

БЮЛЛЕТЕНЬ
МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА
ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

Основан в 1829 году

ОТДЕЛ БИОЛОГИЧЕСКИЙ

Том 120, вып. 5 2015 Сентябрь – Октябрь
Выходит 6 раз в год

BULLETIN
OF MOSCOW SOCIETY
OF NATURALISTS

Published since 1829

BIOLOGICAL SERIES

Volume 120, part 5 2015 September – October
There are six issues a year

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

С О Д Е Р Ж А Н И Е

<i>Калякин М.В., Волцит О.В.</i> О развитии проекта по созданию атласа гнездящихся птиц европейской части России	3
<i>Романов А.А., Мелихова Е.В.</i> Гидрологический режим и геоморфология водоемов как экологический параметр среды обитания птиц в условиях горной Субарктики	13
<i>Румянцев В.Ю., Хитров Д.А., Голубинский А.А.</i> Степной сурок в материалах генерального межевания Российской Империи	22
<i>Емельянова Л.Г.</i> Пространственная организация восточной части ареала лесного лемминга (<i>Myopus schisticolor</i> (Lilljeborg, 1844))	26
<i>Галинская Т.В.</i> К распространению и систематическому положению рода <i>Homalocephala</i> Zetterstedt, 1838 (Diptera: Ulidiidae) России	31
<i>Колчин С.А.</i> Сложные социальные объединения гималайского медведя (<i>Ursus Thibetanus</i>) и эколого-поведенческие аспекты их формирования	36
<i>Петрова С.Е.</i> Зонтичные (Umbelliferae) Средей России: биоморфологический анализ	46
<i>Батырбекова Д.К., Горемыкина Е.В., Лосев А.А., Майоров С.А.</i> Изменчивость анатомической структуры листовой пластинки у некоторых степных злаков	57
<i>Борский М.Н.</i> Морфология и номенклатура «желтоцветковых» <i>Achillea</i> L. средней полосы европейской части России	67
<i>Каримова О.А., Мустафина А.Н., Абрамова Л.М.</i> Особенности организации популяций редкого вида <i>Cephalaria uralensis</i> (Murr.) Schrad. ex Roem. et Schult. на Южном Урале	76
<i>К истории науки</i>	
<i>Багоцкий С.В.</i> Г.А. Демидов: русский миллионер и ботаник	85

УДК 598.2+591.9

О РАЗВИТИИ ПРОЕКТА ПО СОЗДАНИЮ АТЛАСА ГНЕЗДЯЩИХСЯ ПТИЦ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

М.В. Калякин, О.В. Волцит

Описан опыт первых лет реализации проекта по созданию Атласа гнездящихся птиц европейской части самой крупной страны Европы – России. Часть этого опыта может быть использована коллегами, начинающими работы по составлению региональных атласов гнездящихся птиц, а также нашими последователями при составлении нового (второго) атласа гнездящихся птиц европейской части России. Проведенный анализ позволит также скорректировать и дополнить планы дальнейших работ в рамках выполняемого проекта.

Ключевые слова: авифаунистика, распространение птиц, атлас гнездящихся птиц Европейской России.

Предыстория

Составление атласов птиц (в первую очередь гнездящихся видов) конкретных территорий представляет собой один из современных методов фиксации состояния фауны в определенный период времени. В основе создания атласов лежит тотальное обследование территории, для чего ее традиционно делят на квадраты одинаковых размеров (иногда почти одинаковых) и с примерно равной степенью подробности обследуют каждый квадрат. Эта же сетка используется при представлении итогов работ, т.е. карт распространения отдельных видов. Пионерами в деле создания таких атласов были англичане (Lord, Munns, 1970; Sharrock, 1976), в последующие десятилетия эти работы стали проводиться во множестве других стран, что позволило Европейскому совету по учетам птиц (European Bird Census Council, EBCC) реализовать крупный проект по составлению и публикации эпохального труда – первого Атласа гнездящихся птиц Европы (Nagemeijer, Blair, 1997). Перевод на русский язык текстовой части атласа, т.е. всего содержания книги, кроме карт распространения видов, вышел отдельным изданием под редакцией Э.В. Рогачевой и Е.Е. Сыроечковского-ст. (Атлас..., 2003). Материалы для европейского атласа были собраны в основном в 1980-е годы. За последующие десятилетия распространение и численность значительного числа видов европейских птиц претерпели существенные изменения, а в ряде стран были составлены новые региональные атласы. Назрела необходимость подготовить новый (второй) атлас гнездящихся птиц Европы. Инициатива по его созданию была озвучена членами бюро EBCC на собрании национальных делегатов этой организации в конце марта 2010 г. в Касересе (Испания). Цель создания нового европейского атласа

гнездящихся птиц состоит в первую очередь в том, чтобы отразить произошедшие за примерно 30-летний период изменения в статусе, распространении и численности птиц этого региона, а также расширить на восток и юго-восток территорию, для которой аналогичные сведения были бы представлены, за счет привлечения к сбору материалов представителей стран Восточной Европы и Турции. Кроме того, важно использовать результаты изучения гнездовых ареалов птиц при помощи моделирования, базирующегося на статистической обработке большого числа данных по регистрации конкретных видов в конкретных точках.

Площадь территории европейской части России составляет почти 40% площади Европы, и, конечно, сведения о распространении и численности птиц этого региона очень важны для всех, кого интересует состояние популяций европейских видов птиц. Однако мы считаем первоочередной задачей создание российского атласа в связи с необходимостью уточнения наших собственных знаний о распространении птиц на этой обширной части суши. Фаунистические исследования всегда находились в центре внимания отечественных орнитологов, однако мы до сих пор не имеем опубликованных карт гнездовых ареалов птиц не только для всей страны, но и для ее европейской части (Коблик и др., 2011). Кроме того, создание атласа предусматривает выявление современного, сегодняшнего распределения птиц, характер которого может меняться относительно быстро. Ареалы пульсируют, расширяются или, напротив, уменьшаются под влиянием климатических изменений, вследствие антропогенных изменений ландшафтов на осваиваемых человеком или, наоборот, заброшенных территориях, а также под воздействием других, не

всегда известных нам причин. Отражение на картах гнездовых ареалов ситуации, «привязанной» к определенному периоду времени, позволяет зафиксировать такие изменения. Представляется также очевидной важность оценки «наполнения ареала» данными об обилии птиц. И, наконец, осуществление такого проекта позволяет не только провести инвентаризацию авифауны обширной части российской территории, но и оценку наших возможностей по ее инвентаризации, реализовать имеющийся у нас исследовательский потенциал, постараться приблизиться к созданию системы мониторинга состояния птичьего населения.

В первом европейском атласе (Hagemeyer, Blair, 1997) Россия не была белым пятном. Благодаря усилиям национального координатора работ по подготовке атласа Э.В. Рогачевой и активности нескольких десятков орнитологов, в этом издании нашли отражение данные о распространении и статусе птиц в ряде участков европейской части России. Однако они теряются на огромной площади, где соответствующие работы организовать не удалось. Главными причинами такого положения следует признать отсутствие традиций бердвотчинга, сложное административное и финансовое положения орнитологов после перестройки всей системы хозяйствования в стране и почти полное отсутствие государственного и иного финансирования подобных исследований в 1990-е годы, а также сложности коммуникации в «докомпьютерную эпоху».

Что хотелось бы получить в результате осуществления проекта?

Цель проекта – сбор сведений о распространении птиц на территории европейской части России в гнездовое время за период с 2005 по 2017 г. и публикация атласа, который должен содержать карты для каждого из примерно 400 видов гнездящихся здесь птиц (кроме пролетных, зимующих и залетных видов).

Задачи проекта: максимально полное обследование территории европейской части, разделенной на примерно 1800 квадратов (см. раздел «Методика работ»); сбор данных по видовому составу гнездящихся птиц в каждом квадрате; определение гнездового статуса и численности видов; создание карт распространения птиц, на которых в каждом квадрате был бы отображен статус и численность вида; уточнение границ ареалов всех гнездящихся в регионе видов птиц, в том числе редких и включенных в федеральную и региональную Красные книги. Мы также считаем важной задачей проекта привлечение к его

реализации максимально большого числа специалистов, в том числе работников ООПТ (заказников, заповедников, национальных парков), а также квалифицированных «любителей» птиц.

Что мы имеем в виду, говоря о создании Атласа гнездящихся птиц европейской части России? В идеале хотелось бы получить полную картину распространения всех гнездящихся видов птиц этой части суши, для чего следует собрать в единой базе данных сведения о птицах во всех примерно 1800 квадратах размером 50×50 км, включающие данные об их гнездовом статусе и оценки обилия (по логарифмической шкале десятки, сотни, тысячи гнездящихся пар) для каждого квадрата. По ряду причин, обсуждаемых ниже, такой вариант очевидно недостижим. Поэтому с самого начала дискуссий и размышлений о том, что мы хотим получить, пришлось сформулировать минимальный уровень степени обследования территории, достижение которого было бы оправдано с точки зрения затраченных сил и средств. Таким минимальным требованием к конечному результату было решено считать рубеж в 600 описанных квадратов (1/3 от их общего числа). Забегая вперед, скажем, что этот рубеж мы преодолели уже к началу полевого сезона 2015 г. Таким образом, за три оставшихся сезона полевых работ (период сбора данных продлится до 2017 г. включительно) мы надеемся получить более значимый результат, обследовав 50% (или даже несколько более) от общего числа квадратов на территории европейской части России.

Мы рассчитывали и рассчитываем на возможность представить в атласе гнездящихся птиц европейской части России не только карты, составленные на основе отчетов по квадратам, на которых в каждом обследованном квадрате будет показан статус и обилие данного вида, но и (отдельно) графические модели ареалов обычных видов, на которых будет отражена вероятность гнездования вида в необследованных квадратах. Модели ареалов на основании так называемых часовых учетов, специально проведенных участниками проекта, планируют подготовить специалисты из Каталонского института орнитологии. В итоге мы будем иметь общую картину распределения и обилия видов птиц европейской части РФ на начало XXI в., которую затем можно будет уточнять, дополнять и использовать для последующих сравнений. Данный проект представляется нам важным этапом изучения птиц России, за которым должны последовать следующие: формирование системы слежения за состоянием авифауны, создание (через 20–30 лет) будущего (второго) атласа гнездя-

щихся птиц европейской части России, в котором будут отражены произошедшие за этот отрезок времени изменения ареалов и численности птиц. Будем надеяться, что за этот период соответствующие методики будут усовершенствованы, а число наблюдателей вырастет.

Кратко остановимся на перечне и характеристике проблем, которые предстояло разрешить при реализации проекта, и на том, в какой степени это удалось сделать, т.е. на некоторых организационных результатах.

Участники проекта

Координаторами работ выступают сотрудники Научно-исследовательского Зоологического музея МГУ имени Ломоносова. Их работа в проекте соответствует плану работы музея в части изучения фауны России.

На момент начала работы по проекту на территории европейской части России действовали по крайней мере четыре орнитологические организации межрегионального масштаба и несколько региональных. В некоторые из них мы обратились с предложением принять участие в проекте по созданию атласа. В ответ нам сообщили, что такая работа ими приветствуется, однако по-настоящему эффективными были только персональные обращения к каждому из наблюдателей.

Общее число орнитологов-профессионалов, живущих или работающих на территории европейской части РФ, мы предварительно оценивали не более чем в 1000 человек, имея в виду научных сотрудников, преподавателей, работников заповедников и национальных парков, охотоведов и тех любителей птиц, которые уже в той или иной мере были известны как участники орнитологических проектов или как члены различных орнитологических обществ. Однако в список лиц, к которым мы планировали обратиться, сформированный на основе списков членов нескольких рабочих групп (по изучению гусей, куликов, врановых, журавлей, хищных птиц) и участников нескольких орнитологических конференций, вошли немногим более 600 фамилий. Лицам, представленным в этом списке, были разосланы персональные приглашения к участию в проекте. Часть корреспондентов на них не ответила, часть не приняла приглашение, согласие на участие дали немногим более 200 человек. Однако по ходу развития проекта состав участников, естественно, менялся – часть согласившихся так и не смогла начать работы по подготовке отчетов, зато появились новые люди, которые предоставили в базу данных свои материалы. На начало 2015 г. более 250 человек

оформили свои результаты в виде отчетов по квадратам и предоставили их для использования при составлении будущего атласа. Однако в настоящее время нам важна не только эта сухая статистика, но и понимание того, что могут сделать те, кто принял наиболее активное участие в проекте, а также представление об их мотивации.

Основная мотивация участников, насколько нам это известно из общения с ними, созвучна мотивации координаторов и состоит в желании получить целостную картину распространения гнездящихся птиц на территории европейской части России, а также в том, чтобы в этом эпохальном труде изученные ими районы были представлены максимально полно. Важным аспектом при общении с потенциальными участниками проекта является вопрос о том, как и где будет отмечен их вклад в его выполнение. У организаторов был опыт общения и сотрудничества с волонтерами в рамках деятельности неформального бердвотчерского клуба – Программы «Птицы Москвы и Подмосковья», в частности, в процессе создания атласа птиц Москвы (Атлас..., 2014). В московском атласе все участники проекта (авторы соответствующих описаний квадратов) перечислены как соавторы книги. Этот опыт, а также обсуждение данного вопроса с несколькими участниками аналогичных проектов, выполненных в 1990-е годы в рамках сбора данных для первого европейского атласа гнездящихся птиц, показал, что такая оценка вклада каждого наблюдателя очень важна и привлекательна. В частности, многие участники работ по созданию европейского атласа были разочарованы тем, что их фамилии нигде не были упомянуты; в этих условиях мы просто обязаны были учесть означенные недоработки и гарантировать участникам проекта персональные ссылки на их вклад в его осуществление. Важным условием участия в работах по созданию атласа гнездящихся птиц европейской части России было решение опубликовать его на русском языке (а не только представить соответствующие материалы для использования в будущем европейском атласе) и в обязательном порядке отразить в нем вклад каждого участника. Кроме того, нам представлялось важным отмечать участие наблюдателей в работах по проекту и в режиме онлайн, не дожидаясь 2018 или 2019 гг. – планируемой даты публикации российского атласа. На сайте Зоологического музея МГУ создан специальный раздел, посвященный проекту (<http://zmmu.msu.ru/en/about-museum/divisions/division-of-the-scientific-public-oriented-projects/breeding-bird-atlas-of-european-russia>), где ежемесячно обновляется информация о числе

полученных отчетов, а также каждый раз приводится список всех участников – авторов отчетов, их помощников, лиц, предоставивших информацию, и т.п.

Кроме того, мы решили не отступать от зарекомендовавшей себя практики, которая была использована в ходе создания атласа птиц города Москвы. В этом проекте мы ежегодно публиковали все поступавшие к нам отчеты по обследованным за год квадратам города в трудах Программы (Птицы Москвы..., 2007–2012). Таким образом, авторы отчетов становились авторами научных публикаций и возникала необходимость ссылаться на них при использовании соответствующих материалов. В рамках проекта создания атласа Европейской России печатать «бумажные» отчеты по нескольким сотням квадратов не представляется возможным, поэтому мы решили выпускать электронный ежегодник «Фауна и население птиц Европейской России» (см. раздел «Результаты»). Наконец, в ходе работ, как и предполагалось, делаются фаунистические находки, сообщения о которых представляют самостоятельный интерес и также могут быть опубликованы (Морозов, Корнев, 2013).

Важным этапом работ по проекту стало создание сети наблюдателей из числа работников заповедников, национальных парков и ряда других охраняемых территорий. Помимо персональных обращений к директорам и другим руководителям этих учреждений, а также к известным орнитологам, работающим в системе ООПТ, существенную помощь в активизации работ оказало обращение к заместителю директора департамента государственной политики и регулирования в сфере охраны окружающей среды Министерства природных ресурсов РФ В.Б. Степанищину. Его поддержка выразилась в рассылке писем директорам ООПТ с просьбой принять участие в работе по созданию атласа и оказать поддержку сотрудникам-орнитологам. Судя по значительной активизации наблюдателей, информация о поддержке проекта со стороны руководства Министерства оказалась весьма эффективной и действенной.

Помимо профессиональных орнитологов в проекте участвуют несколько любителей – участников Программы «Птицы Москвы и Подмосковья». Это люди, хорошо знающие птиц и имеющие опыт выполнения наблюдений по заданной методике. Однако следует заметить, что сообщество любителей в нашей стране пока еще крайне невелико и по отношению к общей численности населения, и по отношению к числу любителей птиц в европейских странах. Очевидно, что в дальнейшем нужно прикладывать специальные усилия для уве-

личения числа волонтеров, т.е. использовать магистральный для европейских стран путь.

Еще одной группой потенциальных участников оказались представители сообщества фотографов-анималистов. Этот род деятельности начал развиваться относительно недавно, но зато весьма активно. Благодаря тому, что координаторы проекта уже имели опыт сотрудничества с ведущими отечественными фотографами при создании фотоопределителей (Птицы европейской части России, 2009; Полный определитель птиц ..., 2012), они смогли привлечь к участию в проекте некоторое (пусть небольшое, но активное) число фотоохотников.

Поиски новых участников не ограничивались описанным выше первым этапом, а продолжают и по сей день. Некоторые наблюдатели решили включиться в выполнение проекта лишь после того, как стало очевидно, что он развивается и действительно осуществим, некоторые подключились к его выполнению, завершив другие проекты. Однако данный резерв еще не исчерпан – ряд профессиональных орнитологов, прекрасно знающих фауну «своих» регионов и имеющих соответствующие весьма объемные материалы, пока не нашли возможности принять в нем участие. Будем, однако, надеяться, что за счет персональных консультаций нам удастся обеспечить и их участие в проекте, причем не только в выявлении фауны птиц соответствующих регионов, но и в составлении или редактировании текстов итоговых видовых очерков.

Методика работ

При подготовке карт будущего атласа Европейской России и при структурировании материалов по распространению птиц нами используется сетка с квадратами размером 50×50 км, соответствующая сетке, которая была использована при подготовке карт в опубликованном первом атласе гнездящихся птиц Европы (Sierdsema, 2008).

Очевидно, что наблюдатели должны собирать и представлять данные о птицах квадратов по единой согласованной форме. Методы выявления состава, статуса и численности гнездящихся птиц могут заметно различаться в деталях в зависимости от многих факторов – квалификации наблюдателя и времени, которое он может уделить работе на территории квадрата, географического положения последнего и представленности на нем биотопов различных типов. Важную роль при организации работ играют удаленность квадрата от места жительства наблюдателя, наличие дорог и просто возможность добраться до мест наблюдений,

степень знакомства наблюдателя с характером и условиями местности, а также ряд других факторов. При огромном разнообразии условий мы исходно отказались от предъявления наблюдателям жестких стандартов в организации работ и сосредоточились на попытке довести до исполнителей главные требования к отчету о составе фауны гнездящихся птиц, их статусе и обилии. Была разработана форма отчета, составленная так, чтобы включенную в него информацию было возможно помещать в базу данных, а затем использовать при изготовлении видовых карт. Наблюдателям рассылались файлы с сеткой и номерами квадратов, список гнездящихся на нашей территории видов и форма отчета, а от них требовалось в предложенной форме составить максимально полный список видов, гнездящихся или предположительно гнездящихся на территории квадрата. Для публикации отчета в упомянутом выше ежегоднике мы просили авторов кратко описать имеющиеся в квадрате биотопы, указать сроки работ, а также привести карту квадрата с обозначенными на ней местами работ. В остальном составленное нами при участии В.В. Морозова описание метода сбора данных о птицах конкретного квадрата носило рекомендательный характер; включенные в него параметры были рекомендованы в основном тем наблюдателям, которые обследовали конкретную территорию впервые, не имея возможности проводить на ней долгосрочные исследования. Составление первых отчетов для подавляющего числа участников работ вылилось в активную переписку с координаторами проекта, в ходе которой каждый из них постепенно приходил к стандартизированному варианту представления своих данных. Видимо, избежать такой персональной «настройки» было невозможно, в том числе по причине того, что для большинства участников этот проект был первым, в котором приходилось скрупулезно придерживаться заданных параметров обработки и оформления результатов.

Этапы работ

Период с конца марта 2010 г. по сентябрь 2011 г. можно считать ориентировочным этапом проекта. За это время были проведены пилотные полевые работы, позволившие приступить к описанию методов сбора данных, приблизительно оценить затраты времени и средств на обследование квадратов, сформировать пул участников проекта. Была составлена база данных с адресами потенциальных участников (орнитологов и любителей), которым были направлены персональные приглашения к участию в проекте. Были решены

также основные технические вопросы, касающиеся получения стандартной сетки квадратов. Благодаря помощи Е.А. Коблика, Я.А. Редькина и В.В. Морозова был составлен список видов, гнездящихся на территории европейской части России, включающий виды, гнездование которых возможно на приграничных с Азией участках.

В этот период была проведена обработка литературы, опубликованной после 2005 г. и содержащей сведения по фауне гнездящихся птиц европейской части РФ, а также создана база данных, структура которой соответствует структуре отчета по квадрату, запрашиваемого у наблюдателей.

Основные работы по описанию квадратов начаты с 2012 г., они предварялись рассылкой участникам проекта методических указаний и сетки с номерами квадратов. Таким образом, отчеты по квадратам и, соответственно, сведения в базе данных начали накапливаться с осени 2012 г. Динамика накопления материалов описана в разделе Результаты.

Выбор мест наблюдений и сроки

За 5 лет, на которые рассчитаны полевые работы по сбору материалов для европейского атласа (2013–2017 гг.), полностью обследовать всю нашу территорию нереально. Испытывая острый дефицит наблюдателей и учитывая гигантские размеры европейской части России, мы были заинтересованы в максимальном вовлечении в проект местных кадров и полагали, что необходимо расширить сроки работ по сравнению с тем периодом, который по плану должен быть охвачен общеевропейским проектом. Поэтому при подготовке российского атласа было решено использовать материалы, собранные наблюдателями с 2005 г. включительно.

В результате в первые два полевых сезона исследования были выполнены в значительной степени там, где участники проекта работают постоянно, т.е. на этом этапе «удельный вес» работников заповедников и национальных парков в составе всех участников был выше, чем это предполагается в дальнейшем. Начиная с 2015 г. основные усилия придется направить на необследованные ранее, удаленные и труднодоступные территории. Это потребует увеличения финансовых затрат, а также организационных усилий по подготовке специальных экспедиций и привлечению наблюдателей, имеющих возможность принять в них участие.

Результаты к началу полевого сезона 2015 г.

Динамика накопления материалов приведена в таблице. Если рассматривать нашу территорию

Динамика увеличения числа квадратов территории европейской части России, обследованных в ходе реализации проекта

Степень изученности квадрата	2012 г.	2013 г.	2014 г.
Качественные и количественные данные (полный список видов со статусом и оценкой численности для всей площади квадрата)	33	112	388
Качественные данные (полный список видов со статусом без оценки численности)	35	35	52
Количественные данные для части территории квадрата или сведения по отдельным видам	28	85	202
Всего	96	234	642

с точки зрения административного деления, то к началу полевого сезона 2015 г. можно говорить о завершении работ в Ивановской, Липецкой, Московской и Ульяновской областях, а также в Республике Чувашия. В 2015 г. должны быть полностью обследованы еще несколько административных единиц. Проблемными остаются, конечно, такие северные территории как Архангельская и Мурманская области, Республики Коми и Карелия, Ямало-Ненецкий АО. Пока не получены описания для большинства островов Российской Арктики, на востоке европейской части России слабо обследована Башкирия. Сложная ситуация складывается в южных регионах, в том числе в Волгоградской и Астраханской областях, Дагестане и Чечне. Для некоторых территорий мы пока не имеем данных по квадратам, однако получили гарантии от местных орнитологов, что эти области будут описаны. Следует подчеркнуть, что для осуществления проекта очень важна любая информация – от сообщений об отдельных фактах гнездования конкретных видов до обследования хотя бы одного квадрата.

Одним из важных результатов проекта, помимо накопления собственно информации о распространении и численности птиц, мы считаем обнаружение первичных данных, т.е. отчетов по квадратам, полученных от наблюдателей. Как уже было сказано, мы основали электронный ежегодник под названием «Фауна и население птиц Европейской России», первый выпуск которого вышел в декабре 2013 г. В него вошли 286 отчетов по квадратам, а также раздел, относящийся к мониторингу численности обычных видов птиц европейской части России (Фауна и население ..., 2013). В апреле 2014 г. был опубликован второй выпуск ежегодника (Фауна и население ..., 2014a)

с 79 отчетами, в декабре – третий выпуск (Фауна и население ..., 2014б), в который вошел 121 отчет, а в апреле 2015 г. – четвертый, включающий отчеты по 96 квадратам (Фауна и население ..., 2015). Публикации находятся в открытом доступе на сайте Зоологического музея МГУ.

Публикация таких первичных данных поможет исправить допущенные ошибки и скорректировать оценки численности видов, благодаря изучению отчетов специалистами по региональной фаунистике. Кроме того, это позволит дополнить полученные списки видов или скорректировать гнездовой статус некоторых из них благодаря сведениям от орнитологов, которые не занимались непосредственно составлением отчетов, но хорошо знают конкретную территорию. После выхода в свет трех первых выпусков ежегодника мы уже получаем дополнения и исправления к опубликованным спискам.

В первом и третьем выпусках ежегодника показан ход заполнения карт распространения пяти видов – кряквы (*Anas platyrhynchos*), канюка (*Buteo buteo*), чибиса (*Vanellus vanellus*), большого пестрого дятла (*Dendrocopos major*) и зяблика (*Fringilla coelebs*), выбранных в качестве модельных (Калякин, Волцит, 2013; Волцит и др., 2014). Это одни из самых обычных видов, карты их распространения должны быть наиболее насыщенными и поэтому наиболее наглядными на данном этапе развития проекта, пока сбор данных еще далек от завершения.

Методы оценки численности некоторых лесных видов птиц, используемые для экстраполяции данных на территорию квадрата, обсуждаются в статье Е.С. Преображенской и Д.С. Пчелкиной (2014), опубликованной во втором выпуске ежегодника.

Онлайн-платформа для регистрации наблюдений

Во многих европейских странах наблюдения за птицами весьма популярны, активно действуют общества наблюдателей (бердвотчеров), силами которых осуществляется создание атласов гнездящихся птиц и поддержание систем мониторинга их численности (см. сайт EBCC <http://www.ebcc.info/>). Создано несколько систем, позволяющих накапливать и анализировать результаты фаунистических наблюдений и учетов численности птиц (Observado (<http://observado.org>), Euro Bird Portal (<http://www.eurobirdportal.org/ebp/en/>), Ornitho (<http://www.ornitho.ch/>) и BirdTrack (<http://blx1.bto.org/birdtrack/main/data-home.jsp>)). Это фактически сложно организованные электронные дневники, в которых наблюдатели удобным для себя образом размещают полученные ими данные и имеют возможность знакомиться с результатами коллег. Очевидно, что чем больше территория страны и больше число наблюдателей, тем важнее наличие таких систем при создании атласов гнездящихся птиц.

Для облегченного сбора в единую базу данных сведений о встречах птиц на территории России вскоре после начала реализации нашего проекта И.И. Уколовым была создана онлайн-платформа на основе отечественной программы 1С, приобретение лицензионной версии которой спонсировала компания ООО «Аксиома-Софт». И.И. Уколов на основе этой системы разработал структуру базы данных, совмещенной с картой. При вводе данных о встречах птиц наблюдатель может отметить на карте место регистрации, в этом случае в базе данных автоматически определяется номер квадрата и координаты конкретной точки. В системе возможно создание отчетов по различным квадратам, по временным периодам, по регионам, а также просмотр карт, на которых отмечены внесенные в базу места встреч конкретных видов. В настоящее время в системе зарегистрированы более 200 человек, это в основном непрофессиональные орнитологи, хорошо знающие птиц. По нашим предположениям, разрозненные данные из онлайн-системы главным образом можно будет использовать для дополнений видовых списков по отдельным квадратам или для уточнения статуса некоторых видов на заключительных этапах подготовки атласа, т.е. при создании видовых карт. Однако уже несколько наблюдателей, которые регулярно вносили свои данные в систему, по нашей просьбе подготовили отчеты по соответствующим квадратам.

Моделирование ареалов

Как уже было отмечено, полное обследование всех 1800 квадратов размером 50×50 км за период действия проекта, т.е. к 2018 г., представляется нереалистичным. Более того, опыт создания атласов гнездящихся птиц в таких странах как Польша и Германия показывает, что и на территориях этих стран не удастся полностью обследовать все квадраты. Поэтому уже с первых этапов планирования работ мы заручились согласием оргкомитета по созданию европейского атласа на то, что группа экспертов по моделированию ареалов птиц из Каталонского института орнитологии, действующая под эгидой EBCC, использует собираемые нами данные для построения моделей ареалов обычных видов российской фауны. Карты модельных ареалов будут приведены независимо от поквдратных карт распространения гнездящихся птиц, составленных на основании сведений из отчетов наблюдателей. С 2014 г. начат целенаправленный сбор данных для моделирования, предусматривающий проведение наблюдений в течение 1–2 ч с составлением перечня встреченных видов внутри квадрата размером 10 на 10 км («мелкоячеистой» сетки). В 2014 г. мы получили почти 300 отчетов от исполнителей, выполненных по заданной методике, и передали эти данные каталонским коллегам. Сбор таких сведений будет продолжен и по возможности активизирован, поскольку качество получаемых моделей определяется в том числе количеством таких учетов.

Заключение

Проект создания Атласа гнездящихся птиц европейской части России представляет собой важную часть глобального панъевропейского проекта, нацеленного на создание второго атласа гнездящихся птиц Европы. Он выполняется на обширных территориях в условиях общей низкой численности наблюдателей и отсутствия у большинства из них практики реализации крупных коллективных проектов, предусматривающих следование единой методике. Использование системы электронной регистрации выполненных наблюдений еще только набирает популярность. Перечисленных причин достаточно, чтобы относиться к вопросу о возможности осуществления обсуждаемого проекта с определенным скептицизмом. Однако первые годы реализации проекта показали, что это возможно. Для этого мы как координаторы проекта пытаемся задействовать все пути и методы поиска волонтеров, используя персональные обращения и письма в соответствующие организации, обеспечивая ин-

дидуальное общение для решения возникающих проблем, а также обратную связь – возможность для каждого участника проекта стать соавтором будущего атласа, автором научных публикаций и адресатом ежемесячной рассылки информации о ходе работ по проекту. Период работ по сбору полевых материалов для создания российского атласа заканчивается, как и в других европейских странах, в 2017 г. Однако решено было увеличить этот период за счет привлечения данных, полученных ранее, начиная с 2005 г. Существенным подспорьем в этой работе является система онлайн-регистрации встреч птиц, начавшая, к сожалению, действовать только в конце 2013 г. Однако она не может полностью заменить основной вариант сбора данных для атласа – составление отчетов об обследовании конкретных квадратов по унифицированной форме. В связи с невозможностью прямого обследования всех примерно 1800 квадратов запланировано построение моделей ареалов тех видов, для которых будет собрано достаточное число регистраций необходимого формата.

Главный итог реализации проекта состоит пока в том, что к настоящему моменту стало очевидно: полученных данных уже достаточно для издания российского атласа гнездящихся птиц. А степень полноты представленных в нем сведений прямо зависит от активности и степени участия в нем всех орнитологов, проживающих или работающих на обсуждаемой территории.

Благодарности

Как начальный, так и все последующие этапы реализации столь крупного проекта как создание атласа гнездящихся птиц европейской части России были спланированы и осуществлены в постоянном тесном контакте с членами бюро Европейского совета по учетам птиц (ЕВСС Board) и созданном в его рамках оргкомитетом по созданию атласа – Sergi Herrando, Petr Voříšek, Hans-Günther Bauer, Lluís Brotons, Ian Burfield, Mark Eaton, Ruud Foppen, David Noble – во главе с Dr. Verena Keller, которой мы выражаем особую признательность за постоянную моральную, методологическую и материальную поддержку. За помощь в получении картографических материалов мы благодарим Henk Sierdsema, крайне полезные консультации по вопросу использования онлайн-платформы при осуществлении проектов по созданию атласов птиц Южной Африки и Швейцарии мы получили, соответственно, от проф. Les Underhill и Hans Schmidt. Мы очень признательны Sergi Herrando за постоянные методические консультации и помощь в планировании сбора и обработке данных

для целей моделирования ареалов обычных видов птиц.

В 2010 г. в Касересе (Испания) на этапе принятия решения об участии России в работах по созданию второго атласа гнездящихся птиц Европы, мы консультировались с Hans-Günter Bauer и Martin Flade, которые, таким образом, приняли участие в формировании этого решения и являются в какой-то степени «крестными отцами» проекта.

Мы благодарим наших спонсоров – Швейцарский институт орнитологии (Swiss Ornithological Institute), Союз охраны природы Германии (NABU), а также шведских коллег Ulf Ottosson, Richard Ottvall, Johan Elmberg, Martin Green, Rolf Gustafsson, Fredrik Haas, Niklas Holmqvist, Åke Lindström, Leif Nilsson, Mikael Svensson, Sören Svensson и Martin Tjernberg, которые передали нам свой гонорар, полученный за издание атласа гнездящихся птиц Швеции. Коллеги из Барселоны (Catalan Ornithological Institute), авторы Атласа зимующих птиц Каталонии Sergi Herrando, Lluís Brotons, Joan Estrada и Marc Anton передали нам свою премию, полученную за эту книгу.

Часть средств на развитие проекта получена в рамках реализации программы РАН «Биоразнообразие: состояние и динамика». Значительную финансовую поддержку проект получил и продолжает получать от Русского общества сохранения и изучения птиц (РОСИП). Мы рады персонально поблагодарить исполнительного директора этой общественной организации Е.Е. Сыроечковского не только за финансовую поддержку проекта, но и за помощь в фандрайзинге, в том числе в составлении ряда заявок и продолжающейся работе с некоторыми из них. Все средства, полученные от спонсоров, были потрачены на финансирование поездок и экспедиций в целях обследования квадратов.

Наша специальная благодарность Д.С. Пчелкиной, которая ежемесячно готовит карты, отражающие степень обследованности квадратов, а также разработала дизайн и систему обозначений видовых карт для будущего атласа европейской части. Работу по подбору литературы для будущего атласа, начатую Д.С. Пчелкиной, продолжает А.А. Морковин, который создал библиографическую базу данных по птицам европейской части России.

Мы очень благодарны И.И. Уколову, создавшему и безвозмездно передавшему в наше пользование систему онлайн-регистрации встреч птиц, использование которой, мы уверены, будет все более активным и внесет существенный вклад в реализацию проекта.

При формировании списка видов птиц европейской части России существенную помощь нам оказали сотрудники Зоологического музея МГУ Е.А. Коблик, Я.А. Редькин и В.В. Морозов. Мы также признательны сотруднице музея Ю.А. Ермилиной за существенную техническую помощь в первый год осуществления проекта.

Мы благодарны В.В. Морозову за участие в составлении методических указаний по сбору полевых данных для участников проекта, Е.С. Преображенской за активное вовлечение в работу по проекту нескольких наблюдателей, в том числе за счет ее активности в рамках деятельности Союза охраны птиц России, Н.В. Кудрявцеву за поддержку и модификацию сайта Программы «Птицы Москвы и Подмосковья», на котором размещен раздел, посвященный проекту, и за помощь в увеличении собственных средств Программы, использо-

ванных в том числе для финансирования полевых работ по атласу.

Значительную организационную поддержку в осуществлении проекта оказал нам заместитель директора Департамента государственной политики и регулирования в сфере охраны окружающей среды Минприроды России В.Б. Степаницкий, которому мы также весьма благодарны.

Мы крайне признательны всем участникам проекта, осуществляющим полевые работы и готовящим отчеты о них. Полный перечень участников работ, их помощников и лиц, предоставивших информацию, приводится на сайте Зоологического музея <http://zmmu.msu.ru/en/about-muzeum/divisions/division-of-the-scientific-public-oriented-projects/breeding-bird-atlas-of-european-russia>, а также в размещенных там электронных ежегодниках «Фауна и население птиц европейской России».

Работа одного из координаторов проекта в 2015 г. была поддержана грантом РФФИ № 14-50-00029. Работы по моделированию ареалов поддержаны грантом РФФИ № 14-04-01133 «Построение ареалов видов птиц и мелких млекопитающих Европейской России на основе выявления их базовых экологических требований».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас гнездящихся птиц Европы. Сокращенная версия текстовой части. / Ред. Э.В. Рогачева, Е.Е. Сыроечковский / М., 2003. 343 с.
- Атлас птиц города Москвы / Ред.-сост. М.В. Калякин, О.В. Волцит, Х. Гроот Куркамп / Науч. ред. Н.С. Морозов. М., 2014. 332 с.
- Волцит О.В., Калякин М.В., Пчелкина Д.С. Результаты развития проекта в 2014 г. // Фауна и население птиц Европейской России. М., 2014. С. 4–10. (Ежегодник Программы «Птицы Москвы и Подмосковья». Вып. 3).
- Калякин М.В., Волцит О.В. О развитии проекта по созданию атласа гнездящихся птиц Европейской России // Фауна и население птиц Европейской России. М., 2013. С. 4–15. (Ежегодник Программы «Птицы Москвы и Подмосковья». Вып. 1).
- Коблик Е.А., Лаппо Е.Г., Редькин Я.А., Томкович П.С., Калякин М.В. Прикладная ареалогия – наше слабое звено // Зоологический журнал. 2011. Т. 90. Вып. 7. С. 835–845.
- Морозов В.В., Корнев С.В. Тювик *Accipiter badius* – новый гнездящийся вид России // Русский орнитологический журнал. 2013. Т. 22. Вып. 912. С. 2303–2306.
- Полный определитель птиц европейской части России / Под общей редакцией М.В. Калякина. М., 2012.
- Преображенская Е.С., Пчелкина Д.С. Опыт подготовки карт с оценкой численности массовых лесных птиц на основе данных, собранных в рамках проекта «Атлас гнездящихся птиц Европейской России» к весне 2014 г. // Фауна и население птиц Европейской России. М., 2014. С. 6–10. (Ежегодник Программы «Птицы Москвы и Подмосковья». Вып. 2).
- Птицы европейской части России. Атлас-определитель. М., 2009. 352 с.
- Птицы Москвы: 2006 год, квадрат за квадратом / М.В. Калякин, О.В. Волцит (ред.). Труды программы «Птицы Москвы и Подмосковья». М., 2007. Т. 1. 176 с.
- Птицы Москвы: 2007 год, квадрат за квадратом / М.В. Калякин, О.В. Волцит (ред.). Труды программы «Птицы Москвы и Подмосковья». М., 2008. Т. 2. 228 с.
- Птицы Москвы: 2008 год, квадрат за квадратом / М.В. Калякин, О.В. Волцит (ред.). Труды программы «Птицы Москвы и Подмосковья». М., 2009. Т. 4. 332 с.
- Птицы Москвы: 2009 год, квадрат за квадратом / М.В. Калякин, О.В. Волцит (ред.). Труды программы «Птицы Москвы и Подмосковья». М., 2010. Т. 5. 298 с.
- Птицы Москвы: 2010 год, квадрат за квадратом / М.В. Калякин, О.В. Волцит (ред.). Труды программы «Птицы Москвы и Подмосковья». М., 2011. Т. 7. 286 с.
- Птицы Москвы: 2011 год, квадрат за квадратом / М.В. Калякин, О.В. Волцит (ред.). Труды программы «Птицы Москвы и Подмосковья». М., 2012. Т. 8. 180 с.
- Фауна и население птиц Европейской России / О.В. Волцит, М.В. Калякин (ред.). М., 2013. 1078 с. (Ежегодник Программы «Птицы Москвы и Подмосковья». Вып. 1). (http://zmmu.msu.ru/en/about-muzeum/divisions/division-of-the-scientific-public-oriented-projects/breeding-bird-atlas-of-european-russia/annual-report_-issue-1)

- Фауна и население птиц Европейской России / О.В. Волцит, М.В. Калякин (ред.). М., 2014а. 390 с. (Ежегодник Программы «Птицы Москвы и Подмосковья». Вып. 2). (http://zmmu.msu.ru/en/about-museum/divisions/division-of-the-scientific-public-oriented-projects/breeding-bird-atlas-of-european-russia/annual-report_-issue-2)
- Фауна и население птиц Европейской России / О.В. Волцит, М.В. Калякин (ред.). М., 2014б. 592 с. (Ежегодник Программы «Птицы Москвы и Подмосковья». Вып. 3). (http://zmmu.msu.ru/musei/podrazdeleniya/sector-nauchno-obshhestvennykh-proektov/atlas-gnezdyashhikh-sya-ptic-evropejskoj-rossii/fauna-i-naselenie-ptic-evropejskoj-rossii_-vyp-3)
- Фауна и население птиц Европейской России / О.В. Волцит, М.В. Калякин (ред.). М., 2015. 369 с. (Ежегодник Программы «Птицы Москвы и Подмосковья». Вып. 4). (http://zmmu.msu.ru/musei/podrazdeleniya/sector-nauchno-obshhestvennykh-proektov/atlas-gnezdyashhikh-sya-ptic-evropejskoj-rossii/fauna-i-naselenie-ptic-evropejskoj-rossii_-vyp-4)
- Lord J., Munns D.J. Atlas of Breeding Birds of the West Midlands. Collins, London. 1970. 276 p.
- Hagemeijer W., Blair M. The EBCC Atlas of European Breeding Birds. T. & A.D. Poyser, L., 1997. 903 p.
- Sharrock, J.T.R. The Atlas of Breeding Birds in Britain and Ireland. British Trust for Ornithology: Tring, UK. 1976. 479 p.
- Sierdsema H. The GIS-version of the EBCC Atlas of European Breeding Birds // Bird Census News. 2008. Vol. 21. No 2. P. 38–43.

