. 1999. № 3 С. 14–17.
- Карасева Е.В. Изучение эпизоотии безжелтушного лептоспироза на популяции полевки-экономки (*Microtus oeconomus* Pall.) // Природная очаговость болезней человека и краевая эпидемиология. Л., 1955. С. 270–276.
- Карасева Е.В., Свешникова Н.П. Дикие позвоночные животные – носители лептоспир в природе и характер эпизоотий в их популяциях // Лептоспирозы людей и животных. М., 1971. С. 163–207.
- Карулин Б.Е., Никитина Н.А., Истомин А.В., Ананьина Ю.В. Рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus*) основной носитель лептоспироза в лесном природном очаге // Зоол. журн. 1993. Т. 72. Вып. 5, С. 113–122.

Поступила в редакцию 01.12.11

VALLEYS OF RIVER UPPER COURSES AND SPREAD OF INFECTING AGENTS IN FOREST NATURAL FOCUSES

V.Yu. Dubrovskiy, O.V. Savelieva, T.N. Demidova, Yu.A. Dubrovskiy

Forest natural focus of leptospiroses and tularemia have been studied, researches of small mammals have been carried from the point of view of kriptosporidiaz agent (*Cryptosporidium parvum*) presence. The material was collected during two years on Russian plain, Mari lowland and in the Northern Urals Mountains. Zonal (belt) and intrazonal (interbelt) habitats (valleys of small rivers) were considered separately. The leading role of tundra voles (which inhabit water meadows of small rivers) in maintenance of forest leptospiroses sources was marked. Signs of tularemia disease were not revealed except for 40% of analysis of *Martes martes* excrements which had been collected in plakor habitats. Number of animals with kriptosporidiaz oocystes from mountain and plain habitats and from river valleys was a little more than from watershed areas.

Key words: forest natural focus, leptospiroses, tularemia, kriptosporidiaz, small mammals.

Сведения об авторах: Дубровский Владимир Юрьевич – науч. сотр. отдела научных исследований Московского зоопарка, канд. биол. наук (vdubr@live.ru); Савельева Ольга Васильевна – науч. сотр. НИИЭМ им. Н.Ф. Гамалеи; Демидова Татьяна Николаевна – ст. науч. сотр. НИИЭМ им. Н.Ф. Гамалеи; Дубровский Юрий Анатольевич – профессор НИИЭМ им. Н.Ф. Гамалеи, докт. биол. наук.

УДК 595.76. (470.322)

ПРЕДЕЛЫ ЧИСЛА ВИДОВ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ (INSECTA, COLEOPTERA) РЕГИОНАЛЬНОЙ ФАУНЫ (НА ПРИМЕРЕ ЛИПЕЦКОЙ ОБЛАСТИ)

М.Н. Цуриков

До 2010 г. за 16 лет активной работы удалось обнаружить представителей 2470 (100%) видов Coleoptera из 92 семейств (100%). Уже на третий год изучения было выявлено более 90% семейств (от их числа за 16 лет активного исследования). При этом общее число видов достигло такого уровня изученности лишь на десятый год исследования. Выделено 9 семейств, видовой состав которых за 16 лет активных исследований был исчерпан, и 8 семейств, для которых данный показатель близок к исчерпанию. Обнаружено, что для достижения уровня изученности более 90% видов от их числа за 16 лет исследования, различным семействам необходимо от 2 до 15 лет. Показано, что для ускорения выявления состава видов исследуемого региона необходимо проведение исследований в течение нескольких лет на протяжении всего сезона с применением максимально возможного числа методов исследования при обязательном использовании световых ловушек.

Ключевые слова: Coleoptera, изученность видовой состава, Липецкая область.

Изучение жесткокрылых отдельных регионов до состояния полной исчерпанности их видовой состава практически недостижимо уже потому, что постоянно идет процесс расселения видов, происходящий в силу ряда причин, в том числе и благодаря изменению климата. Тем не менее, по мнению В.Б.Чернышева (1995), добиться очень высокого уровня изученности вполне возможно, если применять максимально большее число методов сбора в течение долгого времени. В настоящей работе предпринята попытка обобщения материалов многолетних интенсивных исследований территории Липецкой обл. в целях выделения закономерностей динамики выявления видовой состава жесткокрылых. Знание факторов, ускоряющих изучение видовой состава жесткокрылых, позволяет более эффективно использовать время, отпущенное на проведение исследования.

Первые данные о жуках региона, на территории которого впоследствии была образована Липецкая обл., содержатся в работе В.А. Беляева (1912). Достаточно большой список Coleoptera заповедных участков (164 вида) содержится в работе К.В. Скуфына (1968). Активизация исследований жесткокрылых началась в 1995 г. с публикации списка видов жуков заповедных урочищ (Кузнецова, 1995). Составы видов водных жуков можно найти в ряде источников (Прокин, Цуриков, 2000; Прокин и др., 2002), а самый полный список Coleoptera содержится в книге «Жуки Липецкой области» (Цуриков, 2009).

Материал и методика

При подготовке настоящей работы были обобщены источники литературы, изучены материалы фондовой коллекции беспозвоночных заповедника Галичья гора, а также собраны данные о жуках, отловленных на территории Липецкой обл., хранящиеся в ряде государственных и частных коллекций. Основной материал был собран автором на территории заповедных урочищ, а также во время многочисленных экспедиций по разным районам области (обследовано 243 географические точки). В процессе исследования использовали более 100 типов ловушек и методик, подавляющее большинство которых были разработаны автором (Цуриков, 2003, 2004; Цуриков, 2006а, 2006б; Цуриков М., Цуриков С., 2001). При этом на территории заповедного урочища Морозова гора ряд ловушек и методик применяли в течение продолжительного времени (до 15 сезонов). Например, световая ловушка с лампой накаливания (100 W) работала 15 сезонов (1996–2010 гг.), в результате чего было собрано 46070 экз. 636 видов из 66 семейств жесткокрылых. В миграционную ловушку (система из 10 почвенных ловушек с направляющими пластинами) за 10 лет работы (1995–2004 гг.) попало 23683 экз., 545 видов жесткокрылых из 56 семейств. В процессе исследования мест зимней локализации за 10 сезонов (1997–2005, 2008 и 2010 гг.) было исследовано 1200 проб почвы, подстилки, дерна и т.п. (каждая проба

имела объем 4500 см³) и обнаружено 41856 экз. 694 видов из 52 семейств Coleoptera. Кроме этого, в поисках жесткокрылых были обстоятельно обследованы водоемы, почва, подстилка, травостой, цветки, древесина, кроны деревьев и кустарников, вытекающий сок деревьев, грибы, гниющие растительные остатки, трупы животных, навоз копытных и норы сусликов, причем собирали и определяли представителей всех без исключения семейств жуков.

Собранные в процессе работы жесткокрылые проверялись специалистами или сверялись с видами из фондовой коллекции заповедника Галичья гора и личной коллекции автора, большинство которых в разные годы были проверены или определены 50 ведущими специалистами России, Австрии, Беларуси, Германии, Латвии, Украины и Чехии (Цуриков, 2009). Подавляющее большинство собранных экземпляров жесткокрылых хранятся в фондовой коллекции беспозвоночных заповедника Галичья гора. Часть материалов передана на хранение в коллекции ряда научных центров России, Украины и Чехии. Номенклатура семейств жесткокрылых приведена в основном по новым палеарктическим каталогам (Löbl, Smetana, 2003, 2004, 2006, 2007, 2008, 2010), а также с учетом работ ведущих специалистов (Alonso-Zarazaga, Lyal, 1999; Colonnelli, 2004; Silfverberg, 2004). Графики построены с помощью программы Excel 2007.

Результаты и обсуждение

С 1995 по 2010 г. в результате изучения 307 448 экз. жуков и анализа литературных источников для территории Липецкой обл. было зафиксировано 2470 видов, 930 родов из 92 семейств.

Рассмотрев динамику выявления числа семейств жесткокрылых в ходе изучения Липецкой обл., удалось выяснить, что в течение первого года активных исследований жесткокрылых (1995 г.) впервые для Липецкой обл. были обнаружены представители 34 семейств, а в 1996 г. – еще 15. В дальнейшем динамика пополнений новыми для данного региона семействами резко замедлилась. В итоге уже на третий год наших исследований было выявлено 91,3% семейств от их числа по состоянию на 2010 г. (за 16 лет). Из семи семейств, впервые обнаруженных после 1997 г., более 1 вида было найдено только среди представителей Eucnemidae (3 вида). При этом в течение последних четырех лет удалось обнаружить лишь два новых для области семейства (Cucujidae и Bothrideridae) в аномально теплом 2010 г. Полученные материалы позволяют сделать вывод о том, что список выявленных семейств близок к максимально возможному для дан-

ного региона. Анализ составов видов Воронежской (Кадастр беспозвоночных..., 2005) и Саратовской (Сажнев, 2007) областей, а также Республики Мордовия (Ручин, 2009) показал, что на их территории указано обитание еще от одного до четырех семейств (Sphaeritidae, Glaphyridae, Lymexylidae и Platypodidae), не найденных пока в Липецкой обл., причем вид последнего из перечисленных семейств отмечался только в Воронежской обл. (Положенцев, Алексеев, 1959; Линдеман, 1966). При этом на территории упомянутых областей не были выявлены представители Sphaeriusidae, Clambidae, Tetratomidae и Boridae, находки которых зафиксированы в Липецкой обл.

Анализ многолетней динамики выявления числа видов жесткокрылых Липецкой обл. (рис. 1) показал меньшие темпы прироста богатства видов по сравнению с этим показателем для семейств. При этом абсолютные значения динамики обнаружения видов Coleoptera достаточно велики: в начале активных исследований (1995 г.) было отмечено 702 новых для региона вида, в 1996 г. – 456, в 1997 г. – 248, а в 1998 г. – 137. Лишь на десятый год активных исследований было выявлено 90,8% видов от их числа по состоянию на 2010 г. (за 16 лет). На заключительном этапе работы (2007–2010 гг.) число впервые обнаруженных за год видов колебалось незначительно (38–42 вида) и не имело тенденции к снижению. Полученные материалы могут свидетельствовать как о пока недостаточно полной изученности Липецкой обл., так и о трансформации состава видов жесткокрылых в связи с изменением климата. Из-за потепления в течение последних лет для ряда видов насекомых указаны тенденции расширения ареалов, главным образом, в северном и восточном направлениях (Ясюкевич, Давидович, 2010). Ярким при-

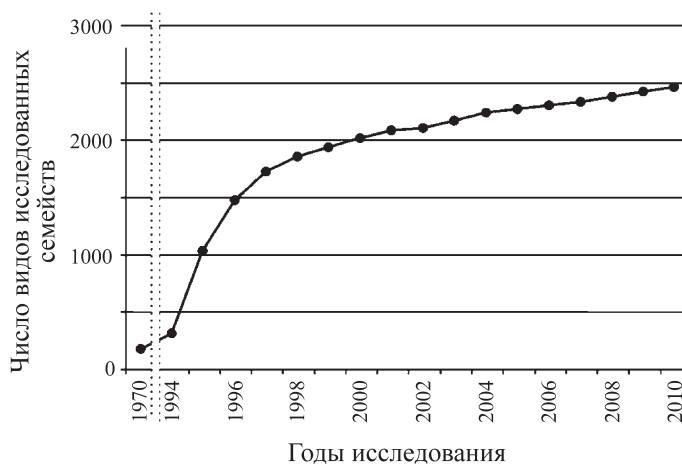


Рис. 1. Многолетняя динамика выявления числа видов жесткокрылых (Coleoptera) на территории Липецкой обл.

мером, иллюстрирующим происходящие изменения, может служить многолетняя динамика численности *Hirticollis hispidus* (Rossi, 1792) (Anthicidae). До 2009 г. этот вид был редким и попадался лишь в 1976 г. (2 экз.), 1978 г. (2 экз.) и 2008 г. (5 экз.), а с 2009 г. стал регистрироваться в почвенных ловушках, попадаясь в разных местах во время зимовки и в массе лететь на свет (в 2010 г. – 710 экз.).

На обсуждаемой территории наибольшим богатством видов выделяются следующие семейства: Staphylinidae (425 видов), Curculionidae (304), Chrysomelidae (279) и Carabidae (248). Кривые многолетней динамики выявления числа видов этих семейств показаны на рис. 2. Наиболее резко отличается динамика видов Staphylinidae. При этом необходимо указать на отсутствие представителей этого семейства в опубликованных до 1995 г. работах, что было связано с трудностями в определении и, как следствие, отсутствием заинтересованности специалистов в сборах Staphylinidae. Данное обстоятельство повлияло на резкое увеличение числа отмеченных видов в первые годы активного исследования: 1995 г. – 123 вида, 1996 г. – 121, 1997 г. – 36, 1998 г. – 34. Уже на второй год активных исследований это семейство вышло на первое место по числу видов, однако и в дальнейшем темпы обнаружения новых для области видов Staphylinidae были самыми высокими среди обсуждаемых семейств.

Динамика выявления числа видов Carabidae, Chrysomelidae и Curculionidae после 1998 г. существенно замедлилась и проходила без больших колебаний, что свидетельствует о значительной степени исчерпанности их видового состава. При этом более 90,0% видов от их числа по состоя-

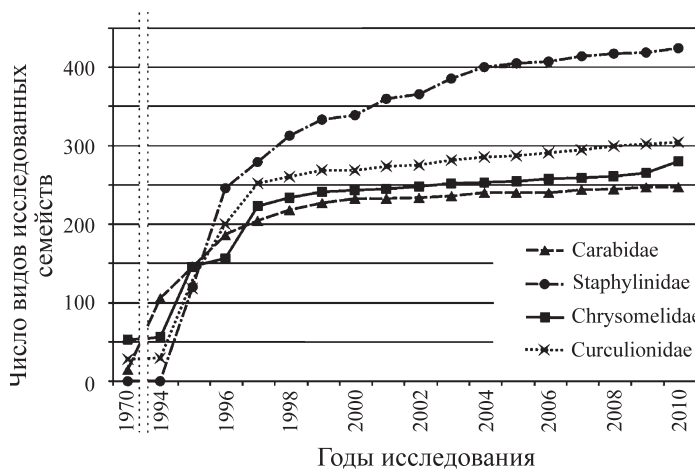


Рис. 2. Многолетняя динамика выявления числа видов Carabidae, Staphylinidae, Chrysomelidae и Curculionidae (Coleoptera) на территории Липецкой обл.

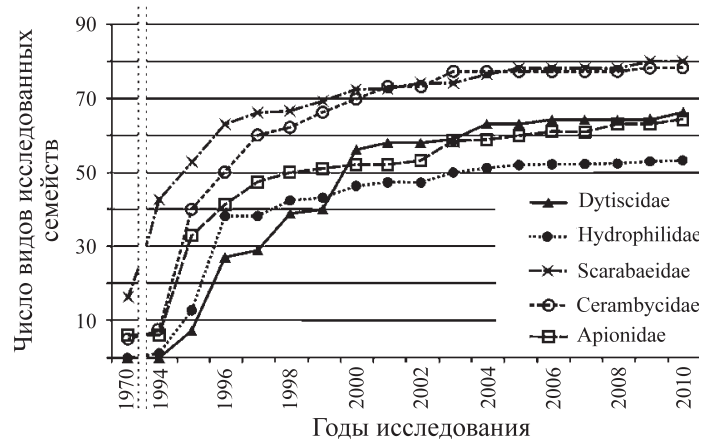


Рис. 3. Многолетняя динамика выявления числа видов Dytiscidae, Hydrophilidae, Scarabaeidae, Cerambycidae и Apionidae (Coleoptera) на территории Липецкой обл.

нию на 2010 г. семейство Carabidae достигло уже в 1999 г., Curculionidae – в 2002 г., а Chrysomelidae и Staphylinidae – в 2003 г. Быстрое достижение жужелицами высокой степени изученности связано с огромными их сборами при проведении специального исследования (Кузнецова, 1995). Характер динамики выявления видов Chrysomelidae позволил обнаружить зависимость этого показателя от методики сбора. В 1996 г. исследование травостоя ограничивалось индивидуальными сборами, поэтому удалось обнаружить только 11 новых для Липецкой обл. видов. На следующий год (1997 г.) были проведены масштабные кошения по травостой урочища Морозова гора, что привело к находке 66 ранее не отмечавшихся видов Chrysomelidae.

Кроме вышеперечисленных семейств, на территории Липецкой обл. отмечено значительное число видов Scarabaeidae (80 видов), Cerambycidae (78), Dytiscidae (66), Apionidae (64) и Hydrophilidae (53) (рис. 3). В отдельные годы были зарегистрированы резкие увеличения числа новых для Липецкой обл. видов из перечисленных семейств, что в большинстве случаев совпадает с применением определенных методик исследования. В частности, находка в 1996 г. ранее не известных здесь 25 видов Hydrophilidae и 10 видов Scarabaeidae произошла из-за активного изучения экскрементов копытных, причем следующее подобного масштаба исследование, проведенное в 2008 г., не увеличило число известных видов данных семейств. Существенное добавление к видовому составу Dytiscidae (10 видов) произошло в 1998 г. благодаря применению ртутно-кварцевой лампы для сбора жуков на свет, а в 2000 г. прирост 16 видов был обусловлен масштабным исследованием водоемов Липецкой обл. Из вышеизложенного можно

сделать вывод о существенном влиянии на динамику выявления видов применения разных методов сбора в первые годы исследований и снижение такого влияния по мере накопления материалов. Ключевую роль при этом играет применение световых ловушек и исследование мест зимовок жесткокрылых. Благодаря использованию упомянутых методов в течение нескольких лет удалось обнаружить множество видов из самых разных экологических групп, а также очень редких и скрытно живущих жуков, в силу чего дальнейшие даже масштабные исследования определенных комплексов не приводили к обнаружению большого числа новых для региона видов. Особую ценность применения световых ловушек подчеркивает факт отлова ими 187 видов, не обнаруженных иными методами в течение всего периода исследования (1995–2010 гг.). Во время зимовки отмечено 67 таких видов.

Если сгруппировать наиболее богатые видами семейства по принципу продолжительности времени достижения высокого уровня изученности (когда выявлено более 90,0% видов от их числа по состоянию на 2010 г.), то можно выделить следующие результаты: 1) в первой половине периода активного исследования (1995–2001 гг.) данный уровень преобладают семейства, большинство представителей которых имеют крупные размеры и ведут преимущественно открытый образ жизни, благодаря чему эти жуки раньше прочих фиксируются исследователями (*Carabidae*, *Histeridae*, *Silphidae*, *Scarabaeidae*, *Elateridae*, *Cantharidae* и *Cerambycidae*); 2) во второй половине данного периода (2002–2010 гг.) высокого уровня изученности достигают семейства, характеризующиеся большим числом видов (*Staphylinidae*, *Chrysomelidae* и *Curculionidae*), а также ведущих преимущественно скрытный образ жизни или имеющих мелкие размеры (*Dytiscidae*, *Hydrophilidae*, *Leiodidae*, *Ptinidae*, *Nitidulidae*, *Cryptophagidae*, *Latridiidae*, *Apionidae* и *Scolytidae*).

Полученные данные позволяют предположить, что богатство видов жесткокрылых достигло исчерпания у следующих семейств: *Scydmaenidae* (состав видов не увеличивается в течение 5 лет), *Silphidae* (15), *Elateridae* (10), *Cantharidae* (14), *Dermestidae* (12), *Malachiidae* (15), *Ciidae* (5), *Oedemeridae* (11) и *Meloidae* (8). Вместе с тем близки к исчерпанию – *Helophoridae*, *Mordellidae*, *Cerambycidae* и *Rhynchitidae* (прибавили всего по 1 виду в течение последних 7 лет), *Hydrophilidae* и *Tenebrionidae* (по 1 виду за 6 лет), *Ptiliidae* и *Phalacridae* (по 1 виду за 5 лет). За последние 5 лет наибольшее число новых для

Липецкой обл. видов было отмечено у следующих семейств: *Staphylinidae* (17 видов), *Chrysomelidae* (15), *Curculionidae* (14), *Buprestidae* и *Nitidulidae* (по 10), *Carabidae* (8), *Coccinellidae*, *Latridiidae*, *Anthicidae* и *Scolytidae* (по 5). Обращает на себя внимание присутствие в данной группе самых богатых видами семейств.

Для сравнения степени изученности Липецкой обл. с иными регионами были отобраны работы последних лет, включающие данные по видовому богатству всего отряда. В Средней полосе России обширные списки опубликованы для Воронежской (Кадастр беспозвоночных..., 2005) и Саратовской (Сажнев, 2007) областей, а также Республики Мордовия (Ручин, 2009). Кроме этого, очень большое число видов жесткокрылых выявлено в Республике Адыгея (*Жесткокрылые насекомые...*, 2010) и Удмуртской Республике (Дедюхин, 2011). В силу определенных различий в номенклатуре списков видов различных регионов, все материалы были унифицированы согласно работам, указанным в конце раздела «Материал и методика».

Наибольшее разнообразие видов и семейств выявлено в Республике Адыгея (3331 вид – 103 семейства) и Удмуртской Республике (2633 вида – 99 семейств). В Средней полосе России, несмотря на самую маленькую площадь территории, наиболее исследованной оказалась Липецкая обл. (2470 видов – 92 семейства), существенно опережая близлежащие регионы – Воронежскую (1873 вида – 89 семейств) и Саратовскую (1694 вида – 76 семейств) области, а также Республику Мордовия (1379 видов – 62 семейства).

Для сравнения уровня изученности наиболее богатых видами семейств жесткокрылых данных регионов материалы были обобщены в таблице.

Подавляющее большинство включенных в таблицу семейств имеют наибольшее число выявленных видов в Республике Адыгея, что объясняется не только теплым климатом, но и наличием здесь трех ландшафтных зон. Тем не менее в Воронежской обл. отмечено больше, по сравнению с прочими регионами, видов *Dytiscidae* и *Scarabaeidae*, в Липецкой – *Hydrophilidae*, *Coccinellidae* и *Chrysomelidae*, в Республике Мордовия – *Apionidae*, а в Удмуртской Республике – *Staphylinidae*. Таким образом, можно констатировать, что по богатству видов жесткокрылых южный регион сравним с более северными некорректно из-за существенных различий потенциальных возможностей для обитания разных представителей отряда *Coleoptera*.

Среди прочих регионов Липецкая обл. выделяется по числу наиболее изученных семейств (9), далее

Изученность наиболее богатых видами семейств жесткокрылых (Coleoptera) ряда территорий европейской части России.

Наиболее богатые видами семейства Coleoptera	Число выявленных видов					
	Республика Адыгея	Воронежская область	Липецкая область	Саратовская область	Республика Мордовия	Удмуртская Республика
Dytiscidae	37	91	66	61	35	68
Carabidae	354	213	248	318	265	283
Hydrophilidae	34	52	53	25	12	44
Histeridae	80	57	41	24	17	50
Leiodidae	67	12	31	5	2	42
Staphylinidae	346	143	425	122	57	465
Scarabaeidae	103	136	80	102	51	78
Buprestidae	89	51	37	45	17	39
Elateridae	71	51	49	36	44	65
Cantharidae	43	16	27	11	12	27
Dermestidae	34	33	17	21	6	21
Ptinidae	84	27	30	4	5	22
Dasytidae	31	5	7	3	2	7
Nitidulidae	89	12	42	12	6	57
Cryptophagidae	90	12	32	9	3	37
Coccinellidae	30	47	49	47	29	47
Latridiidae	46	2	33	0	0	25
Mordellidae	37	9	18	9	5	15
Tenebrionidae	63	45	41	42	17	41
Cerambycidae	160	104	78	121	78	114
Chrysomelidae	274	188	279	201	228	273
Apionidae	58	39	64	39	74	65
Curculionidae	434	159	304	221	271	309
Scolytidae	67	26	35	24	26	53

следует Удмуртская Республика (8), Воронежская (6), Саратовская (2) области и Мордовская Республика (1). За исключением Buprestidae, Dermestidae и Cerambycidae, все прочие семейства имеют в Липецкой обл. высокую изученность, так как по числу видов неизменно входят в тройку наиболее богатых видами регионов (из пяти рассматриваемых). Другим подтверждением высокого уровня изученности данной области может служить наличие ряда факторов, которые снижают потенциальные возможности региона: 1) самая маленькая (среди пяти сравниваемых) площадь территории; 2) рекордно маленькая общая площадь лесов; 3) одна из наибольших сте-

пеней хозяйственной освоенности в России: 81,2% площади занимают земли сельскохозяйственного назначения, 8,0% – земли поселений, 7,7% земли лесного фонда и лишь 0,6% – особо охраняемые территории (Природные ресурсы ..., 2004). Таблица иллюстрирует значительную неравномерность изученности жесткокрылых Воронежской, Саратовской областей и Республики Мордовии. В частности, здесь выявлено явно недостаточное число видов Leiodidae, Cantharidae, Nitidulidae, Cryptophagidae, Latridiidae и Mordellidae. Кроме этого, в Саратовской обл. и в Республике Мордовия можно ожидать большего числа видов Hydrophilidae, Histeridae, Ptinidae, а в Респу-

блике Мордовия еще и Buprestidae, Dermestidae и Tenebrionidae. Возможные причины такого положения могут состоять в следующем:

- отсутствие специалистов по отдельным группам,
- недостаточный период исследования,
- применение ограниченного набора методов отлова.

При этом географическое положение и природные особенности данных регионов едва ли имеют отношение к заниженному числу видов, так как в очень хорошо изученной Удмуртской Республике данные

семейства обладают сравнимым с Липецкой обл. числом видов.

В заключение можно отметить, что для ускорения выявления состава видов необходимо проведение исследований в течение нескольких лет подряд, на протяжении всего сезона, с применением максимально возможного числа методов исследования.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беляев В.А. Предварительное сообщение о жуках, собранных в Орловской губернии // Материалы к познанию природы Орловской Губернии. Орел–Киев, 1912. №18. 11 с.
- Дедюхин С.В. Систематический список жесткокрылых (Coleoptera) Удмуртской Республики. Web-page. СПб., 2011. (http://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/udm_list.htm)
- Жесткокрылые насекомые (Insecta, Coleoptera) Республики Адыгея (аннотированный каталог видов) (Конспекты фауны Адыгеи. № 1) / Под ред. А.С. Замотайлова и Н.Б. Никитского. Майкоп, 2010. 404 с.
- Кузнецова В.Т. К фауне жужелиц (Coleoptera, Carabidae) заповедника Галичья гора // Состояние и проблемы экосистем Среднего Подонья. Воронеж, 1995. Вып. 6. С. 129–136.
- Кадастр беспозвоночных животных Воронежской области / под ред. О.П. Негрובה. Воронеж, 2005. С. 534–673.
- Линдеман Г.В. Заселение дуба стволовыми вредителями в связи с ослаблением и отмиранием в дубравах лесостепи (на примере Теллермановского леса) // Влияние животных на продуктивность лесных биогеоценозов. М., 1966. С. 75–96.
- Положенцев П.А., Алексеев И.А. Насекомые – разрушители древесины дуба // Бюл. общества естествоиспыт. при Воронеж. гос. ун-те. Т. 1. Воронеж, 1959. С. 89–95.
- Природные ресурсы и окружающая среда субъектов Российской Федерации. Центральный Федеральный округ: Липецкая область. М., 2004. 596 с.
- Прокин А.А., Цуриков М.Н. Изученность плавунцовых (Coleoptera, Dytiscidae) бассейна реки Дон в пределах Среднерусской лесостепи // Фауна, проблемы экологии, этологии и физиологии амфибиотических и водных насекомых России. Воронеж, 2000. С. 54–71.
- Прокин А.А., Цуриков М.Н., Негрובה В.В., Гречаниченко Т.Э. Новые данные по фауне водных жесткокрылых (Coleoptera) Центрального Черноземья // Гидробиологические исследования водоемов Среднерусской лесостепи. Т. 1. Воронеж, 2002. С. 19–54.
- Ручин А.Б. Список жесткокрылых (Coleoptera) Республики Мордовия. Web-page. СПб., 2009. (<http://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/coleomord.htm>)
- Сажнев А.С. Каталог жесткокрылых (Coleoptera) Саратовской области. Web-page. СПб., 2007. (<http://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/colesar1.htm>)
- Скуфьин К.В. К изучению фауны насекомых заповедных участков Галичьей горы (Липецкая область) // Охрана природы Центр.-Черноз. полосы. Воронеж, 1968. № 6. С. 176–196.
- Цуриков М.Н. Классификация методов отлова жуков и других беспозвоночных. Web-page. СПб., 2003. (<http://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/tsurik4.htm>)
- Цуриков М.Н. Гуманные методы исследования беспозвоночных // Запов. справа в Україні. 2004. Т. 9. Вып. 2. С. 52–57.
- Цуриков М.Н. Три ловушки с приманками для сбора беспозвоночных // Зоол. журн. 2006а. Т. 85. № 5. С. 656–658.
- Цуриков М.Н. Простые ловушки для сбора беспозвоночных // Зоол. журн. 2006б. Т. 85. № 6. С. 760–765.
- Цуриков М.Н. Жуки Липецкой области. Воронеж, 2009. 332 с.
- Цуриков М.Н., Цуриков С.Н. Природосберегающие методы исследования беспозвоночных животных в заповедниках России: Тр. Ассоциации особо охраняемых природных территорий Центрального Черноземья России. Вып. 4. Тула, 2001. 130 с.
- Чернышев В.Б. Экология насекомых. М., 1996. 304 с.
- Ясюкевич В.В., Давидович Е.А. Влияние наблюдаемого и ожидаемого изменения климата на распространение насекомых // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. 23. М., 2010. С. 316–333.
- Alonso-Zarazaga M.A., Lyal C.H.C. 1999. A world catalogue of families and genera of Curculionoidea (Insecta: Coleoptera). Barcelona, 1999. 315 p.
- Colonnelli E. 2004. Catalogue of Ceutorhynchinae of the World, with a key to genera (Insecta: Coleoptera: Curculionidae). Barcelona, 2004. 124 p.
- Löbl I., Smetana A. (Eds.). Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 1. Stenstrup: Apollo Boors. 2003. 819 p.
- Löbl I., Smetana A. (Eds.). Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 2. Stenstrup. 2004. 942 p.
- Löbl I., Smetana A. Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 3. Stenstrup. 2006. 690 p.
- Löbl I., Smetana A. Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 4. Stenstrup. 2007. 935 p.
- Löbl I., Smetana A. Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 5. Stenstrup. 2008. 670 p.
- Löbl I., Smetana A. Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 6. Stenstrup. 2010. 924 p.
- Silfverberg H. Enumeratio nova Coleopterorum Fennoscandiae, Daniae et Baltiae. Sahlbergia. 2004. Vol. 9. P. 1–111.

**QUANTITATIVE LIMITS TO THE NUMBER OF COLEOPTERA SPECIES
(COLEOPTERA, INSECTA) OF A LOCAL FAUNA (CASE STUDY:
COLEOPTERA SPECIES OF LIPETSK OBLAST)**

M.N. Tsurikov

A sixteen-year research completed in 2010 resulted in finding 2470 (100,0%) Coleoptera species belonging to 92 families (100,0%). It is shown that the first three years of research allowed revealing over 90,0% of the families out of the total number of families found over the sixteen years of active research, whereas it took ten years to identify the same percentage of Coleoptera species. The study singled out 9 families displaying the exhaustion of species composition over the sixteen years of investigation and 8 families nearing this condition. It was found out that different families require 2-15 years to study over 90,0% of their species out of the total number of species identified during the sixteen-year research. It was demonstrated that in order to accelerate the rate of investigating the species composition of a region under study, it is crucial to conduct research for several years, throughout the whole season, applying the maximum possible number of research methods and making the use of light traps mandatory.

Key words: Coleoptera, study of species composition, Lipetsk oblast.

Сведения об авторе: *Цуриков Михаил Николаевич* – ст. науч. сотр. лаборатории энтомологии заповедника Галичья гора, кан. биол. наук; 399240 Липецкая область, Задонский район, п/о Донское, (mntsurikov@rambler.ru).

УДК 595.799:591 (470.1)

ЛАНДШАФТНО-ЗОНАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ШМЕЛЕЙ (HYMENOPTERA, APIDAE, *BOMBUS* LATR.) СЕВЕРО-ВОСТОКА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

М.М. Долгин, Н.И. Филиппов

Рассмотрено распределение шмелей по ландшафтно-климатическим зонам и подзонам северо-востока европейской части России. Фауна шмелей данной территории представлена 35 видами из 11 подродов. Наибольшее число видов обнаружено в средней и крайне северной тайге – 27 и 20 видов соответственно наименьшее в северной тундре – 3. По южной тайге проходит северная граница ареала 2 видов шмелей, средней тайге – 4, северной тайге – 1, крайне северной – 3, лесотундре – 5 и южной тундре – 9 видов.

Ключевые слова: шмели, ландшафтно-зональное распределение, европейский Северо-Восток.

На данный момент в мировой фауне насчитывается 250 видов шмелей из 38 подродов (Williams, 1998). Шмели обитают, в основном, в умеренных широтах, а точнее – в бореальной и суббореальной зонах Голарктики. Вообще же естественный ареал рода *Bombus* Latr. включает все материки, кроме Австралии и, естественно, Антарктиды (Подболоцкая, 1988; Ефремова, 1990). Сейчас они интродуцированы в Исландию, Австралию, Тасманию, Новую Зеландию, а также на Азорские острова (Williams, 1998). В Африке эти насекомые обитают лишь на средиземноморском побережье. В Северном полушарии они продвинулись далеко на север и встречаются за полярным кругом: на Шпицбергене, в Гренландии, на островах Врангеля и на Новой Земле, но не зарегистрированы на островах Франца-Иосифа, Северной Земле, Новосибирских островах и п-ове Таймыр. Крайними северными точками, где были отмечены шмели, являются острова Элсмита, Алерт – 82°30' с.ш. и северная оконечность Гренландии, мыс Шмелке 81°50' с.ш. (Скориков, 1922). Крайней же южной точкой их распространения является Огненная Земля (Milligon, 1961). Шмели отсутствуют во всех аридных областях Северного полушария (Ефремова, 1990).

Шмели являются важным компонентом таежных и тундровых экосистем европейского Северо-Востока России. Одной из составляющих исследования биологии и экологии представителей рода *Bombus* Latr., как и любых других живых организмов, является их ландшафтно-зональное распределение. Цель настоящей работы – изучение распространения шмелей по ландшафтными зонам и подзонам европейского Северо-Востока России.

Исследуемая территория имеет четкие границы на севере (побережье Баренцева моря) и востоке (Уральские горы). На юге граница проходит по Северным Увалам, а западная менее отчетлива, ее можно провести по Тиманскому кряжу и равнинной территории, называемой обычно Западным Притиманьем.

Материал собирали с начала июля по конец августа 2004–2010 гг. в подзонах южной, средней, северной и крайне северной тайги, лесотундры и южной тундры (рис. 1). Численность и видовое богатство шмелей в этот период максимальны, и их отлов в данное время наносит минимальный ущерб популяциям. Кроме того, нами обработаны коллекции шмелей зоологического музея Института биологии Коми научного центра УрО РАН, зоологического института РАН, Коми государственного педагогического института и Зоологического музея химико-биологического факультета Сыктывкарского государственного университета. Всего обработано около 7000 экз. шмелей. Используются также литературные данные (Купчикова, 1960; Седых, 1974, Татарин, Кулакова, 2007).

Шмелей собирали с помощью энтомологического сачка методом безвыборочного вылова всех встреченных особей. Данный подход технически соответствует методу индивидуального безвыборочного сбора видов «на исчерпание популяции», который используется для исследования насекомых-опылителей (Песенко, 1972, 1982). Этот метод позволяет получить случайную выборку, которая дает достоверные данные при использовании методов математической статистики для интерпретации полученных результатов. Минимальный объем выборки с каждой исследованной точки составляет не менее 100 экз.

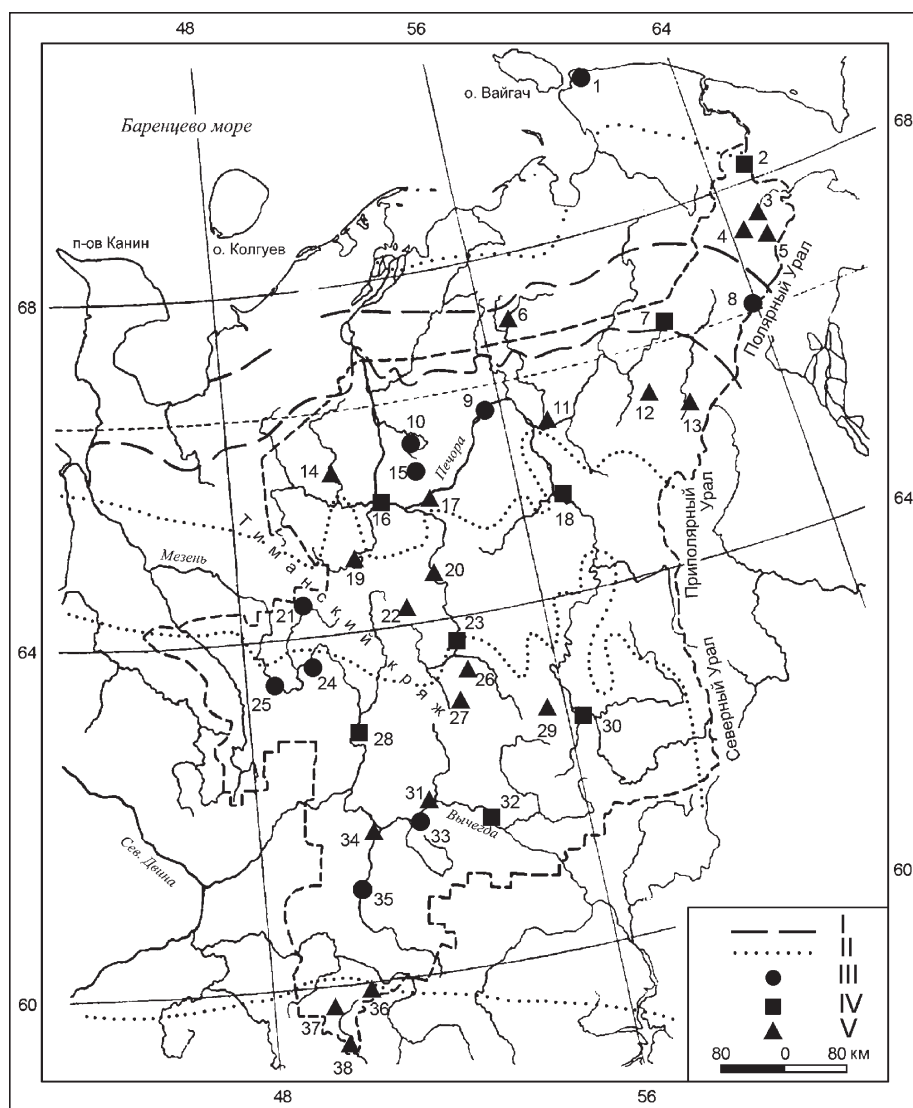


Рис. 1 Картограмма района исследований. I – границы ландшафтных зон; II – границы ландшафтных подзон; III – коллекционные материалы; IV – данные литературы; V – собственные сборы. Типичная тундра: 1 – пос. Амдерма. Южная тундра: 2 – р. Кара, 3 – р. Ния-Ю, 4 – г. Воркута, 5 – заказник Хребтовый. Лесотундра: 6 – ст. Красный Камень, 7 – пос. Харьягинск, 8 – пос. Харута. Крайне северная тайга: 9 – г. Инта, 10 – пос. Усинск, 11 – дер. Васькино, 12 – оз. Нижне-Маерское, 13 – памятник природы «Лемвинский», 14 – р. Тобыш, 15 – оз. Волочанское, 16 – с. Усть-Цильма, 17 – пос. Щельяюр. Северная тайга: 18 – г. Печора, 19 – р. Печорская Пижма, 20 – пос. Том, 21 – дер. Латьюга, 22 – заказник Белая Кедва. Средняя тайга: 23 – г. Ухта, 24 – заказник «Седьюский», 25 – пос. Усогорск, 26 – р. Ёирва, 27 – заказник Вежа-Вожский, 28 – заказник Сойвинский, 29 – пос. Троицко-Печорск, 30 – г. Емва, 31 – с. Небдино, 32 – с. Усть-Кулом, 33 – биостанция СыктГУ, 34 – окрестности г. Сыктывкара, 35 – с. Визинга. Южная тайга: 36 – с. Летка, 37 – с. Прокопьевка

Собранных насекомых обрабатывали в лабораторных условиях: накалывали на энтомологические булавки, этикетировали и затем идентифицировали с помощью определителей (Løken, 1973; Панфилов, 1978). Виды подрода *Psithyrus* определяли по А. Løken (1984). Для идентификации самцов дополнительно использовали морфологию копулятивного аппарата.

При анализе полученных данных о ландшафтно-зональном распределении шмелей проводили кластерный анализ для качественной формы индекса

Чекановского–Сьеренсена (I_{csa}) (Песенко, 1982; Мэгарран, 1992).

В результате исследований на территории Северо-Востока европейской части России зарегистрировано 36 видов шмелей из 11 подродов (таблица). Самыми крупными по числу видов подродами являются *Psithyrus* (9 видов), *Thoracobombus* (7 видов), *Pyrobombus* (6 видов), *Bombus* s. str. (4 вида), *Alpinobombus* (3 вида). Остальные подроды включают по 1–2 вида.

Распространение шмелей на Северо-Востоке европейской части России

№	Вид	Тайга				Лесо- тундра	Тундра	
		ю.	ср.	сев.	кр. сев.		ю.	сев.
1	<i>Bombus (Psithyrus) barbutellus</i> (Kirby, 1802)	+	+	-	+	-	-	-
2	<i>Bombus (Ps.) bohemicus</i> Seidl, 1837	+	+	+	+	-	-	-
3	<i>Bombus (Ps.) campestris</i> (Panzer, 1801)	-	-	-	+	-	-	-
4	<i>Bombus (Ps.) flavidus</i> Eversmann, 1852	-	+	+	+	+	+	-
5	<i>Bombus (Ps.) maxillosus</i> Klug, 1817	-	-	-	+	-	-	-
6	<i>Bombus (Ps.) norvegicus</i> (Sparre-Schneider, 1918)	-	+	-	-	-	-	-
7	<i>Bombus (Ps.) quadricolor</i> (Lepeletier, 1832)	+	+	-	-	-	-	-
8	<i>Bombus (Ps.) rupestris</i> (Fabricius, 1793)	+	-	-	-	-	-	-
9	<i>Bombus (Ps.) sylvestris</i> (Lepeletier, 1832)	+	+	+	+	+	+	-
10	<i>Bombus (Laesobombus) laesus</i> Morawitz, 1875	+	+	-	-	-	-	-
11	<i>Bombus (Thoracobombus) ruderarius</i> (Muller, 1776)	+	-	-	-	-	-	-
12	<i>Bombus (Th.) muscorum</i> (Linnaeus, 1758)	-	+	-	-	-	-	-
13	<i>Bombus (Thoracobombus) humilis</i> Illiger, 1806	-	+	-	-	-	-	-
14	<i>Bombus (Th.) pascuorum</i> (Scopoli, 1763)	+	+	+	+	+	+	-
15	<i>Bombus (Th.) deuteronymus</i> Schulz, 1906	-	+	-	-	-	-	-
16	<i>Bombus (Th.) schrencki</i> Morawitz, 1881	+	+	+	+	+	+	-
17	<i>Bombus (Th.) veteranus</i> (Fabricius, 1793)	+	+	+	+	+	-	-
18	<i>Bombus (Megabombus) consobrinus</i> Dahlbom, 1832	-	+	+	+	+	-	-
19	<i>Bombus (Mg.) hortorum</i> (Linnaeus, 1761)	+	+	+	+	+	-	-
20	<i>Bombus (Kallobombus) soroensis</i> (Fabricius, 1777)	-	+	+	-	-	-	-
21	<i>Bombus (Alpinobombus) balteatus</i> Dahlbom, 1832	-	-	+	+	+	+	+
22	<i>Bombus (Al.) hyperboreus</i> Schonherr, 1809	-	-	-	-	-	-	+
23	<i>Bombus (Al.) polaris</i> Curtis, 1835	-	-	-	-	-	-	+
24	<i>Bombus (Subterraneobombus) distinguendus</i> Morawitz, 1869	+	+	+	+	-	-	-
25	<i>Bombus (Pyrobombus) cingulatus</i> Wahlberg, 1854	+	+	+	+	+	-	-
26	<i>Bombus (Pr.) jonellus</i> (Kirby, 1802)	+	+	+	+	+	+	-
27	<i>Bombus (Pr.) hypnorum</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+	+	-
28	<i>Bombus (Pr.) lapponicus</i> (Fabricius, 1793)	-	-	+	+	+	+	-

Продолжение таблицы

№	Вид	Тайга				Лесо- тундра	Тундра	
		юж.	ср.	сев.	кр. сев.		юж.	сев.
30	<i>Bombus (Pr.) pratorum</i> (Linnaeus, 1761)	+	+	+	+	+	–	–
31	<i>Bombus (Bombus) lucorum</i> (Linnaeus, 1761)	+	+	+	+	+	+	–
32	<i>Bombus (s. str.) patagiatus</i> Nylander, 1848	–	+	–	–	–	–	–
33	<i>Bombus (s. str.) sporadicus</i> Nylander, 1848	–	+	+	+	+	+	–
34	<i>Bombus (s. str.) terrestris</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	–	–	–	–	–
35	<i>Bombus (Cullumanobombus)</i> <i>semenoviellus</i> Skorikov, 1910	–	+	–	–	–	–	–
36	<i>Bombus (Melanobombus) sichelii</i> Radoszkowski, 1859	+	+	–	–	–	–	–
Итого 36		19	28	18	20	15	10	3

Примечание: юж. – южная, ср. – средняя, сев. – северная, кр. сев. – крайне северная; «+» – вид присутствует, «–» – вид отсутствует.

Ниже приведена характеристика видовой разнообразия шмелей по ландшафтно-климатическим зонам и подзонам.

Подзона южной тайги занимает 3% от площади Северо-Востока европейской части России. Сборы проводили в двух точках, всего было выявлено 19 видов из 8 подродов. Только здесь нами были отмечены 2 вида: *Bombus (Ps.) rupestris* и *Bombus (Th.) ruderarius*. Севернее эти виды не отмечены. Меньшее видовое богатство шмелей южной тайги по сравнению со средней обусловлено малой площадью, которую занимает эта подзона, и как следствие, меньшим разнообразием биотопов.

Средняя тайга занимает более одной трети территории Северо-Востока европейской части России. Материал по фауне шмелей собран в 13 точках. В этой подзоне отмечено наибольшее число видов шмелей (28), которые относятся к 10 под родам. По территории средней тайги проходит северная граница распространения 4 видов: *Bombus (Ps.) quadricolor*, *Bombus (Ls.) laesus*, *Bombus (s.str.) terrestris*, *Bombus (Melanobombus) sichelii*. Исключительно в подзоне средней тайги выявлены 7 видов: *Bombus (Ps.) norvegicus*, *Bombus (Th.) muscorum*, *Bombus (Thoracobombus) humilis*, *Bombus (Th.) deuteronymus*, *Bombus (Pr.) modestus*, *Bombus (s.str.) patagiatus*, *Bombus (Cu.) semenoviellus*.

Для северотаежной подзоны материал получен из 5 точек. Зарегистрировано 18 видов шмелей, относящихся к 8 под родам, что говорит о постепенном уменьшении видовой богатства при продвижении на север. В этой подзоне проходит северная граница распространения *Bombus (Kl.) soroeensis* и южная

граница ареалов *Bombus (Al.) balteatus* и *Bombus (Pr.) lapponicus*.

В крайне северной тайге материал собирался в 9 точках. Выявлено небольшое увеличение числа видов шмелей (20 из 7 подродов) по сравнению с северотаежными ландшафтами, за счет редких видов – *Bombus (Ps.) campestris* и *Bombus maxillosus*. По территории крайне северной тайги проходит северная граница распространения 3 видов: *Bombus (Ps.) barbutellus*, *Bombus (Ps.) bohemicus* и *Bombus (St.) distinguendus*.

В лесотундровой зоне (материал имеется из 3 точек) отмечено 15 видов шмелей из 6 подродов. Здесь проходит северная граница ареала 5 видов: *Bombus (Th.) veteranus*, *Bombus (Mg.) consobrinus*, *Bombus (Mg.) hortorum*, *Bombus (Pr.) cingulatus*, *Bombus (Pr.) pratorum*.

На территории южной тундры материал получен из 4 точек. Фауна шмелей этой подзоны представлена 10 видами, относящимися к 5 под родам. Видовое богатство шмелей южной тундры увеличивается за счет проникновения сюда некоторых типично таежных видов, которые заходят далеко на север по интразональным и антропогенным ландшафтам. У 9 видов шмелей (*Bombus (Ps.) flavidus*, *Bombus (Ps.) sylvestris*, *Bombus (Th.) pascuorum*, *Bombus (Th.) schrencki*, *Bombus (Pr.) jonellus*, *Bombus (Pr.) hypnorum*, *Bombus (Pr.) lapponicus*, *Bombus (s.str.) lucorum*, *Bombus (s.str.) sporadicus*) в этой подзоне проходит северная граница распространения.

В подзоне типичной тундры фауна шмелей представлена типичными арктическими (*Bombus (Al.) hyperboreus*, *Bombus (Al.) polaris*) и арктобореальными (*Bombus (Al.) balteatus*) видами, 2 из которых (*Bombus*

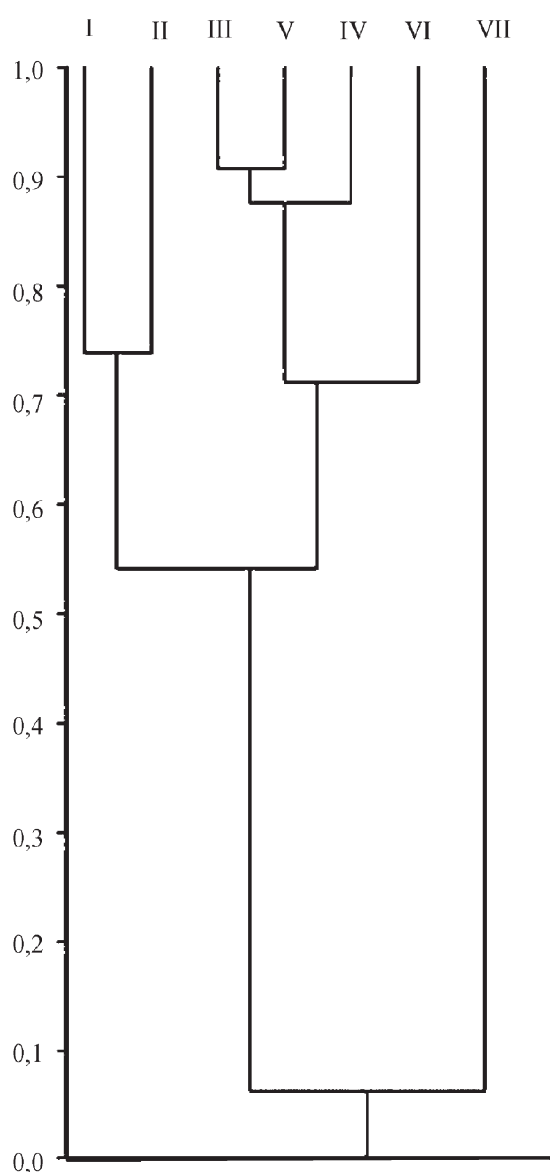


Рис. 2 Дендрограмма сходства фауны шмелей различных ландшафтных зон и подзон I – южная тайга, II – средняя тайга, III – северная тайга, IV – крайне северная тайга, V – лесотундра, VI – южная тундра, VII – северная тундра

(*Al. hyperboreus*, *Bombus (Al.) polaris*) встречаются лишь на этой территории (Седых, 1974). Фауна шмелей типичной тундры имеет наименьшее сходство с фаунами представителей рода *Bombus* Latr. других типов биотопов, что связано с низким уровнем видового богатства (3 вида, из которых два отмечены только в этой подзоне). Затем разделяется еще два кластера: первый – это северная, крайне северная тайга, лесотундра и южная тундра, а во второй входят южная и средняя тайга. Большее сходство северной тайги с лесотундрой, чем с крайне северной тайгой, связано с наличием в последней двух видов шмелей, отмеченных только в этой подзоне. Объединение в один кластер таежных, лесотундровых и тундровых ландшафтов является следствием взаимопроникновения таежных и тундровых видов. Бореальные виды шмелей проникают в южную тундру по интразональным и антропогенным ландшафтам, в свою очередь представители рода *Bombus* Latr., характерные для арктических территорий, распространяются по Тиманскому кряжу до подзоны северной тайги. Последний кластер представлен двумя подзонами – южной и средней тайгой, что обусловлено большим видовым богатством и проникновением южных видов, у которых в подзоне средней тайги проходит северная граница ареала.

Таким образом, на основе собственных сборов, обработки коллекционных материалов и анализа литературы на Северо-Востоке европейской части России выявлено 36 видов шмелей из 11 подродов. Число видов рода *Bombus* Latr. постепенно уменьшается с юга на север. По южной тайге проходит северная граница ареала 2 видов шмелей, по средней тайге – 4 видов, по северной тайге – 1 вида, по крайне северной – 3 видов, по лесотундре – 5 видов и по южной тундре – 9 видов. Распределение видов рода *Bombus* Latr. на европейском Северо-Востоке России носит ярко выраженный зональный характер.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ефремова З.А. Материалы по истории изучения фауны и экологии шмелей // Экология насекомых и их охрана / Межвуз. Сб. науч. тр. Ульяновск, 1990. С. 44–56.
- Купчикова Л.М. Шмели Коми АССР и их питание // Тр. Коми фил. АН СССР. Сыктывкар, 1960. № 9. С. 82–91.
- Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М., 1992. 182 с.
- Панфилов Д.В. Определительные таблицы видов сем. Аридае – Пчелиные // Определитель насекомых европейской части СССР. Л., 1978. Т. 3. Ч. 1. С. 508–519.
- Песенко Ю.А. К методике количественного учета насекомых-опылителей // Экология. 1972. Вып. 1. С. 89–95.
- Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М., 1982. 287 с.
- Подболоцкая М.В. Анализ распространения палеарктических шмелей (Hymenoptera, Apidea, *Bombus* Latr.) // Связи энтомофаун северной Европы и Сибири. Л., 1988. С. 142–147.
- Седых К.Ф. Животный мир Коми АССР. Беспозвоночные. Сыктывкар, 1974. 188 с.
- Скориков А.С. Шмели Палеарктики. Ч. 1. Общ. биол. (с включением зоогеографии) // Изв. Сев. Обл. станции защиты растений от вредителей. 1922. Т. 4. Вып. 1. С. 5–160.

- Татаринев А.Г., Кулакова О.И. Наземные беспозвоночные. Булавоусые чешуекрылые, жалоносные перепончатокрылые, стрекозы // Биоразнообразие водных и наземных экосистем Полярного Урала /Отв. ред. докт. биол. наук М.В. Гецен. Сыктывкар, 2007. С. 169–181.
- Løken A. Studies on Scandinavian Bumblee Bees // *Norks ent. Tidsskr.* 1973. Vol. 20. P. 1–218.
- Løken A. Scandinavian species of the genus *Psithyrus* Lepelletier (Hymenoptera, Apidae) // *Entomol. Scandinavica*. 1984. Vol. 23. P. 1–45.
- Milliron H.E. Revised classification of the bumblebees – a synopsis (Hymenoptera, Apidae) // *J. Kans. ent. Soc.* 1961. Vol. 34. P. 49–61.
- Williams P.H. An annotated checklist of the bumble bees with an analysis of patterns of description (Hymenoptera: Apidae, Bombini) // *Bull. of the Nat. Hist. Mus. London. Ent. Ser.* 1998. Vol. 67. 1. P. 79–152.

Поступила в редакцию 18.06.11

LANDSCAPE DISTRIBUTION OF BUMBLEBEES (HYMENOPTERA, APIDAE, *BOMBUS* LATR.) OF EUROPEAN NORTH-EAST OF RUSSIA

M.M. Dolgin, N.I. Filippov

In article the data of species landscape distribution of bumblebees of European North-East of Russia is given. There are 35 species from 11 subgenus on studied area. The greatest number of species is registered in the middle (27) and extremely northern (20) taiga, the smallest number of species (only 3) is found in northern tundra. 2 species of bumblebees have their northern borders in the southern taiga, 4 – in the middle taiga, 1 – in the northern taiga, 3 – in the extremely northern taiga, 5 – in forest-tundra and 9 – in the southern tundra.

Key words: bumblebees, landscape and zone distribution, European North-East of Russia.

Сведения об авторах: Долгин Модест Михайлович – зав. отделом экологии животных Института биологии Коми НЦ УрО РАН, докт. биол. наук, профессор (mdolgin@ib.komisc.ru); Филиппов Николай Ильич – аспирант Института биологии Коми НЦ УрО РАН (philippovni@mail.ru).

УДК 574.5 (262.5)

ВЕРТИКАЛЬНАЯ СТРУКТУРА ФИТО- И ЗООПЛАНКТОНА СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ЧЕРНОГО МОРЯ (РАЙОН ГЕЛЕНДЖИКА)

Ж.П. Селифонова, О.Н. Ясакова

В 2005 и 2007 гг. проанализировано вертикальное распределение биомассы фито- и зоопланктона в 11-мильной зоне г. Геленджик (свал глубин). Летом в верхней части эвфотической зоны отмечено цветение воды, вызванное массовым размножением кокколитофориды *Emiliania huxleyi*. Концентрация зоопланктона в нижнем слое скопления оказалась в 1,5–3,0 раза выше, чем в период вспышки хищного гребневика-вселенца *Mnemiopsis leidyi*. В конце весны биомасса крупных холодноводных рачков *Calanus euxinus*, *Pseudocalanus elongatus* достигала $1,3 \text{ г/м}^3$, в начале лета – $2,4 \text{ г/м}^3$, причем эту биомассу формировали главным образом крупные веслоногие раки *Calanus euxinus* и сагитты *Sagitta setosa*. Одной из вероятных причин такого явления следует считать уменьшение пресса гребневика *M. leidyi* на зоопланктон. Климатические особенности последних лет (аномально жаркое лето и начало осени) и более раннее появление в планктоне гребневика *Beroe ovata* могут привести к дальнейшему увеличению запасов организмов холодноводного комплекса в северо-восточной части Черного моря.

Ключевые слова: фитопланктон, зоопланктон, вертикальная структура, северо-восточная часть, Черное море.

За последние десятилетия в экосистеме Черного моря под воздействием естественных и антропогенных факторов произошли катастрофические изменения, затронувшие основные компоненты планктонного сообщества: фитопланктон, простейшие, зоопланктон, макропланктон, рыбы и дельфины (Виноградов и др., 1992б). Наиболее серьезные изменения отмечены в прибрежном зоопланктоне после интродукции и натурализации хищного гребневика *Mnemiopsis leidyi* A.Agassiz, 1865 в конце 1980-х годов (Виноградов и др., 1989). Под прессом *M. leidyi* многие черноморские копеподы исчезли из состава планктона (Губанова, 2003). Резко (в 3–7 раз) сократилось обилие зоопланктона, включая личинок донных животных, что в свою очередь привело к снижению до 30% биомассы зообентоса и подрыву кормовой базы рыб (Ковалев и др., 1995). В глубинных слоях моря эти изменения считались не столь значительными, но и здесь, начиная с середины 1990-х годов, отмечено снижение запасов интерзонального вида копепод *Calanus euxinus* (Hulsemann, 1991) в верхней части основного пикноклина (Виноградов и др., 1993). В конце 1990-х годов в Черное море вселился другой хищный гребневик *Beroe ovata* Mayer, 1912, который образовал с мнемипсисом пару «хищник-жертва» (Виноградов и др., 2000). Массовое развитие *B. ovata* почти на порядок уменьшило популяцию мнемип-

сиса и привело к возрастанию численности зоопланктона и пелагофильной молоди рыб. Многолетние изменения численности зоопланктона сопровождались падением обилия фитопланктона и его структурной перестройкой – доминированием диатомовых и примнезиевых водорослей вместо динофитовых, что привело к снижению кормовой ценности альгоценозов (Паутова и др., 2007). Известно, что динамика таксономического состава и показателей развития фитопланктона в полной мере отражает процессы, происходящие в Черном море, а соотношение биомассы фито- и зоопланктона является критерием оценки состояния его экосистемы (Брянцев, Брянцева, 2003; Юнев и др., 2009).

Цель работы – изучение вертикального распределения фито- и зоопланктона в районе свала глубин северо-восточной части Черного моря (г. Геленджик), закономерностей их формирования и изменения в зависимости от основных факторов среды.

Материал и методика

Материал получен в 82/83-м и 120-м рейсах НИС «Акванавт» Южного отделения Института океанологии 29 июня 2005 г. и 22 мая 2007 г. Анализ вертикальной структуры фито- и зоопланктона проводили в 11-мильной зоне на траверзе Голубой и Геленджикской бухт над глубинами 1,3–1,6 км в светлое время суток.

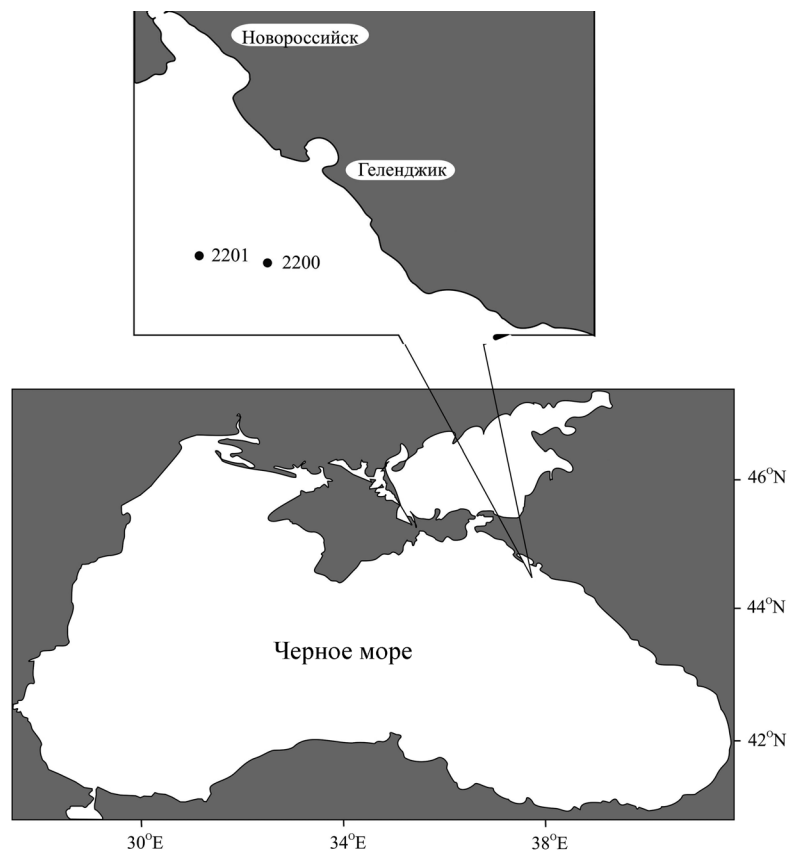


Рис. 1. Схема станций отбора проб планктона в северо-восточной части Черного моря

Координаты станций: 44.458N, 38.017E; 44.485N, 37.88E. Отбор проб воды на фитопланктон, гетеротрофный бактериопланктон, гидрохимию и измерения гидрофизических параметров были выполнены с помощью зонда «Sea Bird 911/11plus». Границы отбора батометрических проб устанавливали после предварительного зондирования вертикальных профилей температуры и плотности. Определяли глубину нахождения сезонного и основного пикноклина, а также глубину нахождения сероводородных вод (по значению $\sigma_t = 16,2$).

Пробы фитопланктона объемом 1,5 л сгущали методом обратной мягкой фильтрации через ядерные фильтры с диаметром пор 1–2 мкм. В качестве фиксатора использовали раствор нейтрального 40%-го формальдегида, фиксировали до конечной концентрации 1–2%. Клетки просматривали в счетной камере Нажотта при увеличении $\times 400$. Биомассу водорослей оценивали объемным методом, используя оригинальные и литературные данные измерений объема клеток для каждого вида (Брянцева и др., 2005).

Зоопланктон собирали послойно (10-метровой протяженности) большой сетью Джеди (диаметр входного отверстия 37 см, размер ячеек 120 мкм) с по-

мощью замыкателей конструкции Н.В. Ясакова (Ясакова, Селифонова, 2007) и Нансена. Аналогично (Шушкина, Виноградов, 2002) численность зоопланктона рассчитывали с поправкой на уловистость сети (коэффициент Б/С). Пробы фиксировали 2–4%-м раствором нейтрального формальдегида и обрабатывали в лабораторных условиях по стандартной методике. Биомассу рассчитывали с помощью стандартных методов (Петипа, 1957).

Результаты

В конце июня 2005 г. верхний квазиоднородный слой (ВКС), прогретый до 22°C, имел толщину 10 м. В нижней части термоклина температура медленно снижалась, достигая минимума 7°C на глубине 70 м. Максимальная концентрация кислорода отмечена в слое 15–50 м (до 350 μM), минимальная ($< 0,6 \mu\text{M}$) зафиксирована на границе появления сероводорода ($> 0,3 \mu\text{M}$) на изопикне 16,11 $\text{кг}/\text{м}^3$ (начало слоя плотности 15,95 $\text{кг}/\text{м}^3$) (рис. 2). В вертикальном распределении биомассы зоопланктона отмечено два максимума. Верхний максимум был приурочен к ВКС и термоклину, где концентрировалась некормовая ночесветка *Noctiluca scintillans* (Macart.) Kof. et Swezy,

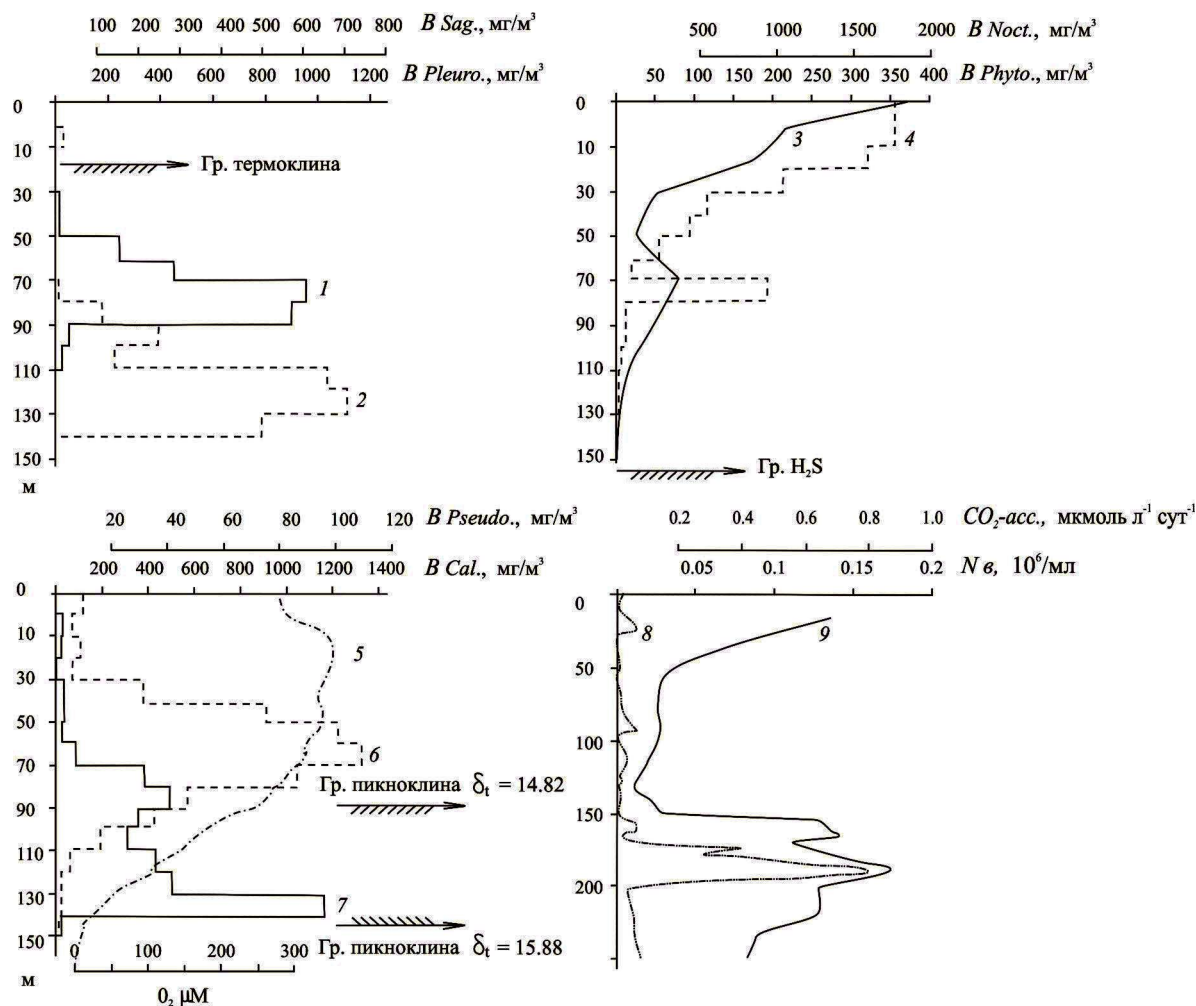


Рис. 2. Вертикальное распределение планктона в июне 2005 г.: 1 – биомасса плевробрахии, $B\ Pleuro$ (mg/m^3), 2 – биомасса сагитт, $B\ Sag$ (mg/m^3), 3 – биомасса фитопланктона, $B\ Phyto$ (mg/m^3), 4 – биомасса ноктилюки, $B\ Noct$ (mg/m^3), 5 – концентрация кислорода, 6 – биомасса псевдокалянуса, $B\ Pseudo$ (mg/m^3), 7 – биомасса калянуса, (mg/m^3), 8 – темновая ассимиляция CO_2 микроорганизмами, CO_2 -асс. ($\mu\text{моль л}^{-1}\text{сут}^{-1}$), 9 – численность бактерий, N_b ($10^6/\text{мл}$). Стрелками показана верхняя и нижняя границы (максимального градиента) основного пикноклина

1921 ($1,8\text{ г}/\text{м}^3$), нижний максимум кормового планктона – к слою основного пикноклина. Вертикальное распределение отдельных видов животных чередовалось с глубиной. Подповерхностный слой был насыщен организмами тепловодного комплекса *Pleuropolyphemoides* (Leuck, 1859), *Centropages ponticus* Karav., 1894 меропланктоном – личинками двустворчатых моллюсков, полихет, усоногих и десятиногих раков, мелкими каланидами *Acartia clausi* Giesbrecht, 1889, *Paracalanus parvus* (Claus, 1863), их молодью и науплиусами. Из указанных организмов только акарция и паракалянус проникали до глубины 50 м. С глубиной резко уменьшалось количество ночесветки, однако в холодном промежуточном слое (ХПС) формировался второй максимум ее биомассы ($1\text{ г}/\text{м}^3$). Копеподы *Pseudocalanus elongatus* (Воеск) были распределены по всему столбу воды, причем копепоиды

и науплиусы были приурочены к ВКС и слою сезонного термоклина. С глубиной закономерно возрастало количество старших копепоидов CIV-V (47%) и самок FVI (53%). Половозрелые псевдокалянусы достигали максимума ($0,1\text{ г}/\text{м}^3$) на глубине 50–70 м, где заметно возрастала концентрация органических форм азота, фосфора, а также нитритов ($>14\ \mu\text{M}\ \text{Norg.}$, $0,25\ \mu\text{M}\ \text{Porg.}$, $0,12\ \mu\text{M}\ \text{NO}_2$) (Селифонова и др., 2009). Скопления псевдокалянусов совпадали со скоплениями хищного гребневика *Pleurobrachia pileus* (Müller, 1776) ($1\text{ г}/\text{м}^3$). Среди гребневиков преобладали некрупные особи размером до 5,5 мм. В ХПС заметно возрастало количество *Calanus euxinus* ($0,48\text{ г}/\text{м}^3$). Популяция вида почти наполовину была представлена метанауплиусами и старшими копепоидными стадиями CIV–V. В глубже лежащих слоях вплоть до 130–150 м, где содержание кислорода до-

стигало $< 0,6 \mu\text{M}$, наблюдался слой высокой концентрации хищной сагитты *Sagitta setosa* Muller, 1847 ($0,7 \text{ г/м}^3$) и гемипопуляций *C. euxinus* CV-VI ($1,2 \text{ г/м}^3$).

К тем же глубинам, что и ночесветка, был приурочен максимум биомассы фитопланктона. Первый максимум биомассы фитопланктона отмечен у поверхности ($0,4 \text{ г/м}^3$); его основу на 70% формировали примнезиевые водоросли, в частности кокколитофорида *Emiliana huxleyi* (Lohm.) Hay at Mohler, 1967. С глубиной численность фитопланктона плавно снижалось до минимума. Наряду с кокколитофоридами вплоть до нижней границы сезонного термоклина заметные скопления образовывали динофитовые водоросли родов *Gymnodinium*, *Prorocentrum*, *Protoperidinium*, *Neoceratium* и диатомовые *Pseudosolenia calcar-avis* (Schultze) Sundström, 1986, *Dactyliosolen fragilissimus* (Bergon) Hasle 1996, *Chaetoceros affinis* Lauder, 1864, *Cerataulina pelagica* (Peragallo) Schütt, 1896, *Leptocylindrus danicus* Cleve, 1889. В ХПС второй глубинный максимум фитопланктона ($0,17 \text{ г/м}^3$) формировали холодноводные диатомовые водоросли *Pseudonitzschia pseudodelicatissima* (Hasle) Hasle, 1993, *Nitzschia tenuirostris* Mer. (90% биомассы). В слое основного пикноклина отмечены скопления *Proboscia alata* (Brightwell) Sundström, 1986 (до 75% по биомассе) и *P. calcar-avis* ($< 18\%$ по биомассе). Причем в верхней части основного пикноклина обнаружены скопления хризофитовых водорослей *Dinobryon* sp., а в его нижней части – мелких гетеротрофных жгутиковых.

Во второй половине мая 2007 г. летний прогрев воды только начался. Вертикальная протяженность ВКС составляла 5 м, температура – $18,5^\circ\text{C}$. В этом слое концентрировались главным образом мелкие каляниды *Paracalanus parvus* ($0,15 \text{ г/м}^3$), меропланктон – личинки Cardiidae, Mytilidae, *Nassarius reticulatus* (Linnaeus, 1758), Spionidae (*Polydora* sp., *Microspio mecznikowianus* (Claparede, 1869), *Harmothoe* sp.) и фитопланктон ($0,3 \text{ г/м}^3$), состоящий на 65% из динофитовых, диатомовых водорослей и 30% примнезиевых водорослей (кокколитофорид) (рис. 3). Верхний довольно выраженный максимум зоопланктона наблюдался под слоем сезонного термоклина, нижний, значительно меньший по величине ($1,3 \text{ г/м}^3$) был приурочен к слою пикноклина. В слое верхнего максимума биомассы были сосредоточены главным образом ноктилюка ($12,5 \text{ г/м}^3$), *Acartia clausi* ($0,3 \text{ г/м}^3$), а также фитопланктон – динофитовые и диатомовые водоросли родов *Gyrodinium*, *Dinophysis*, *Scrippsiella trochoidea* (Stein) Balech, 1988, *Pseudosolenia calcar-avis*, *Proboscia alata* ($0,5 \text{ г/м}^3$). В

целом, вертикальный профиль биомассы фитопланктона определялся динофитовыми, вклад которых в общую биомассу колебался от 38 до 99%. Слой повышенной биомассы гребневикулов *Pleurobrachia pileus* ($0,5\text{--}0,6 \text{ г/м}^3$) был отмечен на глубине 40–60 м, он почти совпадал со вторым максимумом биомассы динофитовых водорослей ($0,13 \text{ г/м}^3$). Протяженность этого слоя достигала 40 м; в нем преобладали особи с размерами 4,5–9,0 мм. К этому слою были приурочены максимальные скопления *P. elongatus* ($0,5 \text{ г/м}^3$). В ХПС отмечалось некоторое увеличение биомассы *C. euxinus* и *P. elongatus*. Наблюдения показали, что основная масса копепод, представленная гемипопуляцией половозрелых особей *C. euxinus*, скоплением половозрелых самок *P. elongatus*, была сосредоточена в слое основного пикноклина на глубине 90–130 м. В верхней части пикноклина отмечен небольшой пик биомассы ноктилюки и фитопланктона. Фитопланктон на 95–99% был представлен динофитовыми водорослями *Prorocentrum cordatum* (Ostenfeld, 1901) Dodge, 1975, *P. compressum* (Bailey, 1850) Abé ex Dodge, 1975, *P. micans* Ehrenberg, 1833, *Scrippsiella trochoidea*, *Protoperidinium granii* (Ostenfeld) Balech 1974, *P. divergens* (Ehrenberg) Balech, 1974, *P. depressum* (Bailey) Balech, 1974 и видами рода *Gyrodinium*. Этот слой совпадал со слоем скопления крупных сагитт размером до 18 мм, которые из-за малочисленности давали невысокую биомассу – до $0,35 \text{ г/м}^3$.