Поступила в редакцию 20.08.15

THE ATLAS OF BREEDING BIRDS OF EUROPEAN RUSSIA (ABBER) PROJECT

M.V. Kalyakin, O.V. Voltzit

We describe the planning and development stages of the Atlas of Breeding Birds of European Russia (ABBER) project and present some encouraging initial maps of atlas coverage. Special attention is paid to problems particular to Russia, a country with a huge area, a low density of observers and a limited tradition in atlas work. Our experiences could be useful for future Russian atlas projects and also for other large countries intending to initiate national atlas projects in the future.

Key words: avifauna, mapping of geographical distribution, Atlas of Breeding Birds of European Russia.

Сведения об авторах: *Калякин Михаил Владимирович* – директор Зоологического музея МГУ, докт. биол. наук (kalyakin@zmmu.msu.ru); *Волцит Ольга Викторовна* – ст. науч. сотр. Зоологического музея МГУ, канд. биол. наук (voltzit@zmmu.msu.ru).

УДК 598.2:502.7/237.31

ГИДРОЛОГИЧЕСКИЙ РЕЖИМ И ГЕОМОРФОЛОГИЯ ВОДОЕМОВ КАК ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ПАРАМЕТР СРЕДЫ ОБИТАНИЯ ПТИЦ В УСЛОВИЯХ ГОРНОЙ СУБАРКТИКИ

А.А. Романов, Е.В. Мелихова

Проанализирована зависимость размещения гнезд и сроков гнездования птиц от динамики уровня воды в условиях горно-субарктических водоемов. Установлено, что гидрологический режим водоемов в ранне-весенний период лимитирует время пролета водно-околоводных птиц и численность их скоплений, а также определяет географию миграционных путей в пределах горного региона. Отмечено негативное влияние летних паводков на успех размножения околоводных видов. Выявлена зависимость распространения околоводных видов птиц от геоморфологических особенностей котловин горных озер Субарктики. Проанализированы нарушения высотно-поясных закономерностей формирования сообществ птиц в районах охлаждающего влияния крупных континентальных горно-субарктических водоемов.

Ключевые слова: авифауна, население птиц, плато Путорана, горы Азиатской Субарктики, распространение, численность, гнездование, высотный пояс.

Итоги представленных исследований лежат в сфере изучения пространственной организации фауны и населения птиц и направлены на оценку гидрологического режима водоемов как фактора формирования сообществ птиц горной Субарктики. Фауне и населению птиц Северной Евразии, в том числе и Субарктики, посвящен целый ряд исследований (Чернов, 1978; Кищинский, 1988; Лаппо и др., 2012).

При этом эколого-географические аспекты формирования фауны и населения птиц водно-околоводных местообитаний обсуждаемой области суши до сих пор изучены неудовлетворительно, что позволяет рассматривать их познание в ряду актуальных вопросов современной орнитологии.

Очевидным вкладом в решение данных вопросов может стать выявление значимости гидрологического фактора в формировании фауны и населения птиц озерно-речной системы гор Азиатской Субарктики на примере модельного региона – плато Путорана, что и предпринято в нашей работе.

Объекты, материалы и методы исследований

Исследованиями, проводившимися в 1988–2013 гг. на плато Путорана (65°00′–71°00′ с.ш. и 90°00′–100°00′ в.д.), были охвачены северные, южные, центральные, западные и восточные части региона. В связи с распространением горного ландшафта здесь хорошо развита вертикальная поясность. При этом растительность принято подразделять на три горных пояса: северотаежный

(лесной), подгольцовый (горные редколесья и кустарники) и гольцовый (горнотундровый) (Куваев, 2006). В пределах плато Путорана выражены все основные особенности физико-географической среды, характерные для всех гор Азиатской Субарктики, что позволяет рассматривать его как модельный регион для выявления и познания общих закономерностей формирования фауны и населения птиц горно-субарктических экосистем. Объект исследований – водно-околоводные птицы, населяющие озерно-речную систему крупнейшего горного региона Северной Азии, лежащего в пределах Субарктики – плато Путорана. Понятие Субарктики принято в трактовке, широко распространенной у географов и биологов (Чернов, 1978; Голубчиков, 1996; Куваев, 2006) и определяемой как тип физико-географической среды, территориально соответствующий подзоне южных тундр, лесотундре и северным окраинам северотаежной подзоны. Сведения, приведенные в настоящем сообщении, получены на пеших учетных маршрутах (Равкин, 1967), суммарная протяженность которых составила 7441 км, из них 6616 км – в лесном поясе, 238 км – в подгольцовом поясе, 587 км – в гольцовом поясе. Численность водных и околоводных видов в местах концентрации на весеннем пролете мы определяли прямыми подсчетами птиц на акваториях и берегах водоемов на участках площадью до 2 км². Максимальная высота, на которой проводились исследования, составляла 1450 м над ур. моря. Фауна гнездящихся птиц в районах, где имеет место высотная инверсия ландшафтов, связан-

ная с охлаждающим эффектом крупных водоемов, охарактеризована в свете представлений о географо-генетических группах птиц (Чернов, 1975, 1978; Кищинский, 1988). В номенклатуре птиц мы следовали Л.С. Степаняну (2003). Названия некоторых видов приняты по Списку птиц Российской Федерации (Коблик и др., 2006).

Основные результаты

Влияние гидрологического режима водоемов на характер весенней миграции

На плато Путорана, как и в других горах Азиатской Субарктики, сроки вскрытия льда на водоемах и продолжительность низкого уровня воды в ранне-весенний период лимитируют время пролета водных и околоводных птиц, а также численность скоплений мигрантов в районах их остановок.

В условиях сухого континентального климата русла некоторых рек гор Азиатской Субарктики, за зиму полностью иссушенные, заполняются водой лишь после начала интенсивного таяния снега в горах (Голубчиков, 1996). Это характерно для таких крупных рек на востоке Путорана, как Котуй и Хибарба. Поздний и очень бурный подъем уровня воды делает подобные водотоки абсолютно недоступными для водных и околоводных птиц во время весеннего пролета, что в немалой степени определяет географию миграционных путей в пределах обширной горной страны на севере Средней Сибири (Романов, 2013). Выявленную закономерность подтверждают следующие данные. На сухой восточной окраине Путорана уровень воды в реках в период весеннего пролета составляет всего 10% от уровня летнего максимума, поэтому скоплений мигрантов практически не наблюдается. В более влажных центральных районах Путорана уровень воды в реках в период весеннего пролета приближается к 50% от уровня летнего максимума. Здесь весной местами встречаются достаточно обводненные кормные участки, на которых образуются скопления мигрантов, насчитывающие до 200–240 особей (Романов, 1996). На влажной западной окраине Путорана (в наибольшей степени испытывающей влияние западного воздушного переноса) уровень воды в реках в период весеннего пролета обычно не бывает менее 80% от уровня летнего максимума. На полноводных реках запада Путорана много участков, на которых весной образуются крупные скопления мигрантов, насчитывающие до 2500–3000 особей (Кречмар, 1968; Романов, 2013). К появлению первых из них (15–20 мая) снежный покров на плато Путорана обычно находится в полноценном зимнем состо-

янии, а единичные небольшие промоины в руслах и устьях рек только начинают образовываться. В это время, когда на плато Путорана еще обычны отрицательные температуры (до -10°C), на локальных полыньях в устьях рек и узких разводьях у берегов озер появляются первые малые лебеди (*Cygnus bewickii* Yarrell, 1830) и лебеди кликуны (*Cygnus cygnus* (Linnaeus, 1758)), гуменники (*Anser fabalis* (Latham, 1787)), пискульки (*Anser erythropus* (Linnaeus, 1758)), серебристые чайки (*Larus argentatus* Pontoppidan, 1763). Спустя несколько дней после того как начинают вскрываться путоранские реки и оттаивать первые береговые отмели (1–7 июня), появляются гагары, стаи уток и куликов. Пока участков акваторий, освободившихся ото льда, немного и они невелики по площади (до 1 км^2), все прилетающие птицы образуют крупные скопления в излучинах и устьях горных рек, где много доступного корма. Такие скопления насчитывают до 1500–2000 особей и объединяют гуменников, чирков-свистунков (*Anas crecca* Linnaeus, 1758), свиязей (*Anas penelope* Linnaeus, 1758), шилохвостей (*Anas acuta* Linnaeus, 1758), морянок (*Clangula hyemalis* (Linnaeus, 1758)), синьг (*Melanitta nigra* (Linnaeus, 1758)), галстучников (*Charadrius hiaticula* Linnaeus, 1758), куликов-воробьев (*Calidris minuta* (Leisler, 1812)), белохвостых песочников (*Calidris temminckii* (Leisler, 1812)), чернозобиков (*Calidris alpina* (Linnaeus, 1758)), плосконосых плавунчиков (*Phalaropus fulicarius* (Linnaeus, 1758)). Массовое появление уток на водоемах Путорана всегда сопряжено с появлением значительных по площади свободных ото льда поверхностей воды. А основная масса куликов появляется, как только протаивает верхний слой обширных участков прибрежных илистых отмелей и грязей. Пока не наступил пик таяния снега в горах и уровень воды в водоемах невысок, мигранты имеют возможность в течение нескольких дней кормиться на вытаявших из-под льда открытых участках илистых отмелей и мелководий, прибрежных пойменных осоковниках, задернованных песчаных берегах. Завершение активного весеннего пролета на плато Путорана всегда связано с резким подъемом уровня воды (9–12 июня) в реках и озерах приблизительно на 2–3 м, в процессе которого кормовые местообитания мигрантов на береговых отмелях и мелководьях оказываются полностью затопленными.

Влияние гидрологического режима водоемов на характер гнездования птиц

Динамика уровня воды также исключительно важна в гнездовой период. От уровня воды на гор-

ных водоемах зависит характер устройства гнезд, начало откладки яиц и успех размножения многих околководных видов птиц, например галстучника (Морозов, 1984; Романов, 1996, 2013). На крупных путоранских озерах галстучники начинают гнездиться только после того, как уровень весеннего подъема воды достигает максимума. Выявленные закономерности прослеживаются на графиках (рис. 1, 2).

Весенний подъем воды на оз. Някшингда в 1991 г. прекратился 18 июня, на оз. Агата Верх-

няя в 2003 г. – 15 июня. Откладка яиц у галстучника начинается после прекращения подъема уровня воды в озерах, в период его стабилизации и дальнейшего плавного снижения. Активное формирование гнездовых лунок и начало откладки первого яйца у наиболее рано гнездящихся пар иногда довольно точно совпадает с днем максимального уровня воды. При этом чем раньше пара начинает гнездование, тем выше место для гнезда она выбирает. Пары, приступающие к гнездованию позднее остальных, устраивают свои гнез-

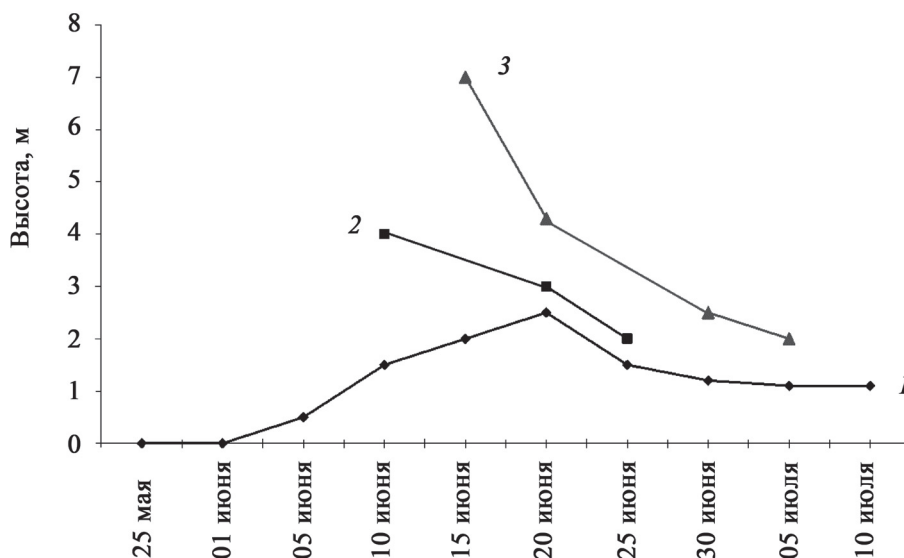


Рис. 1. Сроки откладки яиц в гнездах, устроенных на разной высоте (оз. Някшингда, 1991 г.): 1 – высота уровня воды в озере, м; 2 – начало откладки яиц в гнездах серебристой чайки ($n = 4$); 3 – начало откладки яиц в гнездах галстучника ($n = 8$). На вертикальной оси показана высота относительно уровня зимнего минимума воды в озере (м), принятого за 0

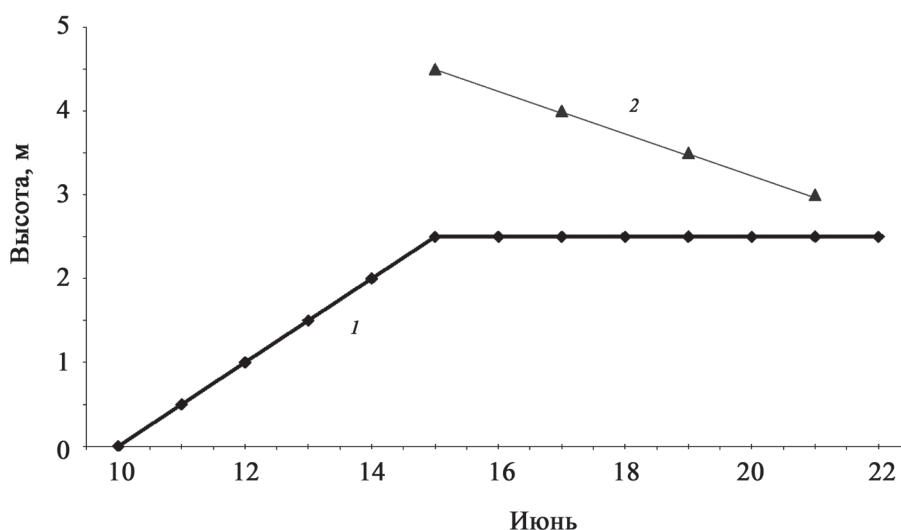


Рис. 2. Сроки откладки яиц в гнездах, устроенных на разной высоте (оз. Агата Верхняя, 2003 г.): 1 – высота уровня воды в озере, м; 2 – начало откладки яиц в гнездах галстучника ($n = 4$). На вертикальной оси показана высота относительно уровня зимнего минимума воды в озере (м), принятого за 0

да на самых низких участках берега. Возможно, это объясняется тем, что пары, приступающие к гнездованию раньше (на самом последнем этапе подъема воды), «перестраховываются», занимая самые высокие участки берегов. Птицы, гнездящиеся позднее, имеют возможность «убедиться» в стабильности или падении уровня воды и затем устраивать свои гнезда на более низких берегах, в том числе и на песчаных пляжах, обсохших после ухода паводковой воды.

Абсолютную независимость от уровня воды получают лишь пары, занимающие гнездовые участки на вершинах очень высоких берегов или островов, которые никогда не затопляются. Подходящих местообитаний с таким положением немного, но они охотно заселяются галстучником (Кречмар, 1966; Романов, 1996, 2013). В таких гарантированно недоступных для воды гнездах откладка яиц может начаться и раньше окончания весеннего половодья. Например, в 1991 г. на оз. Някшингда вода прибывала до 18 июня, а в гнезде на вершине берегового мыса на высоте 5 м кладка началась 14–15 июня; в 2006 г. на оз. Дюпкун Курейский вода прибывала до 29 июня, а в гнезде на плоской поверхности высокого песчаного берега на высоте 7 м кладка началась 25–26 июня.

Динамика уровня воды в водоемах определяет также высоту устройства гнезд и сроки начала гнездования у серебристых чаек (рис. 1, 2). Например, в небольшой колонии, устроенной в 1991 г. на островке одного из путоранских озер, лишь одна пара загнездилась в разгар весеннего подъема воды – 10 июня (Романов, 1996). При этом она заняла самое высокое, а следовательно, и самое безопасное, с точки зрения возможности затопления, место. Вторая пара, загнездившаяся позднее (20 июня, во время стабилизации уровня воды), разместила свое гнездо значительно ниже. Следующие две пары, устроившие гнезда в самой нижней части берегового склона островка, смогли приступить к гнездованию в еще более поздние сроки (25 июня), когда песчаный береговой склон обсох после ухода паводковой воды.

В некоторые годы поздняя и затяжная весна и обильные дожди в начале лета способствуют поддержанию очень высокого уровня воды в реках гор Азиатской Субарктики. В этом случае для размножения околводных птиц складываются крайне негативные экологические условия. Например, на р. Аян (плато Путорана) летом 1989 г. в результате аномально высокого и длительного паводка, затянувшегося до конца июля, оказались затопленными прирусловые и даже пойменные участки: заросли ивняков и ольховников, илестые и песчаные

отмели, хвощовые и разнотравно-злаковые луговины, галечники. В результате затопления многих островов и кос в русле р. Аян полярные крачки (*Sterna paradisaea* Pontoppidan, 1763) и галстучники лишились в 1989 г. доступа к своим (и без того немногочисленным) потенциальным гнездовым биотопам, а кладки многих пар перевозчиков (*Actitis hypoleucos* (Linnaeus, 1758)) и белых трясогузок (*Motacilla alba* Linnaeus, 1758), загнездившихся в прирусловой полосе, оказались смытыми водой (Романов, 1996). Не столь длительные, но не менее мощные паводки стали причиной гибели кладок белых трясогузок, перевозчиков и полярных крачек на р. Курейка в 2006 г., на р. Котуй в 2007 г. Поскольку подобные паводки не являются редкостью в горах Азиатской Субарктики (Голубчиков, 1996), они в значительной мере определяют успех размножения и лимитируют численность околводных птиц, гнездящихся на земле.

Геоморфологические особенности водоемов и характер распространения птиц в гнездовой период

Наши наблюдения на плато Путорана позволили установить, что распространение краснозобой (*Gavia stellata* (Pontoppidan, 1763)) и чернозобой (*Gavia arctica* (Linnaeus, 1758)) гагара может быть в значительной мере предопределено геоморфологическими особенностями озерной системы крупного горно-субарктического региона. В условиях плато Путорана наиболее многочисленна чернозобая гагара, встречающаяся во всех районах плато. Краснозобая гагара крайне редка (а в некоторые годы, видимо, полностью отсутствует) в центральных и восточных частях плато Путорана и обычна в западных и юго-западных. Вероятно, это связано с тем, что при выборе мест для устройства гнезд краснозобые гагары ориентируются главным образом на мелкие водоемы (Кречмар, 1966; Романов, 1996), которые почти вовсе не встречаются в центре и на востоке Путорана, тогда как на западе в силу геоморфологических и климатических особенностей местности они весьма обычны. Чернозобая гагара, в противоположность краснозобой, использует в качестве гнездового биотопа крупные и средние водоемы (Кречмар, 1966), которые распространены по всей территории плато, что позволило ей повсеместно расселиться в пределах Путорана.

Наши исследования также показали, что существенные качественные и количественные различия гидросети центральных и западных районов плато Путорана, лежащих на одной широте, в значительной мере определяют неоднородность гнез-

довой фауны гусеобразных этих районов. Видовой состав гусеобразных значительно обеднен во внутренних (в целом более горных) частях плато Путорана, где гнездятся всего 4 вида: чирок-свистун, морянка, длинноносый крохаль (*Mergus serrator* Linnaeus, 1758) и, вероятно, большой крохаль (*Mergus merganser* Linnaeus, 1758). Бедность фауны гусеобразных центрального сектора плато связана, на наш взгляд, с весьма локальным распространением мест, пригодных для гнездования этих птиц, а также с ограниченностью кормовой базы. Гидросеть внутренних частей Путорана спроецирована на систему узких тектонических каньонов среди мощных горных массивов (Пармузин, 1975). Даже самые крупные элементы этой гидросети (оз. Аян; длина 60 км, ширина 1–3 км) не представляют благоприятных условий для водных и околоводных птиц. Отрицательные особенности этих водоемов: очень большая глубина при почти полном отсутствии прибрежных мелководий; прямолинейность, узость (от 1 до 3 м) и невыраженность зажатой между крутым береговым склоном и урезом воды береговой полосы, которая представляет собой завалы из базальтовых глыб и, реже, пляжи из грубообломочного материала; поздние сроки разрушения льда; типичная олиготрофность озер.

На западе Путорана прямые или косвенные доказательства гнездования были получены для гораздо большего числа видов ($n = 19$). Среди них лебедь-кликун, белолобый гусь (*Anser albifrons* (Scopoli, 1769)), пискулька, гуменник, клоктун (*Anas formosa* Georgi, 1775), чирок-свистун, свиязь, шилохвость, широконоска (*Anas clypeata* Linnaeus, 1758), морская (*Aythya marila* (Linnaeus, 1761)), хохлатая (*Aythya fuligula* (Linnaeus, 1758)) и красноголовая (*Aythya ferina* (Linnaeus, 1758)) чернети, морянка, обыкновенный гоголь (*Bucephala clangula* (Linnaeus, 1758)), синьга, обыкновенный турпан (*Melanitta fusca* (Linnaeus, 1758)), луток (*Mergus albellus* Linnaeus, 1758), длинноносый и большой крохали. Формирование столь разнообразной фауны гусеобразных на западе Путорана связано с рядом особенностей местной гидросети, обуславливающих более благоприятные условия существования водных и околоводных видов птиц, в частности с обилием кормных озерных мезотрофных систем, предоставляющих одновременно широкий спектр экологических условий для размножения самых различных видов. Птиц привлекают многочисленные реки и озера, лежащие в очень широких сильно разрушенных горных долинах запада Путорана. Положительные отличительные особенности этих водоемов: более высо-

кий общий уровень полноводности; более ранние сроки освобождения ото льда; извилистость береговой линии, изобилующей небольшими бухточками и мысами; относительно широкая береговая полоса, представляющая собой на значительном протяжении песчаные и галечные пляжи, часто заиленные или даже задернованные и, как правило, фрагментарно заросшие осокой, разнотравьем, низкорослыми ивняками; наличие во многих прибрежных районах озер мелководий, а в некоторых – островов; богатая кормовая база.

Внутрирегиональные отличия в фауне гусеобразных, связанные с пространственной неоднородностью местной гидросети, отмечены А.А. Кищинским (1968) на Колымском нагорье. Большинство видов гусеобразных придерживается узкой предгорной равнины, простирающейся между отрогами Колымского нагорья и Охотским морем. Внутрь самой горной страны проникают в очень небольшом количестве лишь немногие виды.

Влияние охлаждающего эффекта крупных водоемов на распространение и экологические параметры гнездовых местобитаний птиц

В горах Азиатской Субарктики широкое распространение получило явление охлаждающего эффекта крупных внутренних водоемов на формирование авифауны. Наиболее полно закономерности этого явления были выявлены нами на плато Путорана, где насчитывается более 25 000 озер. Озера – один из главных ландшафтообразующих компонентов этой горной страны (Пармузин, 1959а, 1964). Они занимают около 10% площади плато. В мире нет другой столь возвышенной провинции, которая могла бы сравниться по количеству и глубине озер с Путоранской. Здесь только очень крупных озер с площадью зеркала от 135 до 560 км² – 8, а озер с площадью менее 0,2 км² – более 9000. Нигде в мире на относительно ограниченной площади нет такого количества длинных (50–150 км) и глубоких (50–420 м) озер, как на плато Путорана, особенно в западной его части (Пармузин, 1964). Вместе взятые путоранские озера образуют второй по объему поверхностный резервуар пресной воды в России после Байкала. Среди всех субарктических провинций Евразии плато Путорана выделено в самостоятельную озерную провинцию, занимающую первое место по объему водной массы (Пармузин 1975, 1981). Ледостав на путоранских озерах продолжается с октября по июль. Весь вегетационный период озерная вода имеет температуру значительно более низкую, чем воздух, и в совокупности с постоянными ветрами оказывает сильнейшее охлаждающее влияние на раститель-

ность прибрежных пространств (приозерий) на расстоянии до 1–1,5 км (Водопьянова, 1976). В приозерьях, расположенных в пределах нижней части лесного пояса, получают широкое распространение открытые «тундроподобные» ландшафты, в основном представленные гипновыми или сфагновыми болотами. Наиболее обширные их участки сосредоточены в лесном поясе западных и южных районов Путорана (Водопьянова, 1976). Растительный покров болот состоит из мхов, лишайников, осок, карликовой березки, багульника; местами встречаются отдельные чахлые лиственницы. В некоторых местах расположены заросли низкорослых полярных ив, которые, как правило, густо покрывают берега мелких озер и ручейков, повсеместно разбросанных по бугристым торфяникам. Закономерности формирования авифауны подобных гипновых или сфагновых болот приозерий были исследованы нами в котловинах крупнейших (60–120 км длиной) путоранских озер: Аян, Кутарамакан, Хантайское, Кета, Северное, Някшингда, Виви, Харпича.

Сильный охлаждающий эффект и отсутствие развитой древесно-кустарниковой растительности приводит к довольно низкому разнообразию биоты приозерий, в частности, бедности видового состава гнездовой авифауны (27 видов) и низким суммарным показателям обилия птиц (50–170 особей/км²). При этом сообщества птиц, формирующиеся в специфических экологических условиях приозерий, в целом имеют хорошо выраженный гипоарктический облик. Благодаря микроклиматическому и ландшафтному сходству приозерий с тундровыми и лесотундровыми местообитаниями, «очаги» гипоарктической авифауны формируются в пределах северной тайги, что значительно южнее областей ее господства. К специфическим видам авифауны приозерий, очень редко встречающихся в других местообитаниях лесного пояса, следует отнести гипоарктов – щеголя (*Tringa erythropus* (Pallas, 1764)), белохвостого песочника, среднего кроншнепа (*Numenius phaeopus* (Linnaeus, 1758)), краснозобого конька (*Anthus cervinus* (Pallas, 1811)), полярную овсянку (*Emberiza pallasi* (Cabanis, 1851)), гемиарктов – морянку и малого веретенника (*Limosa lapponica* (Linnaeus, 1758)), бореало-гипоарктов – золотистую ржанку (*Pluvialis apricaria* (Linnaeus, 1758)), мородунку (*Xenus cinereus* (Guldenstadt, 1775)), турухтана (*Philomachus pugnax* (Linnaeus, 1758)), гаршнепа (*Limnocyptes minimus* (Brunnich, 1764)), желтоголовую трясогузку (*Motacilla citreola* Pallas, 1776).

Типичными обитателями описанных выше ландшафтов являются средний кроншнеп, желтая

(*Motacilla flava* Linnaeus, 1758) и желтоголовая трясогузка. Вероятно, эти виды находят в данных местообитаниях в пределах плато Путорана свой экологический оптимум. Оба вида трясогузок достигают в этих биотопах одних из самых высоких показателей своей локальной численности (40 и 160 особей/км² соответственно), а средний кроншнеп, обилие которого здесь достигает 6 особей/км², очень редко встречается за их пределами (Романов, 1996). Заросли кустарников и куртинки чахлых лиственниц среди болот населяют весничка (*Phylloscopus trochilus* (Linnaeus, 1758)), таловка (*Phylloscopus borealis* (Blasius, 1858)), черноголовый чекан (*Saxicola torquata* (Linnaeus, 1766)), варакушка (*Luscinia svecica* (Linnaeus, 1758)), обыкновенная чечевица (*Carpodacus erythrinus* (Pallas, 1770)), полярная овсянка, овсянка-крошка (*Emberiza pusilla* Pallas, 1776). Достаточно обычны на болотах краснозобая и чернозобая гагары, чирок-свистун, синьга, морянка, фифи (*Tringa glareola* Linnaeus, 1758), белохвостый песочник, бекас (*Gallinago gallinago* (Linnaeus, 1758)) и азиатский бекас (*Gallinago stenura* (Bonaparte, 1830)), полярная крачка. В местах с зарослями ивняка и ольховника изредка встречается белая куропатка (*Lagopus lagopus* (Linnaeus, 1758)), а на торфяных обрывчиках – обыкновенная каменка (*Oenanthe oenanthe* (Linnaeus, 1758)). На открытых болотистых участках периодически охотятся полевой лунь (*Circus cyaneus* (Linnaeus, 1766)), зимняк (*Buteo lagopus* (Pontoppidan, 1763)), дербник (*Falco columbarius* Linnaeus, 1758), болотная сова (*Asio flammeus* (Pontoppidan, 1763)). По данным А.В. Кречмара (1966), на болотах приозерий в районе крупных Норильских озер также встречаются золотистая ржанка, щеголь, турухтан, краснозобый конек и, как редкость, гаршнеп и малый веретенник. На болотах в окрестностях оз. Виви на юге плато Путорана возможно гнездование серого журавля (*Grus grus* (Linnaeus, 1758)), единичную особь которого зарегистрировали в 1991 г. поблизости от тех мест, на оз. Някшингда (Романов, 1996). Несомненно, что это предположение требует проверки. При этом гигантские размеры и внешний облик «классической восточносибирской мари» одного из болот у места впадения р. Корито в оз. Виви, которое мы, к сожалению, не смогли обследовать, но осмотрели с вершины плато, не оставляет у нас сомнений в возможности подобных явлений.

В целом, в пределах лесного пояса гор Азиатской Субарктики почти все гнездящиеся птицы концентрируются в нижних его частях (Романов, 2013). Таловка, зарничка (*Phylloscopus inornatus*

(Blyth, 1842)), вьюрок (*Fringilla montifringilla* Linnaeus, 1758), бурый дрозд (*Turdus eunomus* Temminck, 1831), сибирская завирушка (*Prunella montanella* (Pallas, 1776)), овсянка-крошка (как и большинство остальных видов) заселяют леса наиболее плотно до высот 100–150 м над ур. моря, где отмечается до 90–95% особей всех птиц – обитателей лесного пояса. Выше, как правило, проникают лишь единичные сибирские завирушки, обыкновенные чечетки (*Acanthis flammea* (Linnaeus, 1758)), таловки, бурые дрозды, овсянки-крошки.

В таких горно-субарктических регионах, как плато Путорана, где в котловинах некоторых крупных озер проявляется высотная инверсия лесной растительности под воздействием охлаждающего эффекта крупных водоемов, отчетливо выраженной концентрации птиц в нижних частях лесного пояса не наблюдается. В котловинах многих путоранских озер, где данное явление имеет место (Пармузин, 1959б), основная часть особей большинства видов птиц распределена по всему лесному поясу довольно равномерно. Более того, полоса максимального расселения многих видов, тяготеющих к полноценным лесным формациям, располагается в верхней части лесного пояса, а ее верхняя граница поднимается значительно выше, чем в районах без проявления высотной инверсии. При этом локальное обилие ряда птиц (синехвостка, сибирская завирушка, таловка, бурый дрозд, вьюрок, щур (*Pinicola enucleator* (Linnaeus, 1758))) достигает на некоторых участках наиболее высоких значений в верхней части лесного пояса.

Охлаждающий эффект крупных континентальных водоемов, обуславливающий локальное формирование сообществ птиц более северных типов, известен также и в Арктике. Например, оз. Таймыр – самое крупное в тундровой зоне России (площадь 4560 км²). Оно покрыто льдом около 10 месяцев в году, что оказывает сильный охлаждающий эффект (Грезе, 1957). У его северных берегов сформировался очаг зоарктической фауны. Там в небольшом количестве гнездятся птицы, характерные для арктического побережья Таймырского полуострова: черная казарка (*Branta bernicla* (Linnaeus, 1758)), сибирская гага (*Polysticta stelleri* (Pallas, 1769)), морской песочник (*Calidris maritima* (Brunnich, 1764)), исландский песочник (*Calidris canutus* (Linnaeus, 1758)), песчанка (*Calidris alba* (Pallas, 1764)) (Лаппо, 1996). Предполагается, что такой очаг зоарктической авифауны образовался благодаря микроклиматическому и ландшафтному сходству берегов оз. Таймыр с морскими побережьями Северного

Ледовитого океана – обычными местообитаниями этих видов.

Более глобальные последствия рассматриваемых явлений наблюдаются на северо-востоке Азии. Благодаря охлаждающему влиянию морей северной части Тихого океана, имеющих «полярный» гидрологический режим, ареалы многих видов птиц, зонально ориентированные в Азиатской Субарктике по широте, в горных районах ее северо-восточной части характерной ступенью «опускаются» с севера на юг. Для многих из них пределы распространения на Корякском и Колымском нагорьях – одни из самых южных в их ареалах. Общее число северных тундровых видов птиц, проникающих до южных окраин Колымского нагорья, невелико. Тем не менее именно по узкой прибрежной полосе некоторые элементы арктической фауны проникают на юг до 59° с.ш., до Тауйской губы и залива Бабушкина (Кищинский, 1988). Узкая полоса североохотской прибрежной лесотундры служит путем проникновения далеко к юго-западу таких северных видов, как белоклювая гагара (*Gavia adamsii* (G.R. Gray, 1859)), морянка, зимняк, чернозобик, белохвостый песочник, круглоносый плавунчик, лапландский подорожник (*Calcarius lapponicus* (Linnaeus, 1758)), краснозобый конек (Кищинский, 1968). Таким образом, формируются «инверсионные» гипоарктические сообщества птиц в пределах бореальной зоны умеренных широт. Этот феномен – характерная зоогеографическая особенность северо-востока Азии (Кищинский, 1988; Лобков, 2003), в частности Колымского нагорья, (Кищинский, 1968, 1988). Он представляет собой одно из проявлений известной широтной «инверсии» природных зон, вызванной своеобразным сочетанием климатических условий, сформированных под влиянием холодных морей и орографических барьеров на северо-тихоокеанском побережье (Гвоздецкий, Михайлов, 1987; Раковская, Давыдова, 2001). Широтная «инверсия» выражается в том, что границы природных зон здесь резко отклоняются к югу и, повторяя в общих чертах ориентацию береговой линии, приобретают меридиональное направление. Становится понятным, почему авифауна своеобразной притихоокеанской лесотундры (Кищинский, 1988), сформировавшейся в условиях низких летних температур, высокой влажности и близости моря, имеет заметный арктический облик.

Закключение

В горах Азиатской Субарктики ведущим фактором пространственной динамики населения птиц наряду с уровнем континентальности климата, ги-

дрологическим режимом водоемов и господствующим типом растительности является также геоморфологическая специфика озерных котловин.

Наиболее существенными гидрологическими факторами, определяющими закономерности формирования населения птиц в условиях горной Субарктики, являются сроки вскрытия водоемов, динамика уровня воды, степень развития и характер гидросети, охлаждающий эффект крупных водоемов.

Уровень воды в ранне-весенний период, во многом зависящий от континентальности климата, в немалой степени определяет географию миграционных путей птиц в пределах обширных горных стран Азиатской Субарктики. Так, основной пролет водных и околоводных птиц на плато Путорана идет вдоль наиболее полноводных рек запада региона. Сроки вскрытия льда на водоемах и продолжительность низкого уровня воды в ранне-весенний период лимитируют время пролета водных и околоводных птиц и численность скоплений мигрантов в районах их остановок.

Динамика уровня воды в гнездовой период определяет в условиях горной Субарктики характер устройства гнезд, начало откладки яиц и успех размножения многих околоводных видов птиц. Откладка яиц начинается после прекращения подъема уровня воды в озерах, в период его стабилизации и дальнейшего плавного понижения. Чем раньше пара начинает гнездование, тем выше место для гнезда она выбирает.

В горно-субарктических условиях некоторых районов Путорана население птиц формируется в условиях охлаждающего эффекта крупных внутренних водоемов, в результате чего возникают стабильные гипоарктические сообщества птиц в пределах северотаежных ландшафтов. Местную фауну птиц отличает бедный видовой состав, а население – низкие показатели суммарного обилия. При этом такие виды, как средний кроншнеп, желтая и желтоголовая трясогузки, находят здесь оптимальные условия, что подтверждается повышенными показателями их обилия.

Публикация подготовлена при поддержке гранта РНФ № 14-50-00029.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Водопьянова Н.С.* О влиянии озер Путорана на прибрежную растительность // Природно-ландшафтные основы озер Путорана. Тр. Лимнологич. ин-та СО АН СССР. Т. 22 (42). Новосибирск, 1976. С. 86–92.
- Гвоздецкий Н.А., Михайлов Н.И.* Физическая география СССР. Ч. 2. М., 1987. 310 с.
- Голубчиков Ю.Н.* География горных и полярных стран. М., 1996. 304 с.
- Грезе В.Н.* Основные черты гидробиологии озера Таймыр // Тр. ВГБО. Т. 8. 1957. С. 183–218.
- Кицинский А.А.* Птицы Колымского нагорья. М., 1968. 184 с.
- Кицинский А.А.* Орнитофауна северо-востока Азии. М., 1988. 288 с.
- Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипова В.Ю.* Список птиц Российской Федерации. М., 2006. 256 с.
- Кречмар А.В.* Птицы Западного Таймыра // Биология птиц. М.:Л., 1966. С. 185–312.
- Кречмар А.В.* О сезонных явлениях в жизни птиц района Норильских озер // Орнитология. Вып. 9. 1968. С. 37–48.
- Куваев В.Б.* Флора субарктических гор Евразии и высотное распределение ее видов. М., 2006. 568 с.
- Лаппо Е.Г.* Пространственная дифференциация фауны и населения птиц Таймыра. Автореф. канд. дис. М., 1996. 30 с.
- Лаппо Е.Г., Томкович П.С., Сыроечковский Е.Е.-мл.* Атлас ареалов гнездящихся куликов Российской Арктики. М., 2012. 448 с.
- Лобков Е.Г.* Птицы Камчатки (география, экология, стратегия охраны). Автореф. докт. дис. М., 2003. 60 с.
- Морозов В.В.* Орнитофауна окрестностей оз. Капчук, плато Путорана // Орнитология. Вып. 19. 1984. С. 30–40.
- Пармузин Ю.П.* Горы Путорана (заметки в результате посещения в 1954 г.) // Вопросы физ. географии СССР. М., 1959а. С. 39–79.
- Пармузин Ю.П.* Инверсия лесной растительности в горах Путорана // Бот. журн. Т. 44. № 9. 1959б. С. 1303–1307.
- Пармузин Ю.П.* Средняя Сибирь. М., 1964. 310 с.
- Пармузин Ю.П.* Современные рельефообразующие процессы и генезис озерных котловин // Путоранская озерная провинция. Новосибирск, 1975. С. 64–97.
- Пармузин Ю.П.* Геологическое строение и история плато Путорана. // История больших озер центральной Субарктики. Новосибирск, 1981. С. 4–8.
- Равкин Ю.С.* К методике учета птиц лесных ландшафтов // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск, 1967. С. 66–75.
- Раковская Э.М., Давыдова М.И.* Физическая география России. Ч. 1–2. М., 2001. 324 с.
- Романов А.А.* Птицы плато Путорана. М., 1996. 297 с.
- Романов А.А.* Авифауна гор Азиатской Субарктики: закономерности формирования и динамики // Русское общество сохранения и изучения птиц имени М.А. Мензбира. М., 2013. 360 с.
- Степанян Л.С.* Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий. М., 2003. 727 с.
- Чернов Ю.И.* Природная зональность и животный мир суши. М., 1975. 222 с.
- Чернов Ю.И.* Структура животного населения Субарктики. М., 1978. 167 с.