Обсуждение результатов

Исследования вертикальной структуры фито- и зоопланктона проводили в конце весны и начале лета, когда популяция хищного *M. leidyi* не оказывает существенного воздействия на зоопланктон (Виноградов и др., 2000, 2005). Размножение *M. leidyi* обычно начинается в конце июня при поверхностной температуре воды 21°C , а его основной биотоп – ВКС и слой сезонного термоклина (Виноградов и др., 1993). В наших исследованиях слои концентрации зоопланктона имели большую вертикальную протяженность, что обычно наблюдается у свала глубин на внешней границе ОЧТ (Виноградов и др., 1992а). Во второй половине мая подповерхностный максимум был резко выражен за счет ноктилюки (до $12,5 \text{ г/м}^3$) и организмов кормового зоопланктона (акарции и паракалянуса) ($0,45 \text{ г/м}^3$). Ноктилюка – организм холодноводного комплекса зоопланктона, который приурочен к глубинным биотопам (20–75 м), но в зависимости от ряда причин (волнение, стратификация вод) может находиться непосредственно у поверхности (Зернова, 1981; Виноградов и др., 1987). По способу питания ноктилюка относится к детрито-

и сапрофагам (Коваль, 1984). Обычно численность ноктилюки возрастает в апреле–мае в период отмирания диатомовых водорослей и соответствует гетеротрофной фазе развития планктонного сообщества, когда запас биогенов иссякает, а накопленный запас фитопланктона дает основу для развития гетеротрофов. Известно, что пики ноктилюки совпадают с периодом цветения воды диатомовыми водорослями, которыми, как и мелким зоопланктоном, она питается (Зернова, 1981). В 2005 и 2007 гг. вертикальные профили ноктилюки и фитопланктона были сопряжены. Следует отметить, что в первой декаде апреля 2007 г. на мелководье северо-восточного шельфа биомасса ноктилюки была крайне низка (43 мг/м^2), встречался этот организм далеко не на всех станциях (Селифонова, 2012).

По наблюдениям (Виноградов и др., 1992б), в апреле на мелководье заканчивается нерест калянусов и псевдокалянусов и основная часть их популяций мигрирует в глубинные биотопы моря и пополняет запасы зоопланктона. В мае 2007 г. в нижнем слое скопления зоопланктона биомасса крупных холодноводных рачков – калянуса и псевдокалянуса достигала $1,3 \text{ г/м}^3$. В конце июня обычно увеличивается количество гребневика мнемипсиса, выедающего зоопланктон ВКС и слоя сезонного термоклина, очевидно поэтому в июне 2005 г. верхний максимум зоопланктона был менее выражен и слагался в основном из ноктилюки с биомассой $1,8 \text{ г/м}^3$. В то же время биомасса организмов батипелагического комплекса, населяющих нижние слои ХПС и воды основного пикноклина, куда не проник гребневик, достигала очень высоких величин ($2,4 \text{ г/м}^3$). Эта биомасса слагалась главным образом из калянусов и хищной сагитты. На мелководье северо-восточного шельфа в аналогичный период 2005 г. другими исследователями (Виноградов и др., 2006) также отмечено увеличение численности сагитты до нескольких тысяч экз./ м^2 . По данным этих авторов, для биомассы прибрежного зоопланктона характерна значительная межгодовая изменчивость, так что этот показатель в течение вегетационного сезона, как в переходной зоне, так и в водах над склоном, может менять свое значение в 3 раза.

До вселения мнемипсиса биомасса зоопланктона в верхнем слое максимума достигала $1,5\text{--}3,0 \text{ г/м}^3$ (Виноградов и др., 1987). В нижнем слое максимума (нижней части ХПС и в зоне основного пикноклина), где сосредоточивалось 30–50% биомассы всего зоопланктона в столбе воды, его биомасса составляла $\geq 4,5 \text{ г/м}^3$. В конце 1980-х – начале 1990-х годов гребневик начал проникать в подтермокли-

ные слои, иногда вплоть до основного пикноклина (Виноградов и др., 1992б), и для него стали доступны гемипопуляции CIV–VI калянусов. После этого биомасса калянуса начала быстро снижаться и летом 1991 г. она была в среднем в 2,5 раза ниже, чем в 1989 г., а в 1992 г. – втрое ниже, чем в 1991 г. В нашем случае в июне 2005 г. концентрация зоопланктона в нижнем слое скопления оказалась в 1,5–3,0 раза выше, чем в период вспышки хищного гребневика-вселенца. Одной из вероятных причин увеличения численности организмов нижнего слоя максимума является, очевидно, уменьшение пресса мнемипсиса на зоопланктон. В 2005 г. по сравнению с предыдущими годами на мелководье северо-восточного шельфа количество хищного гребневика снизилось в 2–3 раза (Виноградов и др., 2006), что могло способствовать увеличению биомассы зоопланктона в нижних слоях его концентрации. Сравнение данных, полученных разными исследователями в июне 2004, 2005 (Виноградов и др., 2006) и июне 2008 г. (Селифонова, 2011), показало, что биомасса зоопланктона в мелководной и переходной зонах была примерно на одном уровне.

Известно, что глубина залегания дневного максимума биомассы зоопланктона зависит от вертикальной стратификации гидрохимических параметров, связанных с особенностями циркуляции вод (Виноградов и др., 1990). По нашим данным, в июне 2005 г. максимум нитритов располагался на горизонте появления глубинного сероводорода ($16,10 \text{ кг/м}^3$), что почти в 2 раза больше наблюдавшегося в 2004 г. ($0,15 \text{ мкМ}$) (Селифонова и др., 2009). Численность микроорганизмов была несколько ниже средних величин, полученных другими авторами (Sorokin et al., 1995). Обычно в ХПС она составляет $(0,2\text{--}0,4) \cdot 10^6$ кл./мл, в зоне хемоклина (ХК) – $(0,3\text{--}1,2) \cdot 10^6$ кл./мл. Следовательно уровень эвтрофирования вод в зоне аэробиса был невысок. Первый пик плотности бактерий ($0,17 \cdot 10^6/\text{мл}$) отмечен у поверхности и совпадал с максимумами концентрации ночесветки и фитопланктона. К нему были приурочены максимальные значения органических форм азота ($14,7 \text{ мкМ}$). В пределах сезонного термоклина количество бактерий составляло $0,13 \cdot 10^6/\text{мл}$; глубже 50 м резко снижалось, оставаясь очень низким вплоть до редокс-зоны. Второй выраженный пик бактерий ($0,2 \cdot 10^6/\text{мл}$) отмечен в ХК (155–240 м). Высокие значения темновой CO_2 фиксации бактериями наблюдались на глубине 150–160 м и совпадали с максимальными концентрациями нитритов и нитратов, а также в верхней части сероводородной зоны (170–190 м), где отмечена повышенная

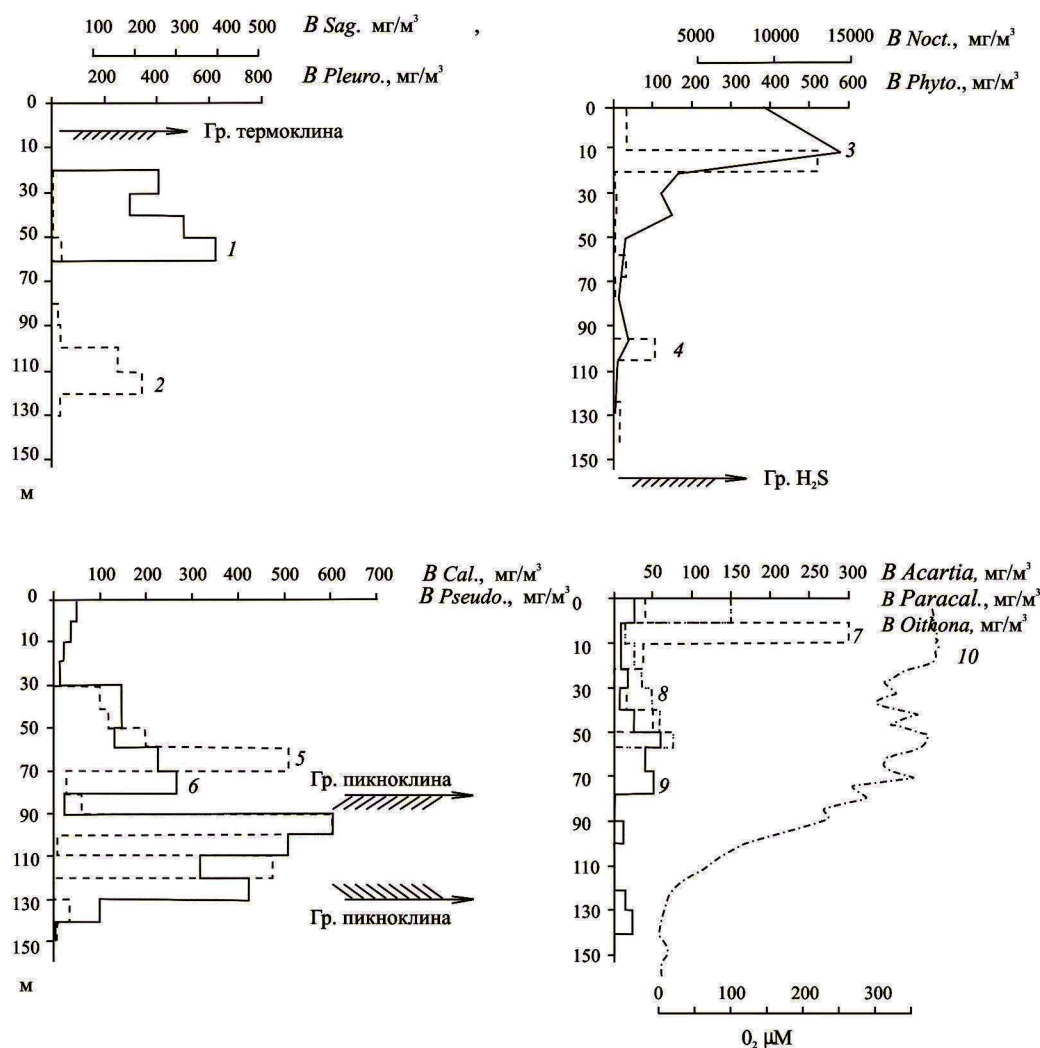


Рис. 3. Вертикальное распределение планктона в мае 2007 г.: 1 – биомасса плевробрахии, *B Pleuro* (мг/м³), 2 – биомасса сагитты, *B Sag* (мг/м³), 3 – биомасса фитопланктона, *B Phyto* (мг/м³), 4 – биомасса ноктилюки, *B Noct* (мг/м³), 5 – биомасса псевдокалянуса, *B Pseudo* (мг/м³), 6 – биомасса калануса, (мг/м³), 7 – биомасса акартии, *B Acartia* (мг/м³), 8 – биомасса паракалянуса, *B Paracal.* (мг/м³), 9 – биомасса ойтоны, *B Oithona* (мг/м³), 10 – концентрация кислорода

численность бактерий. Известно, что гидродинамика вод предопределяет два типа распределения фитопланктона – равномерный зимне-весенний в перемешанных водах (0–100 м) и неравномерный летне-осенний с образованием максимума над или под термоклином в стратифицированных водах (Зернова, 1981). Для последнего характерно наличие богатого поверхностного слоя над пикноклином (0–20, 0–50 м), бедного в слое максимальных градиентов плотности и обедненного глубинного (75–100 м). В нашем случае в слое верхнего максимума весной были сосредоточены диатомовые, динофитовые водоросли кокколитофориды, летом – кокколитофориды. Скопление водорослей в сравнительно узких слоях воды создает благоприятные условия для откорма растительноядных животных. Преобладание в планктоне слабо потребляемых водорослей *E. huxleyi*, *Pseudosolenia calcar-avis*, видов рода *Neoceratium*, а

также потенциально-токсичных или вызывающих цветение воды видов диатомовых и динофитовых водорослей указывает на отсутствие корреляционной связи между биомассами фито- и зоопланктона. Если в конце 1970-х годов в сезонной сукцессии фитопланктона северо-восточного шельфа был отмечен четкий весенне-летний переход от диатомовой стадии развития к динофитовой (Зернова, 1981), то ныне все изменения в составе лидирующих видов происходят в комплексе «диатомовые–кокколитофориды» (Паутова и др., 2007). По данным авторов биотопом цветения мезотрофно-олиготрофных вод кокколитофоридой *E. huxleyi* является верхний 10–15-метровый слой.

Таким образом, существенные изменения структуры планктонного фитоценоза произошли только в верхней части эвфотической зоны. Снижение уровня эвтрофикации вод, климатические особенности последних лет (аномально жаркое лето и начало осени),

повышение температуры ВКС способствуют более раннему появлению в планктоне гребневика *V. ovata* и в свою очередь увеличению количества организмов нижнего слоя максимума зоопланктона. Это может привести к дальнейшему росту запасов организмов

холодноводного комплекса в северо-восточной части Черного моря.

Все участникам экспедиций, помогавшим в сборе материала, авторы приносят свою искреннюю признательность.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Брянцев В.А., Брянцева Ю.В. Соотношение биомассы фито- и зоопланктона как критерий оценки состояния черноморской экосистемы // Риб. господарство України. 2003. Т. 24. № 1. С. 37–39.
- Брянцева Ю. В., Лях А. М., Сергеева А. В. Расчет объемов и площадей поверхности одноклеточных водорослей Черного моря. Севастополь, 2005. 25 с. (Препринт / НАН Украины, Институт Биологии Южных морей).
- Виноградов М.Е., Флинт М.В., Николаева Г.Г. Вертикальное распределение мезопланктона в открытых районах Черного моря в весенний сезон // Современное состояние экосистемы Черного моря. М., 1987. С. 144–162.
- Виноградов М.Е., Шушкина Э.А., Мусаева Э.И., Сорокин П.Ю. Новый вселенец в Черное море – гребневик *Mnemiopsis leidyi* (A.Agassiz) (Ctenophora: Lobata) // Океанология. 1989. Т. 29. Вып. 2. С. 293–299.
- Виноградов М.Е., Мусаева Э.И., Семенова Т.Н. Факторы, определяющие положение нижнего слоя концентрации мезопланктона в Черном море // Океанология, 1990. Т. 30. Вып. 2. С. 295–305.
- Виноградов М.Е., Шушкина Э.А., Мусаева Э.И., Николаева Г.Г. Вертикальное распределение черноморского мезопланктона зимой 1991 г. // Зимнее состояние экосистемы Черного моря (по материалам 21-го рейса НИС «Витязь», 8 февраля–9 апреля 1991 г.). М., 1992а. С. 103–119.
- Виноградов М.Е., Сапожников В.В., Шушкина Э.А. Экосистема Черного моря. М., 1992б. 112 с.
- Виноградов М.Е., Шушкина Э.А., Николаева Г.Г. Состояние зооценоза открытых районов Черного моря в конце лета 1992 г. // Океанология. 1993. Т. 33. № 3. С. 382–387.
- Виноградов М.Е., Шушкина Э.А., Анохина Л.Л., Востоков С.В., Кучерук Н.В., Лукашева Т.А. Массовое развитие гребневика *Beroe ovata* Eschscholtz у северо-восточного побережья Черного моря // Океанология. 2000. Т. 40. № 1. С. 52–55.
- Виноградов М.Е., Лебедева Л.П., Виноградов Г.М., Мусаева Э.И., Лукашева Т.А., Засько Д.Н., Анохина Л.Л., Сивкович А.Е. Мониторинг пелагических сообществ северо-восточной части Черного моря в 2004 г.: макро- и мезопланктон // Океанология. 2005. Т. 45. № 3 С. 381–392.
- Виноградов М.Е., Лебедева Л.П., Лукашева Т.А., Анохина Л.Л. Состояние сообществ прибрежного мезопланктона северо-восточной части Черного моря в 2005 г. // Океанология. 2006. Т. 46. № 6. С. 868–877.
- Губанова А.Д. Долговременные изменения численности копепод рода *Acartia tonsa* Dana в Севастопольской бухте // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор) Севастополь: Экокси-Гидрофизика. 2003. С. 94–103.
- Зернова В.В. Сезонные изменения видовой структуры фитоценоза северо-восточной части Черного моря // Экология морского фитопланктона. М., 1981. С. 43–64.
- Ковалев А.В., Островская Н.А., Скрыбин В.А., Загородняя Ю.А. Состояние зоопланктона как кормовой базы рыб // Современное состояние ихтиофауны Черного моря. Севастополь, 1995. С. 131–151.
- Коваль Л.Г. Зоо- и некрозоопланктон Черного моря. Киев, 1984. 126 с.
- Паутова Л.А., Микаэлян А.С., Силкин В.А. Структура планктонных фитоценов шельфовых вод северо-восточной части Черного моря в период массового развития *Emiliania huxleyi* в 2002–2005 гг. // Океанология. 2007. Вып. 47. № 3. С. 1–10.
- Петина Т.С. О среднем весе основных форм зоопланктона Черного моря // Тр. Севастопольской биол. ст. Киев, 1957. Т. 9. № 1. С. 39–57.
- Селифонова Ж.П., Якушев Е.В., Часовников В.К., Пименов Н.В., Подымов О. И., Ясакова О.Н. Комплексные океанологические исследования вертикальной структуры северо-восточной части Черного моря в 82/83-м рейсе научно-исследовательского судна «Акванавт» // тез. докл. XI междунар. науч.-техн. конференции «Современные методы и средства океанологических исследований» (МСОИ 2009). 25–27 ноября 2009 года. Москва, 2009. Ч. 1. С. 191–194.
- Селифонова Ж.П. Весенне-летнее состояние мезопланктона северо-восточной части Черного моря (по результатам экспедиций НИС «Денеб») // Комплексные исследования Черного моря (в экономической зоне России). Ростов-на-Дону, 2012. С. 115–120
- Шушкина Э.А., Виноградов М.Е. Сравнение концентрации зоопланктона, определяемой по данным различных сетей, батометров и по наблюдениям из подводных аппаратов, использовавшихся в черноморских экспедициях ИО РАН // Комплексные исследования северо-восточной части Черного моря. М., 2002. С. 459–468.
- Юнев О.А., Шульман Е.Г., Юнева Т.В., Мончева С. Соотношение запасов мелких пелагических рыб и биомассы фитопланктона как индикатор состояния экосистемы пелагиали Черного моря // ДАН. 2009. Т. 428. № 3. С. 426–429.
- Ясакова О.Н., Селифонова Ж.П. Новый компактный замыкатель для вертикальных замыкающихся мезопланктонных сетей // Океанология. 2007. Т. 47. № 4. С. 631–632.
- Sorokin Y.I., Sorokin P.Y., Avdeev V.A., Sorokin D.Y., Ichenko S.V. Biomass, production and activity of bacteria in the Black Sea, with special reference to chemosynthesis and sulfur cycle // Hydrobiology. 1995. Vol. 308. P. 61–76.

**VERTICAL STRUCTURE PHYTO- AND ZOOPLANKTON
OF THE NORTHEASTERN BLACK SEA (NEAR GELENDZHİK TOWN)**

Zh.P. Selifonova, O.N. Yasakova

The vertical structure of biomass of phyto- and zooplankton in 11 mile zone of the northeastern Black Sea (Gelendzhik) is analyzed during 2005 and 2007. *Emiliana huxleyi* blooms in the upper layer of euphotic zone is revealed in Summer. Biomass of zooplankton in the bottom layer of concentration has appeared in 1.5-3 times above, than in the period of outburst of predatory ctenophore-invader *Mnemiopsis leidyi*. In late Spring the biomass of big coldwater copepods *Calanus euxinus*, *Pseudocalanus elongatus* are attained 1.3 g/m³, in beginning Summer – 2.4 g/m³, mainly *C. euxinus* and *Sagitta setosa*. The reduction of press of ctenophore *Mnemiopsis leidyi* on zooplankton – the probable reasons of this phenomenon. Climatic features of last years (abnormal hot Summer – beginning Autumn) and earlier occurrence in plankton ctenophore *Beroe ovata* can lead to the further increase in stocks of organisms of coldwater complex in the northeast Black Sea.

Ключевые слова: phytoplankton, zooplankton, vertical structure, the northeastern Black Sea.

Сведения об авторах: Селифонова Жанна Павловна – доцент Государственного морского университета имени адмирала Ф.Ф. Ушакова, канд. биол. наук (selifa@mail.ru); Ясакова Ольга Николаевна – мл. научный сотр. Института аридных зон Южного научного центра РАН, Ростов-на-Дону.

УДК 581.5.422.2

ОСОБЕННОСТИ ТРОПИЧЕСКОЙ ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ КАРДАМОНОВЫХ ГОР КАМБОДЖИ

А.Н. Кузнецов, С.П. Кузнецова

Представлена наиболее полная характеристика лесных древостоев, сформировавшихся на разных элементах рельефа Кардамоновых гор (склонах, внутренних хребтах и плато), в границах района Самкос. В ходе исследований отмечены лесные деревья, принадлежащие к 49 семействам, лианы – к 33, наземные травы – к 28, эпифиты – к 16, полуэпифиты – к 4 и паразитические растения – к 3 семействам. Основу лесных древостоев на равнине (150–200 м над ур. моря), горном плато (900–1000 м над ур. моря) и северном склоне плато формируют деревья из семейства двукрылоплодных (Dipterocarpaceae): на равнине с выходами туфов и кристаллических сланцев это *Dipterocarpus tuberculatus*, на грядах, сложенных сланцами, – *D. alatus*, на горном склоне и плато – *D. costatus* и *D. turbinatus*. Содоминантами в древостоях на плато являются деревья из семейств чайных (*Schima wallichii*) и ногоплодных (*Podocarpus imbricatus*), на склонах – стеркулиевые (*Tarrietia javanica*), на равнине, в зависимости от эдафона, – ирвингиевые (*Irvingia malayana*), пальмы (*Corypha lecontei*), комбретовые (*Terminalia mucronata*). На северном краю горного плато сформировались постоянно влажные полидоминантные леса, верхний подъярус которых сложен деревьями из следующих семейств: магнолиевые (*Kmeria duperreana*), чайные (*Anneslea fragrans*), элеокарповые (*Sloanea sinensis*), ногоплодные (*Podocarpus imbricatus*) и пальмы (*Livistona saribus*). Типично горные виды присутствуют только в этой части обследованной территории (своеобразный рефугиум), и такие виды немногочисленны: деревья – *Betula alnoides* (Betulaceae), *Sloanea sinensis* (Elaeocarpaceae), *Kmeria duperreana* (Magnoliaceae), *Rhododendron moulmainense* (Ericaceae); травы – *Viola* sp. (Violaceae), папоротник *Angiopteris* sp. (Marattiaceae); эпифит *Vaccinium tonkinense* (Ericaceae). Обследованные лесные древостои являются горными (нижняя граница среднегорного пояса) только согласно их орографической приуроченности. Размерные параметры и структура древостоев на пологих поверхностях (склоны с уклоном 5–10°) на высотах 800–1000 м над ур. моря сопоставимы с таковыми для высокоствольных лесов на дренированных почвах равнин Индокитая (50–300 м над ур. моря). Смена видов рода *Dipterocarpus* на высотном градиенте следующая: *D. alatus* (до 250 м над ур. моря) – *D. costatus* (200–600 м) – *D. turbinatus* (550–900 м).

Ключевые слова: Камбоджа, Кардамоновы горы, муссонный тропический лес, структура леса.

Исследования растительности на территории Камбоджи (как составной части провозглашенного Францией в 1887 г. «Индокитайского союза») велись до середины прошлого века преимущественно силами французских ботаников. Результатом работ стала флористическая сводка «Flore Generale de l'Indochine» (Lecompte, 1907–1951), а также отдельно по Камбодже – труды В. Rollet (1972) и Р. Du Phon (1982, а также 1970, 1999, 2000, цит. по: Webb, 2005). После обретения независимости в 1954 г. и до середины 90-х годов исследований практически не проводилось. Из немногих публикаций по данному региону следует упомянуть Р. Ashton (1971) – общее состояние лесов для ФАО (организация при ООН). На 70-е годы пришелся один из наиболее мрачных периодов в новейшей истории Камбоджи – правление (1976–1978) лидера

партии «красных кхмеров» (или «пещерных коммунистов») генерала Пол Пота. С 1978 г., когда войска Вьетнама вошли в Камбоджу, чтобы остановить геноцид, начинается более чем десятилетняя партизанская война. В результате огромные лесные территории страны становятся местом проведения военных операций и оказываются покрытыми минными заграждениями. Наличие хаотично расположенных минных полей до настоящего времени представляет реальную угрозу, в том числе и для проведения экспедиционных исследований.

С 90-х годов прошлого века возобновились исследования в Кардамоновых горах, основная задача которых состоит в изучении растительного и животного мира в контексте обоснования формирования охраняемых территорий. До настоящего времени на-

учные исследования ведутся в основном за счет финансовых и организационных усилий таких международных природоохранных организаций, как Flora & Fauna International (FFI), BirdLife International, WWF Indochina (Blasco et al., 1996; Momberg, 1999; Meng, 2000; Daltry, 2002; Daltry, 2003; Webb, 2003; Webb, 2005). В экспедиционные отряды приглашаются ученые-эксперты – специалисты по лесным тропическим растениям и отдельным группам животных. Из имеющихся публикаций наиболее представительны работы С. Webb (2003, 2005), ориентированные на создание карт растительности двух районов Кардамоновых гор – Аурал и Самкос (Phnom Aural Wildlife Sanctuary и Phnom Samkos Wildlife Sanctuary). В свою очередь этот исследователь, как и Р. Rundell (1999), цитирует работы Р. Dy Phon (1970, 1999, 2000), обладающей, по-видимому, наибольшим опытом работы в Камбодже. При характеристике разных типов лесной растительности Кардамоновых гор С. Webb приводит списки доминирующих семейств деревьев, отдельные роды и единично – виды лесных растений. В работе F. Momberg (1999) и J. Daltry (2003) эти списки еще короче, а у М. Meng (2000) приведены местные кхмерские названия с перечислением растений разных жизненных форм и короткими эпитетами, к примеру «лианы с диаметром стебля менее 1 см», «ротанговые пальмы», «фиги, подобные баньяну», «все формы бамбука», «невысокий бамбук»). Столь неглубокая разработка таксономического состава лесной растительности не дает понимания сложения лесов. Настоящая статья направлена на то, чтобы восполнить пробел в знаниях о видовом составе и вертикальном строении первичных тропических лесов Кардамоновых гор.

Объекты и методы исследований

Исследования лесной растительности Кардамоновых гор (район Самкос) проводил с 10 по 23 декабря 2010 г. экспедиционный отряд, сформированный FFI, Королевским университетом и министерством окружающей среды Камбоджи.

Складчато-блоковые горы Кравань, или Кардамоновы, расположенные в юго-западной части Камбоджи, сложены кристаллическими породами и мезозойскими песчаниками. Горы распадаются на ряд отдельных массивов (Алексеева, 2000), имеют отметки до 1700 м над ур. моря (Webb, 2005), при этом преобладающие высоты 1100–1200 м. Район Самкос представляет собой горный массив с высотными отметками от 900 до 1300–1450 м, в последнем случае это вершины внутренних горных хребтов на плато. Общая поверхность плато имеет уклон в западном на-

правлении – в сторону акватории Сиамского залива. Плато сложено плитами древнего мезозойского песчаника (Алексеева, 2000).

Наши исследования были проведены на равнинных территориях (150–200 м над ур. моря), примыкающих к плато, на склонах северной экспозиции и на самом плато (север и центральная часть). Вертикальная протяженность северного склона до 1000 м. В нижней части склон относительно пологий (15–20°), в средней – выположенные участки чередуются с участками с уклоном до 40°, верхняя часть (приблизительно 200 м перед выходом на плато) имеет уклон 50–60°. На равнине и в нижней части склона преобладают почвы, развившиеся на сланцах, в средней части склона сланцы замещаются песчаником. Гидрологическая сеть на склоне развита слабо – единично отмечаются узкие (1,0–1,5 м шириной) и глубоко (до 2 м) врезанные в рельеф русла постоянных лесных водотоков. Поверхность горного плато слабо волнистая, участки с отметками 1150–1200 м сложены, как правило, песчаниками, тогда как на высоте 900–1000 м над ур. моря наряду с песчаником отмечаются выходы сланцев. При общем равнинном характере рельефа на плато присутствуют террасы (с перепадом высот 70–100 м и крутыми, до отвесных, склонами), а также гряды с превышениями до 400 м.

Климат в Камбодже муссонный (что характерно для всего Индокитая), с двумя четко выраженными сезонами: сухим (с декабря по май) и влажным (с июня по ноябрь). Для равнинных территорий средняя дневная температура по месяцам варьирует от 25 до 30°C, в горах (свыше 1000 м над ур. моря) она составляет приблизительно 20°C (Daltry, 2002). По данным Э. Добби (1952), над Кардамоновыми горами выпадает свыше 3000 мм осадков. Следует отметить, что во время нашей работы на горном плато в зоне, расположенной на расстоянии 300–400 м от северного края, даже в разгар сухого (мало дождей) сезона были обычны вечерне-ночные туманы и моросящие осадки. Ночная и дневная температуры составляли соответственно 12–15 и 18–22°C. При удалении на юг более чем на 1 км влияние туманов (облачности) ослабляется, а ночная и дневная температуры становятся выше на 3–5°C. Разница локальных климатов сказывается, как показали наши исследования, на растительности.

Геоботаническое обследование территории проводили путем составления описаний на маршрутах (протяженностью до 5 км) с прокладкой маркировочной тропы и периодической фиксацией координат, а также на временных пробных площадях (размером приблизительно 60×40 м). За основу взята геоботани-

ческая схема с элементами таксационного описания лесных древостоев (Программа и методика ..., 1974). Согласно этой схеме, мы после протяженных разнонаправленных маршрутов отобрали представительные участки лесных древостоев, на которых затем были заложены временные пробные площадки. На пробных площадках проводили подробные геоботанические описания растительности и составляли схемы вертикального строения древостоев с указанием параметров деревьев разных подъярусов. Визуально оценивали характер распределения растений разных жизненных форм по площади (равномерное, групповое, одиночное), а также проективное покрытие травами, для деревьев оценивали степень сомкнутости крон. Высоту деревьев определяли также визуально, однако там, где было возможно использовали лазерный дальномер. Ветровальные экземпляры деревьев обмеряли десятиметровой рулеткой.

Полевое определение деревьев и лиан с одревесневающим стеблем проводили на основе изучения комплекса их морфологических признаков. Составляли подробное описание ствола дерева (стебля лианы), рельефа поверхности, цвета и текстуры коры, а также среза древесины, отмечали особенности ветвления, форму кроны. Листья, цветки, плоды, собранные на поверхности почвы в листовом опаде, сопоставляли с наблюдаемыми в бинокль (18×50) в кроне дерева или лианы. Во многих случаях таксономический статус растений установлен до уровня рода. Для определения растений мы использовали доступную нам литературу (Simon Gardner, 2000; Pham Hoang Ho, 1999–2000), а также опирались на собственный (более чем 20-летний) опыт работы в разных лесных районах Вьетнама, Лаоса, Индонезии и Малайзии. Названия растений приведены в соответствии с иллюстрированной сводкой по флоре Вьетнама (Pham Hoang Ho, 1999–2000), а названия семейств – согласно Тахтаджяну (1987). Для изучения структуры почвенного покрова использовали традиционные методы закладки почвенных прикопок (Фридланд, 1964). Графически вертикальную структуру лесных древостоев мы представляем в виде вертикальных профилей – портретов лесов, в основу построения которых положены подробные геоботанические описания на маршрутах. Длина вертикальных профилей составляет 70–100 м.

Результаты и обсуждение

Обследованные нами участки территории Кардамоновых гор (район Самкос), а также прилегающей равнины облесены, но степень сохранности лесных древостоев различна. На равнинах идет процесс сведения

лесов под сельскохозяйственное освоение этих земель. На склонах Кардамоновых гор, особенно на нижних пологих участках, ведется промышленная рубка деревьев. На горном плато сохранились массивы первичных лесов. Однако местные жители и здесь добывают древесину для построек, а также изымают недревесную лесную продукцию, а именно растения и части растений (кора) для медицинских нужд, клейкий сок некоторых деревьев (в частности из рода *Garcinia*).

Основу древостоев на равнинных территориях (150–200 м над ур. моря), на склонах горного плато и на плато в диапазоне высот 900–1000 м формируют деревья из семейства двукрылоплодных (Dipterocarpaceae). В северной части плато и на внутренних хребтах плато сформировались полидоминантные древостои с единичным участием деревьев Dipterocarpaceae.

Леса равнин

На участках равнины с выходами магматических горных пород (туфов), а также кристаллических сланцев сформировались низкоствольные (4–7 м) светлые леса с доминированием *Dipterocarpus tuberculatus* (рис. 1). Содоминантами являются *Shorea obtusa* (Dipterocarpaceae), *Terminalia mucronata* (Combretaceae), *Aporosa villosa* (Euphorbiaceae) и *Morinda tomentosa* (Rubiaceae). Достопримечательностью этих лесов является пальма *Corypha lecomtei*, наиболее крупные (высотой до 10 м) экземпляры которой приурочены к понижениям рельефа, а по берегам водотоков (преимущественно сезонных) нередко образуют чистые древостои. В нашей полевой практике мы впервые отмечаем *C. lecomtei* в составе древостоев светлых диптерокарповых лесов.

На участках с мелкими среднесуглинистыми почвами, подстилаемыми сланцами, высота деревьев составляет 14–18 м, древостой сложен двумя подъярусами: верхний близок к сомкнутому, нижний – фрагментарен. В верхнем подъярусе (высота деревьев 10–18 м) содоминируют *D. tuberculatus*, *D. obtusifolius*, *Shorea obtusa* (Dipterocarpaceae), *Irvingia malayana* (Irvingiaceae), также представлены *Bombax anceps* (Bombacaceae), *Careya arborea* (Lecythidaceae), *Haldina cordifolia* (Rubiaceae), *Parinari annamense* (Chrysobalanaceae) и некоторые другие виды. Среди деревьев нижнего подъяруса (3–7 м) примечательно присутствие таких видов деревьев, как *Buchanania siamense* (Anacardiaceae) и *Phyllanthus emblica* (Euphorbiaceae). Именно древостой подобного видового состава и структуры характерны для большинства равнинных территорий Индокитая (Кузнецов, 2003б; Schmid, 1974).

На глубоких латеритных почвах, подстилаемых метаморфизированными сланцами, леса имеют высоту 40–45 м, в вертикальной структуре прослеживаются пять подъярусов (рис. 2). В верхнем подъярусе (35–45 м) доминирует *Dipterocarpus alatus*, также представлены *D. costatus* и, предположительно, *D. dyeri* (Dipterocarpaceae), *Artocarpus chaplasha* (Moraceae) и *Bombax ceiba* (Bombacaceae). Второй подъярус (22–30 м) сложен при участии следующих видов деревьев: *Anisoptera costata*, *Hopea odorata*, *Shorea roxburghii* (Dipterocarpaceae), *Combretum quadrangulare*, *Terminalia* sp. (Combretaceae), *Lagerstroemia calyculata* (Lythraceae), *Parinari annamensis* (Chrysobalanaceae), *Swintonia floribunda* (Anacardiaceae), *Tarrietia javanica* (Sterculiaceae), *Tetrameles nudiflora* (Datisceae) и представители рода *Ficus* (Moraceae) – полуэпифиты, трансформировавшиеся в крупные (порой гигантские) деревья. В третьем подъярусе (14–18 м) представлены: *Parkia sumatrana* (Mimosaceae), *Peltophorum pterocarpum* (Caesalpiniaceae), *Dalbergia* spp. (Papilionaceae), *Spondias pinnata* (Anacardiaceae), *Calophyllum* sp., *Garcinia* sp. (Guttiferae), *Cinnamomum* sp. (Lauraceae), *Elaeocarpus* sp. (Elaeocarpaceae), *Nephelium* sp., *Xerospermum noronhianum* (Sapindaceae), *Syzygium* sp. (Myrtaceae), *Chisocheton*, Gen. sp. (Meliaceae), gen. sp. (Bignoniaceae). Среди деревьев четвертого подъяруса (7–10 м) доминируют *Knema* sp. (Myristicaceae) и *Hibiscus macrophyllus* (Malvaceae), также отмечены: *Acronychia pedunculata* (Rutaceae), *Colona* sp. (Tiliaceae), *Carallia brachiata* (Rhizophoraceae), *Diospyros buxifolia*, *Diospyros* sp. (Ebanaceae), *Fagraea fragrans* (Gentianaceae), *Livistona saribus* (Palmae), *Sterculia urena*, *Pterospermum* sp. (Sterculiaceae), *Suregada multiflora*, *Aporusa* sp., *Baccaurea* sp. (Euphorbiaceae), *Dillenia* sp. (Dilleniaceae), *Ficus* spp. (Moraceae), *Polyalthia* spp. (Annonaceae), *Syzygium* sp. (Myrtaceae), *Vitex* sp. (Verbenaceae), *Barringtonia* (Lecythidaceae). Пятый подъярус (1,5–5,0 м) сформирован при участии таких видов деревьев, как *Euodia leptota*, *Clausena* sp. (Rutaceae), *Memecylon floribundum*, *Memecylon* sp. (Melastomataceae), *Syzygium longifolia* (Myrtaceae), *Allophyllus* sp. (Sapindaceae), *Antidesma* spp., *Breynia* sp., *Croton* sp., *Glochidion* sp., *Phyllanthus* sp., *Trigonostemon* sp. (Euphorbiaceae), *Ardisia* spp. (Myrsinaceae), *Cratoxylum formosum* (Guttiferae), *Gonithalamus elegans* (Annonaceae), *Grewia* sp. (Tiliaceae), *Lasianthus* sp., *Psychotria adenophylla* (Rubiaceae), *Leea rubra* (Leeaceae), *Rinorea anguifera* (Violaceae), *Streblus ilicifolia* (Moraceae), *Walsura* sp. (Meliaceae), *Pinanga quadrijuga*, *Caryota mitis*, *Didymosperma caudatum*, Gen. sp. (Palmae).

Сложная вертикальная структура лесного древостоя обусловила обилие растений таких жизненных форм, как эпифиты, полуэпифиты и лианы, в том числе с мощными (диаметром до 20 см) деревянистыми стеблями. Отмечены лианы следующих родов: *Abrus*, *Dalbergia* (Papilionaceae), *Acacia*, *Entada* (Mimosaceae), *Bauhinia*, *Caesalpinia*, *Pterolobium* (Caesalpiniaceae), *Adenia* (Passifloraceae), *Alyxia*, *Strophanthes*, *Vallaris* (Aporocynaceae), *Ampelopsis*, *Cissus*, *Tetrastigma* (Vitaceae), *Argyreia*, *Ipomoea*, *Neuropeltis* (Convolvulaceae), *Artabotrys*, *Desmos*, *Fissistigma*, *Uvaria* (Annonaceae), *Calamus*, *Korthalsia*, *Daemonorops* (Palmae), *Calycopteris*, *Combretum* (Combretaceae), *Congea*, *Gmelina*, *Sphenodesma* (Verbenaceae), *Connarus*, *Rourea* (Connaraceae), *Dioscorea* (Dioscoreaceae), *Fibraurea*, *Stephania* (Menispermaceae), *Flagellaria* (Flagellariaceae), *Gnetum* (Gnetaceae), *Jasminum* (Oleaceae), *Lygodium* (Schizeaceae), *Ventilago*, *Zizyphus* (Rhamnaceae), *Piper* (Piperaceae), *Pothos*, *Raphidophora* (Araceae), *Stemona* (Stemonaceae), *Strychnos* (Loganiaceae), *Streptocaulon*, *Toxicarpus* (Asclepiadaceae), *Tetracera* (Dilleniaceae), *Thunbergia* (Acanthaceae), *Trichosanthes* (Cucurbitaceae), *Uncaria* (Rubiaceae) и *Harrisonia perforate* (Simaroubaceae). В кронах деревьев верхнего подъяруса развиваются следующие эпифитные растения: *Drynaria quercifolia*, *Platyserium grande*, *Pyrrosia* sp. (Polypodiaceae), *Hedychium bousigonianum* (Zingiberaceae), *Hydnophytum formicarum* (Rubiaceae) – крупные экземпляры с клубневидным стеблем диаметром до 20 см; *Remusatia vivipara* (Araceae), *Aeschinanthus* sp. (Gesneriaceae), различные орхидные, в том числе *Dendrobium secundum*, *Dendrobium* spp., *Trichotosia dasyphylla*, *Cymbidium* sp. и *Luisia* sp. Среди полуэпифитов обычны *Poikilospermum suaveolens* (Sectopriaceae), *Fagraea auriculata* (Gentianaceae) и *Ficus* spp. (Moraceae). На осветленных участках обильны крупные (до 4 м) травянистые растения: имбирные (*Cenolophon oxymitrum*, *Alpinia* sp., *Ahasma* sp. и *Zingiber* sp.), а также *Calatea clossoni*, *Donax cannaeformis* (Marantaceae), *Costus speciosus* (Costaceae) и *Lindernia* sp. (Scrophulariaceae). Под пологом деревьев ярус трав фрагментарен, проективное покрытие не более 10), отмечены следующие виды: *Aglaonema fumeum*, *Alocasia grata*, *Homalomena* sp. (Araceae), *Amischolotype* spp., *Cyanotis* spp., *Murdannia* spp. (Commelinaceae), *Biophytum* sp. (Oxalidaceae), *Clerodendrum* sp. (Verbenaceae), *Cyclacanthus coccinensis* (Acanthaceae), *Cyperus* spp., *Mapania* sp. (Cyperaceae), *Dracaena* sp. (Dracaenaceae), *Hedyotis* sp., *Ophiorrhiza* spp. (Rubiaceae), *Hupersia* sp. (Lycopodiaceae), *Pandanus* sp. (Pandanaaceae), *Pellionia* sp. (Urticaceae), *Selaginella* sp. (Selag-

inellaceae), *Tacca chantrieri* (Taccaceae), папоротники *Bolbitis annamensis* и *Tectaria* sp.

Видовой состав и вертикальное строение этих лесов во многом сходны с равнинными лесами на глубоких красно-желтых ферраллитных почвах в южном Вьетнаме (Кузнецов, 2003а), при этом в лесах Вьетнама доминирует *Dipterocarpus dyeri*, а в нашем случае – *D. alatus*. Присутствие *D. alatus* указывает на большую обводненность на фоне ослабления дренажных свойств грунтов.

Леса горных склонов

На пологих участках склона плато сформировались лесные древостои со сложной вертикальной структурой (4 подъяруса) и высотой до 35 м. В верхнем подъярусе (27–35 м) содоминируют *Dipterocarpus alatus*, *D. costatus*, *Hopea odorata*, *Schorea roxburghii* (Dipterocarpaceae), также отмечены *Tarrietia javanica* (Sterculiaceae) и *Ficus* spp. (Moraceae) – полуэпифиты с жизненной формой дерева. Подчиненные подъярусы хорошо развиты, для второго подъяруса (15–22 м) характерны следующие деревья: *Balakata baccata* (Euphorbiaceae), *Gironniera subaequalis* (Ulmaceae), *Parinari annamense* (Chrysobalanaceae), *Peltophorum pterocarpum* (Caesalpinaceae), *Swintonia floribunda*, *Mangifera* sp. (Anacardiaceae), *Artocarpus* sp. (Moraceae), *Calophyllum* sp. (Guttiferae), *Cinnamomum* sp., *Litsea* sp. (Lauraceae), *Elaeocarpus* sp. (Elaeocarpaceae), *Terminalia* sp. (Combretaceae), gen. sp. (Aprocynaceae). В третьем подъярусе (7–12 м) доминирует *Knema* sp. (Myristicaceae), присутствуют также *Diospyros buxifolia*, *Diospyros* sp. (Ebenaceae), *Livistona saribus* (Palmae), *Nageia wallichiana* (Podocarpaceae), *Garcinia* spp. (Guttiferae), *Schefflera* sp. (Araliaceae), *Chisocheton* sp. (Meliaceae), Gen. sp. (Rubiaceae). В четвертом подъярусе (2–4 м) обычна пальма *Pinanga sylvestris*. Приблизительно с 500 м над ур. моря и выше отмечается древовидный папоротник *Cyathea* sp. (Cyatheaceae). Лианы многочисленны, наиболее характерны следующие виды: *Acacia pinnata*, *Entada phaseoloides* (Mimosaceae), *Abrus* sp. (Papilionaceae), *Bauhinia* sp. (Caesalpinaceae), *Fibraurea tinctoria* (Menispermaceae), *Raphidophora decursiva* (Araceae), *Thunbergia grandiflora*, *Thunbergia geofrayi* (Acanthaceae), *Ampelopsis cantoniensis* (Vitaceae), *Artabotrys* sp., *Fissistigma* spp. (Annonaceae), *Ancistrocladus* sp. (Ancistrocladaceae). Среди трав преобладают крупные папоротники из родов *Cibotium* и *Tectaria*, также присутствуют следующие растения: *Asplenium normale* (Aspleniaceae), *Egenolfia asplenifolia* (Lomariopsidaceae), *Donax cannaeformis* (Marantaceae) и *Dracaena* sp. (Dracaenaceae).

Леса горного плато

На территориях горного плато, защищенных от воздушных масс, приносящих даже в сухой период года частые морозящие осадки и туманы, а именно в его южной и центральной частях, на легких супесчаных почвах, на песчаниках, подстилаемых метаморфизированными сланцами, сформировались высокоствольные лесные древостои, имеющие сложную вертикальную структуру из четырех подъярусов (рис. 3). Все подъярусы хорошо развиты. В верхнем подъярусе (35–40 м) представлены следующие виды: *Dipterocarpus turbinatus*, *Dipterocarpus* sp. (Dipterocarpaceae); *Podocarpus imbricatus* (Podocarpaceae); *Schima wallichii* (Theaceae); *Castanopsis* sp. (Fagaceae); *Ficus* sp. (Moraceae), *Wrightia* sp. (Aprocynaceae). Деревья второго подъяруса (20–24 м) – *Anneslea fragrans* (Theaceae), *Sloanea sinensis*, *Elaeocarpus* sp. (Elaeocarpaceae), *Quercus* sp. (Fagaceae), *Sterculia* sp. (Sterculiaceae), *Canarium* sp. (Burseraceae) и многочисленные виды рода *Syzygium* (Myrtaceae). В третьем подъярусе (8–16 м) доминируют виды из рода *Garcinia* spp. (Guttiferae), также отмечены *Archidendron quocense* (Mimosaceae), *Brassaiopsis hainla*, *Schefflera* sp. (Araliaceae), *Diospyros buxifolia* (Ebenaceae), *Podocarpus nerii-folius*, *Nageia wallichiana* (Podocarpaceae), *Baccaurea* sp. (Euphorbiaceae), *Grewia* sp. (Tiliaceae), *Michelia* sp. (Magnoliaceae), *Polyalthia* sp., Gen. sp. (Annonaceae). Пальма *Livistona saribus* приурочена к временным водотокам и понижениям в рельефе, в лесном древостое встречается единично. Среди деревьев четвертого подъяруса (1,5–4,0 м) преобладают *Euodia leptota* (Rutaceae), *Pinanga sylvestris* (Palmae), представители родов *Ardisia* sp. (Myrsinaceae), *Lasianthus* (Rubiaceae), *Leea* (Leeaceae) и *Tabernaemontana* (Aprocynaceae). Фоновыми лианами являются следующие виды: *Fibraurea tinctoria* (Menispermaceae), *Piper baccatum* (Piperaceae), *Raphidophora* sp. (Araceae); отмечены также *Acacia pinnata*, *Entada phaseoloides* - стебли достигают диаметра до 40 см, часто прямостоячие высотой до 8 м, *Abrus* sp. (Fabaceae)» заменить на «*Acacia pinnata*, *Entada phaseoloides* - стебли достигают диаметра до 40 см, часто прямостоячие высотой до 8 м (Mimosaceae), *Abrus* sp. (Papilionaceae), *Anadendrum montanum*, *Pothos scandens* (Araceae), *Streptocaulon horsfieldii* (Asclepiadaceae) и лиановидный бамбук (Gen. sp.). Ярус трав фрагментарен, представлены следующие виды: *Alocasia grata* (Araceae), *Anoectochilus roxburghii* (Orchidaceae), *Egenolfia asplenifolia* (Lomariopsidaceae), *Strobilanthes maingayi* (Acanthaceae), *Taenitis blechnoides* (Adiantaceae), *Alpinia* spp., *Curcuma* sp., *Globba* sp. (Zingiberaceae), *Ardisia* sp. (Myrs-

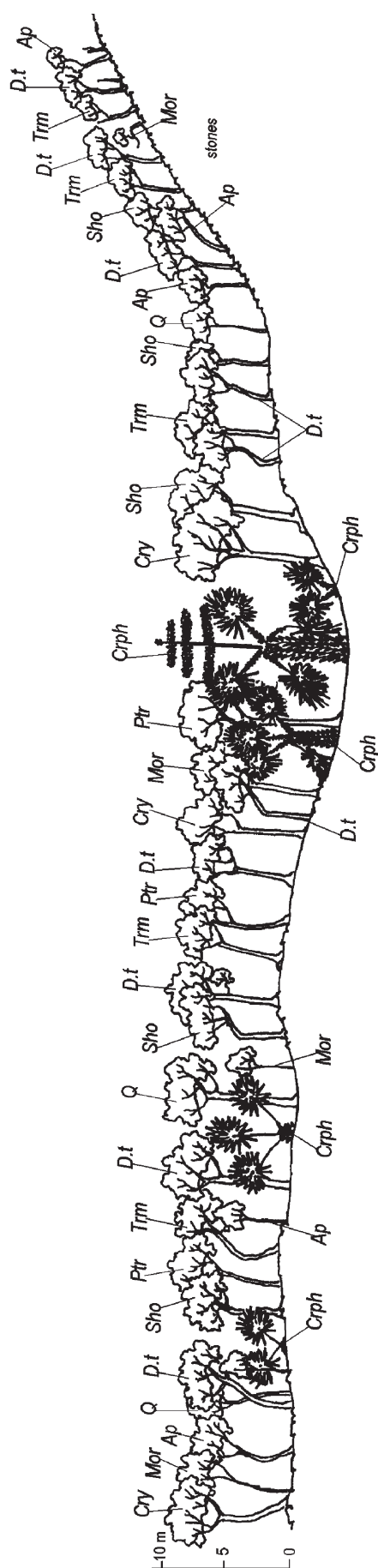


Рис. 1. Профильная диаграмма светлого диптерокарпового леса на базальтах, 150–200 м над ур. моря. Сокращения: Ap – *Aporosa villosa*, Crph – *Corypha lecomtei*, Cry – *Careya arborea*, D.t – *Dipterocarpus tuberculatus*, Mor – *Morinda tomentosa*, Ptr – *Pterocarpus macrocarpus*, Q – *Quercus*, Sho – *Shorea obtusa*, Trm – *Terminalia micronata*

inaceae), *Chirita* sp. (Gesneriaceae), *Clerodendrum* sp. (Verbenaceae), *Liriope* sp., *Peliosanthes* sp. (Convallariaceae), *Mapania* sp. (Cyperaceae), *Phrynium* sp. (Marantaceae), *Sonerilla* sp. (Melastomataceae), *Tectaria* sp. (Dryopteridaceae). Эпифиты многочисленны на стволах и в кронах деревьев преимущественно из верхнего подъяруса. Особенно разнообразны эпифиты в кроне *Schima wallichii*, что связано с текстурой коры. Так, в кроне упавшего экземпляра дерева этого вида на ветвях разных порядков ветвления отмечены следующие виды эпифитных растений: *Bulbophyllum igne-venosum*, *Ceratostylis subulata*, *Cleisostoma williamsonii*, *Coelogyne trinervis*, *Dendrobium ellipsophyllum*, *D. terminale*, *D. parviflorum*, *Eria panna*, *Microsaccum griffithii*, *Trichostia dasyphylla*, *Luisia* sp., *Oberonia* sp. (Orchidaceae), *Drynaria rigidula*, *Pyrrosia* sp. (Polypodiaceae), *Nephrolepis* sp. (Nephrolepidaceae), *Oleandra pistillaris* (Oleandraceae).

Лесные древостои северной части плато – полидоминантные, высотой до 25 м (реже до 35 м), сложены тремя подъярусами (рис. 4). Стволы деревьев покрыты мхами и пленчатыми папоротниками из семейства Нуменофиллацеае. Верхний подъярус (18–25 м) сложен следующими видами деревьев: *Anneslea fragrans*, *Schima wallichii*, *Gordonia* sp., *Ternstroemia* sp. (Theaceae), *Kmeria duperreana* (Magnoliaceae); *Sloanea sinensis*, *Elaeocarpus* sp. (Elaeocarpaceae), *Lithocarpus* sp., *Quercus* sp. (Fagaceae); *Podocarpus imbricatus* (Podocarpaceae); *Cinnamomum* sp., *Litsea* sp. (Lauraceae); *Syzygium* spp. (Myrtaceae), единично отмечены экземпляры деревьев рода *Dipterocarpus* (Dipterocarpaceae). Во втором подъярусе (6–12 м) доминируют *Garcinia* sp. (Guttiferae) и *Livistona sariibus* (Palmae), также представлены следующие виды: *Acronychia pedunculata*, *Euodia pasteuriana* (Rutaceae), *Archidendron quocense* (Mimosaceae), *Michelia* sp. (Magnoliaceae), *Podocarpus nerifolius* (Podocarpaceae), *Rhododendron moultmainense* (Ericaceae), *Aglaia* sp. (Meliaceae), *Baccaurea* sp. (Euphorbiaceae), *Grewia* sp. (Tiliaceae), *Phoebe* sp. (Lauraceae), *Schefflera* sp., Gen. sp. (Araliaceae), *Symplocos* sp. (Symplocaceae), Gen. sp. (Annonaceae), Gen. sp. (Rubiaceae), *Betula alnoides* (Betulaceae). В третьем подъярусе (1,5–3 м) доминируют пальмы *Pinanga sylvestris* и *Eurya* sp. (Theaceae). Лианы многочисленны, среди них доминирует ротанговая пальма *Calamus* sp. (Palmae), отмечены *Anaden-drum montanum*, *Pothos scandens*, *Raphidophora* sp. (Araceae), *Embelia pulchella* (Myrsinaceae), *Fibraurea tinctoria*, *Stephania* sp. (Menispermaceae), виды родов *Bauhinia* (Caesalpinaceae), *Cissus* (Vitaceae), *Ficus*, *Tetrastigma* (Moraceae), *Gnetum* (Gnetaceae), *Jasminum* (Oleaceae), *Korthalsia*, *Plectocomia* (Palmae), Mus-

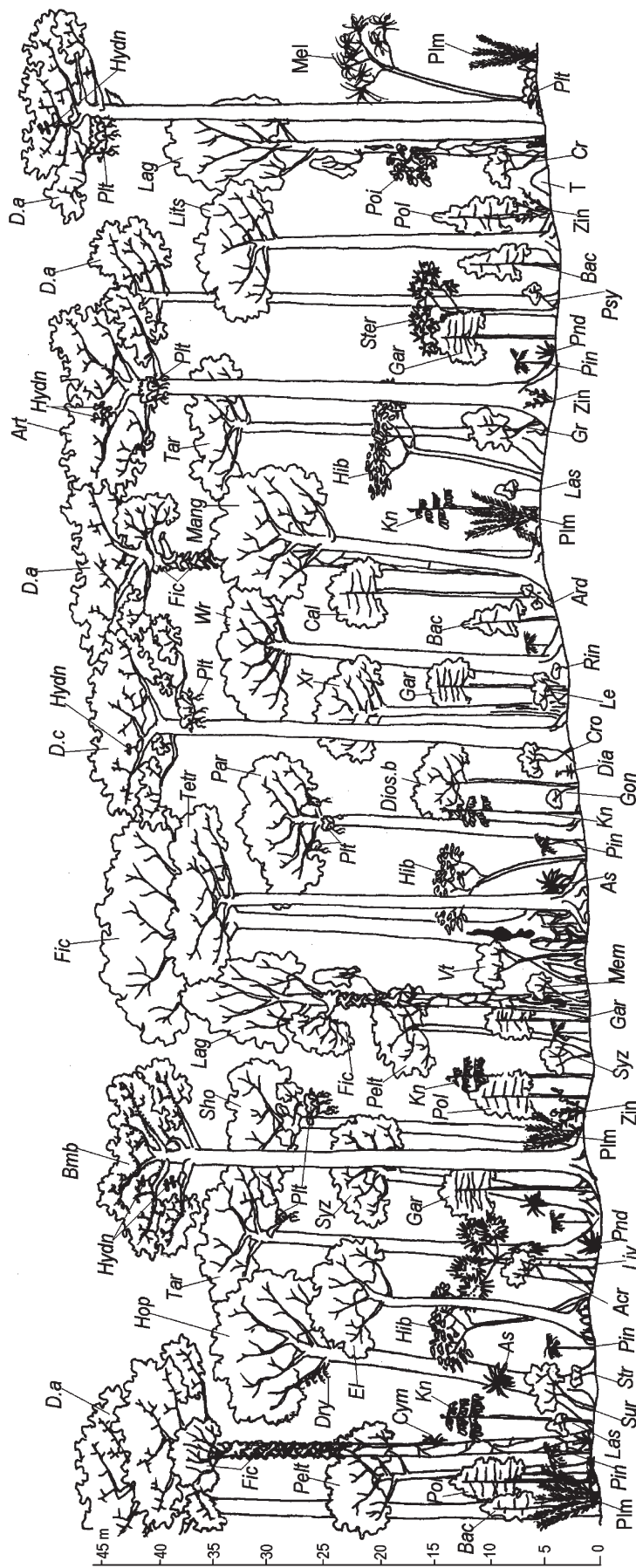


Рис. 2. Профильная диаграмма равнинного высокоствольного леса, 200 м над ур. моря. Сокращения: *Acr* – *Acronychia pedunculata*, *Ard* – *Ardisia*, *Art* – *Artocarpus chaplasha*, *As* – *Asplenium*, *Bac* – *Baccaurea*, *Bmb* – *Bombax ceiba*, *Cal* – *Calophyllum*, *Cr* – *Carallia brachiata*, *Cro* – *Croton*, *Cym* – *Cymbidium*, *D.a* – *Dipterocarpus alatus*, *D.c* – *Dipterocarpus costatus*, *Dia* – *Dianella nemorosa*, *Dios.b* – *Diospyros buxifolia*, *Dry* – *Drymaria quercifolia*, *Fic* – *Ficus*, *Gar* – *Garcinia*, *Glo* – *Glochidion*, *Gon* – *Gonithalamus elegans*, *Gr* – *Grewia*, *Hib* – *Hibiscus macrophyllus*, *Hop* – *Horea odorata*, *Hydn* – *Hydnophytum formicarum*, *Kn* – *Knema*, *Lag* – *Lagerstroemia calyculata*, *Las* – *Lastianthus*, *Le* – *Leea*, *Liv* – *Livistona saribus*, *Mang* – *Mangifera*, *Mel* – *Meliaceae*, *Mem* – *Memecylon floribundum*, *Par* – *Parinari annamense*, *Pelt* – *Peltophorum pterocarpum*, *Pin* – *Pinanga quadrifuga*, *Pim* – *Palmae*, *Pnt* – *Platyserium grande*, *Pnd* – *Pandanus*, *Poi* – *Poikilospermum suaveolens*, *Pol* – *Polyalthia*, *Psy* – *Psychotria*, *Rin* – *Rinorea*, *Rub* – *Rubiaceae*, *Sho* – *Shorea roxburghii*, *Ster* – *Sterculia urena*, *Str* – *Streblus*, *Syz* – *Syzygium*, *Sur* – *Suregada multiflora*, *T* – *termites*, *Tar* – *Tarrhetia javanica*, *Tetr* – *Tetrameles nudiflora*, *Vt* – *Vitex*, *Wr* – *Wrightia*, *Xr* – *Xerospermum*, *Zin* – *Zingiberaceae*

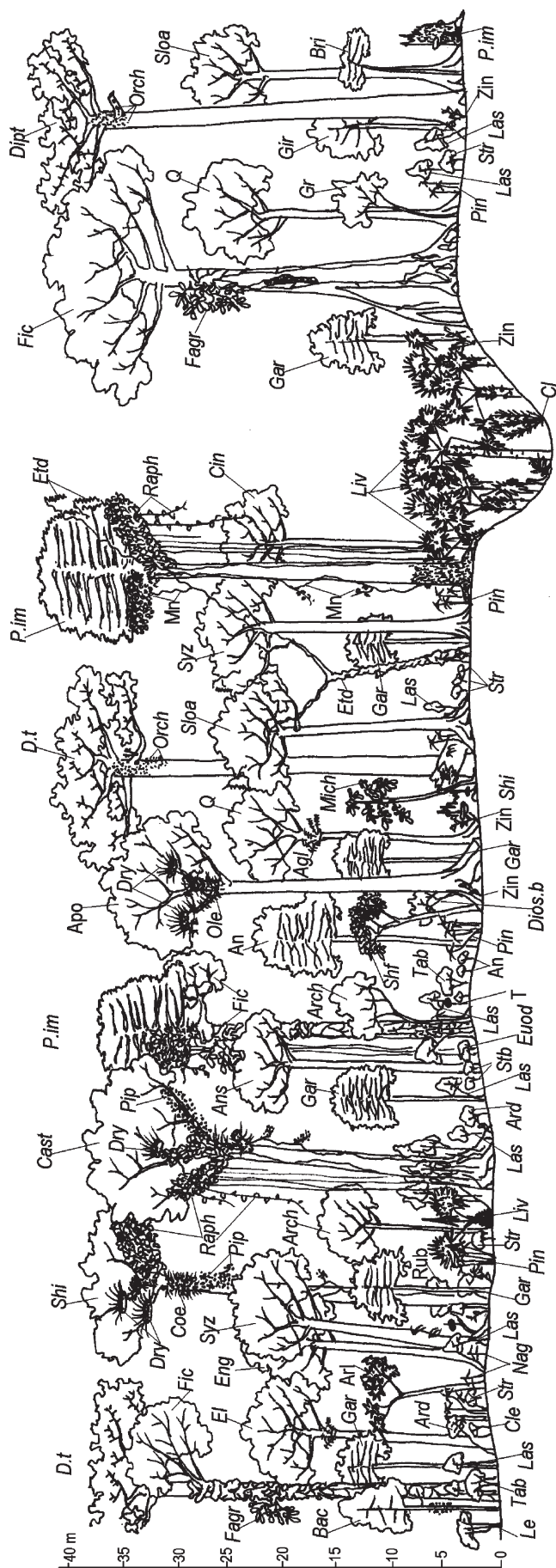


Рис 3. Профильная диаграмма высокоствольного леса на горном плато, 900–1000 м над ур. моря. Сокращения: *Agl* – *Aglaomorpha coronans*, *An* – *Annonaceae*, *Ans* – *Anneslea fragrans*, *Apo* – *Arocynaceae*, *Arch* – *Archidendron quocense*, *Ard* – *Ardisia*, *Arl* – *Araliaceae*, *Bac* – *Baccaurea*, *Bri* – *Bridelia*, *Cast* – *Castanopsis*, *Cin* – *Cinnamomum*, *Cl* – *Calamus*, *Cle* – *Clerodendrum*, *Coe* – *Coelogyne*, *D.t* – *Dipterocarpus turbinatus*, *Dios.b* – *Diospyros buxifolia*, *Dipt* – *Dipterocarpus*, *Dry* – *Drynaria rigidula*, *El* – *Elaeocarpus*, *Eng* – *Engelhardtia spicata*, *Etd* – *Entada phaseoloides*, *Euod* – *Euodia leptota*, *Fagr* – *Fagraea*, *Fic* – *Ficus*, *Gir* – *Girardinia*, *Gr* – *Grewia*, *Las* – *Lasianthus*, *Le* – *Leea*, *Liv* – *Livistona saribus*, *Mich* – *Michelia*, *Mn* – *Menispermaceae*, *Nag* – *Nageia wallichiana*, *Orch* – *Orchidaceae*, *Ole* – *Oleandra pistillarlis*, *P.im* – *Podocarpus imbricatus*, *Pin* – *Pinanga silvestryis*, *Pip* – *Piper baccatum*, *Q* – *Quercus*, *Raph* – *Raphidophora*, *Rub* – *Rubiaceae*, *Shf* – *Schefflera*, *Shi* – *Schima wallichii*, *Sloa* – *Sloanea sinensis*, *Str* – *Strobilanthes*, *Syz* – *Syzygium*, *T* – *termits*, *Tab* – *Tabernaemontana*, *Zin* – *Zingiberaceae*

saenda (Rubiaceae), *Smilax* (Smilacaceae), *Strychnos* (Loganiaceae), представители семейств Annonaceae и Cucurbitaceae, а также лиановидный бамбук – (Gen. sp.). Ярус трав развит неравномерно: под кронами деревьев проективное покрытие не превышает 10%, в лесных «окнах» формируются монодоминантные пятна. Отмечены *Aglaonema fumeum*, *Alocasia grata* (Araceae), *Anoectochilus lylei*, *A. roxburghii*, *Acanthephippium* sp., *Calanthe* sp., *Goodyera* sp. (Orchidaceae), *Asplenium normale* (Aspleniaceae), *Didymochlaena trucatula* (Dryopteridaceae), *Egenolfia asplenifolia* (Lomariopsidaceae), *Strobilanthes maingayi* (Acanthaceae), *Alpinia* sp., *Globba* sp., Gen. sp. (Zingiberaceae), *Angiopteris* sp. (Marattiaceae) (папоротник приурочен к берегам временных водотоков); *Ardisia* sp. (Myrsinaceae), *Cibotium* sp. (Dicksoniaceae), *Clerodendrum* sp. (Verbenaceae), обильны представители родов *Elatostema* и *Pellionia* (Urticaceae).

Эпифиты: на стволах до 7 м мхи и пленчатые папоротники (Hymenophyllaceae), а также *Asplenium ensiforme* (Aspleniaceae), *Vittaria sikkimensis* (Vittariaceae), *Elaphoglossum* sp. (Lomariopsidaceae), *Nephrolepis* sp. (Nephrolepidaceae), *Peperomia* sp. (Piperaceae), *Appendicula* sp., *Bulbophyllum* sp. (Orchidaceae).

В кронах: папоротники *Aglaomorpha coronans*, *Drynaria rigidula*, *Crypsinus* sp., *Polypodium* sp., *Pyrrosia* sp. (Polypodiaceae), *Oleandra pistillaris* (Oleandraceae), орхидные *Eria paniculata*, *Epigeneium annamense*. На стволах деревьев обычен такой полуэпифит как *Sorbus granulosa* (Rosaceae).

На лесных участках северной части плато, среди крупных блоков песчаника мы обнаружили экземпляры корневого паразита *Sapria (Rafflesia) poilanea* (Rafflesiaceae) (координаты 12°09'24" с.ш. и 102°58'33" в.д.), растения развиваются на корнях и стеблях лиан из рода *Tetrastigma*. Вид был открыт в 1938 г. и перерисован в 2000 г. (Holden, 2010), когда были обнаружены единичные экземпляры. В нашем случае *Sapria poilanea* обычный вид на этой территории, как и *Balanophora* sp. (Balanophoraceae) – паразит корней деревьев из семейства Fagaceae.

На склонах и гребнях внутренних хребтов (северная часть плато) сформировались низкоствольные (высотой 6–8 м) древостои, в верхнем подъярусе которых представлены следующие виды деревьев: *Acronychia pedunculata* (Rutaceae), *Anneslea fragrans*, *Schima wallichii*, *Ternstroemia* sp. (Theaceae), *Archidendron quocense* (Mimosaceae), *Podocarpus neriifolius* (Podocarpaceae), *Rhododendron moulmainense* (Ericaceae), *Sloanea sinensis*, *Elaeocarpus* sp. (Elaeocarpaceae), *Cinnatomum* sp. (Lauraceae), *Garcinia* sp.

(Guttiferae), *Lithocarpus* sp., *Quercus* sp. (Fagaceae), *Michelia* sp. (Magnoliaceae), *Prunus* sp. (Rosaceae), *Schefflera* sp. (Araliaceae), *Syzygium* sp. (Myrtaceae). Деревья второго подъяруса (1,5–2,5 м) – *Euodia leptota* (Rutaceae), *Pinanga sylvestris*, *Calamus* sp. (Palmae), виды родов *Ardisia* (Myrsinaceae), *Cyathea* (Cyatheaceae), *Eurya* (Theaceae), *Lasianthus* (Rubiaceae), *Melastoma* (Melastomataceae). Среди трав обычны следующие растения: *Asplenium normale* (Aspleniaceae), *Dianella nemorosa* (Phormiaceae), а также виды родов *Adiantum* (Adiantaceae), *Ardisia* (Myrsinaceae), *Davallia* (Davalliaceae), *Diplopterygium* (Gleicheniaceae), *Dracaena* (Dracaenaceae), *Hupersia* (Lycopodiaceae), *Globba* (Zingiberaceae), *Pandanus* (Pandanaeae), *Sonerilla* (Melastomataceae), *Peliosanthes*, *Pellionia* (Urticaceae), *Polygonatum* (Convallariaceae), *Selaginella* (Selaginellaceae), *Viola* (Violaceae), на некоторых участках пятна диаметром 2–3 м формирует *Sphagnum* sp. (Bryophyta). Регулярно встречаются стебли бамбука (cf. *Arundinaria*) высотой 1,5–2 м диаметром 10–15 мм. Лианы: *Embelia pulchella* (Myrsinaceae), *Jasminum nobile* (Oleaceae), *Mussaenda* sp. (Rubiaceae), *Ziziphus* sp. (Rhamnaceae), *Smilax* sp. (Smilacaceae), а также виды из семейств Annonaceae и Menispermaceae. Фоновым полуэпифитом является *Sorbus granulosa* (Rosaceae), также встречается *Medinilla* sp. (Melastomataceae).

Важно, что на горном плато сохранился массив, который на протяжении нескольких тысячелетий не подвергался трансформирующему воздействию человека. Деревья верхнего подъяруса (*Dipterocarpus turbinatus*, *Schima wallichii* и *Podocarpus imbricatus*) достигают здесь предельных для своего вида параметров. При отмирании деревьев *D. turbinatus* происходит постепенное отчуждение скелетных ветвей и вывал деревьев с корневым комом, а отмирание *Schima wallichiana* и *Podocarpus imbricatus* сопровождается изломом в основании ствола или вывалом с корневым комом. Излом деревьев в основании ствола происходит в результате развития центральной гнили. Диаметр такой патологии составлял от 20 до 60 см при диаметре стволов до 120 см (для *Schima* и *Podocarpus*). В результате вывала крупных деревьев образуются «лесные окна», которые зарастают при участии подпологовых видов лесных деревьев (восстановление, разрастание) и деревьев экотона (*Macaranga* sp.).

Таким образом, в настоящей работе представлена наиболее полная характеристика лесных древостоев, сформировавшихся на северном макросклоне, на хребтах и выположенных участках (плато) Карда-

моновых гор в границах обследованных территорий района Самкос. В ходе исследований отмечены лесные деревья, принадлежащие к 49 семействам, лианы – к 33, наземные травы – к 28, эпифиты – к 16, полуэпифиты – к 4 и паразитические растения – к 3 семействам.

Основу лесных древостоев на равнине, макросклоне (склонах) и на плато формируют деревья из семейства двукрылоплодных (Dipterocarpaceae): на равнине с выходами туфов и кристаллических сланцев это *Dipterocarpus tuberculatus*, на грядах, сложенных сланцами – *D. alatus*, на горном склоне и плато – *D. costatus* и *D. turbinatus*. Содоминантами в древостоях на плато являются деревья из семейств чайные (*Shima wallichii*) и ногоплодниковые (*Podocarpus imbricatus*), на склонах – стеркулиевые (*Tarrietia javanica*), на равнине, в зависимости от эдафона, – ирвингиевые (*Irvingia malayana*), пальмы (*Corypha lecomtei*), комбретовые (*Terminalia mucronata*).

На северном крае горного плато сформировались постоянно влажные полидоминантные леса, верхний подъярус которых сложен деревьями из следующих семейств: магнолиевые (*Kmeria duperreana*), чайные (*Anneslea fragrans*), элеокарповые (*Sloanea sinensis*), ногоплодниковые (*Podocarpus imbricatus*) и пальмы (*Livistona saribus*).

Типично горные виды присутствуют только в этой части обследованной территории (своеобразный рефугиум), и такие виды немногочисленны: деревья – *Betula alnoides* (Betulaceae), *Sloanea sinensis* (Elaeocarpaceae), *Kmeria duperreana* (Magnoliaceae), *Rhododendron moulmainense* (Ericaceae); травы – *Viola* sp. (Violaceae), папоротник *Angiopteris* sp. (Marattiaceae); эпифит *Vaccinium tonkinense* (Ericaceae). Деревья и лианы верхних подъярусов древостоев на склонах и плато полностью листопадные, исключение составляют голосеменные. Смена листьев происходит во время сухого сезона (декабрь), при этом в последней декаде

декабря отмечено массовое развитие листьев новой генерации и цветение ряда деревьев. Поверхность почвы после листопада полностью покрыта растительным опадом, граница между опадом и почвой резкая, лесная подстилка не формируется.

Обследованные лесные древостои являются горными (нижняя граница среднегорного пояса) только согласно их орографической приуроченности. Размерные параметры и структура древостоев на пологих поверхностях (склоны с уклоном 5–10°) на высотах 800–1000 м над ур. моря характерны для высокоствольных лесов на дренированных почвах равнин (Кузнецов, 2003а). В нашей практике впервые найдены леса (а не отдельные древостои) со сложной (из пяти подъярусов) структурой на таких отметках гипсометрического уровня.

Одна из особенностей высокоствольных лесных древостоев – обилие эпифитов и полуэпифитов, которые развиваются на стволах и в кронах деревьев. Так, мы впервые отметили массовое поселение видов из рода *Ficus* (Moraceae) на деревьях рода *Dipterocarpus* (*D. turbinatus*). Фикусы, уже трансформировавшиеся в деревья, достигают здесь гигантских размеров (высота до 45 м, радиус кроны до 20 м). В древостое можно наблюдать разные стадии развития растений этого рода – от момента поселения (стадия эпифита), до разноразмерных полуэпифитов и деревьев-«душителей», «поглотивших» дерево-хозяина.

Смена видов рода *Dipterocarpus* на высотном градиенте и формирование на горном плато высокоствольных лесов – пример длительной коадаптации видов растений и взаимного замещения (викарирования) габитально схожих видов в следующей последовательности: *Dipterocarpus alatus* (до 250 м над ур. моря), *D. costatus* (200–600 м над ур. моря), *D. turbinatus* (550–900 м над ур. моря).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеева Н.Н. Современные ландшафты зарубежной Азии. М., 2000. 413 с.
- Добби Э. Юго-Восточная Азия. М., 1952. 350 с.
- Кузнецов А.Н. Тропический диптерокарповый лес. М., 2003. 140 с.
- Кузнецов А.Н. Современное состояние тропических лесов южного Вьетнама и их реакция на обработки гербицидными препаратами в период Второй Индокитайской войны // Исследования наземных экосистем Вьетнама. Сер. «Биоразнообразия Вьетнама». Москва–Ханой, М., 2003, С. 11–44.
- Кузнецов А.Н., Кузнецова С.П., Фан Лыонг. Тропические леса южного Вьетнама после комплексного военного воздействия // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 115. Вып. 3. 2010. С. 32–45.
- Программа и методика биогеоценотических исследований / Под ред. Н.В. Дылиса. М., 1974. 403 с.
- Фридланд В.М. Почвы и коры выветривания влажных тропиков. М., 1964. 321 с.
- Ashton P.S. Forest Survey of Lowlands West of the Cardamomes Mountains, Cambodia. Rome, 1971.
- Daltry J.C. Social and Ecological Surveys of Phom Aural Wildlife Sanctuary, Cardamon Mountains, Cambodia. Cambodia Programme, FFII. Phom Penh, 2002. 151 p.
- Daltry J.C., Traeholt C. Biodiversity Assessment of the Southern Cardamoms and Botum-Sakor Peninsula. WildAid: Cambod-

- dia Program, and Department of Forestry and Wildlife. Phnom Penh, 2003. 179 p.
- Dy Phon P. Vegetation du Cambodge: endemisme et affinite de sa flore avec les regions voisines // Seances Socio-biogeographiques. Vol. 58. P. 135–144.
- Holden J. Introducing some charismatic species of Cardamon flora // Cambodian J. of Natural History. Vol. 1. 2010. P. 12–15.
- Lecompte M.H., Hurbert D. Flore Generale de l'Indochine. 1–7. Paris, 1907–1951.
- Meng M., Khao E.H., Ros B., Em T., Ashwell D. Plants // Cardamon Mountains Biodiversity Survey / Eds. J.C. Daltry, F. Momberg. FFI. Cambridge, 2000. P. 31–48.
- Conservation Status of the Cardamon Mountain in Southwestern Cambodia: Preliminary Studies. FFI – Indochina Programme / Eds. F. Momberg, H. Eiler. Hanoi, 1999. 63 p.
- Rollet B. La vegetation du Cambodge. Bois et Forets des Tropiques. Vol. 144–146. Paris, 1972.
- Rundell P.W. Forest Habitats and Flora in Lao PDR, Cambodia and Vietnam. Hanoi, 1999. 197 p.
- Schmid M. Vegetation du Viet-Nam: le massif Sud-Annamitique et les regions limitrophes. Paris, 1974. 243 p.
- Webb C.O. Botanic survey // Biodiversity Assessment of the Southern Cardamoms and Botun-Sakor Peninsula. (Comp. J.C. Daltry & C. Traeholf) WildAid: Cambodia Program, and Department of Forestry and Wildlife. Phnom Penh, 2003. P. 14–34.
- Webb C.O. Vegetation Mapping in Phnom Samkos Aural Wildlife Sanctuaries, Cardamon Mountains, Cambodia. Cardamon Mountains Wildlife Sanctuaries Project, Ministry of Environment and FFI (Cambodia). Phnom Penh, 2005. 29 p.