**HYDROLOGICAL CONDITIONS AND WATER RESERVOIRS
GEOMORPHOLOGY AS ECOLOGICAL FACTOR OF WATERBIRDS
HABITAT IN MOUNTAIN SUBARCTIC**

A.A. Romanov, E.V. Melikhova

The dependence of waterbirds breeding period and nests distribution on the water level dynamics was analyzed for the mountain subarctic water reservoirs. Hydrological conditions in the early spring limit the period of waterbirds migration and their numerosity. It is also defines the geography of their migration paths in the mountainous region. Summer floods have negative effect on the breeding success of waterbirds. In Subarctic region waterbirds radiation depends on geomorphological characteristics of mountain lakes basins. In the areas with freezing influence of large continental mountain water reservoirs there is breaking of altitudinal pattern of birds communities forming.

Key words: avifauna, population of birds, Putorana Plateau, subarctic mountains of Asia, distribution, numerosity, nesting, altitudinal belt.

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

УДК 599.322.2

СТЕПНОЙ СУРОК В МАТЕРИАЛАХ ГЕНЕРАЛЬНОГО МЕЖЕВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ИМПЕРИИ

В.Ю. Румянцев, Д.А. Хитров, А.А. Голубинский

Исторические изменения в распространении степного сурка (*Marmota bobak* (Müll.)) на Русской равнине в течение долгого времени вызывают интерес специалистов. Большое значение в этом плане имеют данные, содержащиеся в Экономических примечаниях (ЭП) к Генеральному межеванию Российской империи. В сообщении излагаются первые результаты анализа данных о сурке, содержащихся в выборке из Экономических примечаний, охватывающей 15 губерний, 102 уезда, 1150 конкретных дач. Сурок был отмечен в выборке для 7 губерний, 12 уездов и 26 дач. На рубеже XVIII–XIX вв. сурок обитал примерно в тех же районах, где живет и сейчас (в пределах лесостепи и степи), но не везде. В рассматриваемый период сурок, как и сегодня, занимал здесь лишь наиболее благоприятные биотопы. В перспективе планируется дальнейший анализ имеющихся данных в количественном и качественном аспектах. Но желательна более представительная выборка, а в идеале – полный выбор из ЭП всех упоминаний о сурке.

Ключевые слова. Степной сурок, *Marmota bobak* (Müll.), исторические изменения распространения, Русская равнина, Генеральное межевание, Экономические примечания.

Исторические изменения в распространении степного сурка (байбака) – *Marmota bobak* (Müll.) – на Русской равнине в течение долгого времени вызывают интерес специалистов. Существовало мнение, что до тотальной распашки водоразделов байбак обитал в степной зоне почти повсеместно (Бибиков и др., 1990 и др.). Но доступные источники исторических сведений этого не подтверждают. Наиболее обстоятельный обзор таких материалов был сделан С.В. Кириковым (1959, 1966, 1980 и др.). Ценные сведения о былом размещении байбака на территории современной Украины содержатся в работе В.А. Токарского (1997).

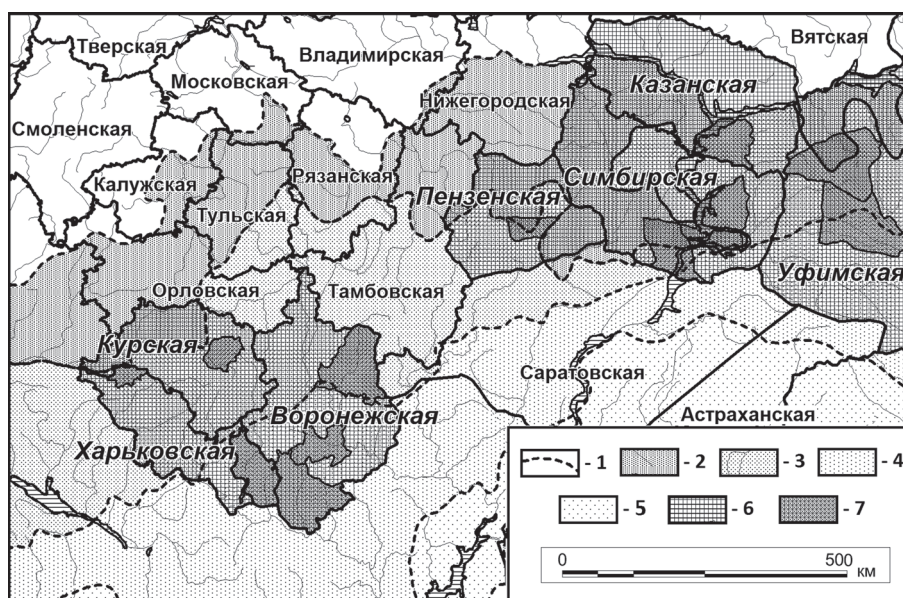
Значительный интерес в этом плане представляют данные, содержащиеся в Экономических примечаниях (ЭП) к Генеральному межеванию (ГМ) Российской империи. Генеральное межевание началось с манифеста Екатерины II в 1765 г. и продолжалось более 50 лет. При этом был сформирован крупнейший архивный комплекс дореволюционной России. В ЭП помимо прочей информации содержатся сведения о животных. Зоологи и ранее использовали материалы ГМ, в том числе и для анализа изменений размещения байбака (Кириков, 1959, 1980; Токарский, 1997 и др.), но это были фрагментарные данные. С 2011 г. ведется систематическая обработка и анализ материалов ЭП, что позволяет создать выборку, охватывающую 15 губерний, 102 уезда и 1150 конкретных дач. Ме-

тодика формирования и анализа выборки, а также первые результаты, касающиеся фауны млекопитающих, опубликованы (Голубинский и др., 2011; Румянцев и др., 2014; Rumiantsev et al., 2013). Материалы помещены в базу данных средствами ГИС-пакета MapInfo и СУБД Visual FoxPro.

В настоящем сообщении излагаются частично опубликованные (Румянцев и др., 2015) первые результаты анализа данных о байбаке, содержащихся в ЭП. В рамках выборки сурок был отмечен для 7 губерний, 12 уездов (из 70 для данных губерний) и 26 конкретных дач (из 643 для данных губерний, в том числе 102 для данных 12 уездов) (рисунок, табл. 1, 2).

Губернии, находящиеся на современной территории Украины, за исключением Харьковской, не рассматривались. Границы последней существенно отличались от современных, а некоторые уезды (например, Купянский) в период проведения ГМ относились то к Харьковской, то к Воронежской губернии.

В рамках выборки сурок не упомянут для Орловской, Тамбовской и Тульской губерний, где, согласно ряду источников (Кириков, 1980; Токарский, 1997 и др.), он в то время обитал. Не вошла в выборку Рязанская губерния, в пределах которой сурок на рубеже XVIII–XIX вв., вероятно, встречался (Кириков, 1980), но в настоящее время его естественные поселения в этих местах отсутствуют. К сожалению, в выборку



Распространение байбака в выборке из ЭП: 1 – границы зон и подзон растительности; 2-5 – зоны и подзоны: 2 – широколиственные леса, 3 – лесостепь, 4 – северные (разнотравно-дерновиннозлаковые) степи, 5 – средние (сухие) степи; 6 – губернии с сурком; 7 – уезды с сурком (границы и названия зон и подзон растительности даны по карте: Зоны и типы..., 1992. Показана современная гидросеть с водохранилищами)

не включены также некоторые территории, где байбак обитает сейчас и обитал, очевидно, в рассматриваемый период. Это Саратовская губерния и казачьи земли, которые не входили в ГМ (рисунок). На карте, составленной в середине XIX в. А.В. Чернаем¹ (Токарский, 1997), в Тамбовской и Саратовской губерниях, а также на казачьих землях (территория современной Ростовской области) отмечены крупные поселения сурка.

Все это может быть связано как с недостаточными объемами и разрешающей способностью выборки, так и с особенностями составления ЭП. Согласно принятому нами ранее допущению (Румянцев и др., 2014), отсутствие упоминания какого-либо зверя в ЭП, не означает, что его не было на данной территории. Участники межевания могли по ряду причин не упоминать тех или иных присутствующих животных. Отметим, что сама вы-

Т а б л и ц а 1

Встречаемость упоминаний сурка в выборке по губерниям

Губерния	Уезды с сурком в выборке	Всего уездов в выборке	Доля уездов с сурком (%)	Дачи с сурком в выборке	Всего дач в выборке	Доля дач с сурком (%)
Воронежская	3	10	30,0	12	68	17,6
Казанская	1	11	9,1	1	112	0,9
Курская	1	14	7,1	1	121	0,8
Пензенская*	1	3	33,3	2	18	11,1
Симбирская	2	10	20,0	3	141	2,1
Уфимская	2	7	28,6	3	76	3,9
Харьковская	2	15	13,3	4	107	3,7
ВСЕГО	12	70	17,1	26	643	4,0

*Также и по С.В. Кирикову (1980).

¹Рукописная копия этой карты предоставлена В.А. Токарским, за что авторы выражают ему искреннюю признательность.

Т а б л и ц а 2

Встречаемость упоминаний сурка в выборке по уездам

Губерния	Уезд	Дачи с сурком в выборке	Всего дач в выборке	Доля дач с сурком (%)
Воронежская	Беловодский	2	4	50,0
	Бобровский (Бобруйский)	9	28	32,1
	Калитвинский	1	3	33,3
Казанская	Спасский	1	9	11,1
Курская	Тимский	1	8	12,5
Пензенская*	Мокшанский	2	7	28,6
Симбирская	Ставропольский	2	2	100,0
	Сызранский	1	1	100,0
Уфимская	Богорусланский (Бугурусланский)	1	12	8,3
	Бугульминский	2	14	14,3
Харьковская	Белопольский	1	5	20,0
	Купянский**	3	9	33,3
ВСЕГО		26	102	25,5

*Также и по С.В. Кирикову (1980); **в период проведения ГМ уезд входил в состав то Воронежской, то Харьковской губернии, здесь рассматривается в составе Харьковской губернии.

борка изначально формировалась вовсе не для анализа изменений фауны и населения животных, это было второстепенной задачей (Голубинский и др., 2011; Румянцев и др., 2014).

Проведенный к настоящему времени анализ данных выборки из ЭП позволяет сделать следующие предварительные выводы.

1. В рассматриваемый период байбак в пределах территории, охваченной выборкой, обитал примерно в тех же районах, где обитает и сейчас. Все они приурочены практически исключительно к степной зоне и лесостепи, хотя отдельные уезды с сурком находятся на границе лесостепи и зоны широколиственных лесов (рисунок). Однако конкретные поселения сурка располагались, вероятно, именно в лесостепи. Отметим, что само положение зонально-подзональных границ растительности со временем изменяется, а их проведение на карте всегда в какой-то мере субъективно.

2. Согласно материалам ЭП, сурок обитал в степи и лесостепи отнюдь не везде. Приведенные данные свидетельствуют, что и на рубеже XVIII–XIX

вв. байбак занимал здесь лишь отдельные (вероятно, наиболее благоприятные) участки. Это полностью подтверждает заключения, сделанные ранее (Кириков, 1980 и др.) и основанные преимущественно на других источниках. В настоящее время сурок присутствует за пределами степи и лесостепи только там, где в XX в. он был интродуцирован (Бибииков и др., 1990; Румянцев и др., 1996).

Дальнейшая обработка материалов ГМ с привлечением других доступных источников и с использованием картографических методов и геоинформационных технологий позволит сделать существенное уточнение деталей размещения байбака в Европейской России на рубеже XVIII–XIX вв. Имеющиеся данные позволяют сделать анализ размещения сурка как в количественном, так и в качественном аспекте – уточнить, где сурка было больше, а где меньше, а также показать к каким природным условиям были преимущественно приурочены поселения сурка. Однако крайне желательна более представительная выборка, а в идеале – полный выбор из ЭП всех упоминаний о байбаке.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 14-50-00029 «Научные основы создания национального банка-депозитария живых систем».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бибиков Д.И., Дежкин А.В., Румянцев В.Ю. История и современное состояние байбака в Европе // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95. Вып. 1. С. 15-30.
- Голубинский А.А., Хитров Д.А., Черненко Д.А. Итоговые материалы Генерального межевания: о возможностях обобщения и анализа // Вестн. Моск. ун-та, Сер. 8. История. 2011. № 3. С. 35-51.
- Зоны и типы пояса растительности России и сопредельных территорий (карта М 1: 8 000 000) / под ред. Г.Н. Огуревой. М., 1992.
- Кириков С.В. Изменения животного мира в природных зонах СССР (XIII-XIX вв.). Степная зона и лесостепь. М., 1959. 173 с.
- Кириков С.В. Промысловые животные, природная среда и человек. М., 1966. 348 с.
- Кириков С.В. Исторические изменения в размещении байбака (XVII-XIX вв. и первая треть XX в.) // Сурки. Биоценотическое и практическое значение. М., 1980. С. 24-31.
- Румянцев В.Ю., Бибиков Д.И., Дежкин А.В., Дудкин О.В. Сурки Европы: история и современное состояние // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101. Вып. 1. С. 3-18.
- Румянцев В.Ю., Голубинский А.А., Солдатов М.С., Хитров Д.А. Земледельческое освоение и состояние фауны Европейской России по материалам Генерального межевания // Ежегодник по аграрной истории Восточной Европы. 2013 г. М., 2014. С. 89-107.
- Румянцев В.Ю., Хитров Д.А., Голубинский А.А. К историческим изменениям распространения степного сурка (*Marmota bobak* Müll.) в Европейской России // Сурки Евразии. Экология и практическое значение. Мат-лы XI Междунар. совещ. по суркам специалистов стран бывшего Советского Союза (пос. Родники, Раменский р-н, Московская обл., 11-15 марта 2015 г.). М., 2015. С. 123-127.
- Токарский В.А. Байбак и другие виды рода сурки. Харьков, 1997. 304 с.
- Rumiantsev V.Yu., Golubinsky A.A., Soldatov M.S., Husson A., Khitrov D.A. Changes of Mammals Biodiversity in the European Russia (the End of the XVIII Century – XXI Century) // Geography, Environment, Sustainability. 2013. Vol. 6. № 4. P. 48-64.

Поступила в редакцию 14.04.15

THE STEPPE MARMOT IN THE MATERIALS OF GENERAL LAND SURVEY OF THE RUSSIAN EMPIRE

V.Yu. Rumiantsev, D.A. Khitrov, A.A. Golubinsky

Historical changes in distribution of the steppe marmot (*Marmota bobak* (Müll.)) on the Russian plain is a question of long-term interest of the specialists. The data of the Economic notes to the General Land Survey of the Russian Empire are of outstanding importance for this issue. The article discusses the preliminary results of the mentionings of the marmot contained in the sample from the Economic notes, covering 15 provinces, 102 uyezds and 1150 dachas (landownings). Marmot was observed in the sample for 7 provinces, 12 uyezds and 26 dachas. At the turn of XVIII-XIX centuries it lived approximately in the same areas where it exists now – within the forest-steppe and steppe – but not everywhere. In the period discussed, marmot, as now, occupied here only the most favourable habitats. In the future we to advance the analysis of the available data in quantitative and qualitative aspects, increasing the size of the sample or even fulfilling the overall processing the data of the Economic Notes.

Key words: Steppe marmot, *Marmota bobak* (Müll.), historical changes of distribution, Russian plain, General land survey, Economic notes.

Сведения об авторах: Румянцев Вадим Юрьевич – ст. науч. сотр. географического факультета, канд. геогр. наук (vuyrum@biogeo.ru); Хитров Дмитрий Алексеевич – доцент исторического факультета, канд. истор. наук (dkh@bk.ru); Голубинский Алексей Алексеевич – специалист 1-й категории Российского государственного архива древних актов (РГАДА), канд. истор. наук (lexus.gol@gmail.com).

УДК 911.2.2:591.9

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА ЛЕСНОГО ЛЕММИНГА (*MYOPUS SCHISTICOLOR* (LILLJEBORG, 1844))

Л.Г. Емельянова

Изучена структура восточной части ареала лесного лемминга. В основу исследования положена авторская кадастрово-справочная карта мест находок и численности популяций вида. Показано положение оптимума ареала лесного лемминга в подзоне северной тайги. Пояса – аналоги гор Южной Сибири субоптимальны для вида. Положение оптимума биотопически связано с зеленомошными лиственничными лесами – фоновыми сообществами растительного покрова восточного сектора северной тайги

Ключевые слова: лесной лемминг, структура ареала вида, кадастрово-справочная карта, оптимум ареала, северная тайга.

Исследование структуры ареала вида – пространственной организации видового населения – одно из важнейших направлений биогеографии. К настоящему времени в отечественной литературе накоплен огромный массив данных по учетам животных в конкретных географических пунктах. Пространственное обобщение результатов локальных учетов, выполненных с применением стандартных методов оценки численности, позволяет выявить экологические связи видов с позиций всего ареала, установить географические закономерности распределения населения вида.

Настоящая работа посвящена исследованию пространственной организации (внутренней структуры) восточной части ареала лесного лемминга – таежного палеарктического вида.

Биогеографический статус вида трактуется зоогеографами по-разному: эндемик тайги (Бобринский и др., 1946; Кулик, 1972); вид, свойственный восточно-сибирской тайге и не встречающийся в широколиственных лесах Маньчжуро-Китайской подобласти (Кузнецов, 1950); голарктический арктобореальный элемент (Матюшкин 1972); древнетаежный палеарктический элемент (Кривошеев, 1988); вид темнохвойной тайги восточно-сибирского фауногенетического комплекса (Шварц, 1989); палеарктический элемент темнохвойной тайги (Костенко, 2000). Трактовка многих авторов основана на опыте исследований в определенном регионе.

Опубликованы две карты мест находок лесного лемминга в пределах бывшего СССР (Бобринский и др., 1965; Горбунов, Кулик, 1974).

Лесной лемминг занимает особое место в составе таежного фаунистического комплекса. Он входит в группу типичных таежных палеаркти-

ческих видов, границы ареалов которых практически совпадают с границами зоны тайги Палеарктики. Это животное является облигатным бриофагом, трофически связанным с консорцией зеленых мхов, однако не проникает в зональные зеленомошные тундровые биотопы. В годы массового размножения в северной части ареала обилие лесного лемминга достигает высоких значений, что позволяет включить его в группу фоновых видов. В такие годы лесной лемминг в некоторых регионах совершает миграции, а после нескольких лет массового размножения обнаруживает глубочайшую депрессию.

Материал и методы исследования

В основу работы положен картографический метод исследования структуры ареалов видов с использованием критерия численности (Емельянова, 2009; 2011, 2012). Исследована восточная часть ареала лесного лемминга – от правобережья Енисея до полуострова Камчатка.

Основной массив локальных учетных данных получен из литературных научных источников – 460 публикаций, 520 пунктов находок и учета численности лесного лемминга. Привлечены также результаты полевых исследований автора, проведенных в низовьях р. Нижняя Тунгуска, среднем течении Подкаменной Тунгуски, среднем течении рек Яна и Туостях, окрестностях Магадана и пос. Билибино, восточной Камчатки (Емельянова, 1993; 1994; 1995).

Составление обзорной карты структуры ареала лесного лемминга

Исходный этап географической систематизации результатов учетов численности лесного лем-

минга в конкретных пунктах – составление кадастрово-справочной карты ареала вида. На первом этапе работы географические пункты мест исследований отмечались на карте-основе масштаба 1:10 000 000. В кадастр заносились материалы о времени и месте учета, методике учета, биотопическом распространении вида, численности в разных местообитаниях, трофических связях. Методика составления зоогеографической кадастрово-справочной карты, которой мы строго следовали в этой работе, подробно изложена нами ранее (Емельянова, 1987). На карте отмечены не только места учетов лесного лемминга, но и те пункты, где вид обнаружен не был. Места отсутствия вида обозначались при условии проведения длительных (более трех лет) учетов. Поскольку попадание лесного лемминга в ловушки Геро со стандартной приманкой носит случайный характер (как облигатный бриофаг лемминг игнорирует приманку), пункты «отсутствия» вида обозначались в тех случаях, когда длительные учеты проводились мето-

дом ловчих канавок или с использованием ловушек с трапиком на дорожках зверьков (Емельянова, 1994).

Карта масштаба 1:10 000 000 позволяет локализовать все места исследований (с нумерацией каждого) с соответствующей информацией в «Кадастре». Карта относится к научно-справочной группе карт, однако не обеспечивает обзорного уровня. Для составления обзорной карты структуры ареала была использована ультрамелкомасштабная карта-основа. На карте отмечены места исследований без номера в «Кадастре», но с обозначением уровня численности методом внемасштабных знаков (рис. 1). Бумажный (рукописный) вариант кадастрово-справочной карты структуры ареала лесного лемминга был трансформирован в электронный в программном комплексе Mapinfo Professional.

По результатам анализа значений и соотношения попадаемости вида в учетах методом ловушко-линий или ловчих канавок (Емельянова, 1987)

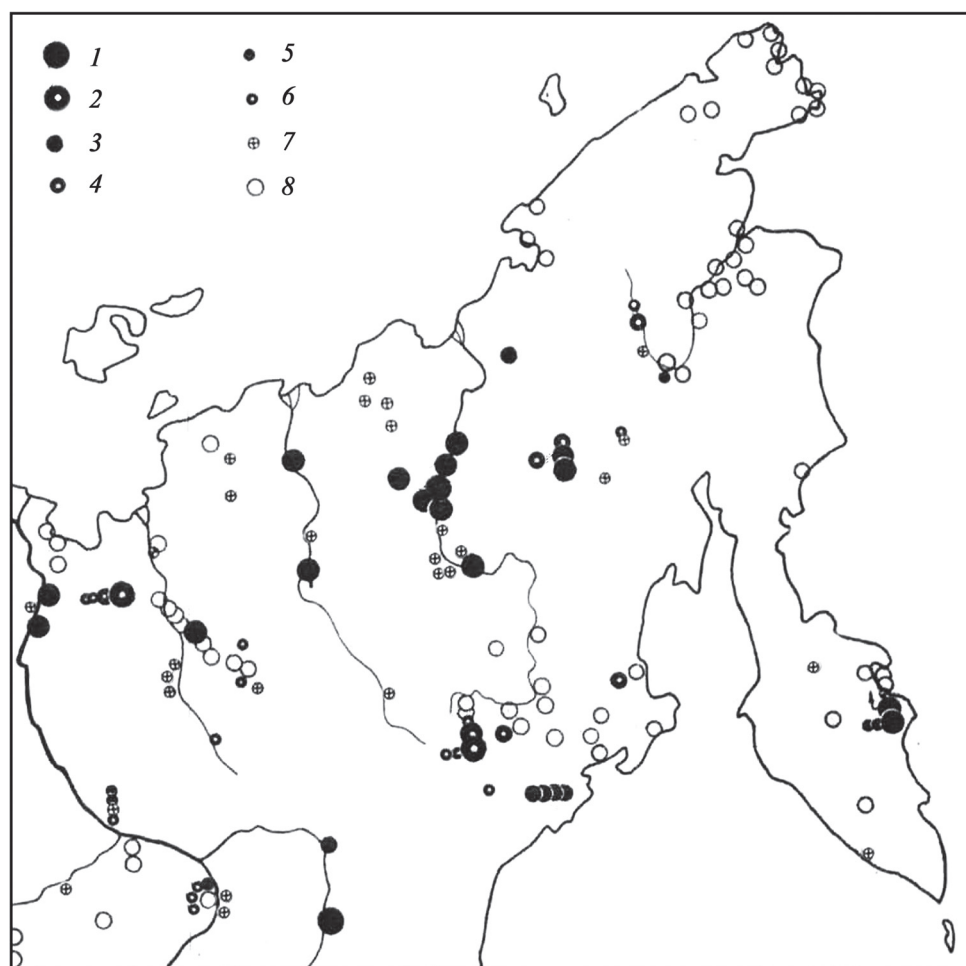


Рис. 1. Фрагмент кадастрово-справочной карты восточной части ареала лесного лемминга. Условные обозначения см. в тексте

установлены следующие градации численности. Доминирование вида в сообществах мелких млекопитающих наблюдается при высокой относительной численности лемминга по результатам учетов ловчими канавками – более 20 особей на 10 канавко-суток стандартной канавки и ловушко-линиями – более 3 особей/100 ловушко-суток (внемасштабные знаки 1 и 2 на рис. 1), средняя численность – от 10 до 20 особей/10 канавко-суток и от 3 до 1 особей/100 ловушко-суток (внемасштабные знаки 3 и 4), низкая менее 10 особей/10 канавко-суток и менее 1 особи/100 ловушко-суток (внемасштабные знаки 5 и 6). Внемасштабный знак «Численность не оценена» соответствует упоминанию о находке лесного лемминга в конкретном географическом пункте (знак 7 на рис. 1). Пункты отсутствия лесного лемминга в учетах отражены внемасштабным знаком 8 на рис. 1.

Обзорная карта ареала лесного лемминга, выполненная методом внемасштабных знаков, послужила основой для экстраполяции полученных значений численности на необследованную территорию. Экстраполяция проведена по мелкомасштабным картам растительности «Физико-географического атласа мира» (1964), выполненным в той же проекции, что и обзорная значковая карта структуры ареала вида. Территории разного уровня численности лесного лемминга показаны на карте структуры восточной части ареала лесного лемминга методом количественного фона (рис. 2).

Пространственная организация восточной части ареала лесного лемминга

Восточная часть современного ареала лесного лемминга занимает как равнинную, так и горную тайгу к востоку от Енисея (рис. 1). Подзональное

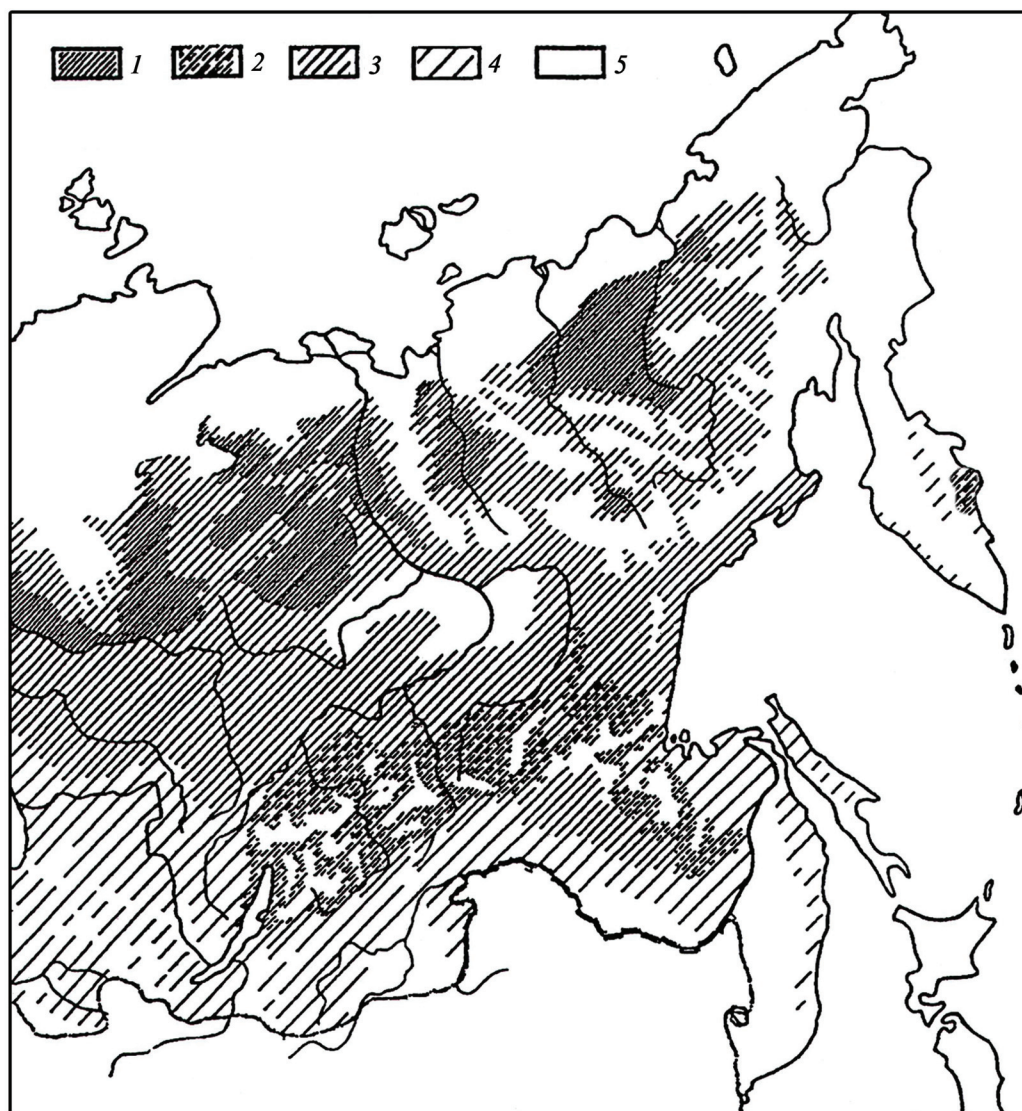


Рис. 2. Структура восточной части ареала лесного лемминга: 1 – вид многочислен, 2 – вид обычен, местами многочислен, 3 – вид обычен, 4 – вид редок, 5 – вид отсутствует

сравнение показателей учета численности позволяет наметить географические закономерности внутренней структуры этой части ареала.

Далее всего к северу, по результатам исследований, накопленных к настоящему времени, лемминг продвигается по долинам как крупных, так и небольших рек (Лена, Яна, Индигирка, Алазея). Отмеченные поселения в тундровой зоне приурочены к долинным разреженным зеленомошным лесам и не отмечены в плакорных тундровых местообитаниях (Перфильев, 1968 и др.). Северным пределом распространения служат долинные зеленомошные леса и кустарники в южной и крайне редко в типичной тундре. Таким образом, в тундровой зоне Восточной Сибири для лесного вида характерен экстразональный тип распространения – по фрагментарно представленным местообитаниям, но флористически и физиономически сходным с биотопами, заселяемыми в зоне тайги. Такой характер распространения в тундровой зоне подтверждает верность вида местообитаниям таежного типа. В арктической тундре вид отмечен не был. Рисунок распространения (кружево ареала) вида на северном пределе обитания представлен разорванными цепочками по долинам рек типичной и южной тундры. Высокой численности в заселяемых местообитаниях тундровой зоны лесной лемминг не достигает. Сходная картина распространения вида характерна и для межзонального экотона – лесотундры.

Пункты максимально высокой численности лесного лемминга отмечены в пределах северо-таежной подзоны, а пункты высокой численности отмечены в поясах – аналогах горных систем Предбайкалья и Забайкалья (Тарасов, 1962 и др.) (рис. 1). Только в северной тайге в годы высокой численности отмечены миграции вида. Максимальные показатели относительной численности

лесного лемминга (более 50 особей/10 канавко-суток) (Ревин, 1988; Вольперт, Шадрина, 1990 и др.) приурочены к этой территории (рис. 2). Положение популяций с высокой численностью биотопически связано с зеленомошными разреженными лиственничными лесами – фоновыми сообществами в растительном покрове восточного сектора северной тайги. Сравнение уровней численности, характерных для северо-таежной подзоны восточного сектора с таковыми западного (европейского) и центрального (западно-сибирского) позволяет сделать вывод о положении оптимума ареала лесного лемминга в северной тайге. К югу от этой подзональной полосы численность популяций вида снижается и не достигает максимальных значений, отмеченных в северной тайге, поселения фрагментарны. Южные краевые популяции вида в Монголии и Северном Китае (за пределами изученной территории) не имеют сплошного распространения и характеризуются очень низкой численностью (Соколов, Орлов, 1980; Survey Report... , 1958; Map of wood lemming ..., 1997).

Более полные данные будущих учетов позволят ликвидировать существующие «белые пятна», уточнить характер распределения вида на границах ареала, подтвердить или исправить ситуацию на территории экстраполяции, однако общую выявленную картину пространственной организации восточного сектора ареала лесного лемминга они, по всей вероятности, не изменят.

Хочу поблагодарить коллег, оказавших большую помощь во время полевых исследований в Сибири: В.В. Брунова, Н.И. Гермогенова, А.А. Емельянова, Ю.М. Луковцева, Н.А. Находкина, а во время камерального этапа работы профессионального картографа с исключительным биогеографическим чутьем А.Г. Старостину.

Публикация поддержана грантом РФФИ № 14-50-00029.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бобринский Н.А., Зенкевич Л.А., Бириштейн Я.А. География животных. М., 1946. 455 с.
- Бобринский Н.А., Кузнецов Б.А., Кузякин А.П. Определитель млекопитающих СССР. М., 1965. 382 с.
- Вольперт Я. Л., Шадрина Е.Г. Экология лесного лемминга на северо-востоке Якутии // Экология. Вып. 4. 1990. С. 42–50.
- Горбунов С.Л., Кулик И.Л. Кадастрово-справочная карта ареала лесного лемминга // Зоол. журн. Т. 53. Вып. 1. 1974. С. 144–146.
- Емельянова Л.Г. Принципы и основные этапы создания карты населения мелких млекопитающих СССР // Общая и региональная териогеография. М., 1987. С. 310–342.
- Емельянова Л.Г. Мелкие млекопитающие (Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) низовий реки Кочечум (Северная Эвенкия) // Сибирский экологический журнал. Вып. 6. 1993. С. 61–65.
- Емельянова Л.Г. О распространении и численности лесного лемминга (*Myopus schisticolor*) в северо-восточной части его ареала // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 99. Вып. 5. 1994. С. 37–43.
- Емельянова Л.Г. Место лесного лемминга (*Myopus schisticolor*) в сообществах мелких млекопитающих

- Туостаской котловины // Экосистемы Севера: структура, адаптации, устойчивость. М., 1995. С. 83–92.
- Емельянова Л.Г.* Исследование закономерностей тундровой и таежной фауны млекопитающих с использованием критерия численности видов // Современные проблемы зоо- и филогеографии млекопитающих. Мат-лы конф. М., 2009. С. 31.
- Емельянова Л.Г.* Восстановленное и актуальное разнообразие млекопитающих центрального сектора европейской тайги // Биогеография. Вып. 16. М., 2011. С. 10–20.
- Емельянова Л.Г.* Исследование эколого-географической структуры ареалов видов млекопитающих картографическими методами // Вопросы географии. Т. 134. Актуальная биогеография. М., 2012. С. 179–192.
- Костенко В.А.* Грызуны Дальнего Востока. Владивосток, 2000. 210 с.
- Кривошеев В.Г.* Проблемы териогеографии Северо-Восточной Азии // Общая и региональная териогеография. М., 1988. С. 33–74.
- Кузнецов Б.А.* Очерк зоогеографического районирования СССР. М., 1950. 176 с.
- Кулик И.Л.* Таежный фаунистический комплекс млекопитающих Евразии // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 77. Вып. 4. 1972. С. 11–24.
- Матюшкин Е.Н.* Смешанность териофауны Уссурийского края: ее общие черты, исторические корни и современные проявления в сообществах Среднего Сихотэ-Алиня // Исследования по фауне Советского Союза (млекопитающие). Сб. тр. Зоологического музея МГУ. Т. 13. М., 1972. С. 86–144.
- Перфильев В.Н.* Материалы по распространению мелких млекопитающих в тундре северо-востока Якутии // Мат-лы по биологии и динамике численности мелких млекопитающих Якутии. Якутск, 1968. С. 146–159.
- Ревин Ю.В., Вольперт Я.Л., Шадрин Е.Г.* Численность и ландшафтное распределение лесного лемминга в Северо-Восточной Якутии // Грызуны. Тез. докл. VII всесоюз. совещ. Т. 2. 1988. С. 44–45.
- Соколов В.Е., Орлов В.Н.* Определитель млекопитающих Монгольской Народной Республики. М., 1980. 350 с.
- Тарасов М.П.* Стациональное размещение и относительная численность массовых видов грызунов Западного Хамар-Дабана // Изв. Иркутского научно-исследовательского противочумного института. Т. 24. Иркутск, 1962. С. 248–259.
- Физико-географический атлас мира. М., 1964.
- Шварц Е.А.* Формирование фауны мелких грызунов и насекомых таежной Евразии // Фауна и экология грызунов. М., 1989. С. 115–143.
- Map of Wood Lemming Area // Distribution of Mammalian Species of China. China forestry publishing house. 1997. P. 225.
- Survey Report of Mammals of Northeast China. Beijing, 1958. 387 p.

Поступила в редакцию 26.02.15

THE SPATIAL ORGANIZATION OF THE EASTERN PART OF AREAL OF WOOD LEMMING (*MYOPUS SCHISTICOLOR* (LILLJEBORG, 1844))

L.G. Emelyanova

The structure of the eastern part of the area of wood lemming was studied. The study was based on the author's cadastral reference map of occurrences and abundance of populations of species. The location of the optimum areal of wood lemming in the subzone of northern taiga was determined. Analogous altitudinal belts of mountains of Southern Siberia are suboptimal for the species. The position of optimum is biotopically connected with moss larch forests – background vegetation communities of the eastern sector of the northern taiga

Key words: wood lemming, structure of the eastern part of the area, cadastral reference map, location of the optimum area, northern taiga.

Сведения об авторе: *Емельянова Людмила Георгиевна* – доцент кафедры биогеографии географического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, канд. геогр. наук (biosever@yandex.ru).

УДК 595. 773.4

К РАСПРОСТРАНЕНИЮ И СИСТЕМАТИЧЕСКОМУ ПОЛОЖЕНИЮ РОДА *HOMALOCEPHALA* ZETTERSTEDT, 1838 (DIPTERA: ULIDIIDAE) РОССИИ

Т.В. Галинская

Приведен аннотированный список мух рода *Homalocephala* Zetterstedt, 1838 (Diptera: Ulidiidae), включающий 8 видов. *Homalocephala biseta* (Frey, 1908) указывается впервые для фауны России. Обсуждается распространение и систематическое положение рода *Homalocephala*.

Ключевые слова: Diptera, Ulidiidae, *Homalocephala*, фаунистика, систематика.

Семейство Ulidiidae относится к тефритоидному комплексу акалиптратных круглошовных двукрылых. Семейство распространено всемирно и включает 60 родов и около 430 видов. Половина видов и 75% родов обитают в Неотропике. В Старом Свете встречаются 116 видов. По нашим оценкам, в пределах Палеарктики семейство представлено пятью родами и 98 видами. Это мелкие и среднего размера (3–10 мм) мухи, различно окрашенные, от желтого до серого и ярко-зеленого цвета, иногда с пятнами на крыльях. Внутри надсемейства Tephritoidea семейство Ulidiidae занимает положение ближе к основанию ствола филогенетического дерева и поэтому является ключевым для понимания общей эволюции тефритоидных мух.

Род *Homalocephala* Zetterstedt, 1838 включает 9 видов в мировой фауне, 8 видов в России. Черные, средних размеров мухи, напоминающие муравьев. Глаза горизонтально-овальные. Лицо в профиль вогнутое, с неясным килем в верхней трети; жилка R_1 покрыта волосками; ячейка bcu замкнута дуговидной жилкой без излома.

Пупарии видов рода *Homalocephala* находили под гниющей корой деревьев и опавшими листьями. Личинки – сапрофлеофаги – развиваются в гниющем лубе хвойных и лиственных деревьев (Лукашева, 1987; Andersson, 1991; Krivosheina, Krivosheina, 1995, 1997; Каменева, 2001). Все виды рода приурочены к лесной зоне.

История изучения

Родовое название было предложено И.В. Зеттерстедтом в 1838 г. для *Homalocephala albitarsis* Zetterstedt, 1838 по монотипии (Zetterstedt, 1838). П.Ф. Вальберг (Wahlberg, 1839) описал род *Psairoptera* с видами *Psairoptera biumbata* (типовой вид), *Ps. angustata*, *Ps. apicalis*, *Ps. bimaculata*. В.Ф. Зайцев (Zaitzev, 1984) в каталоге палеарктиче-

ских двукрылых свел род *Psairoptera* в синонимы к *Homalocephala*.

Т. Беккер в каталоге палеарктических двукрылых (Becker, 1905) отметил 6 видов в роде *Psairoptera* (сейчас *Homalocephala*).

В. Хенниг (Hennig, 1940) в линднеровской серии «Die Fliegen der palaearktischen Region» привел таблицы для определения всех шести известных на тот момент видов *Homalocephala*. Им даны краткие описания всех видов, большое число рисунков с деталями строения головы и крыльев, а также гениталий самцов. Им была проведена большая работа по синонимии. Хенниг отнес род *Homalocephala* к семейству Ulidiidae. Прежде этот род включали либо, в Otitidae, либо в Pterocallidae. Ранее таксономическая история рода была освещена более подробно (Galinskaya et al., 2014).

Х. Андерссон (Andersson, 1991) провел ревизию представителей рода *Homalocephala* Швеции. В статье также дана определительная таблица для шести видов и данные по их распространению на территории Швеции.