Поступила в редакцию 08.12.11

FOREST VEGETATION OF CARDAMOM MOUNTAINS, CAMBODIA

A.N. Kuznetsov, S.P. Kuznetsova

The most complete characterization of the forest stands that were formed on different parts of (plateau, ridges, slopes) within the borders of the surveyed Samkos territories was illustrated by this paper. The studies reported forest trees belonging to 49 families, vines – to 33, ground herbs – to 28, epiphytes – to 16, semi-epiphytes – to 4, and parasitic plants – to 3 families. The basis of the forest stands on the plain (150–200 m ab.s.l.), mountain plateau and (up to 900–1000 m ab.s.l.) formed trees of the Dipterocarpaceae: it is *Dipterocarpus tuberculatus* on the plain with outcrops of tuffs and crystalline shales; on family ridges, composed of shales – *D. alatus*, on a hillside and plateau – *D. costatus* and *D. turbinatus*. Codominants in the forest stands on the plateau are the trees of Theaceae family (*Schima wallichii*) and Podocarpaceae (*Podocarpus imbricatus*), on the slopes – Sterculiaceae (*Tarrietia javanica*), on the plain, depending on edaphon – Irvingiaceae (*Irvingia malayana*), palms (*Corypha lecomtei*) or Combretaceae (*Terminalia mucronata*). Permanently moist polydominant forests were formed on the northern edge of the mountain plateau, the upper storey is composed of the following tree-families: Magnoliaceae (*Kmeria duperreana*), Teaceae (*Anneslea fragrans*), Elaeocarpaceae (*Sloanea cf. sinensis*), Podocarpaceae (*Podocarpus imbricatus*) and Palmae (*Livistona saribus*). Typically mountain species are present at only this part of the surveyed area (a sort of a refuge), and these types are few – upon trees *Betula alnoides* (Betulaceae), *Sloanea cf. sinensis* (Elaeocarpaceae), *Kmeria duperreana* (Magnoliaceae), *Rhododendron cf. moulmainense* (Ericaceae); herbs – *Viola* sp. (Violaceae), fern *Angiopteris* sp. (Marattiaceae); epiphyte *Vaccinium cf. tonkinense* (Ericaceae). These forests are mountain (lower border of middle mountain zone) only according to their orographic confinement. Parameters and the structure of forest stands on flat surfaces (slopes with a gradient of 5–10°) at altitudes of 800–1000 m ab.s.l. are similar for high-stem forests on the drained soils of plains of Indochina (50–300 m ab.s.l.). The change (replacement) of genus *Dipterocarpus* species on a high-altitude gradient sequence shown: *D. alatus* (up to 250 m a.s.l.) – *D. costatus* (200–600 m) – *D. turbinatus* (550–900 m).

Key words: Cardamon mountains, Cambodia, monsoon tropical forest, structure of forest.

Сведения об авторах: Кузнецов Андрей Николаевич – ст. науч. сотр. Института проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, Генеральный директор российской части Совместного российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра, канд. биол. наук (forestkuz@mail.ru); Кузнецова Светлана Павловна – науч. сотр. лаборатории общей экологии Совместного российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра (forestkuz@mail.ru).

УДК 574:539:582.29:581.1

СТАБИЛЬНЫЕ ИЗОТОПЫ АЗОТА ($\delta^{15}\text{N}$) В ПОДЕЦИЯХ ЛИШАЙНИКА *CLADONIA POCILLUM* ИЗ ХАНГАЙСКОГО НАГОРЬЯ (МОНГОЛИЯ)

Л.Г. Бязров

Определены величины $\delta^{15}\text{N}$ в органическом веществе (ОВ) талломов лишайника *Cladonia pocillum* (Ach.) Grognot, собранных на 10 высотных уровнях в интервале 1550–2900 м над ур. моря в степных и высокогорнолуговых сообществах Хангайского нагорья (Монголия). Установлено, что в масштабах всего региона корреляция между величинами $\delta^{15}\text{N}$ в ОВ лишайника и значениями абсолютной высоты не выражена. При этом имеет место положительная зависимость величин $\delta^{15}\text{N}$ в ОВ *C. pocillum* от содержания азота в слоевище.

Ключевые слова: лишайники, *Cladonia pocillum*, стабильные изотопы, азот, ^{15}N , фракционирование, абсолютная высота, степи, высокогорные луга, Хангайское нагорье, Монголия,

Изучение изотопного состава биогенных элементов (азот, кислород, сера, углерод и др.) и их фракционирования, т.е. изменения соотношения в ходе метаболических процессов, в последние десятилетия интенсивно используется в исследованиях экологии животных, грибов, растений (Галимов, 1981; Макаров, 2009; Тиунов, 2007; Robinson, 2001; Dawson et al., 2002; Hoefs, 2009).

Азот – основной элемент в составе белков, которые являются преобладающими метаболитами организмов. Его базисный источник – атмосферный азот, поскольку в земной коре он отсутствует. Однако большинство организмов не способно напрямую усваивать азот из атмосферы. Их снабжение азотом целиком определяется наличием в среде как неорганических (нитраты, аммиак, ионы аммония), так и органических (аминокислоты, эгростерол, хитин и др.) соединений этого элемента.

Азот имеет два стабильных изотопа – ^{14}N и ^{15}N . Среднее соотношение тяжелого изотопа к более легкому в масштабах планеты составляет $3,677 \times 10^{-3}$ (Environmental Isotopes..., 2010, с. 9). Однако в зависимости от материала и свойств факторов среды, при которых функционирует этот материал, наблюдаются отклонения от среднего показателя, что и используется в экологических и других исследованиях. На практике соотношение стабильных изотопов в субстрате определяют относительно их соотношения в принятом всеми стандарте (для азота это атмосферный азот N_2). Эта величина обозначается как $\delta^{15}\text{N}$, а ее размерность выражается в ‰. В большинстве содержащих азот материалах диапазон

измеренных значений $\delta^{15}\text{N}$ составляет от -30‰ до $+30\text{‰}$ (Robinson, 2001).

Естественное соотношение стабильных изотопов азота $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ или изотопный состав азота (ИСА) в органическом веществе (ОВ) как отдельных организмов, так и популяций и сообществ организмов рассматривают с одной стороны как интегрирующий показатель интенсивности круговорота азота в изучаемых объектах, с другой – как маркер источников поступления азота и трофических отношений между организмами (Тиунов, 2007; Макаров, 2009; Dawson et al., 2002; Russow et al., 2004).

Большинство исследований, связанных с определением ИСА в ОВ, ориентировано на сосудистые растения (Макаров, 2009; Robinson, 2001; Dawson et al., 2002). Аналогичных публикаций, в которых бы излагались результаты измерений ИСА в ОВ водорослей, цианобактерий и лишайников, пока относительно немного, хотя эти фотоавтотрофные организмы широко представлены в сухопутных и водных экосистемах. В зависимости от видового состава формируемых ими группировок и продуцируемой массы лишайники в той или иной степени участвуют в круговороте азота в экосистемах (Шапиро, 1986; Nash, 2008).

Лишайниками называют фенотип трофически специализированных грибов (микобионты), которые получают углерод и в некоторых случаях азот от своих водорослевых или цианобактериальных симбионтов (фотобионты). В зависимости от вида фотобионтов лишайники обладают разными возможностями для получения азота, поскольку хлоролишайники (виды, у которых фотобионтами являются зеленые водорос-

ли) не способны напрямую усваивать молекулярный азот из атмосферы, а цианолишайники (виды, у которых фотобионтами являются цианобактерии) обладают способностью фиксировать атмосферный азот (Шапиро, 1986; Nash, 2008).

Диапазон измеренных величин $\delta^{15}\text{N}$ у лишайников колеблется от $-21,5\text{‰}$ (Fogel et al., 2008) до $+13,0\text{‰}$ (Huiskes et al., 2006), причем самые высокие значения были зафиксированы в талломах со скал вблизи «птичьих базаров» в Антарктике. Там же были измерены самые высокие величины содержания общего азота в талломах лишайников.

Все лишайники в воздушно-сухом состоянии практически латентны. Для усвоения азота и его соединений из окружающей среды, которое происходит с помощью ферментов нитрогеназы и нитратредуктазы, необходима вода, причем оптимальным для ассимиляции соединений азота из среды считается водонасыщение слоевищ в 200–300% на 1 г веса лишайника (Шапиро, 1986; Nash, 2008).

Величина $\delta^{15}\text{N}$ ОБ лишайника, видимо, отражает с одной стороны состояние самого таллома, с другой – наличие в среде доступных для лишайника источников азота и их качественного состава (Russov et al., 2004; Purvis et al., 2005).

Среди лишайников много видов с обширными ареалами. Кроме того, один и тот же вид может обитать в разных сообществах в широком диапазоне абсолютных высот. Это, а также медленный рост, принадлежность лишайников к пойкилогидридным организмам делает их удобным объектом для изучения зависимости процессов метаболизма азота в локальном, региональном и глобальном масштабах, поскольку ОБ лишайника интегрирует в себе воздействие экологических факторов в их конкретных микроместообитаниях за длительный период.

Цель данного исследования – установление ИСА ОБ широко распространенного вида лишайника на разных абсолютных высотах его местообитаний.

Материал и методы

ИСА измеряли в образцах *Cladonia pocillum* (Ach.) Grognot из гербария лишайников Лаборатории экологического мониторинга в регионах АЭС и биоиндикации Института проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН. Материал был собран Л.Г. Бязровым в Хангайском нагорье (Монголия) в ходе исследований в составе Совместной советско-монгольской комплексной биологической экспедиции АН СССР и АН МНР (таблица). Коллекционный материал для измерения соотношения стабильных изотопов в ОБ

лишайников ранее использовался неоднократно (Бязров и др., 2010; Бязров; 2011; Maguas, Brugnoli, 1996; Cuna et al., 2007).

Нагорье расположено в центре западной части Монголии. В целом Хангай считается типичной среднегорной страной, представляющей сочетание хребтов, высота большинства которых составляет 2000–3500 м над ур. моря, и межгорных долин различной ширины, абсолютная высота которых более 1000 м над ур. моря (Геоморфология..., 1982).

Климат территории резко континентальный. Амплитуда средних температур воздуха между январем и июлем здесь достигает 32–43°C, также велики амплитуды температур дня и ночи. В системе солярной зональности Хангай расположен в зоне сухих степей (изогиета имеет значения от 200 до 350 мм), температура января колеблется от -20 до -25°C , а июля – от $+16$ до $+18^\circ\text{C}$ (Береснева, 2006). Важнейшим фактором также является нахождение территории в зоне многолетней мерзлоты. Однако эти общие параметры в значительной степени преобразуются орографией, которая, в конечном счете, и определяет конкретные климатические показатели того или иного участка нагорья и в конечном счете пестроту почвенного и растительного покровов (Береснева, 2006; Бязров и др., 1989). Здесь на фоне зональных смен (полупустыни, степи, леса) можно проследить самые разнообразные формы проявления вертикальной поясности. Соответственно, по особенностям сочетания зональности и поясности территорию нагорья разделяют на 6 районов: Северный, Западный, Центральный, Северо-восточный, Восточный и Южный Хангай (Карамышева, Банзрагч, 1977). В целом по площади преобладают травяные сообщества (степи, луга). Леса приурочены к северным склонам хребтов и долинам рек, в которых определенную роль, иногда заметную, играют лишайники (Бязров, 1974, 1980).

Лишайник *C. pocillum* представляет жизненную форму эпигенных плагио-ортотропных чешуйчатокустистых шило- или сцифовидных лишайников (Голубкова, Бязров, 1989). Он принадлежит к хлоролишайникам, т.е. в качестве фотосинтезирующего бионта в его талломах представлена зеленая водоросль, и этот лишайник не способен фиксировать азот. Слоевище состоит из горизонтального, образованного чешуйками (диаметр 5–10 мм), плотно прижатыми к субстрату, и вертикального, образованного подециями (высота 1–3 см) со сцифами правильной формы. Представители вида в Монголии встречаются главным образом на почве, среди мхов на скалах в

Места сбора слоевищ *Cladonia rosillum* на разных абсолютных высотах (H, м) в сообществах Хангайского нагорья Монголия) и средние (M±SE, n = 4) величины δ¹⁵N, ‰ и N, ‰ в органическом веществе слоевищ; в скобках коэффициент вариации величин выборки

Индекс	H, м	Местонахождение	Сообщество, дата сбора, номер гербарного образца	δ ¹⁵ N, ‰	N, ‰
I	2900	Центральный Хангай, Баян-Хонгорский аймак, сомон Гурван-Булак, северный берег оз. Хух-Нур, западная оконечность, южный склон котловины озера, средняя часть (47°32' с.ш. и 98°30' в.д.)	Разнотравно-кобрезиевый [<i>Kobresia sibirica</i> (Turcz. ex Ledeb.) Voeck.] луг. На почве. 18.08.1972. №6695+6696.	-2,0±0,6 (59%)	0,7±0,1 (16%)
II	2800	Центральный Хангай, Баян-Хонгорский аймак, сомон Гурван-Булак, северный берег оз. Хух-Нур, западная оконечность, южный склон котловины озера, средняя часть (47°32' с.ш. и 98°30' в.д.)	Осочково-злаково-кобрезиевый (<i>K. sibirica</i>) луг. На почве. 18.08.1972. №6708.	-2,5 ±0,3 (27%)	0,6 ±0,1 (17%)
III	2500	Восточный Хангай, Арахангайский аймак, сомон Тэвшрулэх, гора Их-Хайрхан на юге сомона, плоская вершина (47°07' с.ш. и 101°59' в.д.)	Кобрезиевый (<i>K. sibirica</i>) луг. На почве. 13.07.1973. №6276..	-3,8±0,9 (49%)	0,7±0,1 (30%)
IV	2390	Восточный Хангай, Арахангайский аймак, сомон Тэвшрулэх, 11 км от Тэвшрулэха на юг, вершина сопки 2390,8 (47°17' с.ш. и 101°50' в.д.)	Кобрезиевый (<i>K. sibirica</i>) луг. На почве. 26.08.1980. №4088.	-4,4±0,7 (30%)	0,8±0,1 (18%)
V	2080	Северо-восточный Хангай, Булганский аймак, сомон Хушит-Ундэр, около 25 км от Хушит-Ундэр на юг, хребет Бургут, плоская вершина (48°10' с.ш. и 103°15' в.д.)	Разнотравно-кобрезиевый (<i>K. sibirica</i>) луг с <i>Vetula fruticosa</i> . На почве. 24.07.1977. №6753..	-3,0±0,2 (14%)	0,8±0,2 (38%)
VI	2000	Центральный Хангай, Дзобанский аймак, сомон Тулэвтэй, 80 км на юг от Тулэвтэй. Песчаная равнина (48°35' с.ш. и 96°37' в.д.)	На песчаной почве. 11.07.1976. №6229.	-3,9±0,4 (22%)	0,8±0,1 (18%)
VII	1900	Восточный Хангай, Арахангайский аймак, сомон Тэвшрулэх, долина р. Хух-Сумэингол, верховья, восточный склон долины, уклон 28° (47°15' с.ш. и 102°00' в.д.)	Петрофитная степь. На почве. 2.08.1977. №6800.	-4,4±0,6 (29%)	0,6±0,1 (20%)
VIII	1800	Северо-восточный Хангай, Булганский аймак, сомон Селенгэ, около 40 км от Селенгэ на юго-юго-востоке. Вершина и верхняя часть южного склона сопки 1820 (49°20' в.д. и 104°05' в.д.)	Петрофитная степь. На почве. 29.07.1977. №3256.	-3,2±1,2 (76%)	0,8±0,1 (14%)
IX	1700	Северо-восточный Хангай, Арахангайский аймак, сомон Тэвшрулэх, 18 км от Тэвшрулэха на восток, гребень местного хребта (47°26' с.ш. и 102°01' в.д.)	Петрофитная степь. На почве. 1.07.1980. №4093	-1,4±0,7 (99%)	1,4±0,3 (36%)
X	1550	Северо-восточный Хангай, Булганский аймак, сомон Орхон, 11 км от Бугат на север, местный водораздел, южный склон, крутизна 16° (49°10' с.ш. и 103°46' в.д.)	Ковыльная степь. На почве. 27.07.1977. №3252.	-1,8±0,7 (81%)	0,9±0,1 (14%)
Средняя для всей выборки (40 проб)				-3,0±0,3 (53%)	0,8±0,1 (37%)

степных, луговых, лесных сообществах низко-, средне- и высокогорного поясов Хангая, Прихубсугуля, Хэнтэя, Монгольской Даурии, Хобда, Монгольского Алтая, Гоби-Алтая (Голубкова, 1981; Бязров и др., 1989). Наличие этого лишайника зафиксировано на всех континентах Земли от островов Северного Ледовитого океана до Антарктиды, как на равнинах, так и высоко в горах.

Для измерения из гербарного материала были отобраны слоевища, собранные на почве в степях и высокогорных лугах Центрального, Восточного и Северо-восточного Хангая на абсолютных высотах от 1550 до 2900 м (таблица). Расстояние между крайними пунктами отбора проб около 300 км в направлении запад–восток.

Для определения ИСА из каждого гербарного пакета с *C. pocillum*, хранившейся с момента сбора в бумажных пакетах в сухом помещении, т.е. в латентном состоянии, были отобраны по четыре неповрежденных таллома. Их обмыли деионизированной водой для удаления с их поверхности пылевидных частиц других экземпляров, находившихся в пакете. Затем слоевища сушили при температуре 40°C в течение 24 ч. Далее от каждого таллома металлическими пинцетами отделяли образец (1–2 мг), предназначенный для изотопного анализа. У листоватых и корковых видов лишайников самыми молодыми частями талломов являются краевые, у кустистых – верхушечные. Есть данные, что разные по возрасту части одного таллома различаются как по составу стабильных изотопов (Maguas, Brugnoli, 1996), так и по скорости роста, концентрации органических веществ, минеральных элементов, радионуклидов (Бязров, 2002, 2005; Мейчик и др., 2010). Поэтому у *C. pocillum* для измерения отделяли верхушечные части сцифовидных подцелиев.

Отобранные сухие образцы взвешивали на весах «Mettler Toledo MX5» с точностью до 1 мкг и заворачивали в гильзы из оловянной фольги. Измерение ИСА и общего содержания азота в подготовленных таким образом 40 образцах, представляющих 10 высотных уровней, провели на комплексе оборудования, состоящем из элементного анализатора «Thermo Flash EA 1112» и изотопного масс-спектрометра «Thermo-Finnigan Delta V Plus» (Германия) в Институте проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН. Для калибровки оборудования использовали глутаминовую кислоту с известным значением $\delta^{15}\text{N}$ (IAEA reference materials USGS-40, USGS-41), в качестве лабораторного стандарта использовали ацетанилид. Аналитическая ошибка определения $\delta^{15}\text{N}$ не превышала $\pm 0,3\%$.

ИСА ($\delta^{15}\text{N}$, ‰) выражали в тысячных долях отклонения от стандарта согласно уравнению:

$$\delta^{15}\text{N}\text{‰} = [(R_{\text{л}} - R_{\text{ст}})/R_{\text{ст}}] \times 10^3,$$

где $R_{\text{л}}$ – отношение $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ в образце лишайника, $R_{\text{ст}}$ – отношение $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ в стандарте, которым является атмосферный азот ($3,677 \times 10^{-3}$ (Environmental Isotopes..., 2010).

Статистическая обработка полученных количественных данных проводилась с использованием соответствующего приложения программы Microsoft Office Excel 2003 для уровня значимости $p = 0,05$.

Результаты и их обсуждение

Результаты измерения ИСА в ОБ *C. pocillum*, выраженные средними величинами $\delta^{15}\text{N}$, а также доли азота (‰) в талломах лишайника, собранных на разных абсолютных высотах, показаны в таблице.

Распределение величин $\delta^{15}\text{N}$ в ОБ лишайника

Средние величины $\delta^{15}\text{N}$ в ОБ лишайника *C. pocillum* с 10 высотных уровней Хангая находятся в интервале от $-4,4$ до $-1,4\%$ (таблица). Среднее значение $\delta^{15}\text{N}$ для полной выборки (40 проб) всех 10 высотных уровней составляет $-3,0 \pm 0,3\%$ при интервале конкретных величин от $-6,7$ до $+0,1\%$. Значение коэффициента вариации величин $\delta^{15}\text{N}$ полной выборки равно 53%, а для каждого высотного уровня этот показатель находится в интервале от 14 до 99% (таблица). При этом самые высокие значения коэффициента вариации (76–99%) отмечены в пробах из биотопов на высотах 1550–1800 м, а самые низкие (22 и 14%) – на высотах 2000 и 2080 м. В доступных мне публикациях данные о величинах $\delta^{15}\text{N}$ в ОБ *C. pocillum* из других регионов отсутствуют. Не обнаружил я сведений об этом показателе и для представителей рода *Cladonia* аналогичной жизненной формы. У видов этого рода, относящихся к жизненной форме ортотропных прямоствоячих кустистого-разветвленных лишайников [*C. portentosa* (Dufour) Coem., *C. stellaris* (Opiz) Pouzar & Vezda и другие виды], средние величины $\delta^{15}\text{N}$ указываются в интервале от $-8,0$ до $+2,5\%$ (Ellis et al., 2003).

Распределение величин $\delta^{15}\text{N}$ в ОБ *C. pocillum* в зависимости от абсолютной высоты биотопа неоднозначное: в целом для всего региона коэффициент корреляции между $\delta^{15}\text{N}$ и абсолютной высотой составляет $-0,1$, в поясе среднегорных степей $\delta^{15}\text{N}$ с увеличением высоты уменьшается ($-0,8$), а в сообществах высокогорных кобрезиевых лугов (таблица, I–V) величина

$\delta^{15}\text{N}$ с высотой увеличивается (+0,6). При этом средние значения $\delta^{15}\text{N}$ в ОВ *C. pocillum* из самых нижних по абсолютной высоте и самых высоких биотопов примерно совпадают. Сравнение объединенных для названных двух типов сообществ выборок величин $\delta^{15}\text{N}$ с использованием *t*-теста показало отсутствие статистически значимых различий между названными типами сообществ по этому показателю. Значения коэффициентов корреляции между величинами $\delta^{15}\text{N}$ в ОВ *C. pocillum* и абсолютными высотами биотопов вида в Восточном (III, IV, VII, IX в таблице), Северо-восточном (таблица, V, VIII, X) и Центральном (таблица, I, II, VI) Хангае составляют $-0,6$; $-0,8$ и $+1,0$ соответственно. Но попарное сравнение объединенных для названных частей нагорья выборок величин $\delta^{15}\text{N}$ с использованием *t*-теста не выявило статистически значимых различий величин $\delta^{15}\text{N}$ в ОВ лишайника между районами Хангая.

Существенное варьирование значений $\delta^{15}\text{N}$ в ОВ подцелиев *C. pocillum* в пределах отдельных высотных уровней Хангайского нагорья дает основание полагать, что у изученного вида в указанном регионе наблюдаются различия по ИСА в ОВ между индивидами, формирующими ценоотическую популяцию. Возможно, это связано с условиями их микроместообитаний или с конкурентными взаимоотношениями как между талломами вида, так и с представителями других организмов.

Распределение доли азота в ОВ лишайника

Среднее значение доли азота в ОВ лишайника для полной выборки всех 10 высотных уровней (40 проб) составляет 0,8% при варьировании средних для высотного уровня величин доли азота от 0,6 до 1,4% (таблица). Интервал конкретных величин доли азота в измеренных пробах, естественно, больше (от 0,5 до 1,9%). Коэффициент вариации значений доли азота полной выборки составляет 37%, а для каждого высотного уровня этот показатель находится в интервале от 14 до 38%. Самые высокие (36 и 38%) значения коэффициента вариации отмечены для биотопов на высотах 2080 и 1700 м, а самые низкие (14%) – на высотах 1800 и 1550 м. Зависимость величины доли азота в ОВ подцелиев изученного вида от абсолютной высоты биотопа в целом для всего региона не выражена (коэффициент корреляции составляет $-0,4$), но в биотопах высокогорных лугов (таблица, I–V) доля

азота с увеличением высоты биотопа значимо уменьшается (коэффициент корреляции составляет $-0,7$). Попарное сравнение объединенных выборок значений доли азота в ОВ лишайника из степных и высокогорнолуговых сообществ с использованием *t*-теста не выявило статистически значимых различий между названными типами сообществ по этому показателю. Аналогичные результаты дало и попарное сравнение объединенных выборок для отдельных районов Хангая.

Зависимость между долей азота и величиной $\delta^{15}\text{N}$ в ОВ слоевища

Полученные в данном исследовании результаты свидетельствуют о положительной связи между долей азота и величиной $\delta^{15}\text{N}$ в ОВ слоевища *C. pocillum* как для проб со всего региона (коэффициент корреляции $\sim 0,6$), так и для талломов из пояса среднегорных степей (коэффициент корреляции $\sim 0,8$), т.е. чем выше доля азота в ОВ лишайника, тем больше в нем доля тяжелого изотопа ^{15}N .

В заключение следует сказать, что интерпретировать полученные результаты в настоящее время трудно в силу отсутствия подобных данных для представителей *C. pocillum* о величинах $\delta^{15}\text{N}$ в ОВ в других регионах. Также в доступных автору источниках отсутствуют сведения о распределении величин $\delta^{15}\text{N}$ в ОВ лишайников других видов в зависимости от абсолютной высоты.

Объяснение выявленного в этом исследовании характера распределения величин $\delta^{15}\text{N}$ в ОВ лишайника *C. pocillum* из Хангайского нагорья несомненно требует дополнительных сведений и исследований. Вероятно, фракционирование стабильных изотопов азота в слоевище лишайника прежде всего зависит от микроусловий его местообитания. К сожалению, я не могу привязать полученные величины $\delta^{15}\text{N}$ к каким-либо конкретным данным о температуре воздуха, количестве осадков, их химизме и другим параметрам среды в местах отбора проб из-за крайне скудных для территории Монголии сети наблюдений за показателями среды. Полученные в этом исследовании сведения о величинах $\delta^{15}\text{N}$ в ОВ *C. pocillum* дополняют немногочисленные данные о пространственном распределении этого показателя в ОВ лишайников.

Измерение величин $\delta^{15}\text{N}$ и доли азота в пробах лишайника провел А.В. Тиунов при содействии К.Б. Гонгальского, за что я им глубоко признателен.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Береснева И.А. Климаты аридной зоны Азии. М., 2006. 287 с.
- Бязров Л.Г. Лишайниковые синузии в листовничнике разнотравном (Хангайский хребет, МНР) // Бот. журн. 1974. Т. 59, №10. С. 1425–1438.
- Бязров Л.Г. О распределении фитомассы лишайников в кедрово-лиственничном сообществе (Хангай, МНР) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 85. Вып. 3. С. 117–123.
- Бязров Л.Г. Лишайники в экологическом мониторинге. М., 2002. 336 с.
- Бязров Л.Г. Лишайники – индикаторы радиоактивного загрязнения. М., 2005. 476 с.
- Бязров Л.Г. Стабильные изотопы углерода ($\delta^{13}\text{C}$) в талломах лишайника *Hurogymnia physodes* в высотном градиенте Хангайского нагорья (Монголия) // Бот. журн. 2011. Т. 96. № 4. С. 481–493.
- Бязров Л.Г., Ганболд Э., Губанов И.А., Улзийхутаг Н. Флора Хангая. Л., 1989. 191 с.
- Бязров Л.Г., Гонгальский К.Б., Пельгунова Л.А., Тиунов А.В. Изотопный состав углерода ($\delta^{13}\text{C}$) талломов лишайников в лесах вблизи Чернобыльской АЭС // Радиационная биология. Радиоэкология. 2010. Т. 50, № 1. С. 98–105.
- Галимов Э.М. Природа биологического фракционирования изотопов. М., 1981. 247с.
- Геоморфология Монгольской Народной Республики / Под ред. Н.А. Флоренсова, С.С. Коржуева. М., 1982. 260 с.
- Голубкова Н.С. Конспект флоры лишайников Монгольской Народной Республики. Л., 1981. 200 с.
- Голубкова Н.С., Бязров Л.Г. Жизненные формы лишайников и лишеносинузии // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 6. С. 794–805.
- Карамышева З.В., Банзрагч Д. О некоторых ботанико-географических закономерностях Хангая в связи с его районированием // Растительный и животный мир Монголии. Л., 1977. С. 7–26.
- Макаров М.И. Изотопный состав азота в почвах и растениях: использование в экологических исследованиях (обзор) // Почвоведение. 2009. № 12. С. 1432–1445.
- Мейчик Н.Р., Любимова Е.Г., Ермаков И.П. Ионнообменные свойства клеточной стенки кустистого лишайника *Cladonia rangiferina* // Физиология растений. 2010. Т. 57, № 2. С. 273–279.
- Тиунов А.В. Стабильные изотопы углерода и азота в почвенно-экологических исследованиях // Изв. РАН. Сер. биол. 2007. № 4. С. 475–489.
- Шануро И.А. Азотный обмен у лишайников и его регуляция // Бот. журнал. 1986. Т. 71. № 7. С. 841–850.
- Cuna S., Balas G., Hauer E. Effects of natural environmental factors on $\delta^{13}\text{C}$ of lichens // Isotopes in Environmental & Health Studies. 2007. Vol. 43. P. 95–104.
- Dawson T.E., Mambelli S., Plamboeck A.H., Temper P.H., Tu K.P. Stable isotopes in plant ecology // Ann. Rev. Ecol. Syst. 2002. Vol. 33. P. 507–559.
- Ellis C.J., Crittenden P.D., Scrimgeour C.M., Ashcroft C. The natural abundance of ^{15}N in mat-forming lichens // Oecologia. 2003. Vol. 136. P. 115–123.
- Environmental Isotopes in Biodegradation and Bioremediation. / Eds C.M. Aelion, P. Höhener, D. Hunkeler, R. Aravena. CRC Press. 2010. 435 pp.
- Fogel M.L., Wooller M.J., Cheeseman J., Smallwood B.J., Roberts Q., Romero I., Meyers M.J. Unusually negative nitrogen isotopic compositions ($\delta^{15}\text{N}$) of mangroves and lichens in an oligotrophic, microbially-influenced ecosystem // Biogeosciences. 2008. Vol. 5. P. 1693–1704.
- Hoefs J. Stable isotope geochemistry. 6th edition. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 2009. 285 pp.
- Huiskes A.H.L., Boschker H.T.S., Lud D., Moerdijk-Poortvliet T.C.W. Stable isotope ratios as a tool for assessing changes in carbon and nutrient sources in Antarctic terrestrial ecosystems // Plant Ecology. 2006. Vol. 182. P. 79–86.
- Lichen biology / Ed. T.H. Nash. Cambridge, 2008. 486 p.
- Maguas C., Brugnoli E. Spatial variation in carbon-isotope discrimination across the thalli of several lichen species // Plant, Cell & Environment. 1996. Vol. 19. P. 437–446.
- Purvis O.W., Chimonides P.J., Jeffries T.E., Jones G.C., Read H., Spiro B. Investigating biogeochemical signatures in the lichen *Parmelia sulcata* at Burnham Beeches, Buckinghamshire, England // Lichenologist. 2005. Vol. 37. P. 329–344.
- Robinson D. $\delta^{15}\text{N}$ as an integrator of the nitrogen cycle // Trends in Ecology & Evolution. 2001. Vol. 16. P. 153–162.
- Russow R., Veste M., Littmann T. Using the natural ^{15}N abundance to assess the main nitrogen inputs into the sand dune area of the North-Western Negev desert (Israel) // Isotopes in Environmental & Health Studies. 2004. Vol. 40. P. 57–67.

Поступила в редакцию 16.09.11

NITROGEN STABLE ISOTOPES ($\delta^{15}\text{N}$) IN THE PODETIA OF LICHEN *CLADONIA POCILLUM* FROM KHANGAI PLATEAU, MONGOLIA

L.G. Biazrov

Nitrogen stable isotopes ($\delta^{15}\text{N}$) are measured in organic matter (OM) of the podetia of lichen *Cladonia pocillum* (Ach.) Grognot, collected across an altitudinal gradient, from 1550 to 2928 m a.s.l. in the steppes and highland meadows in Khangai Plateau, Mongolia. As a whole for all 10 high-altitude levels of the Khangai is not revealed well-defined dependence of $\delta^{15}\text{N}$ values in OM of *C. pocillum* from altitude of all sites of lichen sample for measurement. Thus the positive dependence is observed of $\delta^{15}\text{N}$ values in OM of *C. pocillum* from the content of nitrogen in thalli.

Key words: lichens, *Cladonia pocillum*, stable isotopes, nitrogen, nitrogen-15, fractionation, altitude, steppe belt, belt of highland meadows, Khangai Plateau, Mongolia

Сведения об авторе: Бязров Лев Георгиевич – вед. науч. сотр. Института проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, канд. биол. наук (lev.biazrov@rambler.ru).

УДК 581.33

РАЗВИТИЕ СПОРОДЕРМЫ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН *LYTHRUM SALICARIA* L.(LYTHRACEAE)

О.А. Волкова, Е.Э. Северова, С.В. Полевова

Развитие пыльцевых зерен *Lythrum salicaria* исследовали от ранней тетрадной до свободнеспоровой стадии. В середине тетрадного периода в примэкзине начинают дифференцироваться структуры эктэкзины: сначала пробакули, затем протектум и подстилающий слой. В свободнеспоровом периоде начинается формирование эндэкзины. Завершается формирование спородермы образованием интины. Области будущих апертур начинают обособляться в середине тетрадного периода. В зрелых пыльцевых зернах спородерма вокруг апертур представлена утолщенной эндэкзиной и фрагментарной эктэкзиной. Дно сложных апертур в области оры сформировано толстой двухслойной интиной, дно простых апертур сформировано тонкой однослойной интиной.

Ключевые слова: *Lythrum salicaria*, развитие спородермы, микроспорогенез, ультраструктура.

Семейство Lythraceae чрезвычайно разнообразно в палиноморфологическом отношении: в семействе описаны 15 пыльцевых типов (Graham et al., 1985), для некоторых видов характерны гетероапертурные пыльцевые зерна. Зрелая структура спородермы дербенниковых исследована достаточно подробно: в работе Г. Эрдтмана (1956) представлены сведения о строении спородермы *Adenaria*, *Ammania*, *Crenea*, *Cuphea*, *Diplusodon*, *Galpinia*, *Ginoria*, *Lafoensia*, *Lagerstroemia*, *Pemphis*, *Pleurophora*, *Woodfordia*. Muller (1981) приводит сведения о структуре экзины *Crenea*, *Lafoensia*, *Lagerstroemia* и *Diplusodon*. Несмотря на многочисленные ультраструктурные исследования, данные о развитии спородермы дербенниковых отсутствуют. Один из наиболее интересных объектов для исследования – тристильный вид *Lythrum salicaria* L. (*Salicaria virgata* (L.) Moench), обладающий гетероапертурными пыльцевыми зернами.

Цель настоящей работы состояла в изучении развития зрелой спородермы *Lythrum salicaria* L., при этом особое внимание обращалось на различия в структуре апертур разного типа.

Материалы и методика

Бутоны *Lythrum salicaria* во время полевых работ летом 2009 г. в Воронежской обл., в окрестностях биостанции ВГУ «Веневитиново». Для изучения развития спородермы из бутонов разных размеров под бинокляром вычленили пыльники, раздавливали их в капле воды и под световым микроскопом предварительно определяли стадию развития пыльцевых

зерен, отмечая ее связь с внешним видом бутона. Затем бутоны разного размера помещали в 3%-й раствор глутарового альдегида на 0,15 М фосфатном буфере (рН 7,3) с добавлением сахарозы (15 мг/мл) и оставляли в холодильнике. Перед последующей обработкой глутаровый альдегид меняли на свежий. Для более быстрого и полного проникновения фиксатора материал помещали под вакуумный насос и откачивали воздух. Далее материал промывали фосфатным буфером два раза по 20 мин. с последующей постфиксацией в 1%-м растворе OsO₄ при комнатной температуре в течение 2 ч, через серию спиртов доводили до 70-градусного спирта, после чего контрастировали насыщенным раствором уранилацетата в 70-градусном спирте на холоде (сутки). После контрастирования материал обезвоживали, постепенно переводя его в абсолютный спирт, смесь ацетона и абсолютного спирта, а затем в чистый ацетон. Обезвоженные бутоны заключали в смесь эпонов, составленную по стандартной методике (Уикли, 1975) со следующими изменениями: на каждые 17 мл Epon брали 12 мл DDSA, 10 мл MNA и 1% катализатора от общего количества смолы, затем помещали в термостат на сутки при температуре +60°C.

Полутонкие срезы готовили на пирамитоме (5–6 мкм) и, не окрашивая дополнительно, изучали на световом микроскопе МБИ-3. Ультратонкие срезы получали на ультратоме «Leica UC-5». Полученные срезы контрастировали на медных сеточках уранилацетатом (Уикли, 1975), изучали и фотографировали на трансмиссионном электронном микроскопе (ТЭМ)

«Jeol 1011» В в межкафедральной лаборатории электронной микроскопии Биологического факультета МГУ.

Результаты

Для всех типов цветков дербенника характерны 6-бороздно-3-оровые пыльцевые зерна. Три сложные борозды у них чередуются с тремя простыми.

Развитие пыльцевых зерен изучали от стадии материнской клетки микроспор до свободноспоровой стадии с использованием ТЭМ. Весь период формирования спородермы был традиционно разделен на два периода – тетрадный и посттетрадный (свободноспоровый) (Резникова, 1984).

Формирование тетрад

Пыльник у *L. salicaria* 4-гнездый. Стенка микроспорангия представлена четырьмя слоями: экзотецием (эпидермисом), эндотецием, средним слоем и тапетумом. Тапетальные клетки плотно прижаты друг к другу, содержат густую цитоплазму и крупное ядро. Материнские клетки микроспор (микроспороциты) плотно примыкают друг к другу, окружены тонкой оболочкой и имеют богатую содержимым цитоплазму. Микроспороциты по мере развития начинают округляться и обособляться (Мейер, 1971; Мейер, Ярошевская, 1973), вокруг них формируется слой каллозы. В результате редукционного деления образуется тетраэдрическая тетрада микроспор. **Тетрадный период** можно подразделить на три стадии.

Ранняя тетрадная стадия (рис. 1, 1–2; рис. 3, 1)

Микроспоры имеют округлую форму. В цитоплазме заметны немногочисленные вакуоли, митохондрии, эндоплазматический ретикулум и рибосомы. Центральную часть микроспоры занимает ядро с ядрышком. В только что образовавшихся тетрадах плазмалемма микроспор ровная. Толстая каллоза окружает всю тетраду, более тонкий слой каллозы формируется между микроспорами, отделяя их друг от друга. Появляется просвет между каллозной оболочкой и плазмалеммой.

Средняя тетрадная стадия (рис. 1, 3; рис. 3, 2–3)

Содержимое микроспор густое, электронно-плотное. Плазмалемма становится волнистой. Между каллозной оболочкой и плазмалеммой хорошо заметна примэкзина, в которой можно различить пробакули (предшественники столбиков) и тонкий протектум

(предпокров). В этот период намечаются области всех шести будущих апертур, для которых характерно отсутствие примэкзины. Между плазмалеммой и каллозой над будущими апертурами возникает электронно-прозрачное образование, которое сохраняется до распада каллозы.

Поздняя тетрадная стадия (рис. 1, 4–5; рис. 3, 4–5)

Толстая каллозная оболочка окружает микроспоры в тетраде. Электронно-прозрачные вакуоли распределены по всему объему микроспоры, центр микроспоры занимает крупное ядро. Примэкзина становится более электронно-плотной. Пробакули хорошо заметны, протектум становится более электронно-плотным и более толстым по сравнению с предыдущей стадией, формируется подстилающий слой эндэкзины. В области всех шести апертур плазмалемма ровная, примэкзина электронно-плотная, в ней не выявляются морфологические слои. Тетрадный период заканчивается растворением каллозы и высвобождением микроспор.

Посттетрадный или свободноспоровый период подразделяется на две стадии.

Ранняя посттетрадная стадия (рис. 2, 1–3; рис. 3, 6–7)

Каллозная оболочка вокруг тетрад разрушается. Пыльцевые зерна увеличиваются в объеме, в цитоплазме в этот период заметна крупная вакуоль. К этому времени оболочка пыльцевых зерен значительно преобразуется. Эктэкзина приобретает черты зрелой структуры, происходит формирование эндэкзины. Эндэкзина в межапертурных участках тонкая, светло-окрашенная. Апертурные участки характеризуются очень массивной эндэкзиной, на которой расположены отдельные электронно-плотные глобулы. Строение простых и сложных борозд на этой стадии сходно.

Поздняя посттетрадная стадия (рис. 2, 4–6; рис. 3, 8–10)

Тектум утолщается и формирует характерную скульптуру поверхности. Подстилающий слой полностью сформирован, он светлее, чем эндэкзина. Эндэкзина хорошо заметная, утолщенная вокруг апертур. Под электронно-плотной эндэкзиной формируется интина. Выявляются различия в структуре апертур: в области простых борозд толщина интины такая же, как в межапертурных участках, в области сложных борозд в районе оры – в два раза толще. В

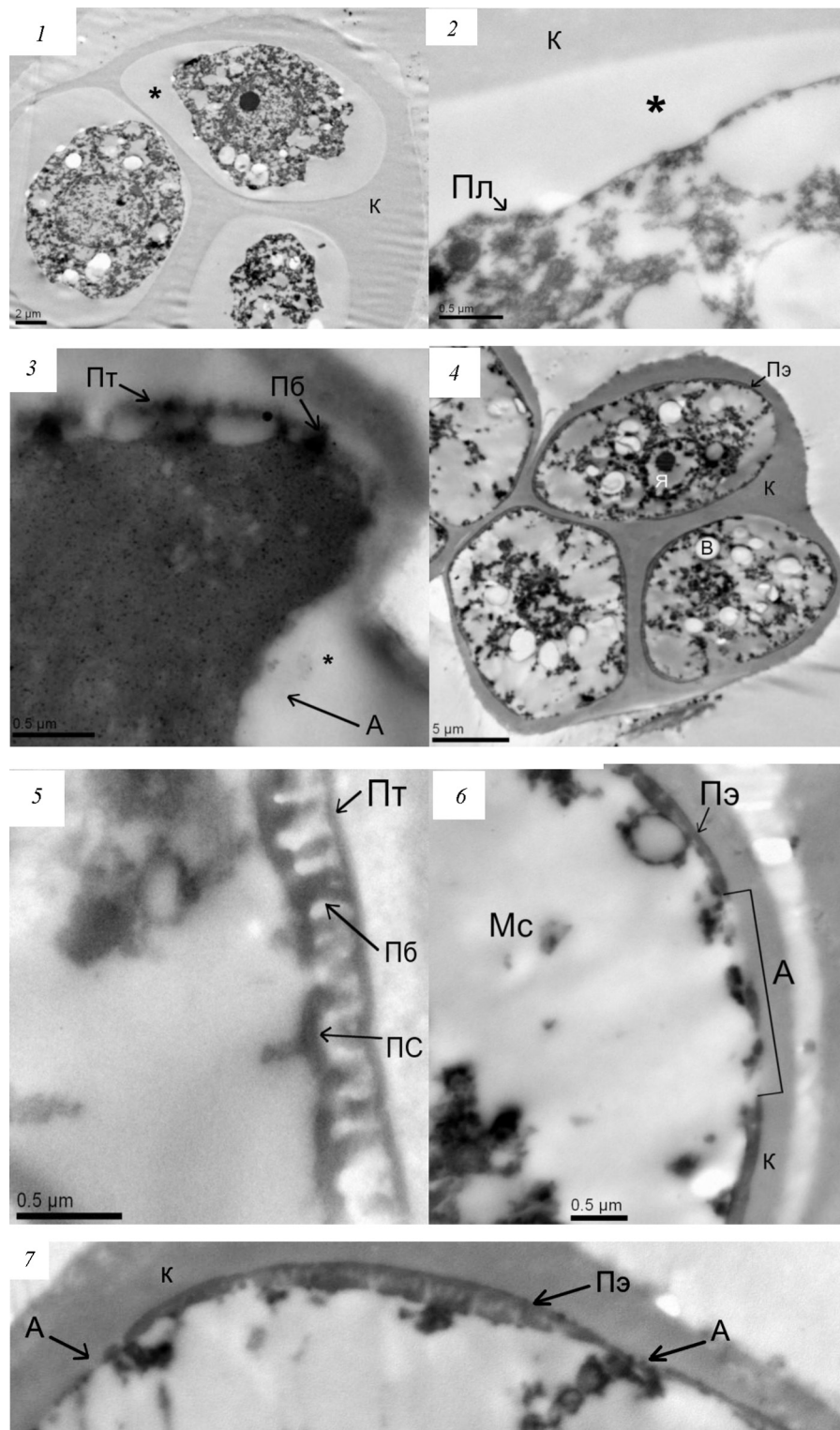


Рис. 1. 1–2 – Ранняя стадия тетрадного периода развития микроспор; 1 – тетрада микроспор, толстая каллоза окружает всю тетраду, более тонкий слой каллозы формируется между микроспорами, отделяя их друг от друга; 2 – появляется просвет между каллозной оболочкой и плазмалеммой (*); 3 – середина тетрадного периода (примэксина образована пробакулами и тонким тектумом, в области апертур примэксина не формируется, между плазмалеммой и каллозой над будущими аперттурами возникает электронно-прозрачное образование (*)); 4–7 – поздняя стадия тетрадного периода, тетрада микроспор, толстая каллозная оболочка окружает микроспороциты в тетраде, электронно-прозрачные вакуоли распределены по всему объему микроспоры; 5 – межапертурный участок микроспоры, примэксина становится более электронно-плотной, пробакулы хорошо заметны, тектум становится более электронно-плотным и более толстым по сравнению с предыдущей стадией, формируется подстилающий слой эктэксина; 6 – микроспора в области апертур, плазмалемма становится ровной, элементы примэксина покрывают места будущих апертур тонким слоем; 7 – микроспора в области двух соседних апертур (А – апертюра, В – вакуоль, К – каллоза, Мс – микроспора, Пб – пробакулы, Пл – плазмалемма, Пс – подстилающий слой, Пт – протектум, Пэ – примэксина, Т – тектум, Я – ядро, * – просвет между каллозной оболочкой и плазмалеммой)

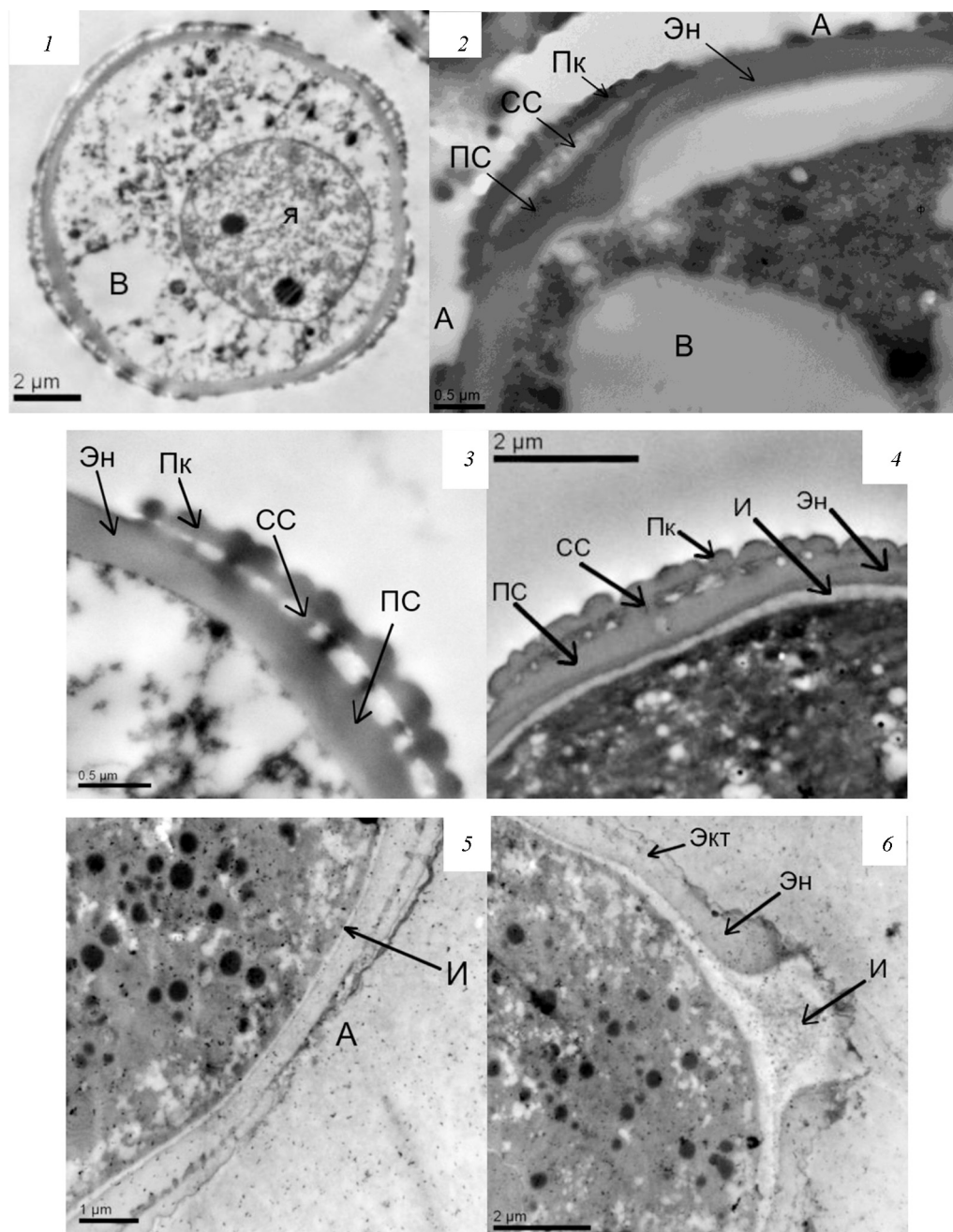


Рис. 2. 1–3. Ранняя стадия посттетрадного периода развития микроспор. 1 – в цитоплазме имеется крупная вакуоль и ядро; 2 – микроспора в области двух соседних апертур; 3 – Эктэксина образована покровом, столбиковым и подстилающим слоями, происходит формирование эндэксины; 4–6 – поздняя стадия посттетрадного периода развития микроспор; 4 – межапертурный участок, эктэксина образована покровом, столбиковым и подстилающим слоями, в этот период под эндэксинной формируется интина; 5 – простая апертура, под простыми апертурами интина имеет такую же толщину как в межапертурных участках; 6 – сложная апертура, дно сложных апертур сформировано толстой, возможно, двухслойной интиной, подстилающей утолщенную эндэксину (А – апертура, В – вакуоль, И – интина, Пк – покров, ПС – подстилающий слой, СС – столбиковый слой, Экт –эктэксина, Эн – эндэксина, я – ядро)

интине сложных борозд в области оры заметны два слоя: внешний более темно окрашенный, внутренний – светлоокрашенный. На этом формирование спородермы *L. salicaria* завершается. Зрелая оболочка пыльцевого зерна в межапертурных участках представлена двухслойной экзиной и интиной. Эктэксина

толстая, сложно устроенная, образована несколькими слоями: тектумом, сформированным слившимися головками столбиков, столбиковый и толстый подстилающий слой. Эндэксина толстая, хорошо развитая. Толщина эндэксины увеличивается к краям оры. Интина тонкая, значительно тоньше эндэксины. Разли-

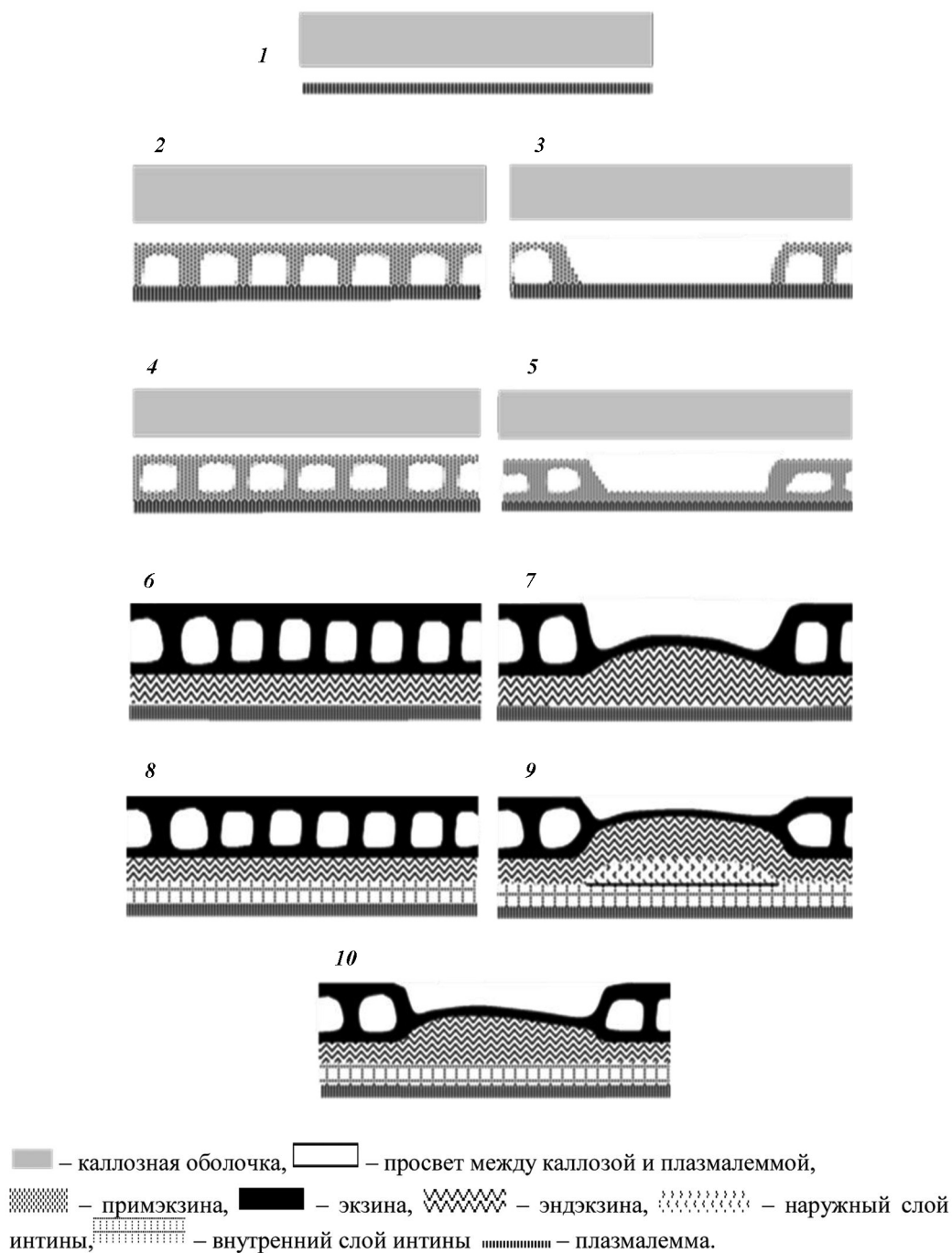


Рис. 3. Схема строения спородермы на разных стадиях развития: 1 – ранняя тетрадная стадия; 2–3 – средняя тетрадная стадия; 4–5 – поздняя тетрадная стадия; 6–7 – ранняя посттетрадная стадия; 8–10 – поздняя посттетрадная стадия; 2, 4, 6, 8 – межапертурный участок; 3, 5, 7, 9, 10 – область апертуры

чия в строении апертур заметны в области оры. Дно сложных апертур в области оры сформировано толстой двуслойной интиной. Вне области оры интина не утолщена. Дно простых апертур и концы борозд сложных апертур имеют сходное строение и сформированы тонкой однослойной интиной, сопоставимой по толщине с интиной межапертурных участков, утолщенной эндэкзиной и фрагментарной эктэкзиной.

В цитоплазме микроспор обнаруживается большое количество липидных капель и электронно-плотных глобул сахаров. В зрелом пыльцевом зерне центральная вакуоль отсутствует.

Обсуждение

Процесс развития спородермы *L. salicaria* соответствует общей схеме формирования оболочки пыльце-

вых зерен большинства изученных покрытосеменных (Мейер, 1971). Развитие апертур пыльцевых зерен *L. salicaria* мы сопоставили с развитием простых борозд *Acer tataricum* (Gabarayeva et al., 2010) и сложных борозд представителей семейства Asteraceae (Косенко, 2004). Области будущих апертур у дербенника и клена определяются в середине тетрадного периода как втягивание плазмалеммы. У астровых области будущих апертур обычно заметны на ранней тетрадной стадии, они выглядят как сильно уплощенные участки плазмалеммы. Прогибание плазматической мембраны внутрь цитоплазмы происходит на поздней тетрадной стадии (Косенко, 2004). Формирование эндэкзины происходит в свободноспоровом периоде. У пыльцевых зерен *L. salicaria* эндэксина значительно утолщается вокруг всех шести апертур. Утолщение эндэкзины в области апертур отмечено и у *A. tataricum*, тогда как для астровых такое утолщение не характерно. Эндэксина *L. salicaria* вокруг апертур гомогенная, сходная по строению с эндэксиной межапертурных участков. У клена и сложноцветных эндэксина апертур имеет отчетливо выраженную ламеллярную структуру, не характерную для межапертурных областей. Формирование интины приурочено к концу свободно-спорового периода. Именно на этом этапе становятся заметными

различия в строении простых и сложных борозд у дербенника. В области ор сложных апертур *Lythrum* и Asteraceae происходит значительное утолщение интины, часто стратифицированной на два (дербенник) и более слоев (некоторые астровые). За пределами оры и в области простых апертур у дербенника утолщения интины не происходит, ее толщина соответствует этому параметру в межапертурных участках. Для простых борозд *A. tataricum* (Gabarayeva et al., 2010) характерно утолщение интины по всей длине борозды.

Изучение функций апертур у *L. salicaria* показало, что прорастание пыльцевых зерен у этого вида происходит только в области оры сложных борозд, в то время как простые борозды выполняют только функцию гармомегата (Волкова, 2010; Волкова, Северова, 2010, 2011; Volkova, Severova, 2010). Области прорастания всегда сопряжены с утолщением интины, играющей решающую роль в формировании пыльцевых трубок (Waha, Hesse, 1988). Можно предположить, что становление сложных апертур в процессе эволюции было сопряжено с сужением области прорастания, которая стала ограничена орой. Пыльцевые зерна с простыми апертурами сохранили способность к формированию пыльцевых трубок по всей длине апертур.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Волкова О.А. Полиморфизм пыльцы в роде *Lythrum* L.: Тез. докл. конф. / XVII Междунар. науч. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых. Ломоносов, 2010. Секция биологии. М., 2010. С. 71–72.
- Волкова О.А., Северова Е.Э. Полиморфизм пыльцы в роде *Lythrum* L.: Тез. докл. конф. / Тр. VIII междунар. конф. по морфологии растений, посвященной памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых. Т. 1 / Под общ. ред. Викторова. М., 2010. С. 103–105.
- Волкова О.А., Северова Е.Э. Строение и функции апертур у гетероапертурных пыльцевых зерен // Материалы Всерос. науч. конф. с международным участием, посвященной памяти проф. А.П. Меликяна М., 2011. С. 83–85.
- Косенко Я.В. Закономерности развития спородермы у представителей семейства Asteraceae // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2004. Т. 109. Вып. 1. С. 31–37.
- Мейер Н.Р. О развитии оболочек пыльцевого зерна покрытосеменных растений // Морфология цветковых растений. М., 1971. С. 85–94.
- Мейер Н.Р. Ярошевская А.С. Результаты электронно-микроскопических исследований развития оболочек пыльцевых зерен покрытосеменных растений // Методические вопросы палинологии. М., 1973. С. 67–70.
- Резникова С.А. Цитология и физиология развивающегося пыльника. М., 1984. 270 с.
- Уикли Б. Электронная микроскопия для начинающих. М., 1975. 324 с.
- Эрдтман Г.Э. Морфология пыльцы и систематика растений. М., 1956. 487 с.
- Gabayeva N.I., Grigorjeva V.V., Rowley J.R. Sporoderm development in *Acer tataricum* (Aceraceae): an interpretation // *Protoplasma*. 2010. Vol. 247. P. 65–81.
- Graham A., Nowicke J., Skvarla J.J., Graham S.A., Patel V., Lee S. Palynology and systematics of the Lythraceae. I. Introduction and genera *Adenaria* through *Ginoria* // *Am. J. of Botany*. 1985. Vol. 72. N 7. P. 1012–1031.
- Muller J. Exine architecture and function in some Lythraceae and Sonneratiaceae // *Rev. of Palaeobot. and Palynol.* 1981. Vol. 35. P. 93–123.
- Volkova O., Severova E. Investigation of aperture structure and functions in Lythraceae by different methods // Program and Abstracts 8th European Palaeobotany-Palynology Conference. 6–10 July 2010 Budapest, Hungary. 2010. P. 247.
- Waha M., Hesse M. Aperture types within *Sapranthus* and *Polyalthia* (Annonaceae) // *Plant Systematics and Evolution*. Vol. 161. P. 135–146.

SPORODERM DEVELOPMENT IN *LYTHRUM SALICARIA* (LYTHRACEAE)

O.A. Volkova, E.E. Severova, S.V. Polevova

Development of pollen grains of *Lythrum salicaria* was investigated from the early tetrad stage until the formation of the intine. Primexine begins to differentiate in the middle of the tetrad period. It is formed by procolumellae, protektum and foot layer. Endexine is differentiated in the free microspore period. Sporoderm development is completed by the formation of intine. The future apertures start to be visible in the middle of the tetrad stage. In mature pollen grains sporoderm around the apertures is formed by thick endexine and fragmentary ektexine. The bottom of the ori is formed by a thick two-layer intine, the bottom of the colpi is formed by thin intine.

Key words: *Lythrum salicaria*, sporoderm development, microsporogenesis, ultrastructure.

Сведения об авторах: *Волкова Ольга Александровна* – инженер-лаборант кафедры высших растений биологического факультета МГУ (centaurea57@yandex.ru); *Северова Елена Эрастовна* – вед. науч. сотр. кафедры высших растений биологического факультета МГУ, канд. биол. наук (elena.severova@mail.ru); *Полевова Светлана Вячеславовна* – науч. сотр. кафедры высших растений биологического факультета МГУ, канд. биол. наук (svetlanapolevova@mail.ru).

УДК 574.3.063

НЕКОТОРЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ ЗА РУБЕЖОМ

Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова, А.В. Баянов

Проанализировано содержание статей о популяциях растений в журнале «Plant ecology» за 2009–2011 гг. Главными объектами исследования у авторов статей были инвазивные и редкие виды. Основные направления исследований – репродуктивная биология, экология и динамика популяций, адаптации популяций растений к пожарам.

Ключевые слова: выпас, динамика, инвазивные виды, опыление, пожары, популяция растений, редкие виды, экология.

В российской популяционной экологии растений устойчиво доминируют работы по онтогенетическому и виталитетному подходам, хотя в последние годы получили развитие методы генетического анализа внутривидовой и межвидовой изменчивости.

Авторы настоящей статьи поставили перед собой задачу проанализировать структуры основных направлений популяционных исследований в зарубежной экологической ботанике. Для этих целей мы использовали выборку статей из журнала «Plant ecology» за два последних года (с середины 2009 г. до середины 2011 г.). За это время в 24 номерах журнала было опубликовано 78 статей по результатам исследований, посвященных популяционной экологии. Полагаем, что эта выборка достаточно репрезентативна, и на ее основе можно составить представления о круге интересов зарубежных коллег, изучающих популяции растений. В таблице показана тематика статей в рассмотренной выборке.

Основные объекты исследования – заносные и угрожаемые виды, для которых необходимо принятие специальных мер по контролю и охране. Круг исследованных вопросов включает в первую очередь различные аспекты репродуктивной биологии, так как очевидно, что при неэффективности системы размножения вид обречен на вымирание. Далее следуют работы по популяционной динамике, причем, в отличие от отечественных ученых, зарубежные коллеги при изучении онтогенеза используют не более четырех онтогенетических стадий: семена, всходы, молодые растения, взрослые растения. Широко используются методы генетического анализа для выявления внутривидовой и межвидовой геномной гетерогенности.

Кратко остановимся на характеристике работ, которые показали авторам наиболее интересными. За рамками этого небольшого обзора останутся работы

Основные вопросы популяционной биологии и экологии растений, обсуждавшиеся в журнале «Plant ecology» в 2009–2011 гг.

Тема	Число статей
Репродуктивная экология	
Опыление	16
Семенное размножение (семенная продуктивность, размер семян и плодов, всхожесть)	18
Поедание семян	6
Банки семян	4
Мирмекохория	4
Вегетативное размножение	3
Экология видов и популяций	
Динамика популяций	11
Экология популяций	6
Устойчивость к пожарам	6
Фенология	5
Микоризы	4
Гендерные различия	4
Стратегии поведения	3
Устойчивость к выпасу	3
Основные объекты	
Инвазивные виды	17
Редкие виды и вопросы их охраны	12
Лекарственные растения	2
Основные методы	
Генетический анализ	10

по генетическому анализу популяций как требующие специального рассмотрения.

Инвазивные виды

Под влиянием человека происходит «антропогенная гомогенизация биосферы» (Миркин, Наумова, 2002). Причем во многих случаях появление новых заносных видов (по причине натурализации преднамеренно интродуцированных или распространившихся спонтанно случайно занесенных) представляет опасность. Они могут вытеснять виды местной флоры или вызывать снижение общего видового богатства естественных сообществ. Однако ни в одной работе, опубликованной в журнале за анализируемый период, не описаны случаи вытеснения заносными видами видов местной флоры и тем более разрушения аборигенных фитоценозов. Инвазивные виды влияют только при достаточно высокой плотности популяций (Almeida-Neto et al., 2010). Заносным видам сравнительно редко удается «уйти от врагов» (в соответствии с «Enemy release hypotheses», ERH).

В большинстве случаев в местной биоте находятся виды, которые ставят популяции пришельцев под контроль. Для европейского вида *Cirsium arvensis* в Новой Зеландии (Cripps et al., 2010) и Северной Америке (Alba-Lynn, Henk, 2010) нашлись виды фитофагов и патогенов, которые контролируют численность его популяций. «Уйти от врагов» удается немногим видам, например, *Lygodium microphyllum*, который переселился из Австралии во Флориду (Volin et al., 2010). Локальные победы с образованием популяций ограниченного размера отмечены для заносного азиатского вида *Rubus armeniacus*, который побеждает в конкуренции за воду местные североамериканские виды того же рода *R. spectabilis* и *R. parviflorus* (Caplan, Yeakley, 2010). На Канарских островах натурализовалась и усиленно расселяется *Acacia farnesiana*, интродуцированная из тропических районов Южной Америки (Agévalo et al., 2010). Этому способствуют... кролики, причем в местной флоре отыскалась «няня» *Mimoseste mimosae*, которая способствует ускоренному развитию ювенильных растений пришельца.

Василек *Centaurea stoebe*, занесенный из Европы в Северную Америку, представляет серьезную угрозу для местной растительности (Fraser, Carlyle, 2011). В США и Канаде заросли василька на пастбищах занимают площадь более 3 млн га, причем это растение не поедается и потому уменьшает полезную площадь естественных кормовых угодий.

Редкие виды

В большинстве случаев главным фактором риска является разрушение местообитаний, однако на его влияние могут накладываться специфические дополнительные факторы. Так, в Германии *Campanula glomerata* угнетается дерновинными злаками *Poa angustifolia* и *Festuca rupicola*, которые усиленно развиваются при интенсивном использовании сухих злаковников (Partzsch, Bachmann, 2011). Популяция *Rumex obtusifolius* угнетается *Festuca rubra* и *Elymus repens*, напротив, при недостаточном использовании (Martinkova et al., 2009). В Израиле отсутствие выпаса и разрастание злаков является причиной резкого снижения численности популяций декоративного вида *Anemone coronaria* (Perevolotsky et al., 2011). Одной из причин ослабленного состояния популяций папоротника *Botrychium multifidum* является выедание спорангиев фитофагами (Mesipuu, 2009).

Опыление

Этот аспект репродуктивной биологии представлен значительным числом статей. Оценивалось влияние на эффективность опыления соотношения мужских и женских особей для двудомных видов *Caesalpinia gilliesii* (Calviño, Galetto, 2010) и *Bursera fagaroides* var. *purpusii* (Ortiz-Pulido, Pavón, 2010).

Показана роль ветроопыления и насекомоопыления у *Salix arbuscula*: насекомоопыление преобладает, однако у близкорастущих особей возрастает вероятность ветроопыления (Shaw et al., 2010). У редкого иберийского эндемика *Silene sennenii*, опыляемого ночью, выявлено резкое снижение эффективности опыления под влиянием человека и разработаны рекомендации по восстановлению мутуализма (Martinell et al., 2010).

Описан опыт повышения продукции пыльцы при удобрении: при улучшении условий минерального питания для монокарпика *Ipomopsis aggregata* результат достигался в год внесения удобрений, а для многолетнего поликарпика *Linum lewisii* – на следующий год (Burkle, Irwin, 2009).

В высшей степени интересны данные о растении-няне *Malpighia glabra*, которая способствует опылению орхидного *Oncidium cosymbephorum*. Цветки няни похожи на цветки подопечного растения, но отличаются большей привлекательностью в силу образования маслянистых выделений (Carmona-Díaz, García-Franco, 2009).

Экология популяций

Экология видов, которые формируют популяции, рассматривается в большинстве работ, но в некоторых статьях этот вопрос является темой специального анализа. Отметим интересные работы о доминанте американских пустынь *Larrea tridentata* (Woods et al., 2011) и одном из самых важных видов африканских саванн *Acacia mellifera* (Ward, Esler, 2011). Лимитирующим фактором для «американца» являются условия развития проростка и формирование главного корня, успех развития возможен только в крайне узком диапазоне значений фактора увлажнения. Для «африканца», предпочитающего песчаные почвы, фактором риска является конкуренция со злаками, которая может быть снижена при выпасе. Установлены отношения трейд-оффа между вегетативным и семенным размножением у одного из доминантов австралийских ветландов *Melaleuca ericifolia*: при частом затоплении преобладает вегетативное размножение, при редком – семенное (Salter et al., 2010). Аналогичный трейд-офф установлен у *Leymus chinensis* в сухих степях Внутренней Монголии (Bai et al., 2009): при внесении минеральных удобрений усиливалось семенное размножение, при ухудшении условий минерального питания – вегетативное. В Китае при подборе видов, способных закреплять пески морских побережий, было выполнено детальное изучение экологии *Tamarix chinensis* (Cui et al., 2010): исследовалось отношение тамарикса к засолению и уровню грунтовых вод. Изучение гибридной популяции двух видов погремка *Rhinanthus angustifolius* и *R. minor* (Ducarme, Wesselingh, 2010) показало, что доля гибридных особей в популяциях зависит от условий увлажнения: первый вид отличается более широким диапазоном распространения по фактору увлажнения, а второй – более узким (он тяготеет к более влажным местообитаниям).

Динамика популяций

Как уже отмечалось, в работах зарубежных коллег используется не более трех–четырёх возрастных состояний растений, однако эта упрощенная оценка вполне достаточна для выявления тенденций изменения популяций. Описано самоизреживание популяции *Chamaecyparis obtuse* (Ogawa et al., 2010): процесс подчинялся «закону 3/2», конечная плотность составляла 3200 экз./га. Популяционная динамика *Fagus crenata* в лесах Северной Японии связана с ветровалами, при их отсутствии бук замещается *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* (Namikawa et al., 2010). В Северной Америке изучена популяционная динамика

лекарственного растения *Hydrastis canadensis* в контексте оптимизации его использования (Christensen, Gorchoy, 2010).

Устойчивость к пожарам

В африканской саванне адаптирована к пожарам *Acacia karroo* (Wigley et al., 2009). После пожара акация отрастает благодаря запасам углерода в подземной части, вначале появляются низкие побеги, которые позже сменяются высокими столбовидными (они названы «гулливерами»). В средиземноморском маквисе после пожаров улучшалось состояние популяций кустарника *Phillyrea angustifolia* (Capogna et al., 2009). Пожары стимулируют появление всходов австралийского кустарника *Verticordia fimbriolepis* subsp. *fimbriolepis* (Yates, Ladd, 2010). Однако при учащении пожаров вследствие прогнозируемого потепления климата возможно истощение семенного банка и выпадение этого вида из сообществ. В то же время пожары имеют негативные последствия для сообществ *Juniperus monosperma* в юго-западных районах США (Kane et al., 2011). Можжевельник замещается инвазивным однолетником *Bromus tectorum*.

Экологическое значение размера плодов и семян

Интересные данные приводятся в статье об орнитохории *Viburnum opulus*: эффективность разноса семян повышается при уменьшении размера плодов. Крупные плоды не поедаются птицами и потребляются грызунами. Таким образом, процесс отбора на увеличение радиуса распространения семян направлен на уменьшение размера плодов (Hernández, 2009).

У альпийского растения *Eritrichium nanum*, распространенного в диапазоне высот 2434–3055 м над ур. моря, в неблагоприятные годы с повышением высоты уменьшается размер семян и их качество (Wirth et al., 2010).

Устойчивость к выпасу

В Австралии экспериментально изучали реакцию высокогорного дерева *Polylepis australis* на объедание ветвей (Giorgis et al., 2010). При низкой и средней интенсивности отчуждения ветвей дерева хорошо восстанавливались, но при высокой – угнетались.