Большой вклад в изучение рода внесли Н.П. и М.Г. Кривошеины, опубликовавшие ревизию рода *Homalocephala* России. В фауне России род включал шесть видов, в том числе описанный ими вид *H. tamaevi* из Тувы. Дана ревизованная определительная таблица. Особую ценность представляют данные по биологии личинок и имаго (Krivosheina, Krivosheina, 1995). Позже к этому списку авторы добавили еще один новый вид *Homalocephala ozerovi*, также снабдив статью определительной таблицей (Krivosheina, Krivosheina, 1997).

Е.П. Каменева и В.А. Корнеев (Kameneva, Korneyev, 1994) показали, что роды *Seioptera* и *Pseudoseioptera* (Otitidae) филогенетически близки к *Homalocephala* (Ulidiidae) и объединили их в трибу Seiopterini.

Данная работа основана на коллекционном материале Зоологического Института РАН (Санкт-Петербург), Зоологического музея МГУ (Москва) (ЗММУ); Института экологии растений и животных УрО РАН и Музея природы (Екатеринбург), а также коллекций частных лиц.

**Аннотированный список видов
рода *Homalocephala* России**

Род *Homalocephala* Zetterstedt, 1838

***Homalocephala albitarsis* Zetterstedt, 1838**

Биология. Личинки под корой усыхающих хвойных деревьев (*Pinus*, *Picea*, *Pseudotsuga*).

Распространение. Север и Центральная часть России, Западная Сибирь (Лабытнанги), Восточная Сибирь (Бурятия), Дальний Восток (Амурская обл., Приморье), Северная и Центральная Европа (Норвегия, Швеция, Финляндия, Великобритания, Германия, Португалия), Северная Америка. Вид описан из Норвегии.

Материал. 11 ♀, 1 ♂, Юкки, Ленинградская обл., Штакельберг, 1.VIII 1924–20.VII 1929; 4 ♀, 4 ♂, Ленинградская обл., Гатчина, Штакельберг, 12–26.VI 1940; 3 ♀, Карташевка, Ленинградская обл., Штакельберг, 9.VIII 1926–24.VII 1960; 21 ♀, 8 ♂, Луга, Ленинградская обл., Штакельберг, 10.VIII 1931–19.VII 1952; 44 ♀, 6 ♂, Ящера, Ленинградская обл., Штакельберг, 15.VIII 1958–26.VI 1968; 2 ♀, 2 ♂, Низовья Оби, Лабытнанги, В. Сычевская, на солнце, 2.VII 1974 (ЗИН). 4 ♀, 1 ♂, N 481–509 [здесь и далее приведены номера выводных особей – Т.Г.], Бурятская АССР, Бабушкин, под корой кедра 5–10.VI 1976, А. Зайцев; 7 ♀, 10 ♂, Бурятская АССР, Бабушкин, под корой кедра, 9.VI 1976, (N 139–143), 22.VI–14.VII 1976, Н. Кривошеина; 1 ♂, Хабаровск, Бычиха, под корой дуба 23.V 1976 (53) 22.VI, Н. Кривошеина (ЗММУ).

***Homalocephala angustata* (Wahlberg, 1839) (syn.:
Psairoptera angustata Wahlberg, 1839)**

Биология. Личинки под корой усыхающих осин (*Populus*) и берез (*Betula*).

Распространение. Север и Центр европейской части России, Северный Кавказ, Восточная Сибирь (Бурятия), Дальний Восток (Амурская обл.), север Западной Европы (Швеция, Финляндия). Вид описан из Швеции.

Материал. 6 ♂, 2 ♀, Ленинградская обл., Карташевка, Штакельберг, 26.VII.1926–16.VIII.1926; 19 ♀, 13 ♂, Луга, Ленинградская обл., Штакельберг, 1.VIII.1935–25.VII.1967 (ЗИН). 1 ♂, Fennia N., Helsing, Stockmann; 1 ♀, Хабаровск, Бычиха, под корой осины 2.V.1976 (228) 29.V, А. Зайцев;

3 ♂, Бурятская АССР, Бабушкин, под корой осины, 10.VI.1976 (157), 20–21.VI.1976, Н. Кривошеина; 1 ♀, Убинская, под корой осины, 10.7.1970 (73); 2 ♀, 1 ♂, Московская обл., окрестности с. Андреевское (55,975641°N, 35.586045°E), с упавшей два года назад осины, А.Л. Озеров, 23.VI 2007; 1 ♀, Московская обл., пос. Вельяминово, на 30 км юго-восточнее Домодедово, А. Антропов, 2.VII 1987; 1 ♀, RUS, Krasnoyarsk, «Stolby» Res. env., E bank of Enisey, near water, coll. K. Tomkovich, 25.VII 2009 (ЗММУ).

***Homalocephala apicalis* (Wahlberg, 1839) (syn.:
Psairoptera apicalis Wahlberg, 1839)**

Биология. Личинки под корой (в лубе) усыхающих осин (*Populus*). Имаго на поваленных стволах.

Распространение. Северо-запад европейской части России, Восточная Сибирь (Бурятия), Камчатка, Хабаровский край, Дальний Восток (Амурская обл., Приморье), север Западной Европы (Норвегия, Швеция, Финляндия), Северная Америка. Вид описан из Швеции.

Материал. 1 ♀, Ленинградская обл., Куоккола, Штакельберг, 18.VI 1941; 1 ♀, Саблино. Ленинградская обл., Штакельберг, 12.VII 1923; 6 ♀, 11 ♂, Ящера, Ленинградская обл., Штакельберг, 8.VIII 1964–21.VIII 1967 (ЗИН). 39 ♀, 4 ♂, Амурская обл., г. Зея, А. Шаталкин 20.VI 1978–19.VII 1982; 7 ♀, 2 ♂, Амурская обл., г. Зея, А. Озеров, 3–8.VIII 1982; 2 ♀, 1 ♂, Амурская обл., г. Зея, В. Белов, 17.VI 1978; 1 ♀, 2 ♂, Хабаровск, Бычиха, под корой осины 25.V 1976 (103) 16.V, А. Зайцев; 9 ♀, 14 ♂, Бурятская АССР, Бабушкин, под корой осины 5–27.VI 1976 (93–171), 12.VI–8.VII 1976, Н. Кривошеина; 1 ♂, (N 667) Хабаровский край, Гур, под корой осины 16.IX 1975, Данилевский; 1 ♀, Акмолинская обл., Шортанды, Б. Кузин, 15.IX 1938; 1 ♂, Mongolia, Tov prov., Tuul riv., at Gorkhi Vall., h 1402m asl, Ypans (47,82066°N; 107,35130°E), 30.VI 2010, А. Reshchikov (ЗММУ).

***Homalocephala bimaculata* (Wahlberg, 1839)
(syn.: *Psairoptera bimaculata* Wahlberg, 1839)**

Биология. Личинки под корой усыхающих осин (*Populus*).

Распространение. Север и Центр европейской части России, Северный Кавказ, Восточная Сибирь (Бурятия), Дальний Восток (Амурская обл.), север Западной Европы (Швеция, Финляндия), Северная Америка. Вид описан из Швеции.

Материал. 8 ♀, 1 ♂, Саблино, Ленинградская обл., Штакельберг, 1–17.VIII 1924; 1 ♀, Н. Брон-

ная, Ленинградская обл., Штакельберг, 18.VIII 1918; 4♀, Ящера, Ленинградская обл., Штакельберг, 21–23.VIII 1962–1968 (ЗИН). 3♀, Московская обл., Наро-Фоминский р-н, ст. Ожигово, Д. Гаврюшин, 12.VIII 2007; Московская обл., 20 км на запад-северо-запад от Волоколамска, 55°59'N, 35°37'E, 6.VII.1999, A.L. Ozerov (ЗММУ).

***Homalocephala biseta* (Frey, 1908) (syn.:
Psairoptera biseta Frey, 1908)**

Распространение. Финляндия. Вид описан из Финляндии.

Материал. 1♀, Russia, Komi, Vorkuta, Seida (67,05 N; 63,09E), 23.VII 2010, N. Vikhrev (ЗММУ). Вид указывается впервые для России.

***Homalocephala biumbrata* (Wahlberg, 1839) (syn.: *Psairoptera biumbrata* Wahlberg, 1839)**

Биология. Личинки под корой усыхающих осин (*Populus*).

Распространение. Север и Центр европейской части России, Северный Кавказ, Восточная Сибирь (Бурятия), Магадан, Дальний Восток (Амурская обл., Приморье), север и центр Западной Европы (Швеция, Финляндия, Великобритания, Латвия, Польша), Северная Америка. Вид описан из Швеции.

Материал. 10♀, Амурская обл., г. Зея, А.Шаталкин, 20.VII–18.VIII 1982; 3♀, Амурская обл., г. Зея, А.Озеров, 3.VIII 1982; 1♀, М.О., пос. Вельяминово, 30 км юг-юго-восток от Домодедово, А. Антропов, 28.VI 1988; 6♀, Московская обл., Голицыно, А. Шаталкин, 23.VI 1975–20.VI 1981; 2♂, Москва, Измайлово 23.VI 1984, А. Озеров; 3♀, Московская обл., окрестности с. Андреевское (55,975641°N; 35,586045°E), с упавшей два года назад осины, А.Л. Озеров, 23.VI 2007; 1♀, Parkano, Y. Kangas, 30.5 1935; 3♀, 4♂, Бурятская АССР, Бабушкин, под корой осины 6–10.VI 1976 (108–157) 13.VI–28.VI, Н. Кривошеина; 1♀, Бурятская АССР, Таежная, осина 24.VI 1976 (226) 26.VI, Н. Кривошеина; 2♂, 1♀ (N 368), Хабаровский край, Бычиха, под корой осины 14.V 1976, А.Зайцев; 1♂, 1♀, Московская обл., 20 км на запад-северо-запад от Волоколамска (55°59'N; 35°37'E), 19.VI 1999, A.L. Ozerov; 1♂, пос. Зеленоградский, Московская обл., 20.II 1953, Е.С. Смирнов (ЗММУ).

***Homalocephala mamaevi* Krivosheina
et Krivosheina, 1995**

Биология. Личинки под корой усыхающих лиственниц (*Larix*).

Распространение. Восточная Сибирь (Тува); Северная Америка (Канада). Вид описан из Тувы.

Материал. ♂, Holotype, Tuva, Ishtii-Nem, 25 km SW Shagonar, 7.VII 1974, reared from larvae collection from the wood of larch; 2♀, Paratypes, the same place, 22.VI 1979, reared from larvae collected under the bark of larch, B.M. Mamaev (ЗММУ).

***Homalocephala ozerovi* Krivosheina
et Krivosheina, 1997**

Распространение. Дальний Восток (Амурская обл., Приморье). Вид описан из Приморья.

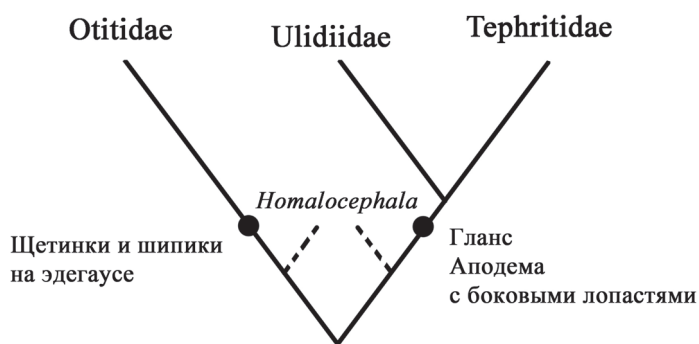
Материал. 1♀, Holotypus, 40 km SE Ussuriysk, Primorie (Maritime) Province, 14.VIII 1983 A.L. Ozerov; 1♀, Paratypes, nera Zeya, Amur Area, 2.VII 1981 (A.I.Shatalkin) (ЗММУ).

Распространение рода *Homalocephala*

Распространение рода *Homalocephala* (9 видов в мировой фауне) является циркумбореальным борео-монтанным (Городков, 1984). Такие ареалы обуславливаются климатическим сходством и историческими связями между равнинной таежной зоной и хвойными лесами среднегорья. Их образованию способствовали также действия оледенений и трансгрессий в плейстоцене, а также нивелирующее действие Берингийского моста. Берингийские связи в основном маскируют другие, более ранние или слабые, например, трансатлантические. Для большинства ареалов, образовавшихся в результате поздних миграций через Берингию характерно проникновение видов к северу хотя бы до лесотундры, что объясняется суровым климатом и безлесием моста в последний период его существования. Таким образом, можно говорить о Берингийском фильтре. Южная граница распространения при селекции Берингийским фильтром не имела значения, отбор шел на микро-термность и на способность обитать в открытых биотопах.

Все виды рода *Homalocephala* приурочены к лесной зоне (Городков, 1984; Галинская, 2011; Krivosheina, Krivosheina 1997; Roháček, Bílek, 2011). Виды *H. albitarsis* и *H. apicalis* – циркумбореальные. Разрыв ареала *H. apicalis* в области Сибири можно рассматривать как результат оледенений и трансгрессий в плейстоцене или же как недостаток данных по сибирскому региону.

Вид *Homalocephala biumbrata* Wahlberg 1839, как и *H. angustata*, и *H. bimaculata* имеет циркумбореальные борео-монтанные ареалы. *H. mamaevi* Krivosheina, Krivosheina 1995 имеет сибиро-американский бореальный ареал. *H. biseta* Frey 1908 ранее считался эндемиком Финляндии, но в данной статье отмечен как новый



Кладограмма возможных связей трех семейств – Otitidae, Ulidiidae и Tephritidae. Группа Otitidae + Ulidiidae, возможно, является парафилетической; группа Ulidiidae + Tephritidae – монофилетической. Род *Homalocephala* может занимать базальное положение относительно данных семейств. Черными кружками отмечены возможные апоморфии

для России. *H. ozerovi* Krivosheina, Krivosheina 1997 – дальневосточный вид. Кроме этих видов в роде *Homalocephala* известен один неарктический вид – *H. similis* (Cresson, 1924).

Таксономическое положение рода *Homalocephala*

Род *Homalocephala* сходен с родами *Seioptera* и *Pseudoseioptera* (Otitidae). Отметим наличие двух катэпистернальных щетинок и четырех сферических сперматек. Жилка R_1 , по всей длине покрытая щетинками. Своеобразные (фигурной формы) пренсисеты на сурстилях сближают *Homalocephala* с *Pseudoseioptera*. Стоит отметить, что представители *Homalocephala* (9 видов) и *Pseudoseioptera* (3 вида) обитают в лесах умеренной зоны Голарктики, а их личинки развиваются под корой поваленных деревьев. *Seioptera* включает один голарктический и один неарктический виды, его личинки – схизофитофаги, взрослые мухи – синантропы. Можно согласиться с Е.П. Каменевой и В.А. Корнеевым (Kameneva, Korneyev, 1994, 1995) объединивших эти три рода в таксон.

Проведенный анализ показал, что род *Homalocephala* проявляет большое своеобразие в признаках, а семейство Ulidiidae в принятом объеме (*Ulidia*, *Timia*, *Physiphora*, *Euxesta*, *Homalocephala*) образует сборную группу. Представители рода не имеют гланса (расширенного образования на конце дистифаллуса) и в этом отношении сближаются с *Seioptera*, *Pseudoseioptera* и другими Otitidae. Однако эдегус у видов этого рода лишен щетинок (наличие щетинок – апоморфия Otitidae). Поскольку род *Homalocephala* связан с Ulidiidae также по плезиоморфным признакам (отсутствию стернальных аподем), то нет и бесспорных доказательств его филогенетической связи с Ulidiidae. Строение эдегуса и аподемы эдегуса также показывает ряд плезиоморфных черт. Поэтому мы предполагаем, что род *Homalocephala* дивергировал до появления предковых видов как Otitidae, так и Ulidiidae. Поскольку это примитивный род, то его следует помещать где-то в основании эволюционного ствола высших Tephritoidea (рисунок). Однако таксономическое положение этого таксона требует дальнейшего изучения.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (РНФ), Грант № 14-50-00029, «Научные основы создания национального банка-депозитария живых систем».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Галинская Т.В. Типы ареалов мух семейства Ulidiidae Палеарктической области // Тез. Докл. XVIII междунар. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов – 2011». Москва. 11–15 апр. 2011 г. М., 2011. С. 115.
- Городков К.Б. Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон европейской части СССР // Ареалы насекомых Европейской части СССР, карты 179–221. Ленинград, 1984. С. 3–20.
- Каменева Е.П. Сем. Ulidiidae (Otitidae, Pterocallidae, Ortalidae) – Лентокрылки // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. 6. Ч. 2. Двукрылые и блохи / Под ред. П.А. Лера. Владивосток, 2001. 641с.
- Лукашева Н.В. Ксилофильные двукрылые Северо-Западного Кавказа. Ленинград, 1987. 143 с.
- Andersson H. Revision of Swedish *Homalocephala* Zetterstedt (Diptera, Otitidae) // Entomologisk Tidskrift. 1991. Vol. 112. P. 27–32.

- Becker Th. Ortalidae / Becker Th., Bezzi M., Kertész K., Stein P. (Eds.), Katalog der paläarktischen Dipteren. Budapest, 1905. Vol. 4. P. 92–107.
- Galinskaya T.V., Suvorov A., Okun M.V., Shatalkin A.I. DNA barcoding of Palaearctic Ulidiidae (Diptera: Tephritoidea): morphology, DNA evolution, and Markov codon models // Zoological Studies. 2014. Vol. 53. T. 51. P. 1–17
- Hennig W. 45. Ulidiidae. In: Lindner (Ed.), Die Fliegen der paläarktischen Region, 5 [Lfg. 133]. Stuttgart, 1940. 34 p.
- Kameneva E.P., Korneyev V.A. Holarctic genus *Pseudoseioptera* Stackelberg (Diptera: Ulidiidae (syn.: Otitidae)). Part I. Phylogenetic relationships and taxonomic position // Journal of the Ukrainian Entomological Society. 1994 (1993). Vol. 1. Fasc. 2. P. 65–72.
- Kameneva E.P., Korneyev V.A. Holarctic genus *Pseudoseioptera* Stackelberg (Diptera: Ulidiidae (syn.: Otitidae)). Part II. Redescription of the genus and review of species // Journal of the Ukrainian Entomological Society. 1995 (1993). Vol. 1, Fasc. 3–4. P. 69–78.
- Krivosheina M.G., Krivosheina N.P. A revision of the genus *Homalocephala* Zetterstedt, 1838 (Diptera, Ulidiidae) of Russia // Russian Entomological Journal. 1995. Vol. 4. Fasc. 1–4. P. 109–113.
- Krivosheina M.G., Krivosheina N.P. A new species of the genus *Homalocephala* Zetterstedt, 1838 (Diptera, Ulidiidae) from Russia // Russian Entomological Journal. 1997. Vol. 6, Fasc. 1–2. P. 83–84.
- Roháček J., Bílek P. First record of *Homalocephala biumbata* (Wahlberg, 1839) from Bohemia (Czech Republic), with notes on adult behaviour (Diptera: Ulidiidae) // Časopis slezského zemskeho muzea (A). 2011. Vol. 60. P. 193–198.
- Wahlberg P.F. Bidrag till svenska dipternas kännedom // K. svenska Vetensk Akad. Stockholm. 1839 (1838). 23 p.
- Zaitzev V.F. Family Ulidiidae. In: A. Soós, L. Papp (Eds), Catalogue of Palaearctic Diptera. Akadémiai Kiado and Elsevier Science Publishers, Budapest and Amsterdam. 1984. Vol. 9. Micropezidae–Agromyzidae. P. 59–66.
- Zetterstedt J.W. Familiarum, generum et specierum diptero- rum, in Fauna insectorum Lapponica descriptorum // Insecta Lapponica III. Lipsiae [syn.: Leipzig]. 1838. Sect. 3. Diptera P. 485–868

Поступила в редакцию 21.04.15

**FAUNISTICS AND SYSTEMATICS OF GENUS
HOMALOCEPHALA LOEW, 1868 (DIPTERA, ULIDIIDAE)
OF RUSSIA**

T.V. Galinskaya

A checklist of *Homalocephala* Zetterstedt, 1838 of Russia including 8 species is provided. *Homalocephala biseta* (Frey, 1908) is recorded for the first time from the Russia. Faunistics and systematics of *Homalocephala* is discussed.

Key words: Diptera, Ulidiidae, *Homalocephala*, faunistics, systematics.

Сведения об авторе: Галинская Татьяна Владимировна – науч. сотр. кафедры энтомологии биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, канд. биол. наук (nuha_1313@list.ru).

УДК 591.5:599.742.2

СЛОЖНЫЕ СОЦИАЛЬНЫЕ ОБЪЕДИНЕНИЯ ГИМАЛАЙСКОГО МЕДВЕДЯ (*URSUS THIBETANUS*) И ЭКОЛОГО-ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ИХ ФОРМИРОВАНИЯ

С.А. Колчин

На основании полевых и экспериментальных исследований 2002–2014 гг. выявлены эколого-поведенческие факторы, способствующие формированию сложных социальных объединений гималайского медведя – сплоченных «союзов» из взрослых особей и семейных групп с медвежатами из разных выводков. В результате запечатлевания родительской особи в чувствительный период комплекс связанных с нею стимулов сохраняется в памяти медвежонка длительное время. В периоды трофического комфорта толерантные взаимоотношения могут переходить в непосредственные дружелюбные контакты родственных или знакомых особей. Память на запахи выступает главным механизмом «узнавания» сородича.

Ключевые слова: социальное поведение, импринтинг, память на запахи, родственные связи, социальные объединения, гималайский медведь, Сихотэ-Алинь.

Гималайскому медведю, как и всем представителям семейства Ursidae, свойствен преимущественно одиночный и одиночно-семейный образ жизни. Контакты медведей друг с другом на небольших дистанциях происходят достаточно редко, и взаимоотношения между соседними особями регулируются, главным образом, опосредованно – через анализ запаха, который оставляют следы жизнедеятельности сородичей. Избирательное привыкание к стимулам, исходящим от персонально знакомой особи, является основой для возникновения личных связей между животными (Лоренц, 1994). Запах каждого медведя обладает индивидуальными особенностями, поэтому поведенческие реакции при встрече запаховых меток могут отражать дружелюбный, агрессивный или иной характер отношений между особями-соседями. Память на запахи у животных-макросматиков достаточно развита (Райт, 1966).

Гималайского медведя характеризует высокая степень социальной толерантности. Такие явления, как каннибализм или территориальные конфликты с конспецификами, заканчивающиеся гибелью или ранением соперника, обычные для бурого медведя (*Ursus arctos*) (Абрамов, 1972; Костоглод, 1982; Медведи..., 1993; Troyer, Hensel, 1962), гималайскому не свойственны. Участки обитания гималайских медведей разного пола и возраста широко перекрываются (Юдин, 1993; Костыря, 2006; Колчин, 2011). Разнообразие приемов маркировочного поведения, выполняющего функцию обмена индивидуальной информацией, в том

числе пассивной охраны занимаемой особью территории, у гималайского медведя по сравнению с бурым (Пажетнов, 1979) достаточно низкое (Пикунов, 1991; Колчин, Сутырина, 2012).

Основной ячейкой социальной организации медведей является семейная группа, объединяющая мать и ее потомство. Медвежата рождаются зимой и до возраста трех–четырёх месяцев находятся в берлоге с медведицей. В это время происходит первичная социализация членов семьи через тактильную, температурную, пищевую (при лактации), ольфакторную и вокальную стимуляции. Но непременным условием для дальнейшего формирования прочной внутрисемейной связи выступает запечатление (импринтинг) (Понугаева, 1973; Lorenz, 1935; Hess, 1958) медвежатами образа матери в момент первого выхода семьи из берлоги. Детеныши, видя перед собой медведицу – крупный перемещающийся объект, начинают следовать за ней. Реакция следования, как результат импринтинга, сохраняется у медвежат на протяжении всего периода существования семьи.

Медвежата, взятые из берлоги и не запечатлевшие медведицу-мать, могут следовать за любым крупным объектом, включая человека, что характерно и для детенышей многих других видов млекопитающих и птиц (Кнорре, 1961; Терновский, 1977; Флинт и др., 1986). Детеныши, отловленные в ближайшие часы после выхода семьи из берлоги, оказываются неспособными к запечатлению индивидуального стимул-объекта с проявлением ре-

акции следования. Очевидна кратковременность и необратимость явления запечатлевания медвежатами медведицы как комплекса стимулов (Пажетнов, 1990).

На Сихотэ-Алине детеныши гималайского медведя в норме сопровождают мать до полутора лет. Распад семейной группы происходит в период гона (июнь–июль), когда медведица образует брачную пару с самцом. Свежий запах и само присутствие взрослого медведя-самца вызывают у медвежат реакцию страха – они вынуждены отходить от матери. Данное поведение биологически оправдано, поскольку в состоянии половой активности самцы медведей могут проявлять агрессию по отношению к медвежатам (Пажетнов, 1990; Колчин, 2011). После гона медвежата вновь могут объединиться с медведицей, что подтверждается редкими встречами в природе семейных групп медведей, в которых самку сопровождают детеныши разного возраста. Кроме того, гималайские медведи могут образовывать и временные объединения – «союзы» из совместно обитающих (обычно двух) взрослых особей (Костыря, 2006; Колчин, 2011, 2014). Мотивация и поведенческие механизмы образования данных социальных групп неизвестны, как неизвестны степень знакомства и возможного родства особей в них.

В настоящей работе на основе наблюдений, выполненных в природе и в эксперименте, рассматриваются экологические и поведенческие факторы, лежащие в основе формирования и дальнейшего поддержания персональных социальных связей у гималайского медведя. В условиях, приближенных к естественным, была образована суррогатная семья, в которой медведица-мать была заменена исследователем в период, чувствительный для формирования внутрисемейной связи у медвежат через реакцию следования.

Материал и методы

В 2002–2014 гг. мы выполняли исследования поведенческой экологии гималайского медведя на Сихотэ-Алине. Особое внимание уделялось изучению внутривидовых отношений. Проанализировано 216 визуальных встреч с медведями, в 74 из которых у них наблюдались элементы социального поведения. Дополнительные материалы получены нами во время осмотра следов жизнедеятельности животных, тропления их следовых дорожек по снегу, а также при использовании камер дистанционного слежения (фотоловушек). В ходе наблюдений были зарегистрированы пять групп, состоявших из двух взрослых зверей, обитающих совместно в

период репродуктивного покоя. Шесть подобных фактов выявлены дополнительно путем опроса респондентов и анализа литературных данных.

В 2009–2010 гг. на стационарном участке в бассейне р. Дурмин (западный макросклон Центрального Сихотэ-Алиня) мы экспериментально изучали формирование поведения медвежат-сирот гималайского медведя и их адаптации к жизни в природе (Колчин, 2011, 2013а). За основу эксперимента был взят опыт работ с детенышами бурого медведя, начатых в 1974 г. в Центрально-лесном заповеднике В.С. Пажетновым (1985, 1990). В целях выпуска детенышей в природу мы руководствовались методикой реабилитации медвежат-сирот (Пажетнов и др., 1999).

Трое осиротевших в результате охоты на берлоге медвежат из двух выводков (самец Яшка, самец Шум и самка Шикша) были получены нами 19 и 21 марта 2009 г. в возрасте 2,5 месяцев. В течение месяца детеныши содержались в специальном помещении, имитирующем их пребывание в берлоге, в относительной изоляции от посторонних людей, запахов и звуков. В продолжение всей работы с медвежатами взаимодействовали только два человека – экспериментатор и его ассистент. Во время первых кратковременных (1–2 ч) прогулок с детенышами по лесу 13–14 апреля у них проявилась реакция следования за человеком-поводырем. 23 апреля медвежата были переведены в клетку, находящуюся на удалении одного километра от жилья человека (лесного кордона). С этого момента с детенышами осуществлялись ежедневные 5–9-часовые экскурсии в условиях естественной среды. Роль человека ограничивалась выбором маршрутов и обеспечением безопасности медвежат во время встреч с крупными хищниками.

Человеческая речь в работе была полностью исключена. С первых экскурсий экспериментатор воспроизводил специальный (не голосовой) звуковой сигнал, имеющий сходство с вокализациями гималайского медведя (гортанные щелчки). На данный сигнал у медвежат быстро сформировалась положительная реакция через ассоциацию с запечатленным стимулом-объектом, что в последующем позволило поддерживать дистанционную связь с детенышами и снижало уровень их беспокойства в критических ситуациях (встреча с хищником, потеря членов семьи и др.). Наблюдаемая у медведей звуковая сигнализация может выступать фактором видового и индивидуального распознавания, что облегчает возможность сближения разных особей.

Непосредственные взаимодействия экспери-

ментатора с медвежатами продолжались в течение 365 дней (около 1660 ч визуальных наблюдений). В августе 2010 г. медвежат в возрасте 20 месяцев выпустили в природу. Предварительно они были помечены пластиковыми ушными метками с индивидуальными номерами.

После выпуска медвежат в природу для их регистрации вблизи вольера установили фотоловушки. В 2011 г. на участке исследований появлялся только экспериментатор, визиты которого были эпизодичны и кратковременны, что исключало возможность прямого и снижало вероятность опосредованного контакта с ним медведей экспериментальной группы. В 2012 и 2013 гг. на этом же участке были продолжены работы с новыми группами медвежат-сирот гималайского ($n = 10$) и бурого ($n = 3$) медведей, в разной степени социализированных с экспериментатором. Отдельные факты наблюдений за медвежатами из экспериментальных групп 2012 и 2013 гг. приведены ниже.

Результаты

Формирование сложной по составу семейной группы медведей в эксперименте

В апреле во время первой экскурсии в лес у медвежат (первая экспериментальная группа, возраст 3,5 месяца) проявилась реакция следования за человеком. Сохраняясь на протяжении всего эксперимента, она претерпела изменения, связанные с условиями содержания медвежат, степенью их привязанности к собратьям и человеку, развитием иерархических отношений детенышей в группе, а также их взрослением.

В возрасте 4,5 месяца (середина мая) у медвежат сформировались первые навыки в поиске членов «семейной группы» по запаховому следу на коротких расстояниях. В августе (возраст 7 месяцев) эта способность достигла определенного совершенства, а при поиске членов семьи обоняние приобрело ведущую роль. Если в августе детеныши могли отставать от экспериментатора и (или) других медвежат на 50–100 м, то в сентябре–октябре при поедании нажировочных кормов они в отдельных случаях задерживались в лесу (в группе и поодиночке) до одного часа и самостоятельно возвращались к клетке по следам экспериментатора. В это же время медвежата могли питаться на расстоянии 30–40 м друг от друга.

После выпуска медвежат в природу экспериментатор перестал посещать клетку и прилегающую к ней территорию. До залегания в берлоги (середина ноября) присутствие медвежат на исследуемом участке регистрировали (визуально и по

следам) четыре раза. В двух случаях удалось установить, что медвежата находились вдвоем. Контакт детенышей с экспериментатором не было.

В 2011 г. медведей экспериментальной группы (возраст 2+ года) регистрировали вблизи клетки с помощью фотоловушки (14 мая – 15 сентября). Молодые звери отмечались здесь четыре раза: 24 мая и 10 сентября (самка Шикша), 10 июля (один из медвежат-самцов), еще одного медведя (1 июня) идентифицировать не удалось. Пятнадцатого октября молодой медведь с меткой был визуально отмечен егерем в кроне кедра. Экспериментатор посещал исследуемый участок эпизодически, контактов с медвежатами не было.

В 2012 г. рядом с клеткой был построен вольер, в который в период с конца апреля до середины мая были помещены семь медвежат-сирот. Посещение вольера и взаимодействия с медвежатами осуществлялись исключительно одним и тем же человеком.

Впервые 10 и 12 июня 2012 г. около вольера было отмечено присутствие гималайского медведя, поведение которого, а также размеры отпечатков мозолей передних лап, указывали на вероятное появление здесь медведицы Шикши (возраст 3,5 года). Следов других медведей вблизи вольера замечено не было. В обоих случаях зверь подходил к вольеру по тропе экспериментатора (последние 150 м тропы), где присутствовал его свежий запах (давность следа $0 \leq 4$ ч), на отдельных участках этой тропы медведь ходил в разных направлениях. При троплении следов данного медведя по примятой траве в 100 м от вольера в кроне липы было обнаружено сооруженное медведем «гнездо» из обломанных ветвей, в котором он отдыхал. Возможно, это место было выбрано не случайно – на дереве медведю были хорошо слышны звуки медвежат в вольере и перемещения человека. Поведение зверя было нетипичным для гималайского медведя, избегающего человека и его следов.

Регистрация самки Шикши (идентифицирована по внешним признакам и метке) произошла 21 сентября 2012 г. с помощью фотоловушки, установленной в 750 м от вольера в насаждении обильно плодоносящего дуба. Повторно медведица появилась на этом месте 28 сентября. Тогда же Шикша начала инициировать встречи с экспериментатором ($n = 3$), активно отыскивая его по следам во время прогулок с группой медвежат.

Первая встреча произошла 26 сентября 2012 г. в 200 м от вольера. Медведица приблизилась по следу экспериментатора стремительными прыжками. На расстоянии 6–8 м она обнаружила влезавших

на дерево медвежат (реакция избегания медведицы) и полезла на кедр. Медвежата слезли с дерева, когда экспериментатор подал позывной сигнал. Издавая сигналы тревоги, детеныши образовали сплоченную группу около человека. Как только экспериментатор и медвежата стали уходить, Шикша слезла с дерева и пошла следом. Встречное приближение человека остановило медведицу. Медвежат отвели в вольер. Здесь были обнаружены следы Шикши: перед тем, как отыскать по следам экспериментатора и медвежат, она посетила вольер и старую клетку, в которой содержалась прежде.

Новые встречи с Шикшей произошли 1 и 14 октября 2012 г. Проявляя по отношению к экспериментатору и медвежатам исключительно дружелюбное (в том числе игровое) поведение, она сопровождала их на протяжении 2,5 ч. В то же время медведица сохраняла индивидуальную дистанцию с человеком (не менее 5 м).

Медвежата реагировали на присутствие Шикши с меньшим беспокойством, но приближение медведицы с игровыми намерениями неизменно вызывало у детенышей эмоциональное возбуждение: с вокализациями тревоги они влезали на дерево (рис. 1) или убегали к экспериментатору. В периоды отсутствия у медведицы интереса к медвежатам последние питались желудями.

В сентябре–октябре в непосредственной близости от Шикши обитал один из экспериментальных медвежат-самцов гималайского медведя, начавший одиночно-самостоятельную жизнь в начале августа. Все три последующие регистрации этого медвежонка произошли на участке, где обитала медведица. Очевидно, что Шикша и медвежонок были знакомы друг с другом через запах. В случае встречи этого детеныша на прогулках с медвежатами он присоединялся к группе и находился с ней до конца пребывания в лесу.

Присутствие Шикши на данном участке отмечалось до начала зимы (конец октября). В последний раз медведица приближалась к вольеру 19 октября, когда там находились медвежата.

В 2013 г. поведение Шикши (возраст 4+ года) изменилось. С конца мая до середины июня она посетила вольер семь раз с интервалом от 1 до 6 дней. При этом медведица ни разу не была отмечена визуально, она приходила к вольеру во время прогулок с медвежатами ($n = 5$) или в момент нахождения детенышей в вольере ($n = 2$). С началом гона у гималайских медведей Шикша перестала посещать вольер, и ее следы не регистрировались на данном участке в продолжение 3,5 недель. Возможно, медведица принимала участие в гоне.

В конце июля–августе Шикша питалась плодами черемухи Маака (*Padus maackii*), произрастающей куртинами в окрестностях вольера и вдоль тропы экспериментатора. Когда человек отсутствовал, медведица обламывала кормовые деревья в непосредственной близости от вольера. Как и в начале лета, Шикша избегала прямого контакта с экспериментатором. Пять раз медведицу наблюдали визуально. Две встречи произошли в присутствии медвежат. Во всех случаях медведица проявляла признаки беспокойства, оставаясь на кормовом дереве ($n = 3$), или поспешно уходила ($n = 2$). Запах медведицы был знаком медвежатам, и при встрече ее свежих следов они не проявляли страха.

Осенью 2013 г. отмечался неурожай основных наживочных кормов медведей, что стало причиной пространственного перераспределения зверей. Шикша на участке исследований не отмечалась (регистрировалась вновь весной 2014 г.).

Сложные социальные объединения медведей в природе

Относительно редкой для гималайского медведя формой социальных отношений является временное объединение или «дружеский союз»



Рис. 1. Активное стремление Шикши к контакту с медвежатами пугало детенышей (14 октября 2012 г., бассейн р. Дурмин)

из взрослых особей, между которыми поддерживаются сравнительно небольшие дистанции (в пределах видимости в лесу) или непосредственные длительные контакты. За 13 лет наблюдений нам удалось зарегистрировать только пять подобных групп. Сведения о шести других группах выявлены дополнительно при опросе респондентов и анализе литературных данных. Характеристики групп медведей и обстоятельства их встреч приведены в таблице.

Десять из одиннадцати объединений встречены в периоды обильного плодоношения кедр корейского (*Pinus koraiensis*) и (или) дуба монгольского (*Quercus mongolica*) – основных видов деревьев, обеспечивающих гималайского медведя высококалорийными (нажировочными) кормами в исследуемом регионе. Группы медведей встречались как осенью ($n = 7$), так и весной, в годы, когда желуди дуба или шишки кедр сохранялись в лесу с осени прошлого года ($n = 3$). Исключение составил только один случай, когда два взрослых крупных медведя одинакового размера встречались вместе в августе–сентябре 2013 г.

В этот год наблюдался повсеместный неурожай плодов кедр и дуба. Данная группа регистрировалась в окружении других сородичей (всего 10–11 особей) на участке локально плодоносящего дубняка. Средняя дистанция между отдельными особями, семейными группами составляла около 300 м.

Подобные скопления с отсутствием выраженной внутривидовой конкуренции за территорию свойственны гималайским медведям на участках с локальным распределением кормов (Середкин и др., 2002; Колчин, 2011, 2012).

Среди объединений медведей преобладали (9 из 11) группы, состоявшие из двух взрослых особей. Исключением следует считать группу из трех медведей, зарегистрированную А.В. Костырей (2006) в Сихотэ-Алинском заповеднике, а также встречу самки с двумя медвежатами рядом с взрослым самцом в бассейне р. Дурмин.

Взаимодействие двух взрослых особей удалось зафиксировать с помощью фотоловушки 29 августа 2014 г. в Лазовском заповеднике (рис. 2). Появившийся в кедровнике медведь, сбросив с кедр несколько шишек, лег под деревом и принялся поедать орешки (30 мин). В это время к нему приблизился медведь идентичных размеров. Вскочив при виде вставшего с лежки сородича на кедр, он тут же слез (рис. 2, а). Контакт зверей носил характер взаимной демонстрационной агрессии – опускание головы с прижатыми ушами (рис. 2, б) и реакция

«пасть в пасть» (рис. 2, в). По мнению В.С. Пажетнова (1990), данные синхронные элементы поведения направлены на снижение социального напряжения. Подобное поведение типично, например, для медвежат при оспаривании права на различные пищевые объекты. Короткая (40 с) зафиксированная встреча завершилась отступлением пришедшей особи (рис. 2, г), в то время как первый медведь еще в течение 50 мин продолжал питаться.

В данную выборку мы не включили две регистрации пар медведей из разнополых особей, наблюдавшихся 6 августа 2004 г. и 8 августа 2009 г. в бассейне р. Дурмин. В первом случае самец сопровождал самку, следуя за ней на удалении 20–30 м. Во втором – звери питались на растущих поблизости (50 м) черемухах, после чего самец направился за ушедшей самкой, покинувшей дерево первой. Особи в данных группах, вероятно, являлись половыми партнерами, прямые контакты между которыми сохранялись в первые недели после окончания гона (июль).

Обсуждение

Особо стойкие следы в памяти животных оставляют объекты и их свойства, запечатленные в чувствительный (критический) период (Lorenz, 1935). Таким образом, импринтинг можно рассматривать как особую форму памяти (Понугаева, 1973). Сформированные реакции и сопутствующие им эмоциональные состояния могут проявляться даже после длительного отсутствия контакта с исходным стимулом (Бериташвили, 1968).

Реакция следования является основной реакцией социального поведения медвежат, обеспечивающей их связь с родительской особью (Пажетнов, 1990). Высокая эмоциональная возбудимость, сопровождающая стремление медвежат следовать за стимул-объектом, является благоприятным фоном для формирования образов в долговременной памяти, что облегчает процесс импринтинга у животных (Крушинский, 1960; Бериташвили, 1968). По мере взросления медвежат все большее значение в их социальной ориентации приобретают запаховые сигналы и способность отыскивать стимул-объект по следам, руководствуясь обонянием (Пажетнов, 1990; наши данные).