Полагаем, что выполненный анализ содержания статей из журнала «Plant ecology» дает представление о круге интересов наших зарубежных коллег, изучающих популяции растений. Спектр изучаемых вопросов достаточно широкий, и темы исследований определяются спецификой изучаемых объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Адвентивизация растительности в призме идей современной экологии // Журн. общ. биол. 2002. Т. 63. № 6. С. 489–497.
- Alba-Lynn C., Henk S. Potential for ants and vertebrate predators to shape seed-dispersal dynamics of the invasive thistles *Cirsium arvense* and *Carduus nutans* in their introduced range (North America) // *Plant Ecology*. 2010. Vol. 210. N 2. P. 291–301.
- Almeida-Neto M., Prado P.I., Kubota U., Bariani J.M., Aguirre G.H., et al. Invasive grasses and native Asteraceae in the Brazilian Cerrado // *Plant Ecology*. 2010. Vol. 209. № 1. P. 109–122.
- Arévalo J.R., Afonso L., Naranjo A., Salas M. Invasion of the Gran Canaria ravines ecosystems (Canary Islands) by the exotic species *Acacia farnesiana* // *Plant Ecology*. 2010. Vol. 206. N 2. P. 185–193.
- Bai W., Sun X., Wang Z., Li L. Nitrogen addition and rhizome severing modify clonal growth and reproductive modes of *Leymus chinensis* population // *Plant Ecology*. 2009. Vol. 205. N 1. P. 13–21.
- Burkle L.A., Irwin R.E. The effects of nutrient addition on floral characters and pollination in two subalpine plants, *Ipomopsis aggregata* and *Linum lewisii* // *Plant Ecology*. 2009. Vol. 203. N 1. P. 83–98.
- Calviño A., Galetto L. Variation in sexual expression in relation to plant height and local density in the andromonoecious shrub *Caesalpinia gilliesii* (Fabaceae) // *Plant Ecology*. 2010. Vol. 209. N 1. P. 37–45.
- Caplan J.S., Yeakley J.A. Water relations advantages for invasive *Rubus armeniacus* over two native ruderal congeners // *Plant Ecology*. 2010. Vol. 210. N 1. P. 169–179.
- Capogna F., Persiani A.M., Maggi O., Dowgiallo G., Puppi G. et al. Effects of different fire intensities on chemical and biological soil components and related feedbacks on a Mediterranean shrub (*Phillyrea angustifolia* L.) // *Plant Ecology*. 2009. Vol. 204. N 2. P. 155–171.
- Carmona-Díaz G., García-Franco J.G. Reproductive success in the Mexican rewardless *Oncidium cosymbeporum* (Orchidaceae) facilitated by the oil-rewarding *Malpighia glabra* (Malpighiaceae) // *Plant Ecology*. 2009. Vol. 203. N 2. P. 253–261.
- Christensen D.L., Gorchoff D.L. Population dynamics of goldenseal (*Hydrastis canadensis*) in the core of its historical range // *Plant Ecology*. 2010. Vol. 210. N 2. P. 195–211.
- Cripps M.G., Edwards G.R., Bourdôt G.W. et al. Enemy release does not increase performance of *Cirsium arvense* in New Zealand // *Plant Ecology*. 2010. Vol. 209. N 1. P. 123–134.
- Cui B., Yang Q., Zhang K., Zhao X., You Z. Responses of saltcedar (*Tamarix chinensis*) to water table depth and soil salinity in the Yellow River Delta, China // *Plant Ecology*. 2010. Vol. 209. N 2. P. 279–290.
- Ducarme V., Wesselingh R.A. Performance of two *Rhinanthus* species under different hydric conditions // *Plant Ecology*. 2010. Vol. 206. N 2. P. 263–277.
- Fraser L.H., Carlyle C.N. Is spotted knapweed (*Centaurea stoebe* L.) patch size related to the effect on soil and vegetation properties? // *Plant Ecology*. 2011. Vol. 212. N 6. P. 975–983.
- Giorgis M. A., Cingolani A.M., Teich I., Renison D., Hensen I. Do *Polylepis australis* trees tolerate herbivory? Seasonal patterns of shoot growth and its consumption by livestock // *Plant Ecology*. 2010. Vol. 207. N 2. P. 307–319.
- Hernández Á. Birds and guelder rose *Viburnum opulus*: selective consumption and dispersal via regurgitation of small-sized fruits and seeds // *Plant Ecology*. 2009. Vol. 203. N 1. P. 111–122.
- Kane J.M., Meinhardt K.A., Chang T., Cardall B.L., Michalet R., et al. Drought-induced mortality of a foundation species (*Juniperus monosperma*) promotes positive afterlife effects in understory vegetation // *Plant Ecology*. 2011. Vol. 212. N 5. P. 733–741.
- Martinell M.C., Dötterl S., Blanché C., Rovira A., Massó S., et al. Nocturnal pollination of the endemic *Silene sennenii* (Caryophyllaceae): an endangered mutualism? // *Plant Ecology*. 2010. Vol. 211. N 1. P. 203–218.
- Martinkova Z., Honek A., Pekar S., Strobach J. Survival of *Rumex obtusifolius* L. in an unmanaged grassland // *Plant Ecology*. 2009. Vol. 205. N 1. P. 105–111.
- Mesipuu M., Shefferson R.P., Kull T. Weather and herbivores influence fertility in the endangered fern *Botrychium multifidum* (S.G. Gmel.) Rupr // *Plant Ecology*. 2009. Vol. 203. N 1. P. 23–31.
- Namikawa K., Matsui T., Kobayashi M., Goto R., Kuramoto S. Initial establishment and regeneration processes of an outlying isolated *Fagus crenata* Blume forest stand in the northernmost boundary of its range in Hokkaido, northern Japan // *Plant Ecology*. 2010. Vol. 207. N 1. P. 161–174.
- Ogawa K., Adu-Bredu S., Yokota T., Hagihara A. Leaf biomass changes with stand development in hinoki cypress (*Chamaecyparis obtusa* [Sieb. et Zucc.] Endl.) // *Plant Ecology*. 2010. Vol. 211. N 1. P. 79–88.
- Ortiz-Pulido R., Pavón N.P. Influence of slope orientation on sex ratio and size distribution in a dioecious plant *Bursera fagaroides* var. *purpusii* (Brandeg.) McVaugh and Rzed. (Burseraceae) // *Plant Ecology*. 2010. Vol. 208. N 2. P. 271–277.
- Partzsch M., Bachmann U. Is *Campanula glomerata* threatened by competition from expanding grasses? Results from a 5-year pot-experiment // *Plant Ecology*. 2011. Vol. 212. N 2. P. 251–261.
- Perevolotsky A., Schwartz-Tzachor R., Yonathan R., Ne'eman G. Geophytes–herbivore interactions: reproduction and population dynamics of *Anemone coronaria* L. // *Plant Ecology*. 2011. Vol. 212. N 4. P. 563–571.
- Salter J., Morris K., Read J., Boon P.I. Impact of long-term, saline flooding on condition and reproduction of the clonal wetland tree, *Melaleuca ericifolia* (Myrtaceae) // *Plant Ecology*. 2010. Vol. 206. N 1. P. 41–57.
- Shaw R.F., Elston D.A., Pakeman R.J., Young M.R., Iason G.R. The impacts of pollination mode, plant characteristics and local density on the reproductive success of a scarce plant species, *Salix arbuscula* // *Plant Ecology*. 2010. Vol. 211. N 2. P. 367–377.
- Volin J.C., Kruger E.L., Volin V.C., Tobin M.F., Kitajima K. Does release from natural belowground enemies help explain the invasiveness of *Lygodium microphyllum*? A cross-continental comparison // *Plant Ecology*. 2010. Vol. 208. N 2. P. 223–234.
- Ward D., Esler K.J. What are the effects of substrate and grass removal on recruitment of *Acacia mellifera* seedlings in a semi-arid environment? // *Plant Ecology*. 2011. Vol. 212. N 2. P. 507–517.
- Wigley B.J., Cramer M.D., Bond W.J. Sapling survival in a frequently burnt savanna: mobilisation of carbon reserves in

- Acacia karroo // Plant Ecology. 2009. Vol. 203. N 1. P. 1–11.
- Wirth L.R., Graf R., Gugerli F., Landergott U., Holderegger R. Between-year variation in seed weights across altitudes in the high-alpine plant *Eritrichium nanum* // Plant Ecology. 2010. Vol. 207. N 2. P. 227–231.
- Woods S.R., Archer S.R., Schwinning S. Early taproot development of a xeric shrub (*Larrea tridentata*) is optimized within a narrow range of soil moisture // Plant Ecology. 2011. Vol. 212. N 3. P. 507–517.
- Yates C.J., Ladd P.G. Using population viability analysis to predict the effect of fire on the extinction risk of an endangered shrub *Verticordia fimbriolepis* subsp. *fimbriolepis* in a fragmented landscape // Plant Ecology. 2010. Vol. 211. N 2. P. 305–319.

Поступила в редакцию 5.11.11

ON SOME CERTAIN APPROACHES OF THE ABROAD PLANT POPULATIONS INVESTIGATIONS

B.M. Mirkin, L.G. Naumova, A.V. Baianov

The content of papers about plant populations from journal «Plant ecology» 2009–2011 years was analyzed. The principal objects of investigations are the invasive and rare species and the principal topics are reproductive biology, ecology and dynamic population, plant's adaptation to fires.

Key words: dynamic, ecology, grazing, invasive species, fire, pollination, plant population, rare species.

Сведения об авторах: *Миркин Борис Михайлович* – глав. науч. сотр. Института биологии УНЦ РАН (geobotanika@rambler.ru); *Наумова Лениза Гумеровна* – профессор кафедры ботаники, биоэкологии и ландшафтного проектирования Башкирского государственного педагогического университета им. М. Акмуллы (leniza.gumerovna@yandex.ru); *Баянов Артем Валерьевич* – ассистент кафедры экологии биологического факультета Башкирского государственного университета (geobotanika@rambler.ru).

НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ
SCIENTIFIC COMMUNICATIONS

УДК 595.773.4

О ПАРАЗИТИРОВАНИИ ФАЗИИНЫ *PHASIA PUSILLA* MEIG. (DIPTERA, TACHINIDAE, PHASIINAE) В ХИЩНОМ КЛОПЕ *PROSTEMMA AENEICOLLE* ST. (HETEROPTERA, NABIDAE)

Е.В. Аксёненко, С.П. Гапонов, Л.Н. Хицова, А.М. Кондратьева

Впервые отмечено паразитирование личинки тахины *Phasia pusilla* Meig. в клопе *Prostemma aeneicolle* St. Материал собран в 20 км северо-восточнее г. Воронеж на территории Усманского бора.

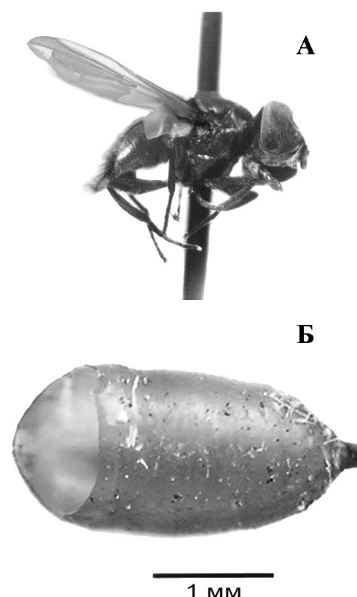
Ключевые слова: *Phasia pusilla*, Diptera, Tachinidae, Phasiinae, тахина, клоп, *Prostemma aeneicolle*, паразит, хозяин.

Tachinidae – одно из самых разнообразных и экологически значимых семейств двукрылых, включающее четыре крупных подсемейства (Exoristinae, Dexiinae, Phasiinae и Tachininae). В мировой фауне оно насчитывает около 10 тыс. видов (O’Nara et al., 2011). Изучению паразито-хозяинных связей фазиин с клопами посвящен ряд работ отечественных и зарубежных авторов (Федотов, 1947; Викторов, 1967; Хицова, 1970; Маркова, 2000; Dupuis, 1963; Herting, 1971). Однако в качестве хозяев для фазиин чаще всего указывались экономически опасные виды полужесткокрылых, вредящие сельскохозяйственным культурам, а паразитические связи с хищными клопами, не представляющими угрозы для сельскохозяйственных культур, остаются по-прежнему малоизученными.

Материал, послуживший основой сообщения, собран на территории Усманского бора в 20 км северо-восточнее г. Воронеж. За 2010–2011 гг. нами было отловлено 5 особей хищного клопа *Prostemma aeneicolle* St., один из которых оказался зараженным фазиной *Phasia pusilla* Meig. Клопы были собраны в следующих биотопах: опушка соснового леса около оз. Угольное, 08. V 2010 (1 ♀) и 10. VI 2011 (1 ♀) – зараженный клоп; поляна около болота Козье, 09. VI 2010 (1 ♀); дорога в лесу, 09. VI 2010 (1 ♀); пойменный луг на правом берегу р. Усмань, 25. VIII 2011 (1 ♀). Воронежская обл. является для клопа южной границей ареала, где он встречается в виде короткокрылой формы, обитающей в герпетобии (Кержнер, 1981; Голуб, Драполок, 2005). Для сбора клопов и выведения паразитов использовали общепринятые методики (Рубцов, 1950).

Отрождение личинки фазины из зараженного клопа зафиксировано 10. VI 2011. В течение двух часов личинка образовала пупарий темно-коричневого цвета, длиной 2,5 мм. Срок развития в пупарии составил 10 дней. Выход имаго *Ph. pusilla* (♂) из пупария произошел 20. VI 2011. Некоторые морфологические признаки пупария и имаго вида показаны на рис. 1.

При видовой идентификации фазины использовали работы Х.-П. Чорснига и Б. Хертинга (Schorsnig, Herting, 1994), К. Сана, С. Маршалла (Sun, Marschall, 2003), В.А. Рихтер (2004), а также материал из кол-



Phasia pusilla: А – общий вид имаго, Б – вскрытый пупарий

лекции тахин кафедры зоологии и паразитологии Воронежского государственного университета (выверенный специалистами Зоологического института РАН).

Ph. pusilla предпочитает инсолированные открытые биотопы: луга, поляны, лесные опушки, обочины дорог. На территории Воронежской обл. этот вид встречается с апреля по октябрь главным образом на низкорослых цветущих растениях: *Achillea millefolium* L. (Asteraceae), *Berteroa incana* (L.) (Brassicaceae) и др. На основании собственных данных и сведений из литературы можно предположить, что паразито-хозяйные связи *Ph. pusilla* формируются преимущественно с теми видами полужесткокрылых, которые являются обитателями герпетобия и низкого хортобия.

При заражении хозяев *Ph. pusilla* вводит яйца в тело клопа, используя видоизмененный брюшной сегмент со стилетоподобным прокалывающим яйцекладом. Самка фазии может отложить в клопа несколько яиц, но выживет и разовьется лишь одна личинка. До момента выхода личинки *Ph. pusilla* из яйца проходит около 48 ч (Sun, Marschall, 2003). По данным К. Дю-

пюи (Dupui, 1963), максимальная продолжительность жизни самок *Ph. pusilla* составляет 10 дней. При этом самцы выходят из пупария раньше самок и после спаривания достаточно быстро погибают.

В монографии по фазиям (Sun, Marschall, 2003) приведен список хозяев для *Ph. pusilla*, среди которых указаны следующие виды полужесткокрылых: *Chilacis typhae* (Perr.), *Nysius cymoides* (Spin.), *Nysius helveticus* H.-S. (= *Nysius lineatus* (Costa)), *Nithecus jacobaeae* (Schill.), *Cymus grandicolor* Hahn, *Kleidocerus ericae* (Horv.) (Lygaeidae); *Aethus nigritus* (F.) (Cydnidae); *Eysarcoris ventralis* (Westw.) (= *Stollia inconspicua* (H.-S.)), *Eysarcoris aeneus* (Scop.) (= *Stollia aenea* (Scop.)), *Bagrada hilaris* (Burm.) (Pentatomidae); *Lyctocoris campestris* (F.), *Anthocoris sarothamni* Dg. et Sc., *Anthocoris nemoralis* (F.) (Anthocoridae) (Dupuis, 1963; Sun, Marschall, 2003).

Нами впервые отмечено паразитирование *Ph. pusilla* в хищном клопе *P. aeneicolle* из семейства Nabidae. Ранее для клопов рода *Prostemma* Laporte не были известны паразиты из отряда двукрылых (Diptera). Полученные данные расширяют список хозяев для *Ph. pusilla*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Голуб В.Б., Драполок И.С. Отряд Heteroptera // Кадастр беспозвоночных животных Воронежской области. Воронеж, 2005. С. 276–316.
- Викторов Г.А. Проблемы динамики численности насекомых на примере вредной черепашки. М., 1967. 271 с.
- Кержнер И.М. Фауна СССР. Насекомые хоботные. Полужесткокрылые семейства Nabidae. Л., 1981. Т. XIII. Вып. 2. 327 с.
- Маркова Т.О. Паразито-хозяйные отношения тахин (Diptera, Tachinidae, Phasiinae) с клопами *Dolycoris baccarum* L. и *Graphosoma rubrolineatum* Westw. (Heteroptera, Pentatomidae) // Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. Владивосток, 2000. Вып. X. С. 53–59.
- Рихтер В.А. Семейство Tachinidae – тахины // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Двукрылые и блохи. Владивосток, 2004. Т. VI. Ч. 3. С. 148–398.
- Рубцов И.А. Сбор и выведение паразитов вредных насекомых. М.;Л., 1950. 57 с.
- Федотов Д.М. Наблюдения над взаимоотношениями между вредной черепашкой и ее паразитами мухамифазиями и соображения об использовании фазий в борьбе с черепашкой // Вредная черепашка *Eurygaster integriceps* Put.: Сб. раб. Среднеазиатской экспед. по вредной черепашке Ин-та эволюционной морфологии им. А.Н. Северцова. М., 1947. Т. 2. С. 49–66.
- Хицова Л.Н. Изучение фазий (Diptera, Phasiidae) – паразитов полужесткокрылых Воронежской области // Вопросы зоологии, физиологии и биофизики. Воронеж, 1970. С. 59–53.
- Dupuis C. Essai monographique sur les Phasiinae (Diptères Tachinaires parasites d'Hétéroptères) // Mém. Mus. Nat. d'Histoire Nat. 1963. Vol. 26. P. 1–141.
- Herting B. A catalogue of parasites and predators terrestrial Arthropods // Commonwealth Agricultural Bureaux. Inst. Of Biological Control. Sect. A. Host or Prey/Enemy, Slough, England, I. 1971. P. 79–112.
- O'Hara J.E., Wood D.M., Richter V.A., Shima H., Henderson S.J. Building a unified classification of the Tachinidae (Diptera) of the World // The Tachinid Times. Issue 24, February, 2011. P. 22.
- Sun X., Marschall S. Systematics of *Phasia* Latreille (Diptera: Tachinidae) // Zootaxa. 2003. Vol. 276. 320 pp.
- Tschorsnig H.-P., Herting B. Die Raupenfliegen (Diptera: Tachinidae) Mitteleuropas: Bestimmungstabellen und Angaben zur Verbreitung und Ökologie der einzelnen Arten // Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. Serie A (Biologie). 1994. № 506. 170 S.

**THE PREDATORY TRUE BUG *PROSTEMMA AENEICOLLE* ST.
(HETEROPTERA, NABIDAE) AS A NEW HOST OF THE TACHINID FLY
PHASIA PUSILLA MEIG. (DIPTERA, TACHINIDAE, PHASIINAE)**

E.V. Aksenenko, S.P. Gaponov, L.N. Khitsova, A.M. Kondratyeva

Data of parasite-host interrelations of *Phasia pusilla* Meig. and predatory true bug *Prostemma aeneicolle* St. are presented for the first time. Phasiin larva comes out from infested bug on 10.VI 2011. In two hours larva formed puparium. Puparium is deep-brown and 2.5 mm long. Period of pupal development lasted 10 days. Imago of *Ph. pusilla* emerged on 20.VI 2011. Material was collected in the Usmansky Forest in 20 km to the north-east of Voronezh-city.

Key words: *Phasia pusilla*, Diptera, Tachinidae, Phasiinae, tachinids, true bag, *Prostemma aeneicolle*, host, parasite.

Сведения об авторах: Аксёненко Евгений Васильевич – ассистент каф. зоологии и паразитологии биолого-почвенного факультета Воронежского государственного университета (entoma@mail.ru); Гапонов Сергей Петрович – зав. кафедрой зоологии и паразитологии биолого-почвенного факультета Воронежского государственного университета, докт. биол. наук, профессор (gaponov2003@mail.ru); Хицова Людмила Николаевна – профессор кафедры зоологии и паразитологии биолого-почвенного факультета Воронежского государственного университета, докт. биол. наук (tagdigrada@rambler.ru); Кондратьева Анна Михайловна – мл. науч. сотр. ФГУП НИИ лесной генетики и селекции (kondratyeva_anya@mail.ru).

УДК 582.232 (470.21)

НАЗЕМНЫЕ ЦИАНОПРОКАРИОТЫ ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ХИБИН

Д. А. Давыдов

Обобщены результаты изучения видового состава наземных цианопрокариот западной части Хибинских гор. Выявлено 74 вида, обсуждается таксономический состав флоры, даются географическая и экологические характеристики.

Ключевые слова: Cyanoprokaryota, Cyanophyta, Cyanobacteria, горные экосистемы, наземная флора, Кольский полуостров, Хибин.

Цианопрокариоты (Cyanoprokaryota/Cyanophyta/Cyanobacteria) в арктических и субарктических экосистемах занимают особое место, так как вносят существенный вклад в процесс поступления связанных форм азота (Granhall, Lid-Torsvik, 1975; Chapin et al., 1991; Liengen, Olsen, 1997). Зачастую цианопрокариоты являются первыми автотрофами и первичными почвообразователями на новых субстратах.

Наземные цианопрокариоты Хибинского горного массива, как и Мурманской обл. в целом, изучены далеко не полно. Их изучение началось в конце XIX в. (Elfving, 1895). В 1936 г. Н.Н. Воронихин опубликовал информацию о 10 видах водных Cyanophyta, обнаруженных им в центральной части массива. Сведения о единичных находках цианопрокариот содержатся также в работах Б.В. Громова (1956) и М.Б. Ройзина (1960). Э.А. Штиной и М.Б. Ройзиным (1966) исследованы видовой состав (обнаружено 27 видов) и численность водорослей в подзолистых почвах Хибин. По литературным данным для наземных биотопов Хибинских гор было известно всего 35 видов *Cyanoprokaryota*, что, безусловно, не исчерпывает разнообразия группы.

Цель настоящей работы – выявление видового состава и особенностей флоры наземных цианопрокариот западной части Хибин.

Материал и методика

Хибинский горный массив находится в средней части Мурманской обл. (33°10' и 34°10' в.д.; 67°30' и 67°50' с.ш.). Он занимает площадь, равную 1327 км², максимальные высоты составляют 1000–1200 м над ур. моря. Исследованная нами часть Хибин включает территорию, расположенную к западу от долины Кукисвумчорр, р. Вудъяврйок, р. Кунийок.

Климат Хибин определяется их широтным положением за Полярным кругом, сравнительной близостью

незамерзающего Баренцева моря, испытывающего влияние теплого течения Гольфстрим (Яковлев, 1961), а также особенностями горного рельефа, преобладающими влиянием некоторых климатических факторов. Хибин расположены в пределах подзоны северной тайги, растительный покров характеризуется четко выраженной поясностью: выделяются горно-лесной пояс, пояс березовых криволесий и горно-тундровый пояс.

Сборы наземных цианопрокариот проводили в июне–сентябре 2002–2004 гг. в разных ущельях и на горных склонах. Всего было собрано около 200 проб. Изучение нативного материала дополнено исследованием культур, выращенных на среде Голлербаха для водорослей (Сэги, 1983). Проведена оценка встречаемости в наших сборах при следующей градации: единично (1 находка), редко (2–5 находок), часто (5–20 находок), очень часто (больше 20 находок). Для определения использовали «Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 2» (Голлербах и др., 1953), «Cyanoprokaryota. I. Chroococcales» (Komárek, Anagnostidis, 1998). В анализ включены литературные данные (Воронихин, 1936; Ройзин, 1960; Штина, Ройзин, 1966; Elfving, 1895), за исключением таксонов, идентифицированных только до рода и видов водных экотопов

Номенклатура и классификация таксонов даны по системе J. Komárek, K. Anagnostidis (1989, 1998, 2005); Anagnostidis, Komárek (1990). Таксоны, сведения об изменении названия которых не найдены, даны по номенклатуре А.А. Еленкина (1938, 1949).

Результаты и обсуждение

Таксономический состав

Всего к настоящему времени во флоре Западных Хибин зарегистрировано 80 видов цианопрокариот, 74 из них обнаружены в наземных местообитаниях.

Виды наземных экотопов объединяются в 4 порядка, 13 семейств, 35 родов, что составляет 30% от их видового состава Мурманской обл.

Ведущими по видовому разнообразию семействами являются Nostocaceae, Phormidiaceae, Pseudanabaenaceae (таблица). Они включают 47% всего разнообразия Cyanoprokaryota (рис. 1, а). Вышеназванные семейства занимают лидирующие позиции и во флоре восточноевропейских тундр (Патова, 2004) (таблица, рис. 1, б).

В составе Cyanoprokaryota западной части Хибин не обнаружены представители семейства Oscillatoriaceae, а в родовом спектре представители родов *Oscillatoria*, *Lyngbya*, *Plectonema*. Эта особенность отличает изученную флору от почвенных альгофлор других северных регионов (Новичкова–Иванова, 1963; Перминова, 1990; Патова, 2004).

В целом семейственный спектр демонстрирует значительную близость флоры западной части Хибин к флорам цианопрокариот арктических территорий (архипелаг Шпицберген и Большеземельская тундра). Существенная доля (23%) одно-, двухвидовых семейств придает флоре северный облик (Патова, 2004).

Ведущими родами по числу видов в изученной флоре являются: *Leptolyngbya* (6 видов); *Nostoc* (5);

Phormidium (5); *Aphanocapsa* (4); *Chroococcus* (4); *Tolypothrix* (4) (рис. 2). Представители указанных родов составляют 37% таксономического разнообразия.

Высокое положение *Phormidium*, *Leptolyngbya*, *Schizothrix* в родовом спектре характерно для почв тундр (Патова, 2004). Виды *Phormidium*, *Leptolyngbya* и *Tolypotrrix* активно заселяют свободные субстраты (широко представленные на изученной территории), часто являясь пионерами автотрофной растительности; представители рода *Schizothrix* постоянно присутствуют в напочвенном покрове высокоширотных регионов (Штина, Голлербах, 1976). В число ведущих родов в арктических флорах (архипелаг Шпицберген, восточноевропейские тундры) входит *Gloeocapsa*, на нашей территории обнаружено лишь 2 вида этого рода, *Gloeocapsa kuetzingiana* Näg. и *G. punctata* Näg.

Географическая характеристика

На основании данных о географических характеристиках найденных видов (Давыдов, 2010а) во флоре западной части Хибин преобладают космополитные виды (31) (рис. 3), значительным числом представлены бореальные (10) и аркто-бореальные виды (8). Обращает на себя внимание небольшое число монтан-

Соотношение семейств Cyanoprokaryota по числу видов в альгофлоре западной части Хибин в сравнении с почвенной альгофлорой восточноевропейских тундр*

Место семейства по числу таксонов (ЗХ)	Семейство	Число видов (ЗХ)	Место семейства (ВТ)	Число видов с внутривидовыми таксонами (ВТ)
1	Nostocaceae	14	2	36
2	Phormidiaceae	11	1	22
3	Pseudanabaenaceae	10	3	16
4	Merismopediaceae	8	8–9	7
5	Synechococcaceae	6	5	10
6–7	Chroococcaceae	5	10	6
6–7	Microchaetaceae	5	11–12	5
7–8	Rivulariaceae	4	6	9
7–8	Microcystaceae	4	7	8
9	Stygonemataceae	3	11–12	5
12	Scytonemataceae	2	13–14	3
12–13	Chamaesiphonaceae	1	–	–
12–13	Schizotrichaceae	1	8–9	7

* Данные по восточноевропейским тундрам приведены по работе Е.Н. Патовой (2004); ЗХ – западная часть Хибин; ВТ – восточноевропейские тундры

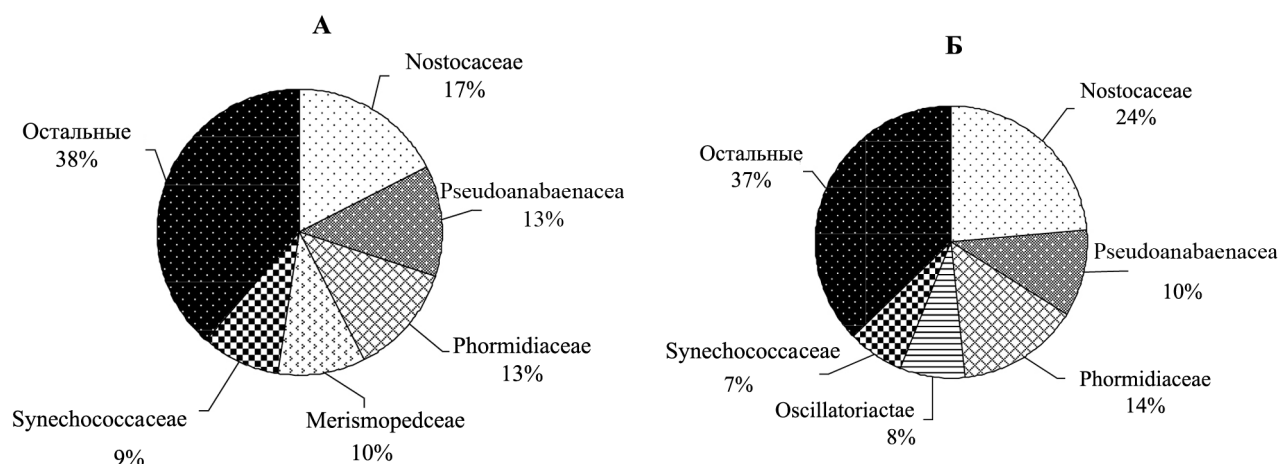


Рис. 1. Соотношение семейств Суанпрокариота по числу видов во флоре западной части Хибин (А) и восточноевропейских тундр (Патова, 2004) (Б)

ных и арктических видов (по 2), что связано с пока еще низкой изученностью скальных местообитаний.

Экологические особенности

Экологический анализ флоры мы проводили по следующим критериям: для цианопрокариот наземных местообитаний были выделены жизненные формы (Штина, Голлербах, 1976), виды сильно увлажненных и заболоченных местообитаний характеризовались как амфибиальные, водные виды отнесены к гидрофитам, внутри этой группы деление не проводилось из-за отсутствия точных указаний по месту их сбора в использованной литературе.

Гидрофиты нами специально не изучались, поэтому их доля в общем списке невелика (рис. 4).

К амфибиальным отнесены 3 вида рода *Anabaena*, *Nostoc elliposporum* Rabenh. ex Born. et Flah. и *Rivularia beccariana* (De Not.) Born. et Flah. Из эдафофильных видов преобладают представители P-, C-, CF- и PF-форм. Доминирование нитчатых форм, образующих слизь (некоторые представители C-, CF-форм) и лишённых мощного полисахаридного чехла (P-, PF-форм) является типичным для многих почвенных альгофлор (Патова, 1994, 1995), особенно на территориях со значительными участками свободного грунта. К ним относятся широко распространенные в Хибинах *Leptolyngbya valderiana* (Gom.) Anagn. et Komárek, *L. tenuis* (Menegh. ex Gom.) Anagn. et Komárek, *Phormidium ambiguuum* Gom., *Stigonema ocellatum* (Dillwyn) Thur., *S. minutum* (C. Ag.) Hass. Число видов, образующих слизистые дерновинки (M), гораздо меньше, из

них наиболее распространен *Symplocastrum muelleri* (Näg. ex Gom.) Anagn. Одноклеточных «убикви-стов» (Ch) два вида: *Cyanobacterium cedrorum* (Sauv.) Komárek et al. и *Cyanothece aeruginosa* (Näg.) Komárek. Данная жизненная форма в целом не характерна для цианопрокариот (Штина и др., 1981). NF-форма представлена единственным видом *Nostoc commune* Vauch. ex Born. et Flah. В районе исследования он встречается довольно редко, в хорошо освещенных местообитаниях.

Виды, обитающие собственно в толще почв, немногочисленны, что связано с не совсем благоприятными условиями для их развития (Новичкова-Иванова, 1963; Патова, 2004). Среди них наиболее часто встре-

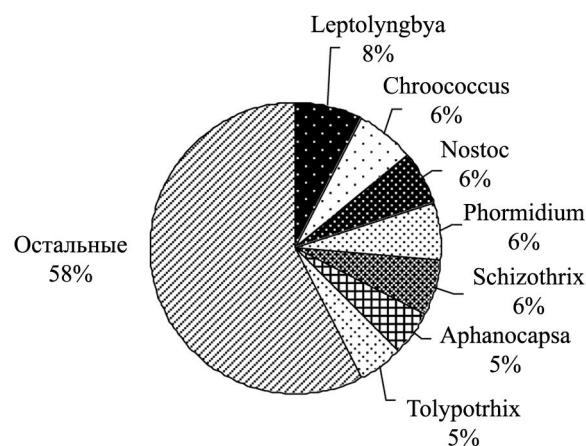


Рис. 2. Соотношение родов Суанпрокариота по числу видов во флоре западной части Хибин



Рис. 3. Распределение по географическим элементам Суанорокариота западной части Хибин

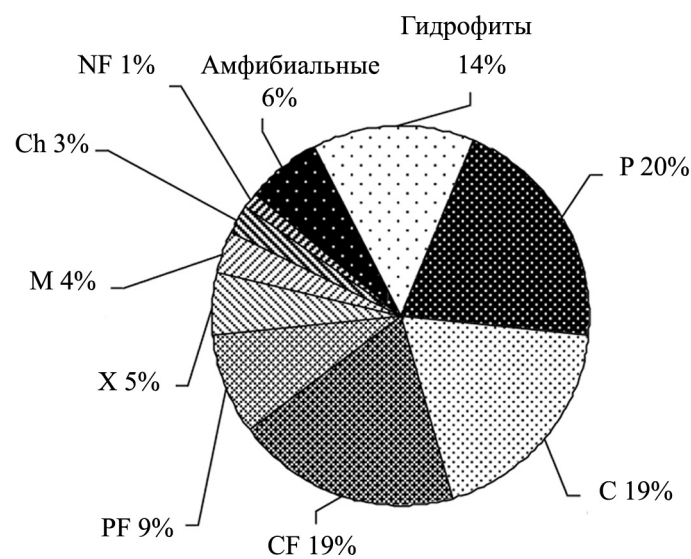


Рис. 4. Экологический спектр Суанорокариота западной части Хибин (формы приводятся по: Штина, Голлербах, 1976): P – нитевидные цианопрокариоты, не образующие значительной слизи, PF – представители P-формы, способные к азотфиксации, C – одноклеточные, колониальные или нитчатые формы, которые могут образовывать обильную слизь, CF – представители C-формы, способные к азотфиксации, X – одноклеточные теневыносливые формы, живущие среди почвенных частиц, M – формы, образующие макроскопические дерновинки или корочки, Ch – одноклеточные и колониальные формы, обитающие в толще почвы, но при повышенной влажности массово развивающиеся на ее поверхности, NF – виды, образующие кожистые или слизистые наземные макроскопические колонии, световыносливые и засухоустойчивые виды

чаются *Cyanothece aeruginosa* (Näg.) Komárek, *Lep-
tolyngbya hollerbachiana* (Elenk.) Anagn. et Komárek, *L.
nostocorum* (Born. ex Gom.) Anagn. et Komárek, *L.
tenuis*, *Nostoc linckia* (Roth) Born. et Flah., *Phormidium
autumnale* (C. Ag.) Gom., *Pseudophormidium edaphi-
cum* (Elenk.) Anagn. et Komárek. Частота встречаемо-

сти и число видов, произрастающих на поверхности
почвы выше, чем в глубине почвенного профиля,
а максимальное разнообразие таксонов и высокая
частота встречаемости характерны для эпифитных
цианопрокариотов. В исследованных местооби-
таниях наиболее типичны *Aphanocapsa muscicola*

(Menegh.) Wille, *Nostoc punctiforme* (Kütz.) Hariot (Davydov, 2004).

Доля diaзотрофов в общем списке значительна (40%), большинство из них (за исключением *Leptolyngbya foveolarum* (Mont. ex Gom.) Anagn. et Kom., *Pseudanabaena papillaterminata* (Kisel.) Kukk) являются аэробными азотфиксаторами (Bergman et al., 1997). Учитывая данные по активности азотфиксации (Давыдов, Егоров, 2004), можно утверждать, что в Хибинских горах цианобактерии играют ведущую роль в этом процессе (Давыдов, 2010б).

По частоте встречаемости в западной части Хибин преобладают *Anabaena solitaria* Kleb., *Aphanocapsa muscicola*, *Leptolyngbya foveolarum*, *Nostoc linckia*, *N. punctiforme*, *Stigonema minutum* (C. Ag.) Hass. ex Born. et Flah., *Tolypotrrix fasciculata* Gom.

Во флоре Большеземельской тундры доминировали *Nostoc commune* Vauch. ex Born. et Flah., *N. punctiforme*, *N. linckia*, *Stigonema ocellatum*, *S. minutum*, *Symplocastrum friesii* [Ag.] ex Kirchn., а на архипелаге Шпицберген наиболее часто встречается *Phormidium autumnale* [Ag.] Trev. ex Gom., *Nostoc commune*, *Leptolyngbya valderiana*.

Таким образом, флора цианопрокариот западной части Хибин демонстрирует значительное сходство с флорами Шпицбергена и восточноевропейской тундры, в то же время она имеет специфические черты, подчеркивающие ее горный характер. В эдафотрофном компоненте флоры доминируют нитчатые формы. Большинство почвенных водорослей составляют аэрофильные виды, обитающие на поверхности субстрата и эпифитирующие на мхах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воронихин Н.Н. Водоросли, собранные в окрестностях Горной станции Академии Наук СССР в Хибинах // Тр. Бот. ин-га. АН СССР. Споры растений, сер. II. Вып. 3. 1936. С. 395–399.
- Голлербах М.М., Косинская Е.К., Полянский В.И. Синезеленые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. М., 1953. Вып. 2. 653 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. Особенности географического распределения и анализа цианопрокариот (Cyanoprokaryota/Cyanobacteria) на примере биоты Мурманской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2010а. Т. 115. Вып. 4. С. 43–54.
- Давыдов Д.А. Цианопрокариоты и их роль в процессе азотфиксации в наземных экосистемах Мурманской области. М., 2010б. 184 с.
- Давыдов Д.А., Егоров В.И. Сообщества эпифитных цианобактерий в синузиях мохообразных горных и предгорных районов Хибин (Кольский п-ов) // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения. Мат-лы междунар. конф. Апатиты, 2004. Часть 2. С. 8–9.
- 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.
- Новичкова–Иванова Л.Н. Смены синузий почвенных водорослей Земли Франца-Иосифа // Бот. журн. 1963. Т. 48. № 1. С. 42–53.
- Патова Е.Н. Cyanophyta в водоемах и почвах восточноевропейских тундр // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 9. С. 1403–1419.
- Патова Е.Н. Почвенные азотфиксирующие водоросли в фитоценозах Большеземельской тундры. Сыктывкар, 1994. 20 с.
- Патова Е.Н. Почвенные азотфиксирующие водоросли в фитоценозах Большеземельской тундры. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1995. 21 с.
- Перминова Г.Н. Почвенные водоросли некоторых районов севера Евразии и Дальнего Востока. Киров, 1990. 41 с. (Деп. ВИНТИ, №4471-В-90).
- Ройзин М.Б. Микрофлора скал и примитивных почв высокогорной арктической пустыни // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 7. С. 997–1007.
- Сэги Й. Методы почвенной микробиологии / Пер. с венг. М., 1983. 256 с.
- Штина Э.А., Антипина Г.С., Козловская Л.С. Альгофлора болот Карелии и ее динамика. Л., 1981. 269 с.
- Штина Э.А., Голлербах М.М. Экология почвенных водорослей. М., 1976. 143 с.
- Штина Э.А., Ройзин М.Б. Водоросли подзолистых почв Хибин // Бот. журн., 1966. Т. 51. № 4. С. 509–519.
- Яковлев Б.А. Климат Мурманской области. Мурманск, 1961. 200 с.
- Anagnostidis K., Komárek J. Modern approach to the classification system of cyanophytes 5 – Stigonematales // Arch. Hydrobiol. 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.
- Chapin D.M., Bliss L.C., Bledsoe L.J. Environmental regulation of nitrogen fixation in a high arctic lowland ecosystem // Can. J. Bot. 1991. Vol. 69. N. 12. P. 2744–2755.
- Davydov D. Cyanobacteria associated with Bryophyta in Kola Peninsula // Abstr. 16th Symposium of the International Association for Cyanophyte Reserch. Luxembourg, 2004. P. 84.
- Elfving F. Anteckningar om Finlands Nostochaceae heterocystae // Meddel. Soc. Pro. Fauna et Flora Fennica. 1895. H. 21. P. 25–50.
- 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.