В основе социализации самки Шикши с экспериментатором лежала внутрисемейная связь, которая сформировалась при интеграции запечатлевания медвежонком в чувствительный период образа человека, его запаха, характерных звуков и продолжительного ассоциативного обучения (привыкания к экспериментатору через ежеднев-

Состав и обстоятельства регистраций социальных групп гималайского медведя

Время регистрации	Район наблюдений	Состав группы	Обстоятельства регистрации	Трофические условия	Источник данных
18 октября – ноябрь 2004 г.	бассейн р. Дурмин (Хабаровский край)	два взрослых крупных медведя	следовали друг за другом с дистанцией 20 м (визуальная встреча) и далее отмечались вместе в течение месяца (следы на снеговом покрове)	обильное плодоношение кедра и дуба	наши наблюдения
13 апреля 2007 г.	бассейн р. Дурмин	два взрослых самца	держались парой не менее 6–7 дней (следы на снеговом покрове)	обилие шишек в кронах кедров	наши наблюдения
13 октября 2008 г.	бассейн р. Колумбе*	две взрослые особи крупного и среднего размера	регистрация фотоловушкой	обильное плодоношение кедра	наши наблюдения
11 мая 2012 г.	бассейн р. Дурмин	два взрослых крупных медведя	следовали друг за другом с дистанцией 25–30 м (визуальная встреча)	обилие шишек в кронах кедров	наши наблюдения
23 августа – 7 сентября 2013 г.	бассейн р. Дурмин	взрослый самец и взрослая особь	питались желудями на одном и близстоящих деревьях (4 визуальные встречи)	локальное плодоношение дуба (низкий урожай)	наши наблюдения
октябрь 2000 г.	бассейн р. Дурмин	самка с двумя сеголетками и взрослый самец	питались желудями в пределах видимости друг друга (визуальная встреча), к раненому охотником медведю-самцу побежали оба медвежонка	обильное плодоношение дуба	сообщение С.А. Баталова
сентябрь 1975 г.	бассейн р. Серебрянка*	две взрослые особи	питались плодами актинидии на деревьях в 20–25 м друг от друга (визуальная встреча)	обильное плодоношение кедра	сообщение В.А. Зайцева
29 августа 2014 г.	бассейн р. Киевка**	две взрослые особи	непосредственный контакт (регистрация фотоловушкой)	обильное плодоношение кедра	сообщение В.Н. Медведева
ноябрь	бассейн р. Малиновка (Приморский край)	взрослый самец и взрослая особь	питались орешками кедра в непосредственной близости (визуальная встреча), медведь-самец отстрелян охотником	обильное плодоношение кедра	сообщение И.Г. Николаева
20 апреля 2001 г.	бассейн р. Цыпа***	две взрослые особи	следовали друг за другом с дистанцией 30 м (визуальная встреча)	обилие желудей	сообщение К.Н. Ткаченко
декабрь 2000 г.	бассейн р. Джигитовка*	взрослый самец и две особи неустановленного пола и возраста	находились вместе (визуальная встреча), медведь-самец был оснащен радиошейником	обильное плодоношение кедра	сообщение А.В. Костыря (2006)

*Сихотэ-Алинский заповедник; **Лазовский заповедник; ***Большехецирский заповедник.

ное воздействие связанных с ним раздражителей), сопровождавшегося пищевым подкреплением (выдачей медвежатам корма). Настойчивые попытки сближения Шикши со знакомым человеком после отсутствия прямых и опосредованных контактов с ним в течение двух лет можно объяснить сохранением в долговременной памяти медведицы образа запечатленного стимул-объекта и его запаха.

Явление оседлости у животных во многом сопряжено с ощущением комфорта в пределах системы знакомых ориентиров (Шилов, 1977). При этом в долговременной памяти особи формируется когнитивная карта – целостное представление о занимаемом участке через посредство запоминания образов объектов и места их расположения в пространстве (Tolman, 1948; Бериташвили, 1961; Olton, 1979). Значение памяти в пространственной ориентации бурого медведя исследовалось В.С. Пажетновым (1990, 1991). Необходимо отметить и особую привязанность Шикши к той территории, на которой она выросла. Несомненно, что особым ориентиром на участке обитания Шикши стала клетка как место, где медведица длительное время (1,5 года) содержалась в тесном окружении других медвежат и имела контакт с эксперимента-

тором. Здесь Шикша получала пищу, находила защиту от неблагоприятных факторов, в том числе провела первую зиму. Прямым контактам Шикши с экспериментатором в 2012 г. предшествовало несколько посещений медведицей старой клетки, где присутствовали запахи знакомого человека и новых медвежат. Возможно, что это явилось комплексным стимулом к воспроизведению в памяти Шикши образов, событий и эмоциональных состояний, связанных с ее детским периодом. Присутствие медвежат в данном случае могло усиливать социальную мотивацию Шикши.

Рассмотренный случай демонстрирует пример формирования сложной семейной группы, в которой медведицу сопровождают сибсы – потомки двух разных выводков. В природе распад группы, состоящей из медведицы и медвежат, происходит когда детеныши достигают полутора лет, и их мать вновь образует брачную пару с медведем-самцом. Присутствие медвежат около медведицы становится невозможным по двум причинам: а) врожденная реакция страха медвежат к взрослым медведям, особенно самцам; б) проявление агрессии к детенышам медведем-самцом. После окончания гона воссоединение медвежонка с медведицей может



Рис. 2. Взаимодействие двух взрослых медведей на участке обильно плодоносящего кедровника. 29 августа 2014 г., Лазовский заповедник. Фото сделано В.Н. Медведевым с помощью фотоловушки (пояснения см. в тексте)

произойти в том случае, если детеныш окажется поблизости от матери и найдет ее по запаховому следу. Особое упорство в сближении с медведицей будет проявлять медвежонок-одиночка, испытывающий наибольшую потребность в социальном контакте (Пажетнов, 1990). При этом возможно залегание в одной или в близко расположенных берлогах медвежонок-лончака и медведицы, которая зимой принесет очередное потомство. Детеныша старшего возраста в такой группе называют «пестуном» – медвежонок, который в классическом представлении охотников является нянькой для младших сибсов (Новиков, 1956; Бромлей, 1965 и др.). Нам известны три случая обнаружения в берлогах семей гималайских медведей с медвежатами двух разных выводков (сообщения охотников).

Отдельные факты регистраций смешанных выводков из разновозрастных медвежат приведены для бурого медведя Скандинавии и Северной Америки. При наблюдении за оснащенными радиошейниками взрослыми самками регистрировались случаи отдаления от них во время гона как полуторалетних медвежат, так и медвежат-сеголеток. Впоследствии детеныши воссоединялись с матерью и залегали с ней в общей берлоге, где у медведицы появлялось новое потомство. Авторы сообщают, что из 406 наблюдавшихся ими выводков только три (0,5%) включали медвежат разных возрастов (Swenson, Haroldson, 2008).

Продолжительность чувствительного периода у медвежат имеет возрастные ограничения. До возраста пяти месяцев (конец мая – начало июня) у незнакомых детенышей сравнительно легко и быстро проходит взаимная социализация через преобладание дружелюбного поведения. Позже эта способность осложняется повышением беспокойства и агрессивностью при контакте с «чужим» медвежонок. Например, четыре медвежонок гималайского медведя, отловленные в лесу в начале апреля (два самца) и в начале мая (самец и самка) 2012 г. в возрасте трех и четырех месяцев соответственно, при совместном содержании с тремя детенышами бурого медведя образовали с ними дружеские и терпимые отношения. Медвежата гималайского медведя (самец и самка), рожденные в неволе и разлученные с матерью в начале июня 2013 г. в возрасте пяти месяцев, проявляли настороженность, страх и агрессию не только к экспериментатору, но и к четырем детенышам-сеголеткам гималайского медведя, с которыми они содержались совместно до возраста семи месяцев (конец июля 2013 г.). Все медвежата, запечатлевшие перед поступлением на передержку медведицу, не проявляли реакции следования за экспериментатором и сохраняли по

отношению к нему настороженность. Эта особенность хорошо известна дрессировщикам, которые избегают брать для работы медвежат, отловленных после выхода семьи из берлоги и запечатлевших медведицу. Приведенные данные согласуются с выводами В.С. Пажетнова (1990), установившего, что до возраста пяти месяцев медвежата, запечатлевшие человека, способны образовывать новые социальные связи (через импринтинг – реакцию следования) с другими людьми. Завершение чувствительного периода совпадает с началом формирования у медвежат основы оборонительного поведения (яркое проявление реакции страха), что согласуется с исследованиями феномена импринтинга у детенышей некоторых видов животных (Понугаева, 1973). Таким образом, в случае присутствия «пестуна» в берлоге во время рождения медвежат или в случае его объединения с семейной группой весной процесс социализации с ним новорожденных произойдет без затруднений.

Потребность Шикши в контакте с медвежатами, сопровождавшаяся ее активным приближением к детенышам, подавлялась ответным возрастанием беспокойства медвежат. Медведица прекращала сближение. Вслед за этим непременно следовало снижение уровня стресса у детенышей, проявляющееся в пищевом и игровом поведении, отсутствии вокализаций тревоги. Возможно, поведенческие акты и вокализации медвежат, сопровождающие их эмоциональное возбуждение, выступают как умиротворяющие, блокирующие внутривидовую агрессию факторы в случаях встреч молодых животных с агрессивно настроенными сородичами. В то же время по мере новых встреч с Шикшей происходило все более выраженное привыкание медвежат к ее присутствию. Причинами этого, по-нашему мнению, стали как дружелюбное поведение самой медведицы, так и толерантное отношение к ней экспериментатора, сигнализирующие медвежатам об отсутствии опасности. При этом запах находящейся поблизости медведицы в отсутствие ее визуальной регистрации уже не вызывал у медвежат беспокойства, обычного при встречах со следами незнакомых сородичей (Колчин, 2013б). Вполне возможно, что при условии последующих встреч Шикши и медвежат можно было ожидать их объединения в группу.

Приближения Шикши к экспериментатору происходили только в период повышенной трофической комфортности – при обилии желудей дуба. Медведица сама инициировала встречи и активно отыскивала знакомого человека по следам. На следующую год при низкой обеспеченности кормами поведение Шикши изменилось. При встрече экс-

периментатора она проявляла беспокойство, не покидала дерева или поспешно уходила. Можно полагать, что различия в социальном поведении адаптивны к различным условиям обеспеченности пищевыми ресурсами. Повышение пассивной терпимости конспецификов при обилии пищи широко известно для многих видов животных (Панов, 1983). Но в данном случае избыток пищевых ресурсов способствует формированию следующей ступени отношений – объединение знакомых особей. Абсолютное большинство (более 90%) сложных социальных объединений гималайских медведей, зарегистрированных на Сихотэ-Алине, наблюдалось в периоды обилия наживочных кормов, как осенью, так и весной. Таким образом, способность образовывать компактные объединения реализуется при избыточном количестве высококалорийных кормов. В условиях их неурожая возможность образования социальных объединений сдерживается возникновением конкурентных отношений между животными.

Заключение

Принципы образования социальных объединений гималайского медведя с точным выяснением половых и возрастных характеристик животных, степени их возможного родства, знакомства,

характера поведения в группах до конца не раскрыты. Изложенные нами наблюдения позволяют предположить, что одним из путей возникновения такой формы отношений является объединение зверей, имеющих родственные связи. При этом память на запахи выступает главным фактором, посредством которого возможно сплочение знакомых медведей в социальную группу. Такие группы могут включать медведицу и ее взрослых потомков, сибсов, первый контакт которых произошел в присутствии матери, медведей-однопометников и других особей, предварительно имевших дружелюбные контакты на родственной основе. Очевидно, возможны объединения супружеских пар в периоды репродуктивного покоя, а также неродственных особей, испытывающих друг к другу социальные симпатии. Вероятность появления подобных групп, несомненно, наиболее высока в группировках медведей, населяющих наименее трансформированные человеком кедрово-широколиственные леса, где преследование человеком минимально. Увеличение плотности населения, оседлости, продолжительности жизни зверей в местообитаниях с повышенной трофической и защитной комфортностью значительно повышает возможность встреч и сплочения в группу знакомых особей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамов В.К. Миграции медведей юга Дальнего Востока СССР // Экология, морфология, охрана и использование медведей. М., 1972. С. 6–8.
- Бериташвили И.С. Нервные механизмы поведения высших позвоночных животных. М., 1961. 351 с.
- Бериташвили И.С. Память позвоночных животных, ее характеристика и происхождение. Тбилиси, 1968. 140 с.
- Бромлей Г.Ф. Медведи юга Дальнего Востока СССР. М., 1965. 120 с.
- Кнорре Е.П. Итоги и перспективы одомашнивания лося // Тр. Печеро-Ильчского гос. заповедника. Сыктывкар, 1961. Вып. 9. С. 5–113.
- Колчин С.А. Поведение гималайского медведя (*Ursus thibetanus* Cuvier, 1823) на Сихотэ-Алине. Автореф. канд. дис. Владивосток, 2011. 22 с.
- Колчин С.А. Взаимоотношения и пространственное размещение особей в локальной группировке гималайского медведя // Всерос. конф. по поведению животных. Сб. тез. М., 2012. С. 97.
- Колчин С.А. Гималайский медведь: воспитание медвежат-сирот // Природа. 2013а. № 8. С. 44–55.
- Колчин С.А. Поведение медвежат гималайского медведя (*Ursus thibetanus*) при встрече следов сородичей // Биологическое сигнальное поле млекопитающих. М., 2013б. С. 121–125.
- Колчин С.А. Феномен запечатлевания и память на запахи в социальной ориентации гималайского медведя (*Ursus thibetanus*) // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. М., 2014. С. 54.
- Колчин С.А., Сутырина С.В. Сигнальные деревья и опосредованная коммуникация медведей (*Ursus arctos*, *Ursus thibetanus*) и тигра (*Panthera tigris*) на Сихотэ-Алине // Вестник охотоведения. Т. 9. № 1. 2012. С. 5–16.
- Костоглод В.Е. Медведи // Растительный и животный мир Сихотэ-Алинского заповедника. М., 1982. С. 230–234.
- Костыря А.В. Экология гималайского медведя восточного макросклона Центрального Сихотэ-Алиня. Дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2006. 138 с.
- Крушинский Л.В. Формирование поведения животных в норме и патологии. М., 1960. 264 с.
- Лоренц К. Агрессия. М., 1994. 65 с.
- Медведи: бурый медведь, белый медведь, гималайский медведь. М., 1993. 519 с.
- Новиков Г.А. Хищные млекопитающие фауны СССР. М.;Л., 1956. 294 с.
- Пажетнов В.С. Сигнальные метки в поведении бурых медведей (*Ursus arctos*) // Зоол. журн. 1979. Т. 58. Вып. 10. С. 1536–1542.
- Пажетнов В.С. Мои друзья медведи. М., 1985. 142 с.
- Пажетнов В.С. Бурый медведь. М., 1990. 215 с.
- Пажетнов В.С. Долговременная память и нормы реакций в поведении бурого медведя // Медведи в СССР: Сб. науч. тр. Новосибирск, 1991. С. 24–32.
- Пажетнов В.С., Пажетнов С.В., Пажетнова С.И. Методика выращивания медвежат-сирот для выпуска в дикую природу. Тверь, 1999. 48 с.

- Панов Е.Н. Поведение животных и этологическая структура популяций. М., 1983. 423 с.
- Пикунов Д.Г. Белогрудый медведь в Сихотэ-Алине // Медведи СССР – состояние популяций. Ржев, 1991. С. 206–215.
- Понугаева А.Г. Импринтинг (запечатление). Л., 1973. 103 с.
- Райт Р.Х. Наука о запахах. М., 1966. 280 с.
- Середкин И.В., Пикунов Д.Г., Костыря А.В., Гудрич Д.М. О нажировке и залегании в берлоги медведей в Сихотэ-Алинском заповеднике // Докл. II Междунар. совещ. по медведю в рамках СИС. М., 2002. С. 140–152.
- Терновский Д.В. Биология куницеобразных. Новосибирск, 1977. 340 с.
- Флинт В.Е., Габузов О.С., Сорокин А.Г., Пономарева Т.С. Разведение редких видов птиц. М., 1986. 206 с.
- Шилов И.А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М., 1977.
- Юдин В.Г. Гималайский медведь // Медведи: бурый медведь, белый медведь, гималайский медведь. М., 1993. С. 479–492.
- Hess E. H. Imprinting» in Animals // Scientific American. 1958. Vol. 198. N 3. P. 81–90.
- Lorenz K.Z. Der Kumpan in der Umwelt des Vogels // J. Ornithol. 1935. Bd 83. S. 137–213, 289–413.
- Olton D.S. Mares, maps and memory // Amer. Psychol. 1979. Vol. 34. P. 588–596.
- Swenson J.E., Haroldson M.A. Observations of mixed-aged litters in brown bears // Ursus. 2008. Vol. 19 (1). P. 73–79.
- Tolman E.C. Cognitive maps in rats and men. Psychological Review. 1948. Vol. 55. P. 192.
- Troyer W.A., Hensel R.J. Cannibalism in brown bear // Anim. Behaviour. 1962. Vol. 10. P. 231.

Поступила в редакцию 15.11.14

COMPLEX SOCIAL GROUPING OF ASIATIC BLACK BEAR (*URSUS THIBETANUS*) AND ECOLOGICAL AND BEHAVIORAL ASPECTS OF THEIR FORMING

S.A. Kolchin

Based on field and experimental studies (2002–2014) we discovered several ecological and behavioral factors that contribute to the formation of social associations of the Asiatic black bear – close-knit “unions” of adult individuals and family groups with cubs of different litters. As a result of imprinting during sensitive period of parental individual associated with it a complex of incentives is stored in the memory of bear for a long time. In periods of high trophic comfort tolerant relationships may become direct friendly contacts of related or familiar individuals. Memory on smells is the main mechanism of “recognition” of the congener.

Key words: social behaviour, imprinting, memory on smell, related communications, social associations, Asiatic black bear, Sikhote-Alin.

Сведения об авторе: Колчин Сергей Алексеевич – науч. сотр. Института водных и экологических проблем ДВО РАН, канд. биол. наук (durmin@mail.ru).

УДК 581.412: 582.893.6

ЗОНТИЧНЫЕ (UMBELLIFERAE) СРЕДЕЙ РОССИИ: БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

С.Е. Петрова

Изучены жизненные формы 59 видов зонтичных (Umbelliferae), встречающихся на территории Средней России. Возобновление симподиальное, монокарпические побеги у большинства видов полурозеточные, могут быть моно-, ди- и полициклическими, иногда с неполным циклом развития. Преобладают моноцентрические растения (50 видов). Выявлена значительная пластичность особей как по длительности жизни, так и по структурным особенностям биоморф. В целом, спектр жизненных форм среднерусских зонтичных невелик; доминируют короткокорневищная стержнекорневая и стержне-придаточнокорневая биоморфы. Основной стратегией расселения является семенное размножение, число вегетативно подвижных видов относительно мало.

Ключевые слова: Umbelliferae, жизненная форма, короткокорневищные, длиннокорневищные, столонообразующие, корнеотпрысковые, клубневые биоморфы, вегетативные малолетники, однолетники, двулетники.

В Средней России встречаются (по разным оценкам) около 59–83 видов и 41–60 родов зонтичных (Umbelliferae) (Иллюстрированный ..., 2003; Пименов, Остроумова, 2012; Маевский, 2014); крупнейшие для данной территории роды *Chaerophyllum* (6 видов) и *Bupleurum* (4–5 видов). Роль представителей этого семейства в сложении растительного покрова велика, многие виды являются важными компонентами коренных и нарушенных сообществ. Также неоспорима хозяйственная ценность зонтичных. Среди них много пищевых, эфиромасличных, лекарственных, к этому семейству относятся карантинные и смертельно ядовитые виды. Однако до сих пор, несмотря на активное изучение семейства, данные, касающиеся жизненных форм, биологии, экологии его представителей продолжают оставаться относительно скудными.

В связи с этим важной задачей является получение достоверной, лаконичной, структурированной и сравнимой информации о структурной организации растений конкретных таксонов.

Методы и материалы

Изучены жизненные формы 59 видов зонтичных. При анализе биоморф за основу брали эколого-морфологическую систему жизненных форм, разработанную И.Г. Серебряковым (1962), а также подходы В.Н. Голубева (1972). При характеристике побеговых систем использовали классификацию архитектурных моделей (моделей побегообразования) Т.И. Серебряковой (1977, 1981) и ее последователей (Чубатова, 2006), при описании

ветвления побега в области соцветия – принципы Т.В. Кузнецовой (Кузнецова, 1982, 1985; Кузнецова, Пряхина, Яковлев, 1992). В основу анализа жизненных форм зонтичных с эколого-ценотической точки зрения положена система О.В. Смирновой и др. (Ценопопуляции растений, 1976), в которой авторы выделили три типа биоморф:

- 1) моноцентрические, т.е. вегетативно-неподвижные и не разрастающиеся,
- 2) явнополицентрические, т.е. вегетативно-подвижные,
- 3) неявнополицентрические, т.е. разрастающиеся, вегетативно-слабоподвижные.

Типы поливариантности охарактеризованы в соответствии с подходами Л.А. Жуковой (Жукова, 1986, Онтогенетический атлас растений, 2013). Большинство терминов мы используем в соответствии с определениями, данными в справочнике «Биоморфология растений: иллюстрированный словарь» (2005).

Характеристика жизненных форм и местообитаний видов составлена на основании собственных многолетних наблюдений за растениями в природе и культуре (Ботанический сад МГУ), изучения гербарных сборов из разных фондохранилищ (MW, MHA, LE), а также данных из литературных источников, в первую очередь, новейшей монографии по зонтичным России (Пименов, Остроумова, 2012).

Результаты

Разнообразие жизненных форм. На основании изучения морфологического строения 59 видов

зонтичных нами разработана схема биоморфологических диагнозов, структура которых становится ясной из приведенных ниже описаний. На основании индивидуальных комплексных биоморфологических характеристик можно выделить до 23–26 типов жизненных форм. Наиболее распространены следующие:

1) вертикально короткокорневищные одноглавые стержнекорневые травянистые поликарпики или дву-многолетние монокарпики со средневысокими ди-полициклическими полурозеточными прямостоячими монокарпическими побегами, разветвленными во время цветения до 3–4-го порядка по типу метелки из открытых двойных зонтиков (10 видов);

2) вертикально короткокорневищные многоглавые стержне-придаточнокорневые травянистые поликарпики с высокими полурозеточными полициклическими прямостоячими монокарпическими побегами, во время цветения разветвленными до 3 порядка по типу метелки из открытых двойных зонтиков (9 видов). Различия между стержнекорневыми и стержне-придаточнокорневыми биоморфами заключаются в том, что у первых главный корень сохраняется и занимает лидирующее положение на протяжении всей жизни растения, у вторых он часто теряется среди мощно развитых придаточных корней, а при переходе растений к активной репродукции нередко и вовсе отмирает. При этом у стержнекорневых растений на укороченном корневище иногда также развиваются придаточные корни, но они обычно не столь крупные, иногда это групповые эфемерные корешки, ежегодно отмирающие, а затем закладывающиеся вновь.

Для большей наглядности, а также для удобства составления общей системы жизненных форм зонтичных и ориентировочной оценки соотношения разных типов из всего спектра признаков были выбраны только наиболее значимые и информативные (длительность жизни, кратность плодоношений и характер подземных органов, преимущественно подземных побегов). Выявленные типы биоморф и их соотношение у изученных видов представлены в таблице и на диаграммах (рис. 1). Схемы основных биоморф отражены на рис. 2.

Для большинства изученных видов характерна единственная модель побегообразования – симподиальная полурозеточная; надземные побеги в малом жизненном цикле имеют фазу розетки. По В.Н. Голубеву (1965), это растения с трехфазным циклом развития побегов: почка – розеточный по-

бег – ортотропный олиственный побег. У *Sanicula europaea* удлиненная часть полурозеточного побега несет всего один или два слабо расставленных листа, что отчасти приближает такую модель к розеточной с цветоносной стрелкой.

Цикличность побегов у зонтичных в разных условиях может значительно варьировать. Большая часть многолетних растений способна зацвести уже во второй вегетационный сезон (некоторые в первый год жизни), что показано на растениях при интродукции, т.е. побеги можно назвать дициклическими (или соответственно моноциклическими). Однако в природе в условиях высокой конкуренции и изменчивости экологических факторов у многих видов монокарпические побеги зацветают позже (на 3–10 год). Как правило, побеги проходят полный цикл развития от почки до цветения, однако встречаются побеги и с неполным циклом развития (*Sium latifolium*, *S. sisaroides*), не переходящие к образованию соцветий и сменяющиеся последующими вегетативными или генеративными побегами.

Редко зацветают под пологом леса побеги *Aegopodium podagraria*, они почти всегда имеют неполный цикл развития. Их терминальная почка может функционировать в течение 6–15 лет (Смирнова 1974), но, так и не дождавшись цветения, отмирает. Такая же ситуация наблюдается у дочерних розеточных особей столонообразующего *Berula erecta* в пределах северных границ ареала вида (в наших исследованиях цветение отсутствовало у особей в популяциях из Воронежской и Курской областей).

Структура цветоносной части односезонного репродуктивного побега, или синфлоресценции, у большинства изученных видов однотипна и представлена метелкой (редко тирсом). Элементарной флоральной единицей является двойной зонтик, в роде *Sanicula* – простой зонтик, а в роде *Eryngium* – головка. Некоторой оригинальностью строения отличаются виды, у которых паракладии синфлоресценции сближаются в мутовки, формируя флоральные единицы в виде тройных зонтиков (*Heracleum*, *Anthriscus sylvestris*). Нечетко выражена структура соцветия у *Trinia multicaulis*, систему ветвления здесь скорее можно назвать несовершенной, синфлоресценция напоминает собранные в метелку кисти из нестабильных двойных и простых зонтиков (Петрова, 2014). Наиболее детально такие отклонения были проанализированы Т.В. Кузнецовой (1982) с позиций теории псевдоциклов и трактовались ею как основные этапы структурных эволюционных переходов между простыми и более сложными типами соцветий.

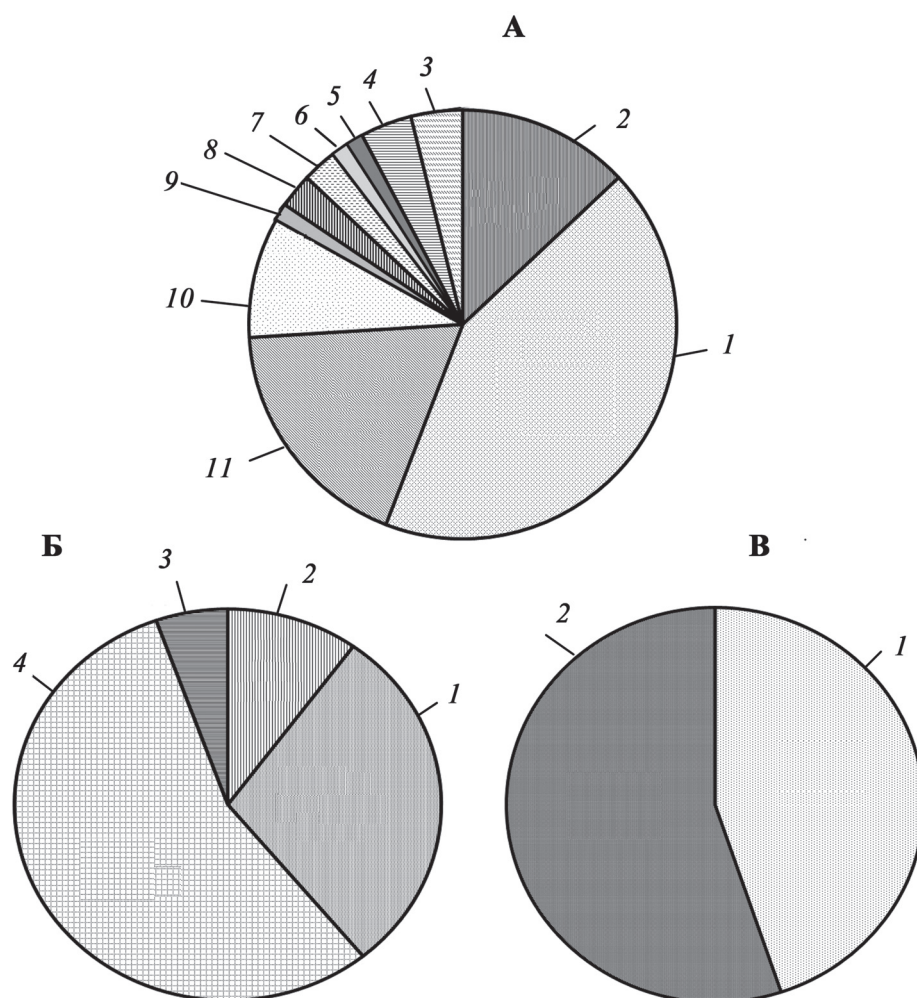


Рис. 1. Соотношение жизненных форм зонтичных: А – по структуре подземных органов (1 – короткокорневищно стержнекорневые (42,9%), 2 – Стержнекорневые (13%), 3 – корнеотпрысковые (4%), 4 – почкокорневые (4%), 5 – стержнекорнеклубневые (1,3%), 6 – придаточнокорнеклубневые (1,3%), 7 – гипокотильноклубневые (2,6%), 8 – Столонообразующие (2,6%), 9 – Длиннокорневищные (1,3%), 10 – Короткокорневищно придаточнокорневые (9%), 11 – Короткокорневищно придаточно-стержнекорневые (18%)); Б – по длительности жизни (1 – двулетники (29%), 2 – однолетники (10%), 3 – вегетативные малолетники (6%), 4 – многолетники (55%)); В – по кратности плодоношений (1 – монокарпики (45%), 2 – поликарпики (55%))

Среди среднерусских зонтичных преобладают моноцентрические растения – 50 видов (68%); явнополицентрических – всего 9 видов (12%), неявнополицентрических – 14 видов (20%).

Как показывают наши исследования а также подтвержденные нами многочисленные литературные данные, жизненные формы изученных растений лабильны. Примерами динамической и онтогенетической поливариантности является *Angelica sylvestris* L., который может быть как монокарпиком, так и поликарпиком; *Anthriscus sylvestris* – монокарпик или клонообразующий вегетативный малолетник (Нухимовский, 1997, 2002; Голубев, 1962; Работнов, 1956); *Bupleurum multinerve* – вид, развивающийся в разных ус-

ловиях то как монокарпик, то как олигокарпик или поликарпик (Нухимовский, 1978; Волкова, 2000); *Conium maculatum* (Нухимовский, 1997) – монокарпик, способный проходить большой жизненный цикл по одно-, дву- или многолетнему циклу; земноводный *Oenanthe aquatica* – вид, образующий форму озимого однолетника, многолетнего монокарпика или вегетативно-малолетнего олигокарпика (Петрова, 2012). У представителей рода *Heracleum* одна ценопопуляция часто отличается от другой соотношением поликарпических и монокарпических особей, число поликарпиков может достигать 75–96% (Сацыперова, 1977). Примеры можно продолжить (таблица).

Морфологическая поливариантность проявляется как способ адаптации у растений в особых, как правило, непостоянных условиях развития. У обитателей песчаных субстратов (*Eryngium planum*, *E. campestre* (Нухимовский, 1997, 2002), *Cenolophium denudatum*, *Pimpinella saxifraga*, *Silaum silaus*) в результате засыпания песком ветви укороченного корневища преобразуются в удлиненные (вынужденно удлиненные), их междоузлия сильно вытягиваются и выносят почки возобновления на поверхность субстрата. Значительной вариации по длине и положению побегов подвержены растения влажных биотопов. Нередко у них изменяется весь характер побеговой системы, в частности, полурозеточная симподиальная модель может переходить в длиннопобеговую. У *Oenanthe aquatica* на базе такой поливариантности могут возникать разные жизненные формы: столонный, ползучий, замещающий вегетативный малолетник или многолетник (Hegi, 1976; Петрова, Барыкина, 2010). Таких примеров полиморфизма среди изученных видов довольно много.

Распределение жизненных форм в связи с местообитанием растений. Изученные виды зонтичных широко освоили многие местообитания, встречающиеся на территории Средней России. В лесах (включая разные типы лесов, опушки и заболоченные участки) встречается 21 вид (таблица); у растений преобладает жизненная форма короткокорневищного поликарпика (некоторые виды могут быть как поликарпиками, так и монокарпиками), среди них придаточно-стержнекорневых и придаточнокорневых поровну, один вид имеет длиннокорневищную жизненную форму, по одному виду относятся к одно-двулетникам и вегетативным малолетникам. На разного типа лугах и лесных опушках распространено 16 видов (таблица), 10 из которых являются дву-многолетними монокарпиками (нередко при скашивании способны к регенерации и повторному цветению). Преобладающие в лесу истинные короткокорневищные многолетние поликарпики единичны на лугах, где встречаются редкие для среднерусских зонтичных биоморфы придаточнокорнеклубневых вегетативных малолетников и гипокотильноклубневых дву-многолетних монокарпиков. К обитателям степей и меловых склонов относятся 14 видов (таблица). Преобладающую группу составляют короткокорневищные стержнекорневые и стрежне-придаточнокорневые поликарпики и монокарпики, один вид корнеотпрысковый (*Falcaria vulgaris*) и один редьковидно стержнекорнеклубневой (*Trinia multicaulis*). Для четырех степных видов характерна особая струк-

тура организации побеговой системы по типу перекати-поле. Четыре вида относятся к прибрежно-водным, способным к частичному затоплению (таблица). Это столонообразующий и корнеотпрысковый вегетативные малолетники, короткокорневищный придаточнокорневой поликарпик и очень полиморфный одно-двулетник или вегетативный малолетник (*Oenanthe aquatica*). В нарушенных местообитаниях встречаются пять видов (таблица); это монокарпики, однолетники или дву-многолетники. Введенные в культуру и дичающие виды представлены разными жизненными формами (таблица): однолетниками, дву-многолетними монокарпиками или короткокорневищными стержне-придаточнокорневыми поликарпиками.

Обсуждение и заключение

Из проведенного анализа следует, что спектр жизненных форм зонтичных, встречающихся на территории Средней России, невелик. Суммарно с учетом наиболее значимых признаков (длительности жизни и характера подземных органов, преимущественно подземных побегов) выделено 14 типов биоморф. В целом, многие представители этого семейства образуют весьма целостную по структуре вегетативной сферы группу растений с хорошо приспособленным к экологическим условиям умеренного климата габитусом (короткокорневищную стержнекорневую и стержне-придаточнокорневую биоморфы представляют 47 видов из 59).

У большинства зонтичных сохраняется достаточно примитивный тип подземной сферы, в которой основную роль на протяжении всей жизни растения играет главный корень. Полученные данные о разнообразии подземных органов зонтичных позволяют предположить возможные направления трансформации этого типа в более специализированные. Здесь можно видеть обычный для многих биоморф эволюционный путь: с одной стороны, переход от стержнекорневых через кистекокорневые к корневищным, а с другой – метаморфизацию подземных органов в сторону усиления запасающих функций с образованием клубневых форм. Перечисленные трансформации, по-видимому, тесно сопряжены с экологическими и историческими условиями развития таксонов.

Для преимущественного большинства изученных видов зонтичных характерна единственная модель побегообразования – симподиальная полурозеточная, надземные побеги в малом жизненном цикле имеют фазу, в которой они представлены розеточной структурой. Не

Основные биоморфологические типы зонтичных

Кратность плодоношения, длительность жизни Структура подземной сферы и органов вегетативного размножения	Поликкарпика		Моноккарпика		
	Многолетники	Вегетативные малолетники	Многолетники	Двулетники	Однолетники (*озимые)
1	2	3	4	5	6
Стержнекорневые					<i>Vupleurum rotundifolium</i> (сп)
					<i>C o r i a n d r u m sativum</i> (к)
					<i>Turgenia latifolia</i> (сп)
		<i>Eryngium campestre</i> (ст)			* <i>Aethusa cynapium</i> (сп)
		<i>E. planum</i> (ст)			<i>Caucalis platycarpos</i> (сп)
		<i>Falcaria vulgaris</i> (ст)			<i>Chaerophyllum temulum</i> (л)
		<i>Heracleum sibiricum</i> (л, лг)			* <i>Torilis japonica</i> (л)
		<i>H. sosnowskyi</i> (лг)		<i>Angelica archangelica</i> (лг)	
		<i>Kademia dubia</i> (л)		<i>A. sylvestris</i> (л)	
		<i>Seseli annuum</i> (ст)		<i>Anthriscus sylvestris</i> (л, лг)	
Короткокорневые вишневые		<i>Pimpinella saxifraga</i> (лг)		<i>Vupleurum multinerve</i> (ст)	
		<i>Xanthoxelinum alsaticum</i> (ст)		<i>Carum carvi</i> (лг)	
					* <i>Conium maculatum</i> (сп)
				<i>Daucus carota</i> (лг)	
				<i>Falcaria vulgaris</i> (ст)	
				<i>Foeniculum vulgare</i> (к)	
				<i>Heracleum sibiricum</i> (л, лг)	
			<i>H. sosnowskyi</i> (лг)		

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6
Короткокорне- вищные			<i>Laserpitium prutenicum</i> (л)		
			<i>L. hispidum</i> (л)		
			<i>Kadenia dubia</i> (л)		
			<i>Ostericum palustre</i> (лг)		
			<i>Pastinaca sativa</i> (лг)		
			<i>Petroselinum crispum</i> (к)		
			<i>Pimpinella saxifraga</i> (лг)		
			<i>Macroselinum latifolium</i> (ст)		
			<i>Seseli annuum</i> (ст)		
			<i>S. libanotis</i> (лг)		
Короткокорне- вищные		<i>Oenanthe aquatica</i> (пр-в)	<i>Xanthoselinum alsaticum</i> (ст)	<i>Oenanthe aquatica</i> (пр-в)	
	<i>Viplexurum falcatum</i> (ст)				
	<i>B. multinerve</i> (ст)				
	<i>Cenolophium denudatum</i> (лг)				
	<i>Cervaria rivinii</i> (л)				
	<i>Laser trilobum</i> (л)				
	<i>Laserpitium latifolium</i> (л)				
	<i>Levisticum officinale</i> (к)				
	<i>Oreoselinum nigrum</i> (л)				
	<i>Peucedanum ruthenicum</i> (ст)				
	<i>Pimpinella tragiium</i> (ст)				
	<i>Selinum carvifolia</i> (л, лг)				

1	2	3	4	5	6	
Стержне-придаточно-корневые	<i>Seseli tortuosum</i> (ст)					
	<i>Silaum silaus</i> (ст) <i>Thyselium palustre</i> (л)					
Короткокорне- вищные	<i>Vupleurum aureum</i> (л)	<i>Cicuta virosa</i> (пр-в)				
	<i>Chaerophyllum aromaticum</i> л	<i>Oenanthe aquatica</i> (пр-в)	<i>Oenanthe aquatica</i> (пр-в)			
	<i>C. aureum</i> (л)					
	<i>C. hirsutum</i> (л)					
	<i>Cicuta virosa</i> (пр-в)					
	<i>Conioselinum tataricum</i> (л, лг)					
	<i>Sanicula europaea</i> (л)					
	<i>Aegorodium podagraria</i> (л)					
	Длиннокорневищные					
			<i>Berula erecta</i> (пр-в)			
Столonoобразующие		<i>Oenanthe aquatica</i> (пр-в)				
			<i>Chaerophyllum bulbosum</i> (лг) <i>C. prescottii</i> (лг)			
Гипокопильноклубневые						
		<i>Sium sisaroidesum</i> (лг)				
Придаточнокорнеклубневые			<i>Trinia multicaulis</i> (ст)			
Стержнекорнеклубневые		<i>Sium latifolium</i> (пр-в)				
		<i>S. sisaroidesum</i> (лг)				
		<i>Falcaria vulgaris</i> (ст)				
Почкокорневые (Замещающие)		<i>Kadenia dubia</i> (л)				
			<i>Kadenia dubia</i> (л)			
			<i>Sium latifolium</i> (пр-в)			
Корнеотпрысковые						

Обозначения: л – лесное и опушенное растение, лг – луговое растение, пр-в – прибрежно-водное растение, ст – степное растение, ср – сорняк.

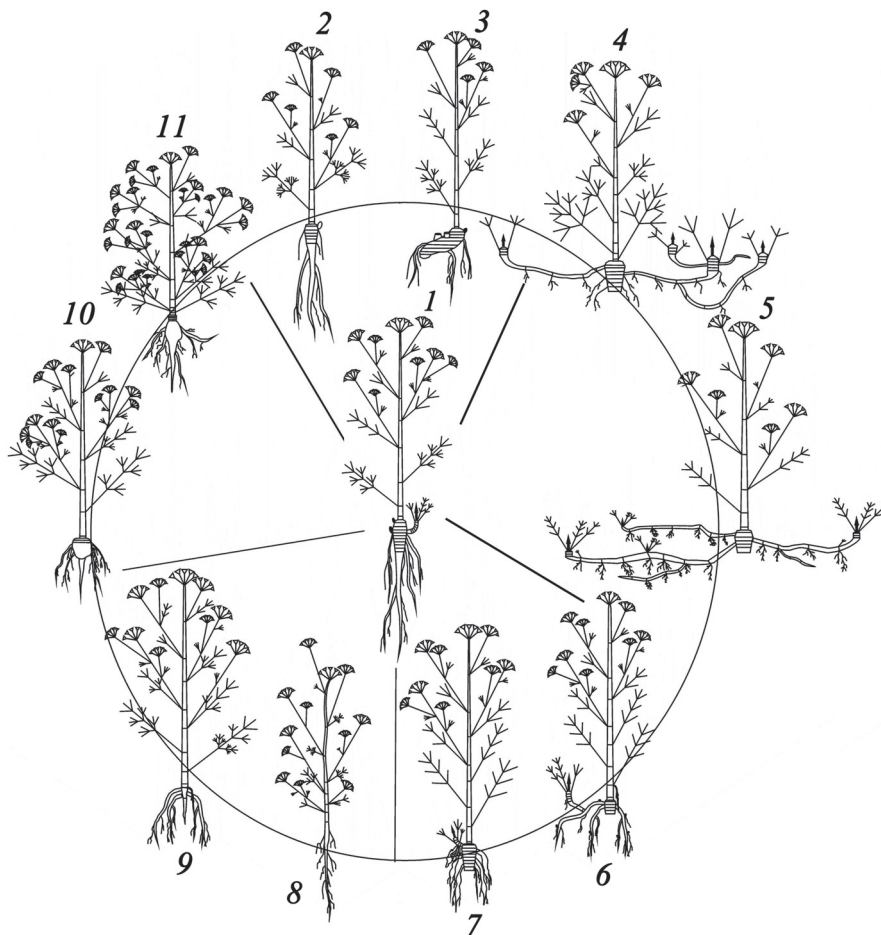


Рис. 2. Схемы жизненных форм зонтичных: 1 – короткокорневищные придаточно-стержнекорневые поликарпики, 2 – короткокорневищные стержнекорневые поликарпики (монокарпики), 3 – короткокорневищные придаточнокорневые поликарпики, 4 – длиннокорневищные поликарпики, 5 – столонообразующие вегетативные малолетники, 6 – корнеотпрысковые вегетативные малолетники, 7 – придаточнокорнеклубневые замещающие вегетативные малолетники, 8 – стержнекорневые однолетники, 9 – придаточно-стержнекорневые однолетники, 10 – гипокотильноклубневые дву-многолетние монокарпики, 11 – стержнекорнеклубневые дву-многолетние монокарпики

удивительно, что именно эта модель является наиболее распространенной. В условиях умеренного климата с продолжительным зимним периодом размещение листьев в виде приземной розетки имеет положительное биологическое значение, оно не только обеспечивает благополучную перезимовку, но и способствует лучшему использованию тепла воздуха и почвы (Тюрина, 1978). Считается, что способность растений располагать свои жизненно важные части ближе к почве или под ее укрытием (геофилия) выработалась и наследственно закрепилась как биологическая особенность видов в суровых условиях, и в конце концов явилась определяющим структурно-биологическим признаком в эволюции покрытосеменных растений в целом (Тюрина, 1978).

Анализ распределения жизненных форм в связи с местообитаниями видов позволяет при сопоставлении полученных результатов с тем, что обычно наблюдается у других цветковых растений, сделать ряд заключений. Известно, что в эволюции многих травянистых многолетников обычно проявляются две противоположные экологические тенденции (Серебряков, 1962):

1) усиление вегетативного размножения с образованием различных специализированных органов такого размножения при сокращении жизни побегов материнского растения (образование вегетативных малолетников по Высоцкому, 1915, Любарскому, 1967);

2) ослабление вегетативного размножения и возобновления после плодоношения с образова-

нием олигокарпиков и монокарпиков, вплоть до однолетников. Обе тенденции экологически связаны с ухудшением условий произрастания, но вторая из них, несомненно, коррелирует с усилением аридности климата.

Обе тенденции можно наблюдать и у зонтичных, хотя выражены они незначительно. Вторая тенденция в ее крайних проявлениях (образование константных однолетников) почти вовсе не наблюдается среди среднерусских зонтичных, живущих в условиях умеренного климата; на территории Средней России однолетниками являются в основном заносные зонтичные средиземноморского происхождения. Промежуточный этап – образование монокарпиков – очень широко распространен среди зонтичных, переход от поликарпиков к монокарпикам вообще типичен для этого семейства. Вероятно, изначально переход к монокарпичности совершался в условиях, наиболее благоприятствующих формированию генеративных органов (в сухих и относительно жарких областях или в открытых ценозах), при этом обильное плодоношение подавляло жизнедеятельность почек, остающихся вегетативными (Зозулин, 1959). Действительно, среди луговых и степных видов зонтичных монокарпиков больше, чем среди лесных. Однако в условиях сезонного относительно влажного климата северных областей Средней России с преобладанием лесных и пойменно-луговых формаций в некоторых таксонах, на наш взгляд, возможен и обратный переход от монокарпиков к поликарпикам, так что этот процесс у зонтичных не является однонаправленным. Под пологом леса, в густом травостое условия лимита эффективного света более благоприятствуют растениям с жизненным циклом, в котором есть инвестиции в вегетативную биомассу, чем растениям, у которых отмечается взрывной монокарпизм (Thomas, Thomas, Ougham, 2000).

Первая тенденция, т.е. усиление вегетативного разрастания и размножения, которая гораздо чаще бывает связана с холодным климатом и избыточным увлажнением, с созданием условий типа олиготрофных болот и тундр, отчетливо наблюдается в семействе зонтичных у растений влажных биотопов, в частности, у вегетативных малолетников, которые наиболее многочисленны среди прибрежно-водных видов. При обитании на подвижном субстрате вегетативно-подвижными становятся *Cenolophium denudatum* и *Silaum silaus*, у которых в данных условиях развиваются вынужденно удлиненные ветви корневищ. Стабильно вегетативно подвижных растений, явных полицентриков,

очень мало (всего 9 явнополицентрических видов по сравнению с 50 моноцентрическими). У зонтичных основной стратегией самоподдержания популяций, а также расселения в новые биотопы является семенное размножение. Вероятно, для зонтичных принципиальным является накопление разнообразных рекомбинаций, создающих генетическое разнообразие популяций и повышающих приспособленность особей, а также дискретное распространение диаспор (это возможно при условии, что селективной единицей является меристема зародыша семени).

В результате проведенного анализа выявлена значительная лабильность жизненных форм, способствующая успешному существованию зонтичных (иногда в качестве доминантов или содоминантов) в разных типах сообществ, конкурентоспособности и эффективному распространению. У зонтичных можно наблюдать все переходы от многолетних поликарпиков к типичным однолетникам, а также повторные возвраты к многолетности, причем не только на примере разных видов, но иногда и на примере одного вида. Аналогичное непостоянство отмечается у многих растений в строении подземных органов. Имеется некий биоморфологический континуум, т.е. жизненные формы большинства изученных видов лабильны. Один и тот же вид в разных частях своего ареала или в разных экологических условиях нередко принимает различные жизненные формы, иногда значительно отличающиеся друг от друга. Таким образом, в общей классификации особи одного вида могут попадать в разные категории биоморф. Это хорошо видно из таблицы, в которой один и тот же вид отмечен сразу в нескольких графах. Наибольшее адаптивное значение для ценопопуляций зонтичных имеет временная, динамическая и морфологическая поливариантность.

В принципе вариабельность длительности жизни у зонтичных не является чем-либо уникальным, она отмечена для большого числа видов из разных семейств (Работнов, 1946; Krumbiegel, 1999). В ряде работ по поиску исходной жизненной формы в различных семействах цветковых растений с помощью молекулярных методов показана возможность многократных переходов от однолетности к многолетности и обратно. Сходные данные по преобразованию однолетников в многолетники дают и эксперименты по скрещиванию разных по длительности жизни близкородственных видов. Эти результаты подтверждают то, что однолетность и многолетность – циклические состояния, повторяющиеся снова и снова в эволюции разных

таксонов и что под направленным отбором склонность к генерации того или иного фенотипа может быть реализована без помощи масштабных генетических инноваций (Thomas, Thomas, Ougham, 2000).

Обнаруженная в семействе зонтичных относительная легкость переходов от многолетних поликарпиков к монокарпикам и далее однолетникам, а также легкость всех возможных возвратов определяется, с нашей точки зрения, в первую очередь наличием резерва возобновления в виде пазушных почек и быстрой регенерацией, иногда не традиционной, при действии неблагоприятных условий. При любых повреждениях (вытаптывание и поедание травоядными, скашивание побегов) растения могут возобновляться с помощью почек, которые просыпаются или новообразуются и дают побеги замещения (Нухимовский, 1997). Это подтверждается множеством наблюдений за разными видами: *Seseli libanotis* (Былова,

Тихомиров, 1978), представители родов *Eryngium* (Василевская, Бирюлева, 1973), *Angelica* (Пименов, 1968) и др.

Высокая регенерационная способность и возможность превращения клеток в меристематические очаги обеспечивает не только активное почкозаложение, но и высокую корнеродную способность, определяющую многие формы поливариантности.

Различия в темпах большого жизненного цикла у особей внутри одного и того же вида связаны как с экологическими условиями местообитаний, так и с внутренними причинами и во многом обусловлены неоднородностью репродуктивных зачатков, в первую очередь, семян (Ермакова, 2003; и др.). Структурный полиморфизм связан со свойством метамерности, присущим всем растениям. Видоизменяя, удлиняя и надстраивая отдельные блоки тела, растения адаптируются к конкретным условиям среды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Биоморфология растений: иллюстрированный словарь / П.Ю. Жмылёв, Ю.Е. Алексеев, Е.А. Карпухина, С.А. Баландин. Учеб. пособие. М., 2005. 256 с.
- Былова А.М., Тихомиров В.Н. Жабрица порезниковая / Биологическая флора Московской области. Вып. 4. М., 1978. С. 152–166.
- Василевская В.К., Бирюлева Э.Г. Морфологическое и анатомическое строение контрактильных корней некоторых растений семейства зонтичных // Проблемы биогеоценологии, геоботаники и ботанической географии. Л., 1973. С. 57–64.
- Волкова Л.В. Особенности биологии зонтичных в субнеморальных лесах юга Западной Сибири // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 12. С. 1–11.
- Высоцкий Г.Н. Ергеня. Культурно-фитологический очерк // Тр. Бюро по прикладной ботанике. 1915. Т. 8. № 10–11. С. 1113–1443.
- Голубев В.Н. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи. Воронеж, 1962. 511 с.
- Голубев В.Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. М., 1965. 287 с.
- Голубев В.Н. Принцип построения и содержание линейной системы жизненных форм покрытосеменных растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1972. Т. 77. Вып. 6. С. 72–80.
- Ермакова И.М. Тмин обыкновенный / Биологическая флора Московской области. Вып. 15. М., 2003. С. 114–139.
- Жукова Л.А. Поливариантность онтогенеза луговых растений // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М., 1986. С. 104–114.
- Зозулин Г.М. Подземные части основных видов растений ассоциаций плакоров Среднерусской лесостепи в связи с вопросом формирования растительного покрова // Тр. Центрально-черноземного заповедника. Курск, 1959. Вып. 5. С. 3–315.
- Иллюстрированный определитель растений Средней России / И.А. Губанов, К.В. Киселева, В.С. Новиков, В.Н. Тихомиров. Т. 2. М., 2003. 656 с.
- Кузнецова Т.В. Морфология соцветий сем. Зонтичных (Umbelliferae Juss. – Apiaceae Lindl.): Дис. ... канд. биол. наук. М., 1982. 280 с.
- Кузнецова Т.В. Методы исследования соцветий. 2 Концепция псевдоциклов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90. Вып. 6. С. 92–105.
- Кузнецова Т.В., Пряхина Н.И., Яковлев Г.П. Соцветия. Морфологическая классификация. СПб., 1992. 126 с.
- Любарский Е.Л. Экология вегетативного размножения высших растений. Казань, 1967. 182 с.
- Маевский П.Ф. Флора Средней полосы европейской части России. М., 2014. 635 с.
- Нухимовский Е.Л. Экологическая морфология некоторых лекарственных растений в естественных условиях произрастания. Сообщение 4. *Vupleurum multinerve* DC. // Растительные ресурсы. 1978. Т. 14. Вып. 1. С. 37–46.
- Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений. Т. 1. Теория организации биоморф. М., 1997. 629 с.
- Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений. Т. 2: Габитус и формы роста в организации биоморф. М., 2002. 860 с.
- Петрова С.Е. Биоморфология прибрежно-водных зонтичных (на примере родов *Sium* L., *Berula* W.D.J. Koch, *Cicuta* L., *Oenanthe* L.) // Леонид Васильевич Кудряшов. Сб. статей. М., 2012. С. 129–140.
- Петрова С.Е. Онторморфогенез и анатомия двудомного вида зонтичных *Trinia multicaulis* (Poir.) Schischk. (Umbelliferae) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2014. Т. 119. Вып. 3. С. 53–61.
- Петрова С.Е., Барыкина Р.П. Пластичность биоморфы *Oenanthe aquatica* (L.) Poir. в связи с прибрежно-водной средой обитания // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2010. Т. 115. Вып. 5. С. 11–19.
- Пименов М.Г. Особенности возобновления дальневосточных видов рода *Angelica* L. // Тр.

- ботанического института им. В.Л. Комарова АН СССР. Сер. 5. Растительное сырье. 1968. Вып. 13. С. 123–128.
- Пименов М.Г., Остроумова Т.А. Зонтичные (Umbelliferae) России. М., 2012. 477 с.
- Работнов Т.А. Длительность виргинильного периода жизни травянистых растений в естественных ценозах // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 1946. Т. 51. Вып. 2. С. 91–98.
- Работнов Т.А. *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm. // Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. М.;Л., 1956. Т. 3. С. 102–104.
- Сацыперова И.Ф. Особенности онтогенеза у видов *Heraclium* L. флоры СССР // Раст. ресурсы. 1977. Т. 13. Вып. 3. С. 435–449.
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.
- Серебрякова Т.И. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82. Вып. 5. С. 112–128.
- Серебрякова Т.И. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М., 1981. С. 161–179.
- Смирнова О.В. Сныть обыкновенная // Биологическая флора Московской области. Вып. 1. М., 1974. С. 131–141.
- Тюрина Е.В. Интродукция зонтичных в Сибири. Новосибирск, 1978. 240 с.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. 215 с.
- Чубатова Н.В. Морфология вегетативных органов цветковых растений // Летняя учебно-производственная практика по ботанике. Ч. 3 / Под ред. А.К. Тимониной. М., 2006. 114 с.
- Hegi G. *Ilustrierte Flora von Mittel-Europa*. Munchen, 1926. Bd 2. 1562 S.
- Krumbiegel A. Growth form of biennial and pluriennial vascular plants in central Europe // Nord. Journ. Bot. 1999. Vol. 19, N 2. P. 217–226.
- Thomas H., Thomas H.M., Ougham H. Annuality, perenniality and cell death // Journ. Exper. Bot. 2000. Vol. 51. N 352. P. 1781–1788.

Поступила в редакцию 07.05.15

UMBELLIFERAE OF MIDDLE RUSSIA: BIOMORPHOLOGICAL ANALYSIS

S.E. Petrova

The biomorphs of 59 Apiaceae species were studied. Semirosotte sympodial architecture model of shoot system is typical for majority of species. Monocarpic shoots may be mono-, di- or polycyclic, sometimes they have incomplete development cycle. Among studied species 50 are monocentric plants, 14 – implicitly polycentric and only 9 – polycentric. The life forms of many species are variable. A sort of biomorphological continuum is observed. In whole, studied Apiaceae form a highly integrated in structure of the vegetative sphere, stable and well adapted to the environmental conditions of temperate climate group of plants.

Key words: Umbelliferae, life form, short rhizomatous, long rhizomatous, stoloniferous, tuberous biomorphs, root suckers, pseudoannuals, annuals, biennials.

Сведения об авторе: Петрова Светлана Евгеньевна – сотр. кафедры высших растений биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (petrovasveta@list.ru).

УДК 581.84:582.542.1

ИЗМЕНЧИВОСТЬ АНАТОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ЛИСТОВОЙ ПЛАСТИНКИ У НЕКОТОРЫХ СТЕПНЫХ ЗЛАКОВ

Д.К. Батырбекова, Е.В. Горемыкина, А.А. Лосев, С.А. Майоров

Описаны особенности анатомической структуры листовых пластинок *Stipa capillata* L., *S. pulcherrima* C.Koch, *S. tirsia* Stev., *S. ucrainica* P.Smirnov, *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Festuca valesiaca* Gaud. и *Agropyron desertorum* (Fisch. ex Link) Schult. Различия в строении нижней части пластинки и вышерасположенных участков связаны с особенностями жизненных форм исследованных злаков. Объем склеренхимы листовой пластинки зависит от внешних условий, а также от уровня среза, что необходимо учитывать при использовании этого признака в диагностических целях.

Ключевые слова: анатомия листовых пластинок, степные злаки, жизненная форма.

Злаки относятся к достаточно сложной для определения группе растений. Ключи для их диагностики строятся, прежде всего, на признаках генеративных органов, хотя цветут многолетние злаки не каждый год. Определители, использующие признаки вегетативных органов, в том числе и анатомические, разработаны для некоторых групп, например для овсяниц (Алексеев, 1975, 1980).

Сложность создания определителя злаков состоит в том, что это очень многочисленная группа. Большая часть представителей имеет обширный ареал, что, в свою очередь, подразумевает значительную изменчивость особей, в том числе и морфологическую. И чем больше территория, которую охватывает определитель, тем сложнее найти четкие признаки, позволяющие однозначно диагностировать каждый вид (Цвелев, 1976).

Создание региональных определителей, предназначенных для работы в одной-двух областях из сходных климатических зон, могло бы решить такую проблему. Региональный определитель сужает не только количество диагностируемых видов, но и размах изменчивости отдельных признаков, что облегчает составление ключа.

Для Волгоградской обл. единственный определитель злаков был создан П.П. Бегучевым (1976) в семидесятые годы прошлого века. Ключ, включающий не все, а только наиболее распространенные в области виды, был основан главным образом на морфологических данных и особенностях жизненных форм злаков. Использование анатомических особенностей позволит расширить базу признаков, что даст возможность более точной диагностики.

Разработка нового ключа требует проведения тщательного предварительного исследования, которое должно выявить стабильные и изменчивые

признаки. Необходимо выяснить, как меняется структура тканей в течение вегетационного периода, в зависимости от условий произрастания, а также установить, какие особенности могут варьировать в пределах одного растения.

Наиболее ценными для диагностики злаков считаются анатомические признаки листовых пластинок (Цвелев, 1976; Злаки Украины, 1977), при этом традиционно рассматривается структура их средней части (Лотова, Тимонин, 1989). Однако важно иметь полное представление о строении органа. Середину листовой пластинки не сложно определить у здорового листа. Но в летние месяцы в условиях засушливого климата южных регионов у злаков нередко высыхает и обламывается значительная часть листовой пластинки, и тогда понять, где находился средний участок, практически невозможно. С подобными трудностями приходится сталкиваться при диагностике растительного сырья, где остатки злаков могут быть представлены фрагментами вегетативных органов, в том числе листовых пластинок.

Основная задача настоящего исследования – выяснить, как меняется структура в пределах одной листовой пластинки по всей ее длине у некоторых узколистных злаков Волгоградской обл.

Материал и методика

Исследованы листовые пластинки вегетативных побегов у семи видов узколистных злаков Волгоградской обл. из родов ковыль *Stipa* L. (*S. capillata* L., *S. pulcherrima* C.Koch, *S. tirsia* Stev., *S. ucrainica* P. Smirnov), тонконог *Koeleria* Pers. (*K. cristata* (L.) Pers.), овсяница *Festuca* L. (*F. valesiaca* Gaud.) и житняк *Agropyron* Gaertn. (*Agropyron desertorum* (Fisch. ex Link) Schult.). Эти злаки ши-

роко распространены в степных сообществах Волгоградской обл., за исключением *S. pulcherrima*, который относится к редким видам и включен в «Красную книгу» России (Красная книга Российской Федерации, 2008; Флора Нижнего Поволжья, 2006).

Материал собран в 2011–2013 гг. в Дубовском и Иловлинском районах Волгоградской обл., а также в черте г. Волгоград на остепненном участке около главного корпуса Волгоградского государственного университета (ВолГУ). Материал собирали в конце мая – начале июня, у *F. valesiaca* в 2011 г. исследовали также апрельские, июньские и сентябрьские образцы, причем листья брали с одних и тех же растений. Вегетативные побеги фиксировали в этаноле (95°), дальнейшую обработку проводили по стандартной анатомической методике (Барыкина и др., 2004). Поперечные срезы выполняли от руки в нижней части пластинки около влагалища, в средней части пластинки и в верхней части приблизительно на 3–7 мм ниже кончика листа.

Фотографии выполнены с помощью цифровой камеры «DCM 900» и микроскопа «Микмед-5», схематичные рисунки на основе фотографий срезов – в программе Adobe Photoshop CS5.

Результаты

Согласно классификации жизненных форм злаков Т.И. Серебряковой (1971), *Agropyron desertorum* относится к безрозеточным травянистым дерновинным многолетникам, остальные исследованные виды – к розеткообразующим травянистым дерновинным многолетникам.

При сравнении поперечных срезов листовых пластинок вегетативных побегов обращали внимание на их очертания, количество ребер, степень развития моторных клеток, расположение склеренхимы, количество пучков, степень одревеснения тканей. Более подробные описания для листовых пластинок *S. pulcherrima*, *S. tirsia*, *S. ucrainica* и *K. cristata* приведены в ранее опубликованной работе (Горемыкина, 2013).

Ковыли

В средней части листовые пластинки гладкие на абаксиальной поверхности, ребристые на адаксиальной (рис. 1, АП, БП, ВП, ГП; одревеснение тканей показано точками, плотность точек соответствует степени одревеснения). У *S. tirsia* и *S. ucrainica* 6–7 ребер, пластинки слегка сложены. У *S. Capillata* и особенно у *S. Pulcherrima* пластинки раздвинуты. У *S. pulcherrima* имеются обычно от 13 до 15 ребер, у *S. capillata* – от 8 до

12. Ребра хорошо выражены, борозды обычно погружены на половину толщины среза и глубже. Листовые пластинки эпистоматические, устьица не погруженные. Моторные клетки в 2–3 раза больше окружающих их эпидермальных клеток (рис. 2, Б). Они лучше развиты в более глубоких бороздах около средней жилки, чем в менее глубоких краевых бороздах. Для пузырьвидных клеток характерны полное отсутствие одревеснения и более тонкая наружная клеточная стенка, чем у остальных эпидермальных клеток. Опушение имеется на нижней и верхней сторонах листа. Оно представлено у всех исследованных видов мелкими шиповидными и короткими одноклеточными волосками с примесью длинных. Редкие длинные волоски встречаются у *S. tirsia* и *S. ucrainica*. У *S. pulcherrima* и *S. capillata* в этой части пластинки обильно развиваются крупные одноклеточные волоски. Причем у *S. pulcherrima* они находятся преимущественно на боковых поверхностях ребер (в бороздах), а у *S. capillata* распространяются и на вершины ребер. Это является основным различием, отмеченным между данными видами. Обычно имеется сплошной слой склеренхимы под нижней эпидермой, а также субэпидермальные тяжи склеренхимы на вершинах крупных ребер. У *S. capillata* в отдельных случаях слой склеренхимы под нижней эпидермой прерывается. Балки и тяжи склеренхимы сопровождают большую часть проводящих пучков и укрепляют края листовой пластинки.

Проводящие пучки фестукоидного типа, со сплошной одревесневшей механической обкладкой и слабо выраженной паренхимной. У *S. tirsia* и *S. ucrainica* 8–9 проводящих пучков, у *S. pulcherrima* и *S. capillata* имеется 12–16 проводящих пучков. Одревеснение постоянно наблюдалось в этой части пластинки в ксилеме и механической обкладке пучков. Слабое одревеснение иногда присутствовало в склеренхиме *S. tirsia*, одревесневшие склеренхима и верхняя эпидерма отмечены у образцов *S. capillata*. У остальных ковылей эпидерма и склеренхима оставались не одревесневшими.

В нижней части листовые пластинки обычно свернутые, иногда слегка приоткрытые. Площадь поперечного сечения такая же, как в средней части или несколько меньше (рис. 1, АИ, БИ, ВИ, ГИ). У *S. tirsia* и *S. ucrainica* имеется от 3 до 7 ребер, у *S. pulcherrima* и *S. capillata* – от 7 до 14. Иногда краевые борозды едва обозначены, тогда как две центральные борозды обычно доходят до середины среза. Опушение имеется на нижней и верхней сторонах листа. У всех исследованных видов

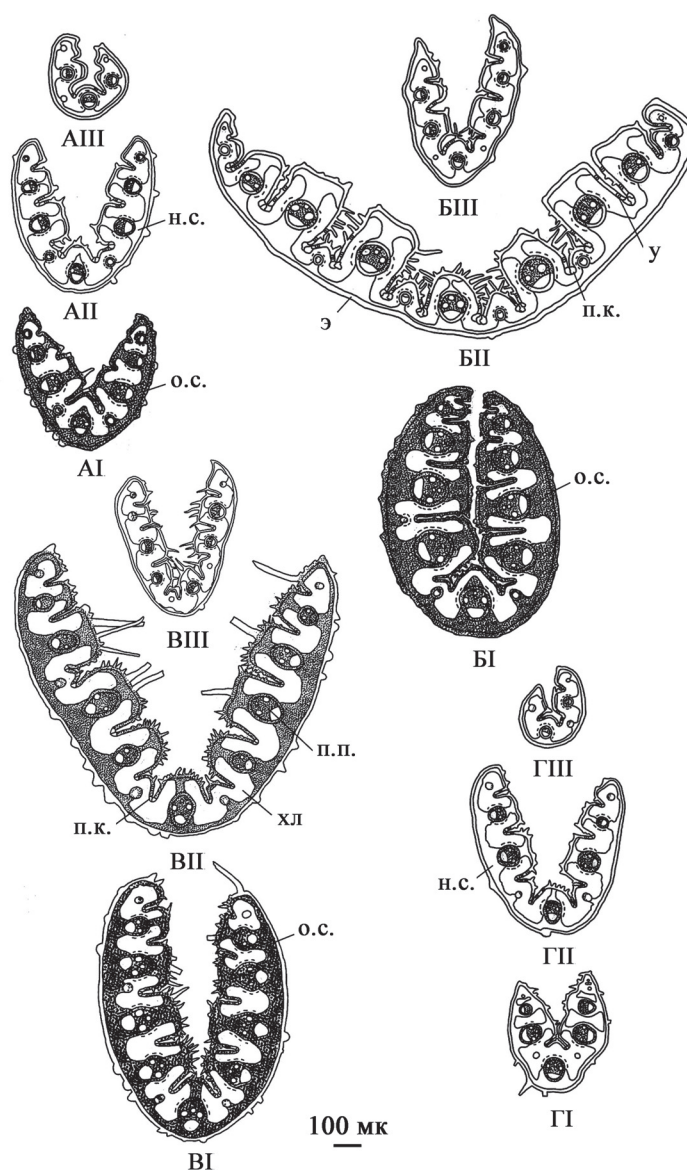


Рис. 1. Поперечные срезы листовых пластинок в нижней (I), средней (II) и верхней (III) части *S. tirsia* (А), *S. pulcherrima* (Б), *S. capillata* (В) и *S. ucrainica* (Г); н.с. – неодревесневшая склеренхима, о.с. – одревесневшая склеренхима, п.к. – пузыревидные клетки, п.п. – проводящий пучок, у – устьице, хл – хлоренхима, э – эпидерма. Точками отмечено одревеснение тканей, плотность точек соответствует степени одревеснения

оно представлено мелкими шиповидными и короткими одноклеточными волосками с некоторой примесью длинных. Пузыревидные клетки мало отличаются по размеру от основных эпидермальных клеток на поперечных срезах. У образцов *S. capillata* отмечались пузыревидные клетки, которые были даже мельче основных эпидермальных клеток (рис. 2, А). У всех видов в этой части среза наблюдалось увеличение объема склеренхимы по сравнению со средней частью. Число проводящих пучков обычно такое же, как в средней части или может уменьшиться на 2–3, что иногда отмечалось у *S. capillata*. У всех исследованных ковылей, кроме *S. ucrainica*, в этой части листа наблюдалось

сильное одревеснение основных эпидермальных клеток (у *S. capillata* только на адаксиальной стороне), склеренхимы, механической обкладки пучков и ксилемы. Также небольшое одревеснение наблюдалось у замыкающих клеток устьиц. У исследованных образцов *S. ucrainica* в этой части листа одревеснение отмечено только в обкладке пучков и в ксилеме. Это единственное различие, которое было отмечено между этим видом и *S. tirsia*.

В верхней части у всех исследованных ковылей лист более или менее свернут, площадь поперечного среза меньше, чем в средней и нижней частях (рис. 1, АIII, БIII, ВIII, ГIII). Количество ребер сокращается до 2–5 у *S. tirsia* и *S. ucrainica*,

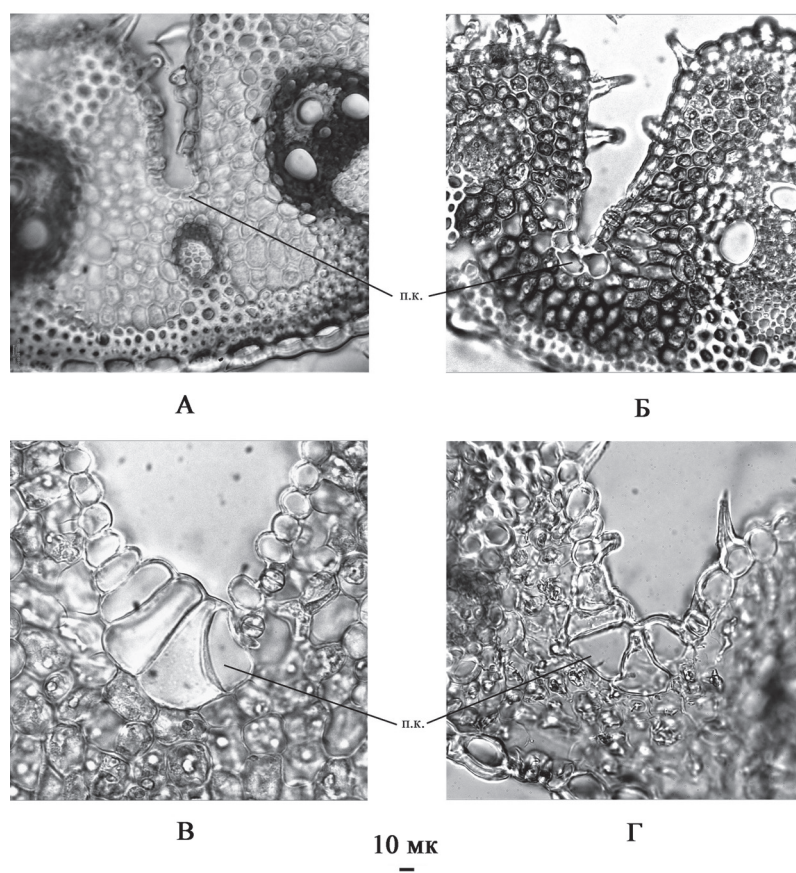


Рис. 2. Пузыревидные клетки *S. capillata* (А), *S. pulcherrima* (Б), *K. cristata* (В) и *A. desertorum* (Г); п.к.- пузыревидные клетки

до 6–10 у *S. pulcherrima* и *S. capillata*. Борозды становятся менее глубокими. У *S. tirsa*, *S. ucrainica* и *S. capillata* моторные клетки развиты, как и в средней части. У образцов *S. pulcherrima* отмечалось уменьшение размеров моторных клеток. У всех исследованных видов опушение представлено короткими трихомами. У всех исследованных ковылей объем склеренхимы сокращается по сравнению с нижней и средней частями. Над пучками исчезают верхние балки, контакт с механической тканью обычно сохраняется только в нижней части пучков. Некоторые мелкие пучки могут полностью терять связь со склеренхимой. Слой склеренхимы под нижней эпидермой становится тонким, местами в один слой клеток, у *S. capillata* он обычно прерывается. Тяжи склеренхимы сохраняются на верхушках боковых ребер, в краевых участках листовой пластинки. Проводящие пучки становятся более мелкими. Общее количество пучков уменьшается до 5–7 у *S. tirsa* и *S. ucrainica* и до 7–10 у *S. pulcherrima* и *S. capillata*. Слабое одревеснение постоянно присутствует в пучках. Оно распространяется на метаксилему и часть обкладки, примыкающей к метаксилеме. Небольшое одревеснение в склеренхиме отмечено у некоторых образцов *S. capillata*.

Тонконог гребенчатый *K. cristata*

В средней части листовые пластинки на абаксиальной стороне слегка бугристые, на адаксиальной имеется 5–7 ребер (рис. 3, АП). Лист часто развернут. Ребра крупные, борозды углублены до середины поперечного сечения и глубже. Листовые пластинки амфистоматические. Устьица погруженные. Моторные клетки превышают по размеру соседние эпидермальные клетки в 4–7 раз (рис. 2, В). Имеются длинные и короткие одноклеточные трихомы, такое же опушение присутствует в нижней и верхней частях пластинки. Под нижней эпидермой склеренхима располагается в виде отдельных тяжей, не связанных с пучками и выдающихся над уровнем мезофилла в виде небольших бугорков. Под верхней эпидермой склеренхима сосредоточена на поверхности ребер, склеренхимные тяжи укрепляют края листовой пластинки. Фестукоидные проводящие пучки (9–13) не контактируют со склеренхимой. Одревеснение отмечено только в пучках: оно распространяется на метаксилему и граничащие с ней клетки механической обкладки, в протоксилеме одревеснение выражено очень слабо. Такое же одревес-

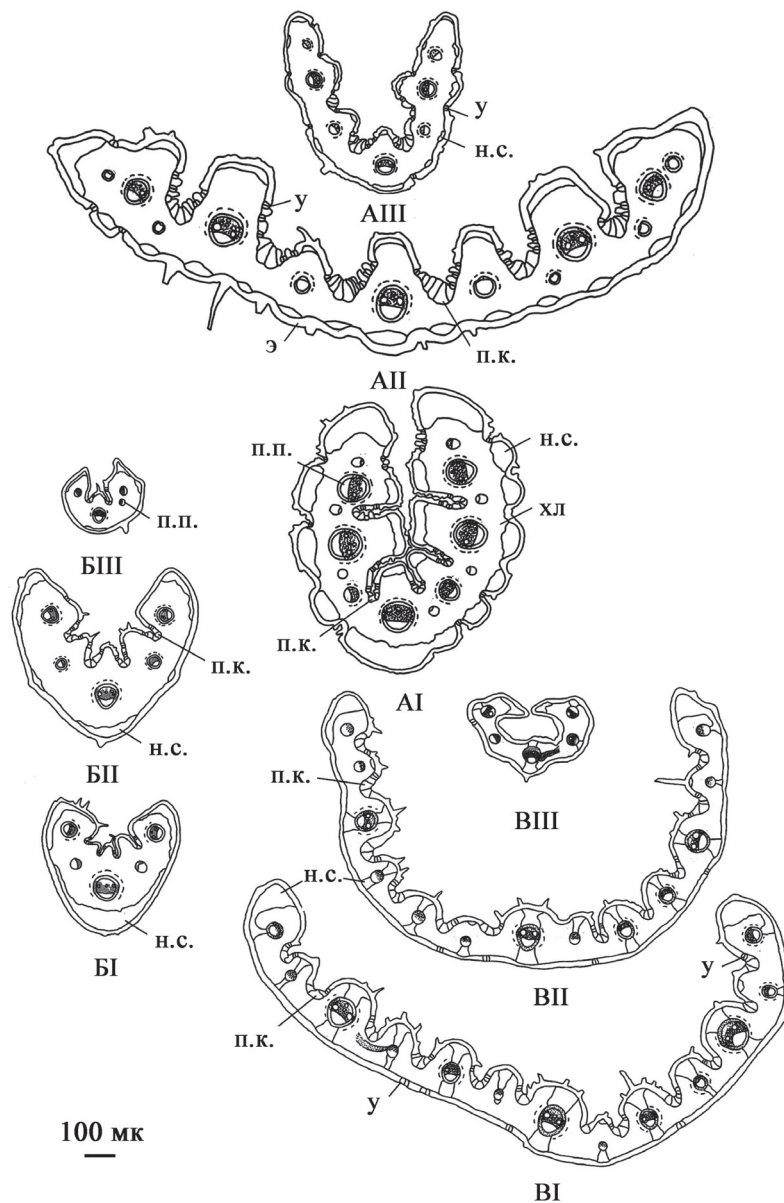


Рис. 3. Поперечные срезы листовых пластинок *K. cristata* (А), *F. valesiaca* (Б) и *A. desertorum* (В) в нижней (I), средней (II) и верхней (III) части. Остальные обозначения такие же, как на рис. 1

нение сохраняется в нижней и верхней частях пластинок.

В нижней части листовая пластинка вдоль сложенная, на абаксиальной поверхности явно бугристая, на адаксиальной имеется 3–5 ребер (рис. 3, AI). Борозды доходят не более чем до середины сечения листовой пластинки. Моторные клетки слабо выражены, по размерам не отличаются от соседних эпидермальных клеток или превышают их не более чем в два раза. Толщина тяжей склеренхимы увеличивается. Число пучков обычно возрастает до 11–15.

В верхней части площадь поперечного сечения листовой пластинки уменьшается по сравнению со средней и нижней частью (рис. 3, AIII). Снаружи поверхность почти гладкая, внутри имеется 4–5

ребер, средние борозды углублены менее чем на половину, краевые почти не выражены. Крупные моторные клетки находятся в центральных относительно глубоких бороздах. Тяжи склеренхимы и проводящие пучки становятся меньше, чем в средней части. Число пучков сокращается до 7–8, под бороздами они исчезают.

Типчак *F. valesiaca*

В средней части листовые пластинки всегда свернутые, слегка приоткрытые, на нижней поверхности гладкие, на верхней имеется 3 ребра (рис. 3, BI). Борозды обычно не доходят до середины среза. Листовые пластинки эпистоматические. Устьица не погружены в ткань листа. Моторные клетки несколько крупнее, чем основ-

ные эпидермальные клетки, это бывает заметно в центральных бороздах. Трихомы в виде мелких шиповидных одноклеточных волосков. Склеренхима представлена тремя крупными тяжами, расположенными субэпидермально под срединной жилкой и в краевых участках пластинки. Между этими тяжами под нижней эпидермой обычно находятся два более тонких тяжа склеренхимы. У листовых пластинок, отрастающих к середине лета в условиях низкой влажности и высоких дневных температур, тяжи склеренхимы крупнее, чем у пластинок, развивающихся весной и осенью. Пять проводящих пучков фестукоидного типа не контактируют со склеренхимой. Одревеснение варьирует от незначительного (охватывающего только проводящие элементы ксилемы и часть обкладки пучка, примыкающей к метаксилеме) до сильного, которое распространяется на основные эпидермальные клетки, устьица, склеренхиму, ксилему и всю обкладку пучка. Одревеснение хорошо выражено у июньских образцов, у весенних и осенних образцов оно более слабое. Одревеснение никогда не затрагивает моторные клетки.

В нижней части общие очертания среза, количество пучков и ребер сохраняются, борозды становятся менее глубокими (рис. 3, Б). Площадь поперечного сечения может быть немного меньше, чем в средней части. Моторные клетки практически не выражены.

Объем склеренхимы всегда увеличен по сравнению со средней частью листовой пластинки. Помимо трех крупных тяжей склеренхимы обычно присутствуют узкие промежуточные тяжи, которые нередко простираются от одного основного тяжа до другого, соединяя их в одно целое, или контактируют с одним из крупных тяжей. У отдельных июньских образцов даже отмечены контакты проводящих пучков с мощным неравномерным слоем склеренхимы. Одревеснение в нижней части пластинки, как правило, лучше выражено, чем в средней, хотя степень одревеснения тканей также варьирует от сильной в середине лета до слабой весной и осенью. В начале и конце вегетационного периода одревеснение, как и в средней части пластинки, может наблюдаться только в ксилеме и обкладке пучка.