- Komárek J., Anagnostidis K. Cyanoprokaryota. I. Chroococcales // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd. 19 (1). Jena; Stuttgart; Lübek; Ulm, 1998. 643 p.*
- Komárek J., Anagnostidis K. Cyanoprokaryota. II. Oscillatoriales // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd. 19 (2). München, 2005. 759 p.*
- Komárek J., Anagnostidis K. Modern approach to the classification system of cyanophytes 4 – Nostocales // Arch. Hydrobiol. 1989. Suppl. 82. H. 3. (Alg. Stud. 56). P. 247–345.*
- Liengen T., Olsen R.A. Seasonal and site-specific variations in nitrogen fixation in a high arctic area, Ny-Alesund, Spitsbergen // Can. J. Microbiol. 1997. V. 43. P. 759–769.*

Поступила в редакцию 10.12.11

TERRESTRIAL CYANOPROKARYOTA OF THE WESTERN PART OF Khibiny MOUNTAINS

D.A. Davydov

The results of studies of cyanobacteria (Cyanoprokariota/Cyanophyta) of the western part of the Khibiny Mountains (Kola Peninsula) are presented. More than 200 samples were taken in June–September of 2002–2004. Altogether 74 species have been recorded from terrestrial samples. Of them 20 species are new for Murmansk Region. They belong to 4 orders, 13 families and 35 genera (more than 30 % of total number Cyanoprokaryota from Murmansk Region). The families Nostocaceae, Pseudanabaenaceae and Phormidiaceae show highest species diversity. About 40 % of total number of Cyanoprokaryota species are potentially able to nitrogen fixation. The most frequent cyanobacteria were small colony-forming forms.

Kew words: Cyanoprokaryota, Cyanophyta, Cyanobacteria, mountain ecosystems, flora, Kola Peninsula, Khibiny Mountains.

Сведения об авторе: *Давыдов Денис Александрович* – науч. сотр. Полярно-альпийского ботанического сада-института Кольского НЦ РАН, канд. биол. наук (d_disa@mail.ru).

УДК 582.741 (470.42)

СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ ЛЬНА УКРАИНСКОГО (*LINUM UCRANICUM* CZERN., LINACEAE) НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА

М.В. Пузырькина, Т.Б. Силаева, Д.С. Лабутин

Обсуждаются особенности и тенденции развития ценопопуляции *Linum ucranicum* Czern. в условиях Ульяновской обл. Изучены возрастная и пространственная структуры популяции, семенная продуктивность вида. В популяции отмечены преобладание взрослых плодоносящих растений и низкая семенная продуктивность.

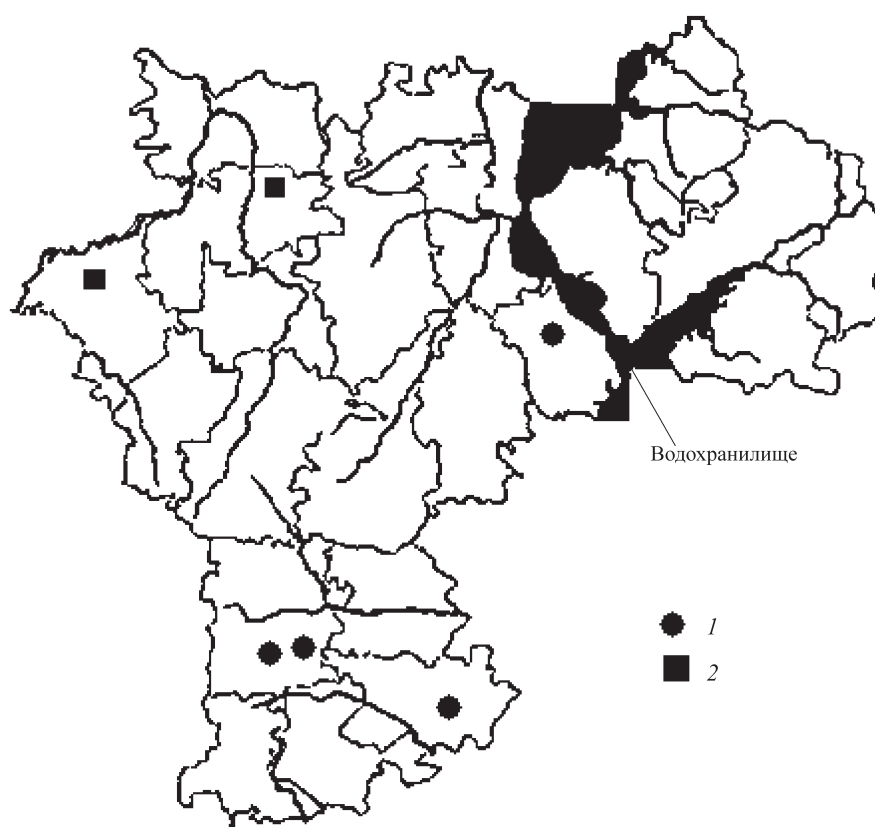
Ключевые слова: *Linum ucranicum*, Linaceae, плотность популяции, возрастная структура, возрастной спектр, репродуктивная биология, Ульяновская область.

В связи с антропогенным воздействием и синантропизацией флоры одной из важнейших задач является охрана редких видов и сообществ. Мониторинг редких и исчезающих видов – одно из направлений работ по сохранению растительного покрова. Данные, полученные при ценопопуляционном анализе, позволяют выявить тенденции развития популяций под влиянием разных экологических факторов, разработать подробные рекомендации по сохранению изучаемого вида, решать вопросы интродукции и возможной реинтродукции при угрозе исчезновения данного вида из флоры региона. В особом мониторинге и охране нуждаются виды, находящиеся близ границ своих ареалов. Изучение и сохранение погранично-ареальных популяций редких видов особенно важно в связи с тем, что они бывают представлены экотипами, адаптировавшимися к экстремальным для них условиям существования, по сравнению с центром ареала; обитают в специфичных экотопах, с пониженным уровнем конкуренции и в составе интразональных растительных сообществ (Климишин, 1988; Майоров, 1998; Кучеров, 2003). В условиях бассейна Суры к таким экотопам относятся известняковые и каменистые обнажения, сухие боровые пески, южные степные склоны, сфагновые болота. Генофонд погранично-ареальных популяций отличается от генофонда вида в его основном ареале. Это связано с наличием разных изоляционных барьеров, как ландшафтных, так и биологических, поэтому сохранение этих популяций необходимо для обеспечения целостности генотипа вида. Эти популяции могут служить объектом для исследования внутривидовой изменчивости и других микроэволюционных процессов, идущих в пределах географического ареала

вида (Плаксина, Лапшина, 1989; Кричфалуший, Комендар, 1990).

Лен украинский (*Linum ucranicum* Czern.) – восточноевропейский эндемичный петрофитно-степной вид секции *Syllinum* семейства Linaceae S.F. Gray (Юзепчук, 1949; Егорова, 1996, 2000; Оптасюк, 2010). Полукустарничек. Растет на меловых и мергелистых обнажениях, в меловых каменистых разнотравных степях, чаще по склонам южной и юго-западной экспозиций, иногда достигая большого участия (Масленников, 2008б). *L. ucranicum* встречается в Курской, Белгородской, Воронежской областях, Заволжье; на Приволжской возвышенности известен в Волгоградской, Самарской, Саратовской и Ульяновской областях (Шипунов, 2006). В Саратовской и Ульяновской областях вид довольно редок, включен в региональные Красные книги. В Ульяновской обл. он находится на северной границе ареала, ранее был известен лишь на ее юге и в одном пункте – на востоке региона (Масленников, 2008а). Нами выявлены новые местонахождения на севере и северо-западе области в Инзенском и Сурском районах (рисунок). Картосхема Ульяновской области заимствована из региональной Красной книги (2008).

Популяционные исследования проводили для многих видов растений меловых обнажений Приволжской возвышенности, включая *Globularia punctata* Lapeyr. (Кузнецова, 1997), *Paeonia tenuifolia* L. (Бакиева, 2010), *Onosma simplicissima* L. (Чернышова, 2008; Пузырькина, 2010а, 2010б), *Adonis vernalis* L. (Саидова, 2009а, 2009б), а также ряд редких кальцефильных видов *Hedysarum* L. (Ильина, 2004а, 2004б) и видов семейства Orchidaceae Juss. (Фардеева, 2010). Изучены также



Картограмма распространения *Linum uscatum* в Ульяновской обл.: 1 – местонахождения, приведенные в Красной книге (Маслеников, 2008); 2 – вновь выявленные местонахождения

популяции редких кальцефилов на Среднерусской возвышенности (Недосекина, Агафонов, 2006; Мазуров, 2008) и др.

Существует значительное число работ, посвященных таксономическому изучению *L. uscatum* (Юзепчук, 1949; Егорова, 1996, 2000; Светлова, 2006; Оптасюк, 2010), однако детального изучения морфологии, онтогенеза, биологии и экологии данного вида не проводилось.

Наша работа посвящена комплексному исследованию ценопопуляции редкого кальцефильного вида *L. uscatum* и выяснению тенденций ее развития на северном пределе распространения в Ульяновской обл.. Изучены морфометрические показатели вида, определены плотность и возрастная структура ценопопуляции, выявлен уровень семенной продуктивности и плодообразования.

Материал и методы

Обследованная ценопопуляция *L. uscatum* находится в окрестностях сел Тияпино и Пятино Инзенского р-на Ульяновской обл. на обнажениях карбонатов открытого крутого южного склона коренного левого берега р. Сура. Изучение ценопопуляции проводили в

течение вегетационного сезона 2010 г. по методикам, рекомендованным для изучения редких видов (Заугольнова, 1982; Программа..., 1986). Было заложено пять площадок размером 1×1 м. На каждой площадке подсчитывали общее число растений, отдельно – число вегетативных и генеративных побегов. Изучали некоторые биометрические показатели растений (высоту вегетативных и генеративных побегов, число листьев на них). На площадках исследовали возрастную структуру популяции *L. uscatum*. Возрастные

Таблица 1

Пространственное размещение особей *Linum uscatum* (n = 5)

Показатель	Число растений на площадке, шт.	Число побегов на площадке, шт.
<i>M</i>	26	149
<i>m</i>	6,9	34
min	10	76
max	44	260

Примечание. *M* – среднее арифметическое, *m* – ошибка среднего арифметического, min – минимальное значение признака, max – максимальное значение признака.

Таблица 2

Доля генеративных побегов в ценопопуляции *Linum usranicum* ($n = 5$)

Показатель	Число побегов на площадке, шт.		Доля генеративных побегов, %
	всего	генеративных	
M	149,0	70,2	46,7
m	34,3	17,4	5,3
min	76	24	31,6
max	260	118	58,4

Примечание. M – среднее арифметическое, m – ошибка среднего арифметического, min – минимальное значение признака, max – максимальное значение признака.

состояния особей выделяли согласно классификации О.В. Смирновой с соавторами (1976), разработанной на основе общепринятой схемы Т.А. Работнова (1950а, 1950б) и дополненной А.А. Урановым (1975). Семенную продуктивность определяли по методике И.В. Вайнагий (1974). При анализе количественных показателей проведена стандартная статистическая обработка данных в соответствии с общепринятыми методами (Лакин, 1973).

Результаты и их обсуждение

На карбонатном склоне протяженностью 930 м площадь ценопопуляции *Linum usranicum* составила около 7500 м². Изучаемая ценопопуляция многочисленна (Изучение ценопопуляций..., 2006), пространственная структура – случайная (Любарский, 1976). Число растений на 1 м² колебалось от 10 до 44, число побегов составило 149 ± 34 ($M \pm m$) (табл. 1).

На учетных площадках *Linum usranicum* довольно обилён. К доминантам сообщества, в котором произрастает этот вид, можно отнести *Stipa pennata* L., *Thymus cimicinus* Blum ex Ledeb., *Polygala sibirica* L., *Gypsophila altissima* L., реже встречаются *Thymus cimicinus* Blum ex Ledeb., *Medicago falcata* L., *Onosma simplicissima* L., *Veronica spicata* L., *Centaurea scabiosa* L., *Echinops ritro* L., *Bupleurum falcatum* L.

Возрастную структуру рассчитывали как по отношению генеративных побегов к общему числу побегов на учетных площадках, так и по определению возрастных состояний всех особей на этих площадках. Число генеративных побегов по площадкам колебалось от 24 до 118, соотношение генеративных побегов к общему числу побегов составило 31,6–58,4% (табл. 2).

Таблица 3

Возрастной состав ценопопуляции *Linum usranicum* – доля в процентах от общего числа особей

j		im		v		g_1		g_2		g_3		ss		Всего особей
абс	%	абс	%	абс	%	абс	%	абс	%	абс	%	абс	%	
12	9,2	12	9,2	10	7,6	41	31,3	50	38,2	4	3,0	2	1,5	131

Примечание. j – ювенильные; im – имматурные; v – виргинильные; g_1 – молодые генеративные; g_2 – зрелые генеративные; g_3 – старые генеративные; ss – субсенильные; абс. – абсолютное значение; % – доля в процентах от общего числа особей.

Таблица 4

Морфометрические параметры побегов особей *Linum usranicum* ($n = 50$)

Показатель	Высота побега, см		Число листьев на побеге, шт.	
	генеративного	вегетативного	генеративном	вегетативном
M	10,9	2,3	11,7	11,5
m	0,5	0,2	0,6	0,5
min	5,0	0,5	4	5
max	20,0	6,5	22	22

Примечание. M – среднее арифметическое, m – ошибка среднего арифметического, min – минимальное значение признака, max – максимальное значение признака.

Т а б л и ц а 5

Плодообразование у *Linum ucranicum*

Показатель	Число цветков на побеге, шт.	Число плодов на побеге, шт.	Плодообразование, %
<i>M</i>	6,0	3,8	70,1
<i>m</i>	0,5	0,3	3,0
min	1	1	25,0
max	18	9	100

П р и м е ч а н и е. *M* – среднее арифметическое, *m* – ошибка среднего арифметического, min – минимальное значение признака, max – максимальное значение признака.

Т а б л и ц а 6

Семенная продуктивность *Linum ucranicum* (n = 50)

Показатель	ПСП, шт.	РСП, шт.	КСП, %
<i>M</i>	60,2	26,1	45,7
<i>m</i>	5,5	2,5	2,8
min	10	1	10,0
max	180	72	100

П р и м е ч а н и е. *M* – среднее арифметическое, *m* – ошибка среднего арифметического, min – минимальное значение, ПСП – потенциальная семенная продуктивность, РСП – реальная семенная продуктивность, КСП – коэффициент семенной продуктивности признака, max – максимальное значение признака.

У *Linum ucranicum* в сумме по площадкам преобладали генеративные особи (72,5%), много меньше прегенеративных особей (16,8%), процент субсенильных и ювенильных невелик и составил соответственно 1,5 и 9,2%, т.е. в 48 и 8 раз меньше генеративных (табл. 3).

На учетных площадках в год исследования не были обнаружены всходы, сенильные и отмирающие особи. Таким образом, изучаемая ценопопуляция *Linum ucranicum* является нормальной, но неполночленной, имеющей возрастной спектр с тенденцией к правосторонней асимметрии (Злобин, 1989; Изучение ценопопуляций..., 2006). Сходный характер онтогенетического спектра отмечен, например, для популяций редких видов рода *Hedysarum* L. в Самарской области (Ильина, 2004а), *Onosma simplicissima* L. в Республике Мордовия (Пузырькина, 2010а). Эти виды, как и *L. ucranicum* являются редкими и уязвимыми, требуют особого контроля и охраны.

На выявленный характер возрастного спектра *Linum ucranicum*, возможно, оказали существенное влияние погодные условия засушливого и жаркого лета

2010 г., или у ценопопуляции имеется угроза перехода в последующие годы в регрессивное состояние. Необходимы дальнейшие наблюдения за ценопопуляцией этого вида для уточнения наших предположений.

На основании измерений 50 генеративных и 50 вегетативных побегов мы определили их морфометрические параметры (табл. 4). Высота генеративных побегов колебалась от 5 до 20 см, в то время как высота вегетативных побегов составила 0,5–6,5 см. Эти величины ниже приведенных в литературе (Егорова, 1996; Шипунов, 2006). Не отмечено различий по числу листьев на побеге.

Для учета потенциального и реального плодообразования мы изучили цветки на 50 генеративных побегах. На один побег образовывалось от 1 до 18 цветков. Во многих соцветиях наблюдалось недоразвитие и высыхание цветков, в связи с этим у изученных растений формировалось в среднем $3,8 \pm 0,3$ плода на побег. Процент плодообразования варьировал у особей от 25 до 100% (табл. 5).

Важнейшим биометрическим параметром популяции является ее семенная продуктивность (Левина, 1981). Этот показатель особенно важен, так как для *Linum ucranicum* известно только семенное размножение. Для погранично-ареальных популяций ряда редких видов отмечено снижение семенной продуктивности (Ильина, 2004б; Чернышева, 2008 и др.). Нами определена потенциальная (ПСП) и реальная семенная продуктивность (РСП) *L. ucranicum* (табл. 6).

Для пересчета на особь использовали число генеративных побегов, которое приходится на одно генеративное растение. ПСП у изучаемых растений составила в среднем 223 ± 6 семязачатков на особь, при РСП $96,6 \pm 2,5$ семян на особь. Таким образом, коэффициент семенной продуктивности (КСП) в исследуемый сезон только $45,7 \pm 2,8\%$. При изучении 192 зрелых коробочек с 50 генеративных побегов было выявлено, что в среднем на один плод образовалось $6,8 \pm 0,2$ семян. Семенификация льна украинского (*Linum ucranicum*) составила в 2010 г. $67,9 \pm 1,9\%$. Низкая семенная продуктивность изученного вида может быть связана с неблагоприятным влиянием погодных условий или условий опыления.

Таким образом, установлено, что *Linum ucranicum* на северной границе ареала произрастает в ковильном сообществе, где число растений на 1 м² колеблется от 10 до 44, а число побегов составляет $149,0 \pm 34,3$ шт. Высота генеративных побегов *Linum ucranicum* колеблется от 5 до 20 см, высота вегетативных – от 0,5 до 6,5 см, что несколько ниже, чем средние показатели этих параметров, приведенные в литературе. По воз-

Ст
пер
угр
За
со
угр

На
– Л
пр
– Л
– I
пр
// Е
Ш
– с
в р
ус
– т
(О.
би

– I
ос
Ре
Сб
20
–
Тр

растному спектру изученная ценопопуляция нормальная, неполночленная, с тенденцией к правосторонней асимметрии. Процент плодообразования *Linum uscranicum* варьирует от 25 до 100%, коэффициент семенной продуктивности составляет $45,7 \pm 2,8\%$. Семенификация в исследуемый сезон составляла $67,9 \pm 1,9\%$. Хотя изученная ценопопуляция *Linum uscranicum* многочис-

ленная, низкая семенная продуктивность, отсутствие проростков и преобладание генеративных особей ставит ее на границу между стационарной и сокращающейся. Необходим дальнейший мониторинг ее состояния для разработки адекватных мер по сохранению местообитания этого редкого кальцефильного вида на северной границе ареала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бакиева Р.А. Биолого-экологические особенности ценопопуляций *Raeonia tenuifolia* L. на северо-восточной границе ареала // XXIV Люблинские чтения. Современные проблемы эволюции. Сб. мат-лов конф. (г. Ульяновск, 6–8 апреля 2010 г.). Ульяновск, 2010. С. 277–282.
- Вайнагий И.В. О методике изучения семенных растений // Бот. журн. 1974. Т. 59, вып. 6. С. 826–832.
- Егорова Т.В. Сем. Linaceae DC. ex S.F. Gray – Льновые // Флора Восточной Европы. СПб., 1996. Т. 9. С. 360–364.
- Егорова Т.В. Таксономический обзор рода *Linum* (Linaceae) Флоры Кавказа // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 7. С. 164–176.
- Заугольнова Л.Б. Методика изучения ценопопуляций редких видов растений с целью оценки их состояния // Охрана растительных сообществ редких и находящихся под угрозой исчезновения экосистем: Мат-лы I Всесоюз. конф. по охране редких растительных сообществ. М., 1982. С. 74–76.
- Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценопопуляций растений. Казань, 1989. 146 с.
- Изучение ценопопуляций растений «Красной книги Удмуртской Республики» в природе и при интродукции: Учеб.-метод. руководство / Сост. О.Г. Баранова. Ижевск, 2006. 74 с.
- Ильина В.Н. Онтоморфогенез некоторых видов рода *Hedysarum* L. // Сб. докл. конф. XVIII Люблинские чтения. Современные проблемы эволюции. Ульяновск, 2004а. С. 158–165.
- Ильина В.Н. Структура ценопопуляций и жизненная стратегия некоторых видов рода *Hedysarum* L. // Мат-лы VIII Молодежн. конф. бот. в Санкт-Петербурге. СПб., 2004б. С. 168.
- Климишин А.С. К структуре ценопопуляций растений у границы ареала вида // Перспективы теории фитоценологии: Тез. симпоз. Лазтау-Пухту, 16–20 мая 1988. Тарту, 1988. С. 68–70.
- Красная книга Ульяновской области. Ульяновск, 2008. 508 с.
- Кричфалуший В.В., Комендар В.И. Биоэкология редких видов растений (На примере эфемероидов Карпат). Львов, 1990. 160 с.
- Кузнецова М.Н. Периодизация онтогенеза у третичного реликта *Globularia punctata* Lareug. // Труды международной конференции по анатомии и морфологии растений 2–6 июня 1997 г. СПб., 1997. С. 356–357.
- Кучеров И.Б. Географическая изменчивость ценопопуляционной приуроченности растений и ее причины (на примере лесов Европейского Севера) // Журн. общ. биол. 2003. Т. 64, № 6. С. 479–500.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М., 1973. 342 с.
- Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. М., 1981. 50 с.
- Любарский Е.Л. Ценопопуляция и фитоценоз. Казань, 1976. 157 с.
- Мазуров С.Г. Особенности онтогенеза и репродукции *Centaurea ruthenica* Lam. // Современные проблемы морфологии и репродуктивной биологии семенных растений: Мат-лы междунар. конф., посвященной памяти Р.Е. Левиной (Ульяновск, 14–16 октября 2008 г.). Сб. научных статей. Ульяновск, 2008. С. 213–218.
- Майоров С.Р. Поволжское влияние во флоре Мордовии // Мат-лы конф., посвященной 120-летию со дня рождения И.И. Спрыгина. Пенза, 1998. С. 67–70.
- Масленников А.В. Лен украинский – *Linum uscranicum* Czern. // Красная книга Ульяновской области (растения). Ульяновск, 2008а. С. 96.
- Масленников А.В. Флора кальциевых ландшафтов Приволжской возвышенности. Ульяновск, 2008б. 136 с.
- Недосекина Т.В., Агафонов В.А. Морфогенез и возрастные состояния *Scutellaria supina* L. (Lamiaceae) в условиях Среднерусской возвышенности // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2006. Т. 111. Вып. 2. С. 89–94.
- Оптасюк О.М. Критичний огляд секції *Syllinum* Griseb. роду *Linum* L. у флорі України // Укр. ботан. журн. 2010. Т. 67, № 3. С. 405–415.
- Плаксина Т.И., Лапишина Т.А. Биологические особенности шивереки Жигулевской популяции // Популяционные исследования растений в заповедниках. М., 1989. С. 46–50.
- Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР. М., 1986. 34 с.
- Пузырькина М.В., Силаева Т.Б., Лабутина М.В. Изучение состояния ценопопуляций оносмы простейшей (*Onosma simplicissima* L.) в условиях Республики Мордовии // Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования: мат-лы III Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участ. Нижний Тагил, 1–5 марта 2010 г. Ч. 2 / отв. ред. Т.В. Жуйкова, О.В. Семенова, О.А. Тимохина; Нижнетагил. гос. соц.-пед. акад. Нижний Тагил, 2010а. С. 134–138.
- Пузырькина М.В., Силаева Т.Б., Лабутина М.В. Эколого-фитоценологические стратегии и особенности репродуктивной биологии оносмы простейшей (*Onosma simplicissima* L.) в условиях Республики Мордовии // XXIV Люблинские чтения. Современные проблемы эволюции. Сборник материалов конференции (г. Ульяновск, 6–8 апреля 2010 г.). Ульяновск, 2010б. С. 423–428.
- Работнов Т.А. Жизненные циклы многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. III. Геоботаника. 1950а. Вып. 6. С. 7–204.
- Работнов Т.А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. М.; Л., 1950б. Вып. 1. С. 465–583.

- Саидова Н.В., Любарский Е.Л. Диагнозы и ключи онтогенетических состояний *Adonis vernalis* L. на территории РТ // Естественные науки. Учен. зап. Казан. гос. ун-та, 151. № 2. Казань, 2009а. С. 223–229.
- Саидова Н.В., Любарский Е.Л. Семенная продуктивность *Adonis vernalis* L. в разных условиях РТ // Окружающая среда и устойчивое развитие регионов: новые методы и технологии исследований: мат-лы Всерос. науч. конф. с междунар. участ., Т. 3. 2009б. С. 278–281.
- Светлова А.А. Систематика льнов (*Linum* L., Linaceae) секции *Syllinum* Griseb. Северной Евразии // Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы. Мат-лы Междунар. науч. конф., посвященной 200-летию Казанской ботанической школы (23–27 января 2006 г.). Казань, 2006. Ч. 2. С.35.
- Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Торопова Н.А., Фаликов Л.Д. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. С. 14–43.
- Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
- Фардеева М.Б., Красильникова О.В., Тарасова С.В. Динамика популяций корневищных орхидей в разных условиях антропогенного воздействия // Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования: мат-лы III Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участ. Нижний Тагил, 1–5 марта 2010 г. Ч. 2 / отв. ред. Т.В. Жуйкова, О.В. Семенова, О.А. Тимохина; Нижнетагил. гос. соц.-пед. акад. Нижний Тагил, 2010а. С. 291–296.
- Чернышова С.А. Некоторые особенности репродуктивной биологии ономы простейшей (*Onosma simplicissima* L.) // Современные проблемы морфологии и репродуктивной биологии семенных растений: Мат-лы международной конференции, посвященной памяти Р.Е. Левиной (Ульяновск, 14–16 октября 2008 г.). Сб. науч. статей. Ульяновск, 2008. С. 145–147.
- Шипунов А.Б. Льновые – Linaceae // Флора средней полосы европейской части России. 10-е изд. М., 2006. С. 348–349.
- Юзенчук С.В. Сем. Льновые – Linaceae Dumort. // Флора СССР. М.; Л., 1949. Т. 14. С. 84–146.

Поступила в редакцию 24.02.11

POPULATION OF *LINUM UCRANICUM* CZERN. (LINACEAE) ON THE NORTHERNMOST LIMIT OF ITS RANGE

M.V. Puzyrkina, T.B. Silaeva, D.S. Labutin

Characteristic features and tendencies of the unique *Linum ucranicum* Czern. population in Ulyanovsk Province, Russia are discussed. Age and topographic structure of the population and seed productivity are studied. As a result, predominance of mature fruiting individuals and low seed productivity are revealed.

Key words: *Linum ucranicum*, Linaceae, population density, age structure, age spectrum, reproductive biology, Ulyanovsk Province.

Сведения об авторах: Пузырькина Марина Викторовна – вед. специалист по защите растений филиала ФГУ «Россельхозцентр» по Республике Мордовия, соискатель кафедры ботаники и физиологии растений Мордовского ГУ им. Н.П. Огарёва (PuzyrkinaM@yandex.ru); Силаева Татьяна Борисовна – профессор кафедры ботаники и физиологии растений Мордовского ГУ им. Н.П. Огарёва, докт. биол. наук (tbsilaeva@yandex.ru) Лабутин Дмитрий Сергеевич – соискатель кафедры ботаники и физиологии растений Мордовского ГУ им. Н.П. Огарёва (mity-l@yandex.ru)

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ CRITIQUE AND BIBLIOGRAPHY

ФЛОРА И ФАУНА БЕЛОГО МОРЯ: ИЛЛЮСТРИРОВАННЫЙ АТЛАС / ПОД РЕД. А.Б. ЦЕТЛИНА, А.Э. ЖАДАН, Н.Н. МАРФЕНИНА. М., 2010. 471 С.

THE ILLUSTRATED ATLAS OF FLORA AND FAUNA OF THE WHITE SEA / EDS CETLIN A.B., GHADAN A.E., MARFENIN N.N. MOSCOW, 2010. 471 С.

Побережье и акватория Белого моря относятся, пожалуй, к наиболее посещаемым и изученным биологами районам. Здесь расположены несколько биологических станций, работают сотрудники Кандалакшского заповедника, в течение многих лет проходят практику студенты Московского и Санкт-Петербургского университетов, этот район давно облюбовали дайверы-любители и туристы, и не только из-за относительно легкой доступности. Белое море – один из немногих сравнительно изолированных морских бассейнов с длительной и насыщенной драматическими событиями историей формирования биоты и с богатой флорой и фауной, включающей как типично бореальные, так и арктические виды.

В 2006 г. вышел «Иллюстрированный атлас беспозвоночных животных» (под ред. Н.Н. Марфенина. М., 2006. 312 с.), который был примечателен, в первую очередь, великолепными подводными фотографиями наиболее типичных видов животных, а также включал краткую их характеристику, в доступной форме изложенную специалистами-биологами. Благодаря этому книга стала известна и востребована в очень широких кругах людей, интересующихся биологией. Рецензируемое издание – это новый, дополненный каталог морской биоты Белого моря, где помимо данных о его животном мире содержатся также сведения о наиболее характерных представителях водной и наземной флоры. Этот иллюстрированный атлас, созданный в результате многолетнего совместного труда ведущих специалистов-биологов, дает читателю возможность погрузиться в фантастически разнообразный, многоцветный и очень зависимый от человека хрупкий подводный и прибрежный мир Белого моря.

Книга состоит из нескольких частей. В первой, вводной, кратко и информативно изложены основные сведения о географическом положении заливов Белого моря. Более детально описаны природные условия в Ругозерской губе и проливе Великая Салма, где расположена Беломорская биологическая станция им. Н.А. Перцова – центр организации на-

учных исследований Московского университета на Белом море.

Образовательную (и, можно сказать, литературную) ценность имеет очерк о биоценозах литорали и сублиторали, написанный ярко, образно, интересно и в то же время лаконично и очень информативно. Несколько страниц текста и яркие выразительные фотографии представляют читателю тонкую пленку жизни на пограничной полосе между сушей и морем как сложный комплекс взаимосвязей, взаимоотношений, суть и арену жизни – круговорота вещества и энергии.

Иллюстрации Атласа позволяют даже неспециалисту (с известной мерой приближения) определять наиболее массовых представителей морской флоры и фауны Белого моря: водоросли, сосудистые растения, беспозвоночных животных, рыб, морских млекопитающих и птиц. Очерки содержат данные об особенностях морфологии, биологии, экологии и поведения, в необходимом объеме даны систематические признаки таксонов. Отдельно рассматриваются отличия от похожих видов. Главы, посвященные каждому классу беспозвоночных животных, а также водорослям, открываются подробными прекрасно выполненными рисунками-схемами строения, некоторые из них приведены впервые именно здесь. Несколько меньше места в книге уделено растениям побережий, в частности, высшим сосудистым растениям. Однако эти очерки также включают оригинальные результаты научных наблюдений. Представлены очень информативные фотографии растений, в том числе, редких видов, сделанные в характерных экотопах в цветущем и плодоносящем состоянии. Всего в Атласе 285 очерков – описаний видов животных и растений.

Огромную научную, образовательную и художественную ценность представляют оригинальные фотографии (более 1500), которые прекрасно иллюстрируют детали строения и самые интимные моменты жизни морских обитателей – охоты, питания, спаривания, откладывания яиц. Фотографии являются не

только «изюминкой» издания, но и также его «ядром кристаллизации» – ведь именно они в свое время сыграли огромную роль в создании первой версии Атласа, без которого вряд ли увидела бы свет и рассматриваемая здесь книга. Специфика накопления и хранения биологической информации такова, что фактически большая часть биологического разнообразия известна лишь по музейным экземплярам и гербарным образцам. Растения и животные такими предстают и в специальной литературе: деформированными, выцветшими, фактически из живых организмов превратившимися в мумии, единственное назначение которых – показ важных для диагностики признаков. Создатели Атласа показали биоразнообразие именно как **живой** мир, возможно, не столько в новом и ценном для специалиста ракурсе, но многообразный, яркий, от которого невозможно отвести взгляд.

Надо отметить, что, несмотря на огромный прогресс фототехники, подводная съемка в холодных водах до сих пор очень трудна (а подо льдом – еще и опасна), требует много сил, терпения, изобретательности и таланта. Зачастую, даже при соблюдении всех этих условий объекты на любительских фотографиях, сделанных дайверами, оказываются в лучшем случае неопределенными, а в худшем – определенными неверно. Великолепные иллюстрации Атласа являются пока что крайне редким явлением для русскоязычной литературы. Качество остальных снимков, в том числе сделанных под световым и электронным микроскопами, также заслуживает самой высокой оценки. Они прошли тщательный отбор из десятков тысяч фотографий, чтобы дать наи-

более полное представление об особенностях и образе жизни каждого вида.

Атлас можно с определенным приближением назвать правопреемником известного многим морским биологам издания – «Определитель фауны и флоры северных морей СССР» (под ред. Н.С. Гаевской. М., 1948. 740 с.).

«С определенным приближением» – потому что все-таки это разные издания, и полное их сравнение было бы некорректно. Однако что касается природы российских северных морей, то книги, издаваемые под патронажем ББС МГУ, – фактически единственные пособия по морской биологии для очень широкого круга читателей. Любители природы и студенты на биологической практике могут использовать их как простые определители.

Открывая Атлас, лишней раз убеждаешься, что биологи, изучающие Белое море, – счастливые и увлеченные люди. Им повезло работать в этом многоцветном, разнообразном, прекрасном мире удивительных существ, которые «...активно и целенаправленно переползают с места на место в поисках добычи» либо «...мигрируют в зоне фукусов незаметно для наблюдателя». Но повезло, хотя это и может показаться странным, и Белому морю. «Если вы любите море, вы его спасете», – говорил великий исследователь Жак Ив Кусто. Талантливо написанная, умная и красивая книга, рецензируемая нами, служит спасению Белого моря от равнодушия, непрофессионализма и потребительского отношения к его богатствам, и, мы уверены, станет яркой путеводной звездой в начале научного пути многих будущих биологов.

Н.Е. Королева, Е. А. Боровичев, И.О. Нехаев

Сведения об авторах: *Аксёненко Евгений Васильевич* – ассистент каф. зоологии и паразитологии биолого-почвенного факультета Воронежского государственного университета (entoma@mail.ru); *Гапонов Сергей Петрович* – зав. кафедрой зоологии и паразитологии биолого-почвенного факультета Воронежского государственного университета, докт. биол. наук, профессор (gapov2003@mail.ru); *Хицова Людмила Николаевна* – профессор кафедры зоологии и паразитологии биолого-почвенного факультета Воронежского государственного университета, докт. биол. наук (tardigrada@rambler.ru); *Кондратьева Анна Михайловна* – мл. науч. сотр. ФГУП НИИ лесной генетики и селекции (kondratyeva_anya@mail.ru).

Biological series
Volume 117. Part 5
2012

C O N T E N T S

<i>Plasteeva N.A., Burova N.D., Kosintsev P.A.</i> Caballoid Horses (<i>Equus ferus</i> Boddaert, 1785) from Eastern Europe in the end of Late pleistocene	3
<i>Dubrovskiy V.Yu., Savelieva O.V., Demidova T.N., Dubrovskiy Yu.A.</i> Valleys of river upper courses and spread of infecting agents in forest natural focuses	12
<i>Tsurikov M.N.</i> Quantitative Limits to the Number of Coleoptera Species (Insecta, Coleoptera) of a Local Fauna (Case Study: Coleoptera Species of Lipetsk Oblast)	18
<i>Dolgin M.M., Filippov N.I.</i> Landscape Distribution of Bumblebees (Hymenoptera, Apidae, <i>Bombus</i> Latr.) of European North-East of Russia	25
<i>Selifonova Zh.P., Yasakova O.N.</i> Vertical Structure Phyto- and Zooplankton of the Northeastern Black Sea (Near Gelendzhik Town)	31
<i>Kuznetsov A.N., Kuznetsova S.P.</i> Forest vegetation of Cardamom mountains, Cambodia	39
<i>Biazrov L.G.</i> Nitrogen Stable Isotopes ($\delta^{15}\text{N}$) in the podetia of lichen <i>Cladonia pocillum</i> from Khangai plateau, Mongolia	51
<i>Volkova O.A., Severova E.E., Polevova S.V.</i> Sporoderm development in <i>Lythrum salicaria</i> (Lythraceae)	57
<i>Mirkin B.M., Naumova L.G., Baianov A.V.</i> On some certain approaches of the abroad plant populations investigations	64
<i>Scientific communications</i>	
<i>Aksenenko E.V., Gaponov S.P., Khitsova L.N., Kondratyeva A.M.</i> Predatory True Bug <i>Prostemma aeneicolle</i> St. (Heteroptera, Nabidae) AS a New Host of the Tachinid Fly <i>Phasia pusilla</i> Meig. (Diptera, Tachinidae, Phasiinae)	69
<i>Davydov D.A.</i> Terrestrial Cyanoprokaryota of the western part of Khibiny Mountains	72
<i>Puzyrkina M.V., Silaeva T.B., Labutin D.S.</i> Population of <i>Linum ucrainicum</i> Czern. (Linaceae) on the northernmost limit of its range	78
<i>Critique and bibliography</i>	
<i>Koroleva N.E., Borovichev E.A., Nekhaev I.O.</i> Review of The Illustrated Atlas of Flora and Fauna of the White Sea. 2010. 471 с.	84