Верхний участок листа у большинства летних образцов высыхает вплоть до середины листовой пластинки и обламывается. Следует отметить, что большая часть листьев укороченных вегетативных побегов и листья генеративных побегов в разгар лета отмирают полностью. Неповрежденные листовые пластинки присутствуют в весенних и осенних сборах. У таких листьев верхняя часть

имеет меньшую площадь поперечного сечения по сравнению с нижней и средней частями, количество ребер сокращается до одного (рис. 3, БП). Моторные клетки не выражены. Сохраняются 3–4 очень тонких тяжа склеренхимы. Пучки становятся мельче. Их количество уменьшается до 3–4. Одревеснение обычно слабое, отмечается в ксилеме и обкладке пучков.

Житняк пустынный *A. desertorum*

В средней части листовые пластинки развернутые или частично свернутые (рис. 3, ВП). Нижняя поверхность гладкая, редко со слабо выраженным килем под средней жилкой, верхняя имеет 7–13 ребер. Борозды обычно доходят до середины поперечного сечения пластинки и глубже. Листья амфистоматические. Устьица не погруженные. Моторные клетки хорошо заметны в бороздах, они превышают размеры соседних эпидермальных клеток в 3–4 раза (рис. 2, Г). Трихомы в виде мелких шипиков на абаксиальной поверхности и в виде длинных одноклеточных волосков на адаксиальной. Склеренхима представлена узкими балками и тяжами. Она сопровождает фестукоидные проводящие пучки и укрепляет края листовой пластинки. Со склеренхимой контактируют крупные и средние пучки, мелкие полностью окружены хлоренхимой, но над (или под) ними могут находиться тонкие субэпидермальные склеренхимные тяжи.

Пучков, как правило, от 8 до 15. Одревеснение обычно отмечается в ксилеме и части механической обкладки пучка, примыкающей к метаксилеме, иногда распространяется на всю обкладку. Одревеснение склеренхимы наблюдается редко и бывает очень слабым.

В нижней части общие очертания среза такие же, как и в средней части (рис. 3, В). Площадь поперечного среза может незначительно увеличиться. Листья иногда имеют слабо выраженный киль под срединной жилкой, который не всегда сохраняется в средней части пластинки. Количество ребер чаще остается таким же. Реже отмечается увеличение или уменьшение количества ребер на 1–2 по сравнению со средней частью. Моторные клетки также хорошо выражены, как и в средней части. Характер опушения не меняется. Объем склеренхимы может незначительно увеличиться около мелких пучков – у некоторых из них появляются балки вместо тонких субэпидермальных тяжей. Пучков, как правило, от 10 до 15. Обычно их количество такое же, как в средней части, или увеличено на 1–2, редко на 3, за счет мелких пучков. Одревеснение такое же, как и в средней части.

Верхняя часть листовой пластинки у исследованных образцов обычно сохраняется у двух верхних листьев вегетативного побега. У расположенных ниже листьев концевой участок длиной 3–5 мм, как правило, отмерший. Срез этой части листовой пластинки имеет значительно меньшую площадь, чем в верхней части (рис. 3, VIII). Он свернутый, с абаксиальной стороны обычно со слабо выраженными ребрами, с адаксиальной стороны с 3–4 ребрами или вообще без ребер (чем ближе к кончику листа, тем слабее выражены ребра). Борозды по сторонам верхних ребер слабо выражены, углубляются в листовую пластинку обычно менее, чем на половину ее ширины. Моторные клетки не выражены. Склеренхима в виде 1–2 балок из нескольких волокон контактирует с частью пучков, а также находится в краевых участках пластинки. Пучки становятся мелкими. Их количество сокращается до 3–6. Одревеснение листа такое же, как и в нижних участках.

Обсуждение результатов

У степных злаков не всегда возможно определить середину листовой пластинки из-за отмирания верхней части листа в летний период. Такие же сложности неизбежны при диагностике растительного сырья. Поэтому при составлении ключа для такого рода объектов необходимо иметь в виду, что исследователю, возможно, придется работать со срезами разных участков пластинок.

На родовом уровне исследованные объекты хорошо различимы как по нижним, так и по средним срезам листовых пластинок. Ценность срезов верхней части для диагностики невелика, так как она часто отсутствует в собранном материале или представлена отмирающими участками, анатомическая обработка которых затруднена. Важными признаками для определения родовой принадлежности исследованных объектов на срезах разного уровня являются количество ребер на адаксиальной поверхности, расположение устьиц, склеренхимы и в некоторых случаях число пучков. Ковыли отличают эпистоматические листовые пластинки, наличие не менее 3 ребер на адаксиальной поверхности, склеренхима, подстилающая нижнюю поверхность пластинки и вершины ребер, контактирующая практически со всеми пучками, число пучков не менее 8. У типчака листовые пластинки также эпистоматические, ребер не более 3, склеренхима представлена отдельными неравными тяжами под нижней эпидермой и в краях пластинки, контакт с пучками, как правило, отсутствует, пучков 5. На нижних срезах у летних образцов *F. valesiaca* склеренхима может сливаться в единый

неравномерный массив с утолщением под срединной жилкой и в краях листовой пластинки. В таком случае изредка наблюдается контакт склеренхимы с 1–2 пучками.

Тонконог гребенчатый и житняк пустынный имеют амфистоматические листовые пластинки с 8–15 проводящими пучками. У тонконога гребенчатого верхняя поверхность пластинок с 3–7 ребрами, склеренхима в виде отдельных тяжей под нижней и верхней эпидермой не связана с пучками. У житняка пустынного листовые пластинки с 5–13 ребрами, склеренхима в виде балок сопровождает практически все проводящие пучки.

На видовом уровне исследованные ковыли не во всех случаях можно отличить друг от друга, используя поперечные срезы разного уровня. *S. pulcherrima* и *S. capillata* имеют более широкие листовые пластинки с большим количеством ребер и пучков, чем у *S. tirsa* и *S. ucrainica*. Но количество ребер и пучков варьирует, и некоторые крайние значения могут совпадать или быть очень близкими у ковылей с узкими и с широкими листовыми пластинками. Отличия в опушении между *S. pulcherrima* и *S. capillata* проявляются только на срезах в средней части. Различия в одревеснении между *S. tirsa* и *S. ucrainica* могут иметь место из-за условий произрастания, в чем мы убедились, наблюдая за динамикой одревеснения у типчака в течение вегетационного периода 2011 г. Изучение листовых пластинок *F. valesiaca*, взятых в разные периоды вегетации с одних и тех же растений, показали, что одревеснение и сам объем склеренхимы зависят от времени формирования листа. К середине лета отрастают листья с большим объемом склеренхимы и более сильным одревеснением, чем весной и осенью, что, безусловно, надо учитывать, поскольку особенности склеренхимы рассматривают в качестве одного из самых важных диагностических признаков овсяниц (Алексеев, 1975, 1980).

Для диагностики видов тонконога предлагается использовать размеры пузыревидных клеток (Калениченко, Прокудин, 1970). Однако размеры этих клеток могут существенно отличаться в нижней и средней частях пластинки, что наблюдалось у *K. cristata*.

Одним из диагностических признаков для видов житняка считается наличие или отсутствие киля (Злаки Украины, 1977). Наши исследования показали, что у житняка пустынного слабо выраженный киль может присутствовать в нижней части среза не у всех листовых пластинок побегов одного и того же растения. Если киль присутствует в нижней части, то в средней части той же пластинки он может сохраняться или исчезать.

Таким образом, использование ряда анатомических признаков для диагностики злаков в некоторых случаях может оказаться неэффективным. Изменения в анатомической структуре, которые происходят в листовой пластинке от основания к верхней ее части, отличались у видов с укороченными (розеточными) побегами (ковыли, тонконог гребенчатый и типчак) и у вида с удлинненными (безрозеточными) вегетативными побегами (житняк пустынный).

У пяти исследованных розеточных злаков нижняя часть листовых пластинок укороченных вегетативных побегов обладает большей прочностью, чем выше расположенные участки за счет развития значительного объема склеренхимы и неспособности к разворачиванию. Последнее в свою очередь происходит из-за того, что борозды со слабо выраженными моторными клетками в этой части листа очень мелкие. Они не обеспечивают возможность изменения формы сечения листа. Здесь листовая пластинка постоянно имеет форму уголка, которая жестче линейной конструкции. Свернутый лист, как известно, постоянно сохраняет вертикальное положение (Xiangetal., 2012). Прочность базальной части пластинки у исследованных образцов также нередко усиливается одревеснением склеренхимы и эпидермы.

В средней части пластики ее жесткость снижается – уменьшается объем склеренхимы, углубляются борозды, моторные клетки становятся хорошо выраженными – лист получает возможность раскрываться в той или иной степени. Одревеснение склеренхимы и эпидермы обычно не наблюдается или ослабевает по сравнению с нижней частью.

Прочность базальной части пластинки розеточных плотнокустовых злаков связана с тем, что она в значительной степени обеспечивает ориентацию всей листовой пластинки в пространстве, чего не может делать укороченный стебель. Жесткая базальная часть не полегает, не изгибается и вместе с влагалищем поддерживает остальную часть пластинки, обеспечивая ей оптимальное положение. При этом торчащие вверх листья, расположенные на укороченных побегах, не затеняют друг друга и не подвергаются действию избытка солнечной радиации, так как большая часть солнечных лучей скользит вдоль их поверхности, что особенно важно в условиях интенсивного освещения, в которых находятся степные сообщества.

У безрозеточного житняка пустынного, имеющего удлинненные побеги, иной характер изменения анатомической структуры вдоль листовой пластинки. Здесь не наблюдается явного усиления жесткости базальной части по сравнению с вышерасполо-

женными участками – объем склеренхимы в нижней части пластинки немного больше, чем в середине, и существенно меньше, чем в нижних частях пластинок розеточных злаков. Глубокие борозды с хорошо развитыми моторными клетками в основании пластинки такие же, как и в середине, поэтому лист способен к разворачиванию в самой нижней части. Отсутствие большей жесткости в нижней части листовых пластинок у житняка пустынного очевидно связано с тем, что у удлинненных побегов функцию обеспечения ориентации листовой пластинки в пространстве берет на себя хорошо развитый стебель, и усиление базальной части пластинки сокращается. Поэтому практически нет различий в анатомической структуре между срезами листовых пластинок в нижней и средней частях у этого безрозеточного злака, тогда как у исследованных розеточных злаков различия весьма существенны.

Следует обратить внимание на то, что верхушка у всех исследованных листьев свернута на адаксиальную сторону. Можно предположить, что вместе со сложенной уголком нижней частью эти участки служат направляющими при сворачивании всей пластинки. У житняка пустынного нижняя часть пластинки хотя и способна разворачиваться, но влагалище, с которым она непосредственно связана, не дает листовой пластинке полностью развернуться в месте пластинчато-влагалищного сочленения, и в этой точке тоже существует небольшой уголок.

Размер пузыревидных клеток значительно варьировал у исследованных образцов. Их роль в сворачивании листа не вполне ясна, есть сомнения в том, что эти клетки имеют прямое отношение к гигроскопическим движениям пластинки (Evert, 2006). Основной причиной таких движений, возможно, является обезвоживание склеренхимы листа, но очевидно также и то, что тургор пузыревидных клеток падает при сворачивании и повышается при разворачивании листа (Arber, 2010). Ряд исследований свидетельствует о причастности пузыревидных клеток к подобным движениям. В частности, работы, проведенные на мутантах риса, показывают связь способности листовой пластинки к сворачиванию с количеством и расположением пузыревидных клеток (Jing-Jing Xiang et al., 2012). Результаты ультраструктурных исследований пузыревидных клеток, которые убеждают в их метаболической активности и тесной симпластической взаимосвязи друг с другом и с соседними эпидермальными клетками, также рассматривают в качестве косвенного доказательства их участия в моторике листа злаков (Jane, Chiang, 1991; Alvarez et al., 2008).

В проведенном исследовании мы наблюдали хорошо развитые моторные клетки в бороздах, не менее чем на половину углубленных в листовую пластинку. У розеточных злаков они практически не были выражены в мелких бороздах базальной части, не способной к сворачиванию-разворачиванию, что также можно рассматривать в качестве косвенного доказательства участия этих клеток в движении листа.

Можно предположить, что потеря тургора моторными клетками, которые находятся в глубоких бороздах, является процессом, позволяющим избежать негативного последствия сворачивания листа. Очевидно, что сворачиваться, не травмируя и не деформируя ткани, могут только листья с очень тонкой листовой пластинкой или с глубокими бороздами, как у злаков. Но даже в районе борозд неизбежно возникновение напряжения и некоторой деформации слоя тканей, расположенного ближе к адаксиальной поверхности. Это напряжение будет гаситься, а деформация компенсироваться за счет изменения формы крупных тонкостенных неодревесневших моторных клеток. Пузыревидные клетки, потерявшие тургор, становятся мягкими, податливыми к воздействию окружающих тканей при сворачивании листа, в результате чего снижаются жесткость и упругость части листовой пластинки, примыкающей ко дну борозды. Таким образом, сворачивание

листа не будет встречать сопротивления, которое могло бы привести к травмированию тканей. Становится понятным, почему эти клетки никогда не одревесневают, в то время как все остальные элементы эпидермы (основные эпидермальные клетки, устьица и трихомы) могут подвергаться одревеснению.

Выводы

1. Анатомическая структура листовых пластинок злаков может быть связана с особенностями их жизненных форм. У листовых пластинок розеточных злаков наблюдается усиление жесткости нижней части листовой пластинки. У листовых пластинок безрозеточных побегов базальные части не обладают значительно большей прочностью, чем выше расположенные участки.

2. При использовании особенностей расположения склеренхимы в диагностических целях следует учитывать, что этот признак подвержен сезонной изменчивости и также зависит от участка листа, на котором сделан срез.

3. Использование только средней части листовой пластинки для анатомического исследования с диагностическими целями у злаков засушливых регионов затруднительно, поскольку в летний период листовая пластинка может отмирать на значительную длину, и определение середины в таком случае невозможно.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев Е.Б. Узколистные овсяницы (*Festuca* L.) европейской части СССР // Новости систематики высших растений. 1975. Т. 12. С. 11-43.
- Алексеев Е.Б. Овсяницы Кавказа. М., 1980. 164 с.
- Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г. и др. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М., 2004. 312 с.
- Бегучев П.П., Вознесенская Р.Л. Ключ для определения наиболее распространенных дикорастущих злаков Нижнего Поволжья в нецветущем состоянии. Волгоград, 1976. 56 с.
- Горемыкина Е.В. Анатомические особенности некоторых степных злаков Волгоградской области // Вестн. ВолГУ. Сер. 11. Естественные науки. 2013. Вып. 1(5). С. 4-12.
- Калениченко М.Г., Прокудин Ю.И. Анатомическое строение листьев некоторых видов тонконога (*Koeleria* Pers.) флоры Украины // Биологические науки. 1970. № 9. С. 52-57
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / Сост. Р.В. Камелин и др. М., 2008. 855 с.
- Лотова Л.И., Тимонин А.К. Сравнительная анатомия высших растений. М., 1989. 80 с.
- Прокудин Ю.И., Вовк А.Г., Петрова О.А. и др. Злаки Украины. Киев, 1977. 518 с.
- Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М., 1971. 360 с.
- Флора нижнего Поволжья. Т. 1 / Под ред. А.К. Скворцова. М., 2006. 435 с.
- Цвелев Н.Н. Злаки СССР / Под ред. А.А. Федорова. Л., 1976. 788 с.
- Arber A. The *Gramineae*: A Study of Cereal, Bamboo and Grass. N.Y., 2010. 506 p.
- Alvarez J.M., Rocha J.F., Machado S.R. Bulliform cells in *Loudetiopsis chrysothrix* (Nees) Conertand *Tristachya leiostachya* Nees (Poaceae): structure in relation to function // Braz. arch. biol. technol. 2008. Vol. 51. N 1. P. 113-119.
- Evert R.F. Esau's Plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function and development. New Jersey, 2006. 601 p.
- Jane W.N., Chiang S.H.T. Morphology and development of bulliform cells in *Arundo formosana* Hack // Taiwan. 1991. Vol. 36. N 1. P. 85-97.
- Jing-Jing Xiang, Guang-Heng Zhang, Qian-Qian, Hong-Wei Xue. Semi-rolled leaf1 encodes a putative glycosylphosphatidylinositol-anchored protein and modulates rice leaf rolling by regulating the formation of bulliform cells // Plant Physiology. 2012. Vol. 159. P. 1488-1500.

VARIABILITY OF ANATOMICAL STRUCTURES WITHIN A SINGLE BLADE IN SOME STEPPE GRASSES

D.K. Batyrbekova, E.V. Goremykina, A.A. Losev, S.A. Majorov

The blade anatomy of *Stipa capillata* L., *S. pulcherrima* C.Koch, *S. tirsia* Stev., *S. ucrainica* P.Smirnov, *Koeleria cristata* (L.) Pers.), *Festuca valesiaca* Gaud.), *Agropyron desertorum* (Fisch. ex Link) Schult. is described. The differences between the low and the upper parts of the blade may depend on the grass life-form. The volume of blade sclerenchyma depends both on the environmental conditions and on the location of the cut. The data should be considered when using this feature for diagnostic purposes.

Key words: leaf blade anatomy, steppe grasses, life-form.

Сведения об авторах: *Батырбекова Дарья Калиматовна* – бакалавр кафедры биологии института естественных наук Волгоградского государственного университета (bot@volsu.ru; daryabatyrbekova@mail.ru); *Горемыкина Евгения Вячеславовна* – доцент кафедры биологии института естественных наук Волгоградского государственного университета, канд. биол. наук (goremykina.eugenia@gmail.com); *Лосев Александр Андреевич* – бакалавр кафедры биологии института естественных наук Волгоградского государственного университета (alekswake@gmail.com); *Майоров Сергей Александрович* – бакалавр кафедры биологии института естественных наук Волгоградского государственного университета (dikyagux@mail.ru).

УДК 58: 582

МОРФОЛОГИЯ И НОМЕНКЛАТУРА «ЖЕЛТОЦВЕТКОВЫХ» *ACHILLEA* L. СРЕДНЕЙ ПОЛОСЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

М.Н. Борский

«Желтоцветковые» *Achillea* – группа трудноразличимых таксонов рода *Achillea* L., не имеющая таксономического ранга. В настоящее время она включает 5 видов: *A. micrantha* Willd., *A. biebersteinii* Afan., *A. leptophylla* M. Bieb., *A. taurica* M. Bieb. и *A. micranthoides* Klokov. Диагнозы данным таксонам были даны по единичным экземплярам и без учета внутривидового полиморфизма, который, как показывают гербарный материал и наши сборы, очень широк. При этом большинство изучаемых таксонов имеют очень краткие диагнозы, а информация о происхождении аутентиков крайне скудна. Описания многих таксонов, приводимые авторами XIX–XX вв., противоречат протологам видов. Таксономия группы очень запутана из-за того, что за некоторыми видами в литературе закрепились невалидные названия. Например, под названием «*A. micrantha*» фигурируют три таксона с разными признаками. Два из них описал С.Л. Willdenow (1789, 1804), а один – М. Bieberstein (1808). Впоследствии таксон, описанный в 1804 г., получил в 1961 г. название «*A. biebersteinii*» (Афанасьев, 1961), таксон 1808 г. до сих пор не имеет валидного названия. Гербарные образцы и материалы наших сборов показывают высокое сходство изучаемых видов. По количественным признакам между таксонами отсутствуют хиатусы, что заставляет отводить данным признакам лишь вспомогательное значение. Анализ качественных признаков также не позволяет провести четких границ между таксонами, поскольку в сборах часто встречаются экземпляры с эклектичным набором признаков. Исходя из того, что таксоны группы достоверно не различаются даже по малому числу признаков, можно сделать вывод, что *A. biebersteinii*, *A. leptophylla* и *A. taurica* следует считать синонимами *A. micrantha*. Только один вид – *A. micranthoides* – проявляет несколько большую степень самостоятельности, достоверно отличаясь от остальных видов по ряду признаков (в том числе по признакам генеративных органов), и поэтому может считаться самостоятельным таксоном.

Ключевые слова: *Achillea*, таксономия, номенклатура, европейская часть России.

«Желтоцветковые» *Achillea* L. – комплекс трудноразличимых видов из состава рода *Achillea*, обладающих ложноязычковыми цветками преимущественно желтой окраски и короткими вертикальными корневищами. Данная группа не имеет таксономического ранга. Ее наиболее характерные признаки рассматриваются исследователями рода (Зиман, Клоков, 1985) как примитивные признаки для *Achillea* в целом. «Желтоцветковые» *Achillea* имеют обширный ареал, включающий Центральную и Восточную Европу, Северную Африку, Юго-Западную Азию и Западную Сибирь. Таксономия и номенклатура группы крайне сложны и запутаны; их варианты существенно различаются у разных авторов.

Для степной зоны территории Европейской России данная группа обычно включает 5 видов (Цвелев, 1994): *A. micrantha* Willd. (*A. gerberi* Willd., *A. gerberi* var. *bipinnata* Smalch.), *A. biebersteinii* Afan. (*A. micrantha* Willd., *A. micrantha* M. Bieb., *A. millefolium* var. *micrantha* Smalch. и

gerberi M. Bieb.), *A. leptophylla* M. Bieb. (*A. gerberi* var. *leptophylla* Smalch.), *A. taurica* M. Bieb. и *A. micranthoides* Klokov. Все перечисленные виды входят в состав гемипсаммофитных типчаково-тырсовых степей (Лавренко, 1980) юго-востока Европейской России. Кроме того, данные таксоны встречаются по песчаным берегам рек или заселяют степи с иными типами почв в юго-западных областях страны. Нередко произрастают совместно друг с другом. Данный видовой комплекс представляет научный интерес по причине широкого полиморфизма по большинству диагностических признаков, что затрудняет определение и диагностику. Сложности в диагностике вызваны тем, что данные таксоны были описаны в конце XVIII – начале XIX вв., т.е. в «период типологической концепции вида» (Скворцов, 1987) по единичным экземплярам и с очень краткими диагнозами. Позднее (конец XIX – начало XX вв.) накопление и последующее изучение обширного гербарного материала показало высокое внутриви-

довое многообразие каждого таксона «желтоцветковых» *Achillea*, которое носит континуальный характер. По большинству диагностических признаков «желтоцветковых» *Achillea* не наблюдается хиатусов между «таксонами»; ареалы и экология видов совпадают, а ДНК-последовательности различаются незначительно (Ehrendorfer, 2006). Все это заставляет критически взглянуть на их видовой состав.

История изучения данной группы начинается в 1780 г., когда I.I. Reichard в «Systema Plantarum» (Reichard, 1780) выделил в составе *Achillea* внутривидовую группу, включавшую 8 видов с желтым венчиком («corollis flavis»). На тот момент в упомянутую группу входили только южно-европейские виды, не встречающиеся на территории России. Однако С.L. Willdenow (1789) в «Tractatus botanico-medicus de Achilleis» описывает таксон *A. micrantha*, известный для всей Восточной Европы. Для этого вида автор указывает «Folia radicalia et infima caulina linearia pinnatifida, laciniis parvis oblongis trifidis; caulina linearia pinnatifida» (прикорневые и нижние стеблевые листья перисто-надрезанные, доли продолговатые, тройчатые (с. 33.)). В «Species Plantarum». С.L. Willdenow (1804) приводит новый, очень похожий на предыдущий, вид – *A. gerberi*. Одновременно с этим С.L. Willdenow (1804) в «Species Plantarum» вторично использует название «*A. micrantha*», присваивая его таксону, описанному им в данной работе de novo. В диагнозе нового вида написано: «folia pollicari vel sesquipollicaria pubescentia pinnata, pinnis tripartitis, laciniis lanceolatis integerrimis... Calyx oblongus» (взрослые листья перистые, доли ланцетные, чашечка продолговатая (с. 2209)). Именно под названием, приведенным в «Species Plantarum» (Willdenow, 1804), таксон фигурирует во многих иностранных и отечественных трудах, особенно изданных до 1961 г. Но К.С. Афанасьев (1961), считающий *A. gerberi* синонимом *A. micrantha* (sensu Willdenow, 1789), во «Флоре СССР» обращает внимание на некорректность «привычного и утвердившегося» названия «*A. gerberi*» и настаивает на валидности названия *A. micrantha*. Более позднему таксону, получившему в 1804 г. незаконное название «*A. micrantha*», К.С. Афанасьев предлагает дать новое наименование – *A. biebersteinii*. Большинство авторов, например I.V.K. Richardson (1976), разделяют точку зрения К.С. Афанасьева.

Многие авторы (Шмальгаузен, 1897; Келлер, 1936; Привалова, 1969), описывая *A. micrantha* и *A. biebersteinii*, цитируют не протологи С.L. Willdenow (1789, 1804), а «Flora taurico-caucasica»

(Bieberstein, 1808), в которой данным таксонам приписываются признаки, противоречащие первоначальным диагнозам. У М. Bieberstein (1808) в диагнозе *A. gerberi* (т.е. *A. micrantha*) написано: «foliis tomentosocanis pinnatifidis; lobis incifodentatis» (листья перистые, войлочноопушенные, доли линейно зубчатые (с. 333)), а в диагнозе *A. micrantha* (т.е. *A. biebersteinii*): «foliis hirsutis bipinnatifidis: laciniis lanceolatis integerrimis... Calycibus ovatis» (листья дваждыперистые, доли ланцетные, чашечка овальная (с. 334)). Очевидно, что М. Bieberstein и С.L. Willdenow подразумевают под одними и теми же названиями разные таксоны. Таким образом, название «*A. micrantha*» было использовано за историю изучения рода трижды: в 1789, 1804 и 1808 гг.

Во «Flora taurico-caucasica» М. Bieberstein (1808) дает диагнозы еще двум таксонам (*A. leptophylla* и *A. taurica*), сходным между собой, которые различаются формой листовых сегментов и интенсивностью общего опушения. Для *A. leptophylla* указаны: «laciniis oblongis» (продолговатые, тупые) сегменты (с. 335), а для *A. taurica*: «laciniis linearibus; pinnis lacinulisque vulgo tamen longioribus et angustioribus» (более длинные и узкие, заостренные, линейные) сегменты и «facies praecedentis, fed humilior non ramosa et tota tomento lanuginosa» (опушенный; менее разветвленный, чем предыдущий вид т.е. *A. leptophylla*) (с. 334).

Е.М. Кондратюк в примечаниях к «Флоре УРСР» (1962) указывает, что М. Bieberstein во «Flora taurico-caucasica» (1819) рассматривает *A. taurica* в качестве формы *A. leptophylla*: *A. leptophylla* var. *taurica*» (с. 264). Однако на указанной странице «Flora...» (564) речь идет об *Artemisia taurica*. Но на страницах 584–585 написано: «Nimis affinis *A. leptophyllae*, quâcum mediante varietate» (*A. taurica* имеет очень низкое сродство с *A. leptophylla*; может рассматриваться как вариация). Таким образом, информация Е.М. Кондратюка (1962) не соответствует действительности.

М.В. Клоков (1954) описал *A. micranthoides*, диагноз которого по многим признакам совпадает с диагнозом *A. biebersteinii* (*A. micrantha*) М. Bieberstein (1808). По этой причине у Л.А. Приваловой (1969) вид, приводимый М. Bieberstein, сведен в синонимы к *A. micranthoides*. Положение *A. micranthoides* в структуре рода всегда было неопределенным. Его относили к секции *Filipendulina* DC., а затем, соответственно, к секции *Micrantha* Klokov et. Kritska. М.В. Клоков (1985) и Н.Н. Цвелев (1994) условно относят *A. micranthoides* к секции *Nobilia* Klokov et. Kritska.

Ситуация с «*A. gerberi*», описанным М. Bieberstein (1808), выглядит крайне странной. Его название могло бы нарушать принцип приоритета, если бы название таксона, чей приоритет оно могло бы нарушать, само бы не нарушало принцип приоритета. Это самый редко упоминаемый вид разбираемой нами группы.

В единственной изданной по данному роду монографии (Клоков, 1985) и «Флоре европейской части СССР» (Цвелев, 1994) для «желтоцветковых» *Achillea* пренебрегаются признаки, указанные в протоколах: форма листовых сегментов, характер опушения, плотность соцветий и форма обертки. Вместо этого система группы выстраивается на форме концевых сегментов листа и сочетании двух количественных параметров: длины обертки соцветия и длины листового шипика.

Материалы и методы

Для исследования морфологии «желтоцветковых» *Achillea* нами было собрано около 700 экз. (Самарская обл.: Борский р-н; Оренбургская обл.: Колтубанский р-н) (июль–август 2013 г.), и дополнительно проанализирован весь материал, имеющийся в гербариях (LINN, В, PVB, TLT, MV и МНА). Материал собран в 20 степных ценопопуляциях. Диагностику проводили по 55 признакам (Willdenow, 1789, 1793; Bieberstein, 1808, 1019; Шмальгаузен, 1897; Келлер, 1936; Афанасьев, 1961; Кондратюк, 1962; Клоков, 1985; Цвелев, 1994) (табл. 1).

Данные были обработаны в программе PAST Paleontological Statistics 3.01 (Hammer, Harper, Ryan, 2001) в целях выявления корреляций между признаками (Univariate. Correlation.), а также методом кластерного анализа UPGMA (Multivariate. Clustering. Classical) и методом главных координат (Multivariate. Ordination. Principal coordinates (PCoA)) с применением дистанции Говера (в той же программе).

Результаты и обсуждение

Собранные нами особи формально могут быть определены как *A. micrantha*, *A. biebersteinii*, *A. leptophylla*, *A. taurica* и *A. micranthoides*. Количественные признаки (общая высота, длина черешков, длина листовых сегментов первого порядка, длина листового шипика, длина конечного сегмента листа, ширина конечного сегмента листа, ширина стержня листа, ширина центральной жилки листа, длина цветоножки, длина обертки соцветия, Ширина обертки соцветия, длина листочков обертки, ширина листочков обертки, длина язычков краевых цветков, ширина язычков краевых

цветков), подвергнутые статистическому анализу (Univariate. Correlation.), показали низкую надежность. Корреляции между их парами незначительны – коэффициент Пирсона (Pearson) составляет не более 0,14. Кроме того, изученные виды по количественным признакам (например, по длине листовых сегментов, ширине стержня листа, длине листового шипика и длине обертки соцветия) достоверно не различаются (рис. 1). По остальным количественным признакам различия между видами еще менее отчетливы. Вследствие этого мы были вынуждены отвести количественным признакам лишь вспомогательную роль в систематике группы.

Все особи данного видового комплекса не различаются по ряду качественных признаков, а именно: короткие вертикальные корневища, плоские листья, малозаметный точечный рисунок, форма листьев, оберток соцветий и форма общего соцветия, килеватые листочки обертки соцветия. Многие признаки не коррелируют с остальными признаками (коэффициент Спирмена менее 0,03), что не позволяет использовать их в систематике данной группы. Таковы, например, окраска венчика или форма конечного листового сегмента.

Вышеупомянутые признаки более полезны при изучении иных видов рода *Achillea*. По этой причине мы свели набор изучаемых признаков к списку из 8 качественных (ранжированных) признаков, корреляция между которыми достаточно велика (табл. 2, 3)

Приняв данный набор признаков (табл. 3), мы провели кластерный анализ собранного материала и анализ главных координат. При этом мы получили неудовлетворительные результаты. Как видно из иллюстраций, только особи *A. micranthoides* заняли отдельный и весьма обособленный кластер (рис. 2) и образовали самостоятельное гало (рис. 3). Это произошло из-за отличия таксона от остальных видов по форме листочков обертки соцветия, отсутствия каймы на них и наличия промежуточных листовых сегментов. Особи, относимые к остальным таксонам, хаотично распределились по нескольким близким кластерам (рис. 2), их гало трудно разделить (рис. 3).

Такая картина наблюдается из-за того, что определение таксонов по форме листовых сегментов иногда входит в противоречие с определением по строению черешков или общему опушению. Экземпляры с эклектичным набором признаков довольно часто встречаются в сборах. Например, обратнойцевидная форма листовых сегментов, как правило, сочетается с наличием черешков, но

Качественные диагностические признаки *Achillea L.*

Признак	Форма листовых сегментов первого порядка	Форма листовых сегментов второго порядка	Форма листовых сегментов третьего порядка	Число листовых сегментов первого порядка	Число листовых сегментов второго порядка	Число листовых сегментов третьего порядка	Число листовых сегментов первого порядка	Расположение листовых сегментов первого порядка	Расположение листовых сегментов второго порядка	Расположение листовых сегментов третьего порядка
Значения	1. Обратнойяйцевидные 2. Яйцевидноланцетные 3. Продолговатые	30 40 50	1. Нет 2. 3–5 шт. 3. 7–9 шт. 4. 10 шт.	1. Нет 2. 3–5 шт. 3. Более 5 шт.	1. Перпендикулярно стержню листа 2. Под углом 45°	1. Симметрично 2. Асимметрично	1. Сближенные 2. Расставленные			
Признак	Листовые ушки	Промежуточные сегменты листа	Точечный рисунок на листьях	Окончание боковых сегментов	Переход листа в шипик	Форма конечного сегмента листа	Опушение конечного сегмента листа	Расположение черешка	Расположение черешка	Стержень листа
Значения	1. Изолированы от остальных листовых сегментов 2. Сближены с листовыми сегментами	1. Нет 2. Единичные простые 3. Единичные тройчатые 4. Многочисленные	1. Выражен 2. Не выражен или отсутствует	1. Белые окончания 2. Не выделяются	1. Внезапный 2. Постепенный	1. Опушен 2. Не опушен	1. Только у розеточных листьев 2. У нижних и средних 3. Везде	1. Бескрылый 2. Узкокрылый 3. Ширококрылый		
Признак	Общее опушение	Форма общего соцветия	Форма общего соцветия	Форма общего цветоложа	Форма обертки соцветия	Форма листочков обертки	Кайма листочков обертки	Килеватость листочков обертки	Окончания листочков обертки	
Значения	1. Короткое 2. Длинное 3. Отсутствует	1. Рыхлые щитковидные метелки 2. Плотные щитковидные метелки	1. Продолговатая 2. Овальная	1. Коническая 2. Округлая	1. Продолговатая 2. Овальная	1. Яйцевидная 2. Эллиптическая 3. Продолговатая	1. Белая 2. Бурая 3. Черная 4. Отсутствует	1. Выражена 2. Не выражена	1. Заостренные 2. Усеченные	
Признак	Цвет язычков краевых цветков	Форма язычков	Число зубцов у язычка	Форма язычков	Форма язычков	Форма язычков	Форма язычков	Форма язычков	Форма язычков	Эдафические различия
Значения	1. Желтый 2. Белый 3. Лиловый	1. Полукруглые 2. Поперечно овальные	1. Нет 2. 3 шт. 3. Более трех.	1. Нет 2. 3 шт. 3. Более трех.	1. Нет 2. 3 шт. 3. Более трех.	1. Заостренные 2. Округлые	1. Заостренные 2. Округлые	1. Заостренные 2. Округлые	1. Заостренные 2. Округлые	1. Песчаная почва 2. Иные типы почв

Т а б л и ц а 2

Корреляции некоторых качественных признаков «желтоцветковых» *Achillea* (коэффициент Спирмена (Spearman's rs))

Признаки	Наличие промежуточных сегментов листа	Форма листочков обертки	Кайма листочков обертки	Форма листовых сегментов	Перистость листа	Черешки	Общее опушение	Характер перехода листа в шпик
Наличие промежуточных сегментов листа	1	1	1	0,6176	0,6726	0,6427	0,6413	0,5801
Форма листочков обертки	1	1	1	0,6176	0,6726	0,6427	0,6413	0,5801
Кайма листочков обертки	1	1	1	0,6176	0,6726	0,6427	0,6413	0,5801
Форма листовых сегментов	0,6176	0,6176	0,6176	1	0,7871	0,7835	0,7651	0,6492
Перистость листа	0,6726	0,6726	0,6726	0,7871	1	0,6985	0,7423	0,6361
Черешки	0,6427	0,6427	0,6427	0,7835	0,6985	1	0,7896	0,6913
Общее опушение	0,6413	0,6413	0,6413	0,7651	0,7423	0,7896	1	0,6133
Характер перехода листа в шпик	0,5801	0,5801	0,5801	0,6492	0,6361	0,6913	0,6133	1

Т а б л и ц а 3

Сравнение качественных признаков «желтоцветковых» *Achillea*

Признак	<i>A. micrantha</i>	<i>A. biebersteinii</i>	<i>A. leptophylla</i>	<i>A. taurica</i>	<i>A. micranthoides</i>
Форма сегментов первого порядка	обратнойцевидная	ланцетнойцевидная	обратнойцевидная	линейноланцетная	ланцетнойцевидная
Черешки с ушками	+	-	+	-	-
Опушенность побегов	-	+	-	+	+
Шпик на конце листа	внезапный переход листа в шпик.	постепенный переход листа в шпик	внезапный переход листа в шпик.	постепенный переход листа в шпик.	шпик не выражен.
Наличие промежуточных сегментов	-	-	-	-	+
Перистость листьев	перистые	Перистые или дваждыперистые	Перистые или дваждыперистые	Дваждыперистые	Триждыперистые
Форма листочков обертки	продолговатые заостренные	продолговатые заостренные	продолговатые заостренные	продолговатые заостренные	продолговатые усеченные
Кайма листочков обертки	белая	белая	белая	белая	отсутствует

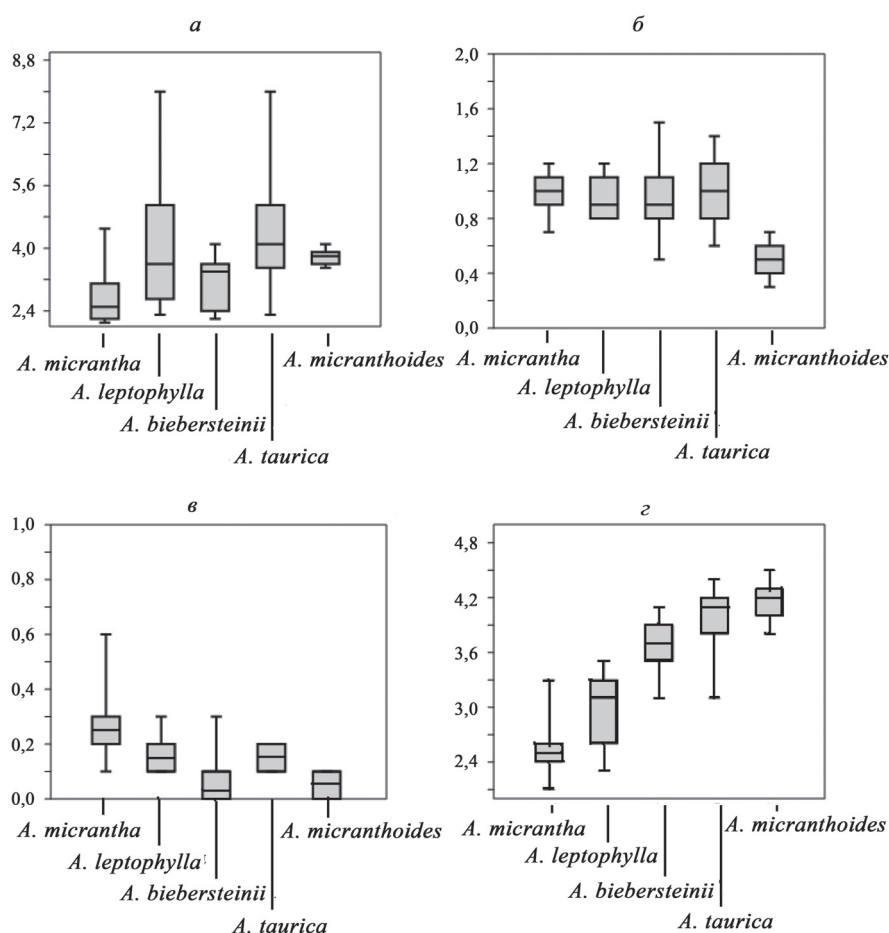


Рис. 1. Некоторые количественные признаки «желтоцветковых» *Achillea*. Для каждого признака указаны: максимальное и минимальное значения, интервал и медиана, мм: а – длина листовых сегментов, б – ширина стержня листа, в – длина листового шипика, г – длина листиков обертки

в исключительных случаях наблюдается и у экземпляров, лишенных черешков.

Мы смогли добиться более четкого разграничения таксонов, только сократив объем применяемых признаков, оставив форму листовых сегментов, перистость листьев, наличие промежуточных сегментов листа, форму листочков обертки соцветия и наличие на них каймы (рис. 4, 5). Обратите внимание, что три последних признака служат только для «отсечения» *A. micranthoides*, а определение четырех таксонов идет всего по двум признакам (форма листовых сегментов и перистость листьев). Тот факт, что таксоны различаются по столь малому числу признаков, заставляет задуматься о целесообразности сохранения их самостоятельности. Кроме того, оба признака в дальнейшем показали свою ненадежность.

Перистость листьев – это, по сути, единственный признак, способный разделить *A. leptophylla* и *A. micrantha*. У *A. micrantha* листья перистые (Willdenow, 1789). У *A. leptophylla* – дваждыперистые (Bieberstein, 1808). Однако у многих собран-

ных нами особей наблюдается промежуточное состояние данного признака: более верхние стеблевые листья – перистые, более нижние – дваждыперистые.

Нередко встречаются экземпляры, у которых на соседних листьях представлены и обратнойцевидные и ланцетные сегменты, что не позволяет абсолютизировать обсуждаемый признак. Разумеется, такие особи редки и не отражаются на статистической картине в целом. Кроме того, данный признак (форма сегментов) недостаточно конкретен. Если отличие обратнойцевидных листовых сегментов от ланцетных является однозначным, то переход от ланцетных к линейным нельзя назвать четким. Именно по этой причине сложно провести границу между *A. biebersteinii* и *A. taurica*.

Такой признак как черешок с несколькими сегментами у основания, обхватывающими стебель (Шмальгаузен, 1897), приводится только для *A. leptophylla*, но встречается с равной степенью частоты и у *A. micrantha* и *A. leptophylla*, а несколь-

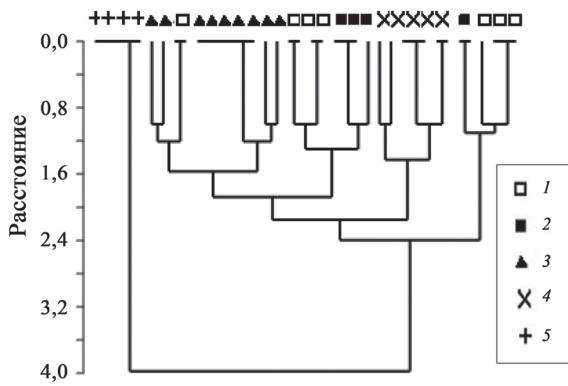


Рис. 2. Кластерный анализ «желтоцветковых» *Achillea*, проведенный по набору из восьми качественных признаков: 1 – *A. micrantha*, 2 – *A. leptophylla*, 3 – *A. biebersteinii*, 4 – *A. taurica*, 5 – *A. micranthoides*

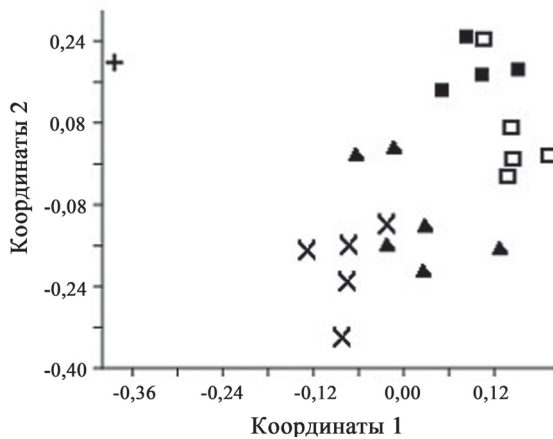


Рис. 3. Сравнение «желтоцветковых» *Achillea* методом главных координат, проведенное по набору из восьми качественных признаков (обозначения см. на рис. 2)

ко реже и у остальных видов: *A. biebersteinii* и *A. taurica*. Таким образом, руководствуясь данным признаком, провести четкую границу между таксонами невозможно.

Вариабелен и такой признак, как окраска ложноязычковых цветков, давший название всей группе. Около 60% собранных особей обладают темно-желтыми лепестками, а приблизительно 40% – бело-желтыми. Редко (~1%) встречаются особи с чисто белыми или лиловыми лепестками. Переходы между вариантами окраски являются плавными. На одной особи могут быть цветки разного цвета. И даже один лепесток может иметь фрагментарную окраску.

Из данных статистической обработки складывается впечатление, что «желтоцветковые» *Achillea* обладают непрерывным континуумом признаков. Аутентики находятся в «удаленных» друг от друга точках континуального пространства. Поэтому типичные экземпляры данных видов четко отличаются друг от друга. Особи с

«нетипичным» сочетанием показателей диагностических признаков, как правило, относятся систематиками к «многочисленным промежуточным формам, для особей которых характерно среднее состояние по большинству признаков» (Келлер, 1936). К.С. Афанасьев (1961), также констатирует, что «желтоцветковые» *Achillea* «соединены переходными формами». Он отмечает, что «данный вопрос требует дальнейшего изучения». В литературе, начиная с «Флоры Юго-Востока...» (Келлер, 1936), число переходных форм становится все большим. Таким образом, построение системы данного комплекса видов долгое время развивалось в направлении «видодробления» (Еленевский, 1980, 1969). При такой методологии систематик, по мнению А.Г. Еленевского (1980), пытается «дойти до морфологически мономорфной таксономической единицы», что, согласно современным пред-

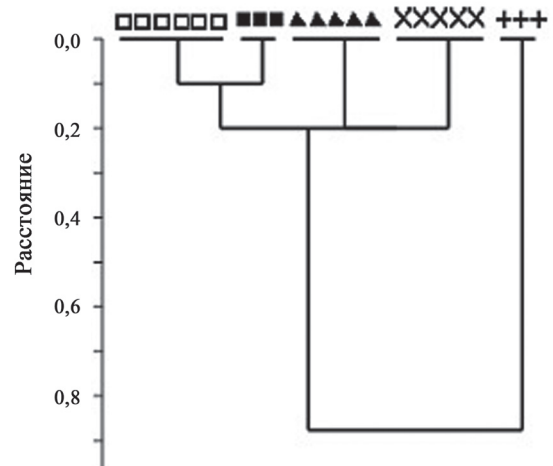


Рис. 4. Кластерный анализ «желтоцветковых» *Achillea*, проведенный по набору из пяти качественных признаков (обозначения см. на рис. 2)

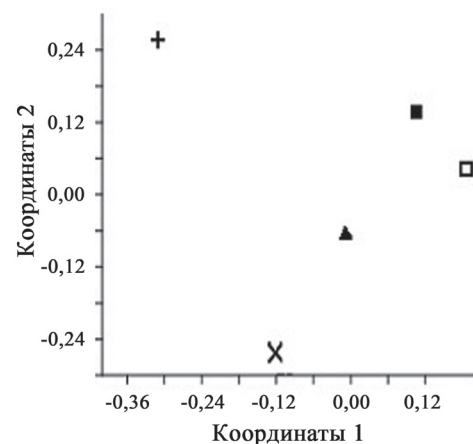


Рис. 5. Сравнение «желтоцветковых» *Achillea* методом главных координат, проведенное по набору из пяти качественных признаков (обозначения см. на рис. 2)

ставлениям об изменчивости, не имеет перспективы (Еленевский, 1980). Нет принципиального значения, на каком уровне происходит выделение новых единиц: на видовом, как в работах М.В. Клокова (1985), на подвидовом, что мы наблюдаем у И.Ф. Шмальгаузена (1897), или на уровне «переходных форм» (Келлер, 1936) и гибридов (Кондратюк, 1962; Цвелев, 1994). В результате «видодробления» новые микрогруппы различаются по все меньшему числу признаков. Хотя подобные микрогруппы удобны при работе (Привалова, 1987), они не отвечают таксонам в понимании Э. Майра (1953), так как, по мнению автора, таксон отличается от близких ему таксонов по значительному числу признаков, по которым должны наблюдаться хиатусы.

Таким образом, полиморфизм данных таксонов по большинству признаков несколько шире, чем полагалось ранее, что и делает их диагностику затрудненной или в некоторых случаях невозможной. Большинство представленных в данной работе «желтоцветковых» *Achillea* (*A. micrantha*, *A. biebersteinii*, *A. leptophylla* и *A. taurica*), по нашему мнению, входят в состав единого таксона (в политипическом понимании вида): *A. micrantha*. Только *A. micranthoides* может претендовать на самостоятельность, поскольку четко отличается от остальных «желтоцветковых» наличием промежуточных сегментов листьев, усеченными листочками обертки соцветия и отсутствием каймы на листочках обертки. Диагностика «желтоцветковых» *Achillea* по форме конечных сегментов, длине обертки и концевого листового шипика является некорректной, так как противоречит протограммам (Willdenow, 1789, 1804; Bieberstein, 1808).

Конспект видов «желтоцветковых» *Achillea* средней полосы России

A. micrantha Willd. 1789, Tract. de Achilleis: 33; Willd. 1804, Sp. Pl. 3.3: 2209; Афанасьев, 1961, Флора СССР. 26: 96; Кондратюк, 1962, Флора УРСР. 11: 256; Жданова, 1965, Флора Ленинградской обл. 4: 236; Привалова, 1969, Флора Крыма: 3: 296; 1972, Определитель высших растений Крыма: 479; Richardson, 1976, Fl. Europ. 4: 164; Клоков, 1984, Тысячелистники: 207; Цвелев, 1994, Флора европейской части СССР. 7: 116; Еленевский, 2000, Раст. Саратовского правобережья (Конспект Флора): 69; Плаксина, 2001, Конспект Флора Волго-Уральского региона: 226; Ена, 2012, Конспект природной Флоры Крымского полуострова: 10 – *A. gerberi* Willd. 1804. Sp. Pl. 3.3: 2196; Boiss. 1875, Fl. Or. 3: 263; Келлер, 1936, Флора юго-востока евро-

пейской части СССР. 3: 341; Станков, Талиев, 1957, Определитель высших растений европейской части СССР: 383 – *A. leptophylla* M. Bieb. 1808, Fl. Taur.-cauc. 2: 335; DC. 1837, Prodrum. 6: 29; Boiss. 1875, Fl. Or. 3: 263; Келлер, 1936, Флора юго-востока европейской части СССР. 3: 341; Станков, Талиев, 1957, Определитель высших растений европейской части СССР: 383; Афанасьев, 1961, Флора СССР. 26: 94; Кондратюк, 1962, Флора УРСР. 11: 259; Prodan, 1964, Fl. RPR. 9: 380; Привалова, 1969, Флора Крыма: 3: 296; 1972; Richardson, 1976, Fl. Europ. 4: 164; Клоков, 1984, Тысячелистники: 209; Цвелев, 1994, Флора европейской части СССР. 7: 116; Ена, 2012, Конспект природной Флоры Крымского полуострова: 10 – *A. micrantha* M. Bieb. 1808, Fl. Taur.-cauc. 2: 335; DC. 1837, Prodrum. 6: 29; Boiss. 1875, Fl. Or. 3: 263; Келлер, 1936, Флора юго-востока европейской части СССР. 3: 341 – *A. taurica* M. Bieb. 1808, Fl. Taur.-cauc. 2: 334; 1819, Fl. Taur.-cauc. 3: 584; DC. 1837, Prodrum. 6: 29; Кондратюк, 1962, Флора УРСР. 11: 259; Лосев, 2008, Флора дол. Н. Волги, 1: 115 – *A. gerberi* M. Bieb. 1808, Fl. Taur.-cauc. 2: 335; Келлер, 1936, Флора юго-востока России 3: 337 – *A. gerberi* β var. *leptophylla* (M. Bieb.) Schmalh. 1897, Флора Средней и Южной России. 2: 66. – *A. millefolium* var. *micrantha* (M. Bieb.) Smalch. 1897, Флора Средней и Южной России. 2: 65. – *A. gerberi* var. *bipinnata* Schmalh. Кондратюк, 1962, Флора УРСР. 11: 256 – *A. biebersteinii* Afan. 1961, Флора СССР. 26: 97; Кондратюк, 1962, Флора УРСР. 11: 256; Richardson, 1976, Fl. Europ. 4: 164; Цвелев, 1994, Флора европейской части СССР. 7: 116; Ханджян, 1995, Флора Армении. 9: 567.

A. micrantha описан из России. На этикетке значится: «*A. micrantha* Willd. Habitat in Sibiria». Type: (Willdenow, 1789) «in Sibiria». В-WILLD №16356 (!). Нахождение: Гербарий Берлинского ботанического сада.

A. biebersteinii описан из Турции. На этикетке написано: «*A. micrantha* Willd. Habitat in Cappadocia». Lectotype: (Huber-Morath, 1975) «in Cappadocia». В-WILLD №16356/5 (!). Нахождение: Гербарий Берлинского ботанического сада.

A. micranthoides Klokov 1950, Визн. росл. УРСР: 544; Станков, Талиев, 1957, Определитель высших растений европейской части СССР: 382; Афанасьев, 1961, Флора СССР. 26: 100; Кондратюк, 1962, Флора УРСР. 11: 255; Клоков, 1984, Тысячелистники: 207; Цвелев, 1994, Флора европейской части СССР. 7: 116. – *A. biebersteinii* auct. non Afan.: Richardson, 1976, Fl. Europ. 4: 160.

A. micranthoides описан из Херсонской области. На этикетке значится: «*A. micranthoides* 26.V.1902. Chersonensis, Ascania-Nova, steppa virginea, in subpratoso. Collector: J. Paczoski» (Херсонская об-

ласть, Аскания Нова, целинная степь, окраина пода. Собрал: Д. Пачоцкий). Туре: (Клоков, 1950) «in Pontica». Нахождение: гербарий института им. Холодного (Киев).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афанасьев К.С. Флора СССР. Т. 26. М.; Л., 1961. С. 70–105.
- Еленевский А.Г. Перспективы применения политипической концепции вида в систематике растений // Журнал общей биологии. 1969. Т. 30. Вып. 2. С. 174–184.
- Еленевский А.Г. О внутривидовой изменчивости и таксономии // Бюл. МОИП. 1980. Т. 85. Вып. 6. С. 89–99.
- Завадский К.М. Вид и видообразование. Л., 1968. 396 с.
- Келлер Б.А. Флора Юго-востока европейской части СССР. М.; Л., 1936. Вып. 6. С. 336–341.
- Клоков М.В. Визначник рослин УРСР. Київ; Харків, 1950. С. 544.
- Клоков М.В. Тысячелистники. Киев, 1985. 272 с.
- Кондратюк Е.М. Флора УРСР. Т. 11. Київ, 1962. С. 235–265.
- Лавренко Е.М. Степи // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 203.
- Майр Э., Линсли Э., Юзингер Э. Методы и принципы зоологической систематики. М., 1953. С. 24.
- Привалова Л.А. Флора Крыма. Т. 3. В. 3. Ялта, 1969. С. 195–201.
- Цвелев Н.Н. Флора европейской части СССР. Т. 7. СПб., 1994. С. 114–127.
- Шмальгаузен И.И. Флора Южной и Средней России, Крыма и Северного Кавказа. Киев, 1897. Т. 2. С. 63–66.
- Bieberstein. M. Flora taurico-caucasica. Charkoviae, 1808. Vol. 2. P. 333–339.
- Bieberstein. M. Flora taurico-caucasica. Charkoviae, 1819. Vol. 3. P. 584–585.
- Huber-Morath A. Die türkischen Arten der Gattung *Achillea* L. Berlin. 1975a. Vol. 84. N 2. S. 123–172.
- Ehrendorfer F., Yan-Ping Guo // Multidisciplinary studies *Achillea* L. sensu lato (*Compositae-Anthemideae*): new data on systematics and phylogeography // Willdenowia, 2006. Vol. 36. P. 69–87.
- Reichard I.I. Systema Plantarum. 1780. Vol. 3. 1780. P. 866–872.
- Richardson I.B.K. Flora Europaea. L., N.Y., Melbourne, 1975. Vol. 4. P. 134–137.
- Willdenow C.L. Species Plantarum. Berolini, 1804. Vol. 3. Pt. 3. P. 2190–2213.
- Willdenow C.L. Tractatus botanico-medicus de Achilleis cum supplement generis Tanacetii. Magdeburg, 1789. P. 33.

Поступила в редакцию 12.05.15

MORPHOLOGY AND NOMENCLATURE OF «YELLOW-FLOWERING» *ACHILLEA* L. CENTRAL ZONE OF THE EUROPEAN PART OF RUSSIA

M.N. Borskiy

Yellow-flowering *Achillea* L. is a group of hardly distinguishable taxa of kind *Achillea*, which doesn't have any taxonomic range. At present it includes 5 species: *A. micrantha* Willd., *A. biebersteinii* Afan., *A. leptophylla* M. Bieb., *A. taurica* M. Bieb. and *A. micranthoides* Klokov. Diagnoses of these taxa were given by single exemplar and without considering intraspecific polymorphism, which as herbarium material and our gather shows, is very wide. Herewith, the most studied taxa have short diagnoses and information about origin of authentic samples is very scant. Description of many taxa adduced by authors of the XIX – XX century is out of sync with protologues of species. Taxonomy of group is very confused as some species have invalid names in literature. For example, name «*A. micrantha*» presents three taxa with different signs. Two of them were described by C.L. Willdenow (1789, 1804) and one was described by M. Bieberstein. Afterwards, taxon described in 1804, got name «*A. biebersteinii*» in 1961, taxon of 1808 doesn't still have a valid name. Herbarium samples and material of our gather show high similarity of the species under study. Analysis of qualitative signs doesn't allow to make a clear board between taxa as examples with an eclectic set of characters are often come across. Assuming that taxa of the group don't differ authentically we can conclude that *A. biebersteinii*, *A. leptophylla* and *A. taurica* should be regarded as synonyms *A. micrantha*. Just one taxon – *A. micranthoides* – shows a greater degree of self-support authentically differing from the other species with a range of signs (including signs of generative organs) and so it can be regarded as a separate taxon.

Key words: *Achillea*, taxonomy, nomenclature, the European part of Russia.

Сведения об авторе: Борский Матвей Николаевич – аспирант кафедры ботаники и прикладной биотехнологии Московского государственного областного университета (Borman-biolog@yandex.ru).

УДК 582.977: 574.3

ОСОБЕННОСТИ ОРГАНИЗАЦИИ ПОПУЛЯЦИЙ РЕДКОГО ВИДА *CEPHALARIA URALENSIS* (MURR.) SCHRAD. EX ROEM. ET SCHULT. НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

О.А. Каримова, А.Н. Мустафина, Л.М. Абрамова

Представлены результаты изучения онтогенетической структуры ценопопуляций редкого вида Южного Урала *Cephalaria uralensis* (Murr.) Schrad. ex Roem. et Schult. в Республике Башкортостан. Большинство исследованных популяций отличаются средней плотностью (2,2–10,3 экз./м²) и неполночленным онтогенетическим спектром. Онтогенетическая структура ценопопуляций *C. uralensis* имеет два типа спектра: левосторонний и центрированный. По классификации «дельта-омега» большинство ценопопуляций зрелые, три молодые, одна зреющая, три стареющие.

Ключевые слова: *Cephalaria uralensis*, Южный Урал, редкий вид, ценопопуляции, онтогенетическая и демографическая структура.

Флора Республики Башкортостан (РБ), в силу ее расположения на Южном Урале, на границе Европы и Азии, богата редкими видами растений, многие из которых находятся в регионе на границе ареала. В «Красную книгу РБ» (2011) включено 232 вида сосудистых растений, многие из которых являются эндемичными или реликтовыми. О биологии и состоянии популяций многих из них сведения отсутствуют или их очень мало, поэтому важное научное и практическое значение имеют детальное изучение и оценка современного состояния популяций редких видов в целях разработки научно-обоснованных рекомендаций по их охране. В последние годы мы проводим исследования особенностей организации популяций малоизученных редких видов Южного Урала (в пределах РБ и прилегающих к этой территории сопредельных областях). В результате исследований дана оценка состояния вида в регионе и рекомендации по его охране (Абрамова и др., 2010, 2011, 2012; Каримова и др. 2012, 2013; Мустафина, Абрамова, 2012). Несомненный интерес в этом отношении представляет редкий вид Южного Урала *Cephalaria uralensis* (Murr.) Schrad. ex Roem. et Schult., популяции которой до настоящего времени не были объектом исследований.

Cephalaria uralensis (головчатка уральская) – редкое растение Южного Урала (Кучеров и др., 1987). Малоизученный вид, находящийся в РБ на северной и вблизи восточной границы ареала. Включен в «Красную книгу РБ» (2011), где отнесен к категории III (редкий вид), включен в Красный список МСОП (R) (Красный список, 2004 (2005), Красные книги Самарской области

(Красная книга, 2007). Охраняется в Саратовской обл. (Красная книга, 2007), нуждается в особом контроле за состоянием в Ульяновской обл. (Красная книга, 2008). Субэндем степной зоны Восточной Европы, распространенный в Восточной Европе (юг), на Кавказе (север), в Западной Сибири (юго-запад). В РБ известен в степной и лесостепной зонах Башкирского Предуралья. Произрастает в каменистых степях, изредка в зарослях степных кустарников. Местообитания приурочены к органогенно-щебнистым и маломощным, часто эродированным, черноземовидным, хрящеватым почвам; предпочитает карбонатные породы (известняки, гипсы и пр.) (Флора..., 1978; Красная книга..., 2011).

Цель работы – изучение особенностей возрастной структуры ценопопуляций *C. uralensis* в Республике Башкортостан. В задачи исследования входило распределение ценопопуляций по типам онтогенетических спектров и выявление демографических показателей.

Материал и методы

В 2014 г. было проведено обследование степной зоны Предуралья РБ на территории 8 административных районов республики, в общей сложности на протяжении около 400 км. В результате были выявлены и изучены 20 ценопопуляций *Cephalaria uralensis*. Название ценопопуляций (ЦП) давалось по ближайшему к ней населенному пункту или географическому объекту.

Cephalaria uralensis – многолетнее стержнекорневое травянистое растение семейства

Dipsacaceae, 20–60 см высотой. Стебель в нижней части округлый, покрытый оттопыренными волосками, в верхней части ребристый, почти голый. Прикорневые листья редко цельные, ланцетные или продолговатые; стеблевые перисто-надрезанные, доли верхних листьев почти линейные, с обеих сторон щетинистые. Головки шаровидные, на длинных ножках. Цветки бледно-желтые. Плод – опушенная четырехгнездная ребристая семянка (Красная книга..., 2011).

Описание онтогенетических состояний *Cephalaria uralensis* проводилось по стандартным методикам.

Семена. Невскрывающиеся плоды представлены сеянками продолговато-яйцевидной формы. Длина семянок 5–6 мм, толщина 2 мм.

Проростки. Прорастание семян надземное гипокотиллярное. Корневая система стержневая. Семядоли имеют форму от овальной до обратнойяйцевидной. Из верхушечной почки развиваются побеги с первыми супротивно расположенными простыми ассимилирующими листьями.

Ювенильные растения высотой от 2 до 10 см. Они формируют один ортотропный главный розеточный побег первого порядка. Семядольные листья некоторое время сохраняются, до появления 2–3 ассимилирующих листьев, а потом отмирают. Форма первых настоящих листьев обратно-узкойяйцевидная или ланцетовидная. Длина листа 4,0–6,5 см, ширина 1,0–1,5 см. Корневая система стержневая, появляются первые придаточные корни.

Имматурные растения характеризуются сменой розеточного побега на ортотропный удлиненный побег высотой 10–20 см. Основной отличительной особенностью побегов является густое опушение длинными волосками в апикальной части и редкое опушение укороченными волосками в базальной части. Листья (4–5 шт.) длиной 7–10 см, шириной 1,4–3,5 см. Форма листьев продолговатно-ланцетовидная. Формируется до шести боковых корней.

Виргинильные растения могут иметь один ортотропный удлиненный побег I порядка или один-два II порядка. Высота побега 21–24 см. Число листьев от 5 до 10 шт. Нижние стеблевые листья городчатые, с незначительным опушением. Верхние стеблевые листья перистораздельные, с густым опушением. Главный корень хорошо развит.

Молодые генеративные растения высотой 52,0–58,3 см. Генеративные побеги заканчиваются кистью из корзинок. Число корзинок на

побеге от 1 до 5 шт. Нижние стеблевые листья перистораздельные черешковые, их длина 12,0–15,3 см, ширина 2,3–5,8 см. Верхние стеблевые листья перистораздельные безчерешковые.

Средневозрастные генеративные растения имеют 2–7 ортотропных удлиненных вегетативно-генеративных побегов. Высота растения 60,4–98,2 см. Форма, размеры стеблевых листьев практически такие же, как у молодых генеративных растений. У основания генеративных побегов сохраняются остатки отмерших листьев, также видны остатки генеративных побегов прошлых лет.

Старые генеративные растения имеют частично разрушающийся каудекс. Растения формируют 1–3 генеративных побега высотой 57,2–79,4 см и 1–2 розеточных вегетативных побегов. Корневище становится темно-коричневым.

Субсенильные растения не имеют генеративных побегов. Они образуют 1–2 удлиненных побега с 4–6 листьями имматурного и виргинильного типа. Высота растения 15–20 см. Корневище темно-коричневого цвета с многочисленными остатками отмерших листьев и генеративных побегов. Главный корень частично разрушается.

Для оценки фитоценотической приуроченности ЦП в каждой ценопопуляции с использованием традиционных геоботанических методов выполнялось геоботаническое описание сообщества на площадках 10–25 м², ленточной или квадратной формы. Затем был проведен синтаксономический анализ и определено положение сообществ с участием *C. uralensis* в системе единиц растительности Южного Урала (Ямалов и др., 2012).

Для изучения демографической структуры и плотности ЦП в каждой из них на трансекте закладывалось 25 пробных площадок размером 1 м². Порядок заложения (линейный или шахматный) и шаг трансекты (5 или 10 м) зависели от площади, занимаемой конкретной ценопопуляцией. Определялись ведущие популяционные характеристики, такие как общая и эффективная плотность особей, возрастной состав.

При определении возрастной структуры ЦП, согласно стандартным методикам (Работнов, 1950, Уранов, 1975, Ценопопуляции..., 1976, Наумова, Злобин, 2009), учитывались следующие возрастные состояния: ювенильные (*j*), имматурные (*im*), виргинильные (*v*), молодые генеративные (*g*₁), средние генеративные (*g*₂), старые генеративные (*g*₃), субсенильные (*ss*). На основании полученных данных построены онтогенетические (возрастные) спектры ЦП.

Для характеристики онтогенетической структуры ЦП применяли общепринятые демографические показатели: индекс восстановления (соотношение подроста и генеративной фракции), индекс замещения (соотношение подроста и суммы генеративных и постгенеративных фракций) (Жукова, 1995), индекс старения (соотношение постгенеративной к сумме всех фракций) (Готов, 1998). Для оценки состояния ЦП применяли критерий «дельта-омега» Л.А. Животовского (Животовский, 2001), основанный на совместном использовании индексов возрастной (Δ) (Уранов, 1975) и эффективности (ω) (Животовский, 2001). Применена методика классификации ЦП, предложенная Л.А. Жуковой (Жукова, Полянская, 2013), в которой также использованы индексы восстановления и замещения.

Результаты и их обсуждение

Локализация и краткая характеристика изученных ЦП с *Cephalaria uralensis* приведена в табл. 1. Далее приведены результаты проведенных исследований.

В северной и центральной частях ареала на Южном Урале вид произрастает по преимуществу в сообществах настоящих степей ассоциации *Salvia nutantis-Stipetum korshiskyi* Yamalov 2011 (ЦП 2–6, 9) или в сообществах луговых степей ассоциации *Poa angustifoliae-Stipetum pennatae* Yamalov et al. 2012 (ЦП 7, 10, 14), в южной части – в сообществах настоящих степей ассоциаций *Astragalo austriacae-Stipetum pulcherrimae* Yamalov 2011 (ЦП 12, 15, 19, 20) и *Scorzonero austriacae-Stipetum lessingiana* Yamalov 2011 (ЦП 15) (Ямалов и др., 2012). При повышенных антропогенных нагрузках (выпас) эти сообщества переходят в обедненные производные сообщества *Stipa capillata* или *Stipa pennata* (ЦП 1, 13, 17).

Возрастная структура представляет собой один из существенных признаков популяции; эта сторона структурной организации обеспечивает способность популяционной системы к самоподдержанию и определяет ее устойчивость (Заугольнова, Смирнова 1978).

Растения разных онтогенетических состояний потребляют ресурсы среды разными темпами. Вклад растений разных возрастных состояний в популяционную плотность взвешен соответственно их энергетической эффективности (Животовский, 2001). Общая, эффективная плотность и возрастной состав представлены в табл. 2.

Общая плотность в ЦП *C. uralensis* варьирует от 2,2 до 10,3 экз./м², эффективная плотность 1,7–6,2 экз./м². В большинстве популяций преобладает генеративная фракция. Максимальные значения показателей общей и эффективной плотности имеет ЦП 7 (10,3 и 6,2 экз./м² соответственно), где доля прегенеративных и постгенеративных особей примерно равнозначна (47,1 и 49,4%). Значительно больше генеративная фракция в ЦП 9 и 3 (89,9 и 94,5% соответственно), где значения общей и эффективной наиболее близки (2,4; 2,2 и 3,7; 3,4 экз./м²). Прегенеративная фракция максимальна в ЦП 18 (55,2%), где различие по показателям плотности наиболее выражено. Большое количество постгенеративных особей отмечено в ЦП 10, 16, 18, 17 (22,1–28%).

Для ценопопуляций головчатки уральской характерна четкая идентификация разных возрастных состояний. На возрастную структуру ценопопуляций влияют эколого-фитоценологические условия обитания и антропогенная нагрузка. Распределение особей по онтогенетическим группам и демографические показатели в ценопопуляциях *C. uralensis* представлены в табл. 3.

Базовый онтогенетический спектр *C. uralensis* центрированный (рисунок) с максимумом на средневозрастных генеративных особях; в нем представлены растения всех возрастных состояний, кроме сенильного. Генеративная фракция составляет 66,8%, прегенеративная – 23,4%, постгенеративная – 9,9%. Такой тип спектра характерен для тех случаев, когда возобновительный процесс слабо выражен, а период пребывания особей в субсенильном состоянии короткий.

Онтогенетическая структура конкретных ЦП *C. uralensis* имеет два типа спектра – левосторонний и центрированный, отличающиеся от базового в разной степени. Это зависит от экологических условий обитания, степени антропогенной нагрузки и колебаний погодных условий, которые влияют на особенности прорастания семян и темпы развития особей в том или ином онтогенетическом состоянии.

Полный перечень возрастных состояний представлен в ЦП 5 и 7. В остальных случаях наблюдаются различные отклонения от полночленного возрастного спектра. Наиболее типичным является отсутствие в спектре проростков и ювенильных особей, которые первыми подвергаются воздействию неблагоприятных условий и антропогенной нагрузки. У большинства популяций пик приходится на среднегенеративные особи, так как эта стадия онтогенеза наиболее длительная. Доля постгенеративных растений максимальна

Т а б л и ц а 1

Краткая характеристика изученных ценопопуляций *Cephalaria uralensis*

Номер ЦП	Ценопопуляция	Местообитание, нарушенность, сообщества	ОПП травостоя,%
1	Кирово	вершина шихана, пастбище. Базальное сообщество <i>Stipa capillata</i> .	80
2	Таштюбе	юго-западный склон горы, подножье, уклон 1–3°, пастбище. Асс. <i>Salvio nutantis-Stipetum korshinskyi</i>	80
3	Уртатау	вершина горы, западный склон 20–25°, не используется. Асс. <i>Salvio nutantis-Stipetum korshinskyi</i>	80
4	Шишма	западный склон шихана, 10–15°, не используется. Асс. <i>Salvio nutantis-Stipetum korshinskyi</i>	85
5	Чураево	подножье горы, склон 15–20°, сбитое пастбище. Асс. <i>Salvio nutantis-Stipetum korshinskyi</i>	75
6	Кипчак-Аскароро	плоская вершина холма, не используется. Асс. <i>Salvio nutantis-Stipetum korshinskyi</i>	100
7	Пикарская	нижняя часть северного склона горы 10–15°, пастбище. Асс. <i>Poa angustifoliae-Stipetum pennatae</i>	100
8	Нарыстау	верхняя часть юго-западного склона горы 20°, сбитое пастбище. Асс. <i>Trinio muricatae-Centauretum sibiricae</i>	70
9	Атамкуль	вершина южного склона горы 35°, пастбище. <i>Salvio nutantis-Stipetum korshinskyi</i>	75
10	Шомиртлы	вершина склона 15°, обочина дороги, пастбище. Асс. <i>Poa angustifoliae-Stipetum pennatae</i>	80
11	Галей-Бузат	верхняя часть восточного склона 25°, пастбище; сообщество <i>Stipa capillata</i>	70
12	Бахча	плоская вершина склона, обочина дороги, не используется. Асс. <i>Astragalo austriacae-Stipetum pulcherrimae</i>	90
13	Михайловка	верхняя часть юго-западного склона горы 20°, пастбище. Базальное сообщество <i>Stipa capillata</i> .	70
14	Юлдашево	вершина южного склона 15°, сенокос. Асс. <i>Poa angustifoliae-Stipetum pennatae</i>	85
15	Лена	нижняя часть южного склона горы, 15°, пастбище. Асс. <i>Astragalo austriacae-Stipetum pulcherrimae</i>	80
16	Холодный Ключ	вершина западного склона 15–20° обочина дороги, не используется. Асс. <i>Scorzonero austriacae-Stipetum lessingianae</i>	80
17	Молоканово	вершина холма, восточный склон 5–10°, пастбище. Базальное сообщество <i>Stipa capillata</i>	60
18	Ишемгул	вершина горы, юго-западный склон 15°, пастбище. Базальное сообщество <i>Festuca pseudavina [Festuco-Brometea]</i>	90
19	Куч-Топкан	нижняя часть юго-западного склона 15°, не используется. Асс. <i>Astragalo austriacae-Stipetum pulcherrimae</i>	90
20	Абзаново	вершина горы, восточный склон 30–40°, не используется. Асс. <i>Astragalo austriacae-Stipetum pulcherrimae</i>	90

Т а б л и ц а 2

Показатели плотности и возрастной состав ценопопуляций *C. uralensis*

Номер ЦП	Эффективная плотность, экз./м ²	Плотность, экз./м ²	$p+j+im+v$	$g_1+g_2+g_3$	ss
1	1,7	2,2	16,1	83,9	0
2	3,2	3,9	16,5	78,3	5,2
3	3,4	3,7	3,3	94,5	2,2
4	4,3	5,1	5,5	84,2	10,2
5	3,3	4,8	33,6	61,5	4,9
6	2,9	4,3	32,7	54,2	13,1
7	6,2	10,3	47,1	49,4	3,5
8	3,5	4,4	23,9	76,1	0,9
9	2,2	2,4	6,7	89,9	3,4
10	3,5	5,0	13,6	58,4	28,0
11	1,9	2,6	35,3	61,6	3,1
12	4,2	6,2	41,5	54,6	3,9
13	2,9	3,5	18,2	79,5	2,3
14	4,0	5,0	16,9	71,0	12,1
15	3,2	4,1	9,8	70,6	19,6
16	3,2	4,2	15,4	62,5	22,1
17	4,8	6,4	9,3	64,6	26,1
18	2,8	5,8	55,2	22,8	22,1
19	1,7	2,2	14,9	72,3	13,0
20	1,9	3,3	50,6	47,0	2,4

в четырех ЦП: 10 (28%), 16 (22,1%), 17 (26,1%) и 18 (22,1%).

Левосторонний одновершинный спектр формируется в ЦП 18, где абсолютный максимум приходится на виргинильные особи (33,8%), что позволяет сделать вывод о хорошей способности популяции к самовозобновлению и наличии благоприятных условий для прорастания семян.

Центрированный спектр формируется почти во всех ценопопуляциях в условиях умеренных и постоянных нарушений (выпас скота, сенокос). Абсолютный максимум приходится на средневозрастные генеративные особи (27,7–83,3%). Очень незначительно представлены ювенильные особи (1,5–8,6%), в большинстве популяций они отсутствуют. Вероятно, это связано с пересыханием почвы в сухие периоды лета, что отрицательно влияет на прорастание семян и усиливает элиминацию проростков и ювенильных особей. Представленность виргинильных особей несколько выше и составляет до 29,2%.

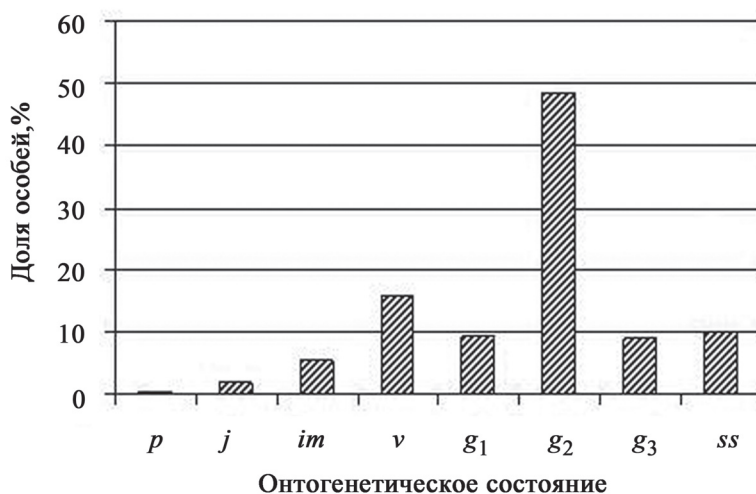
Оценка возрастности Δ (дельта) и эффективности ω (омега) показала, что большинство ЦП относятся к зрелым ($\Delta = 0,38-0,54$; $\omega = 0,80-0,85$).

В составе зрелых ЦП доля средневозрастных генеративных особей велика, а доля прегенеративных мала. Эти ЦП относительно устойчивы, плотность особей в них варьирует от 2,2 до 5,1 экз./м², эффективная плотность 1,7–4,0 экз./м². Молодыми являются ЦП 7, 18, 20 ($\Delta = 0,27-0,35$; $\omega = 0,48-0,50$), где больше всего представлены прегенеративные особи, плотность особей достигает 3,3–10,3 экз./м², эффективная плотность 1,9–6,2 экз./м². Они обычно встречаются в малонарушенных местообитаниях. В зрелой ЦП 13 ($\Delta = 0,32$; $\omega = 0,67$) идет накопление молодых и средневозрастных генеративных особей. ЦП 5, 6 являются переходными ($\Delta = 0,37-0,40$; $\omega = 0,68-0,69$) от старых к молодым; в популяциях

Т а б л и ц а 3

Распределение особей по онтогенетическим состояниям и демографические показатели состояния ЦП *S. uralensis*

Номер ЦП	Онтогенетическое состояние, %										Демографические показатели						
	<i>p</i>	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g₁</i>	<i>g₂</i>	<i>g₃</i>	<i>ss</i>	Δ	ω	тип ЦП	<i>I_B</i>	<i>I_{CT}</i>	<i>I₃</i>			
20	0	3,6	19,3	27,7	16,9	27,7	2,4	2,4	0,27	0,59	молодая	1,08	0,02	1,02			
7	2,7	8,6	16,7	19,1	8,2	38,5	2,7	3,5	0,30	0,60	молодая	0,90	0,04	0,84			
18	0	7,6	13,8	33,8	2,8	18,6	1,4	22,1	0,35	0,48	молодая	2,42	0,22	1,23			
13	0	1,9	10,4	29,2	14,3	37,7	2,6	3,9	0,32	0,67	зреющая	0,76	0,04	0,71			
5	0,8	8,2	9,0	15,6	7,4	45,9	8,2	4,9	0,38	0,69	переходная	0,53	0,05	0,49			
6	0	0	7,5	25,2	13,1	36,4	4,7	13,1	0,40	0,68	переходная	0,60	0,13	0,49			
11	0	1,5	4,6	29,2	10,8	43,1	7,7	3,1	0,37	0,72	зрелая	0,58	0,03	0,55			
8	0	2,8	12,8	8,3	10,1	65,1	0,9	0	0,38	0,80	зрелая	0,31	0,00	0,31			
1	0	3,6	3,6	8,9	28,6	48,2	7,1	0	0,38	0,81	зрелая	0,19	0,00	0,19			
2	0	0	3,1	13,4	18,6	57,6	2,1	5,2	0,42	0,82	зрелая	0,21	0,05	0,20			
12	0	0	3,4	14,8	8,0	54,5	17,0	2,3	0,46	0,82	зрелая	0,23	0,02	0,22			
14	0	0	0,8	16,1	8,1	57,3	5,6	12,1	0,48	0,80	зрелая	0,24	0,12	0,20			
19	0	0	1,9	13,0	9,3	53,7	9,3	13,0	0,49	0,79	зрелая	0,21	0,13	0,17			
9	0	0	0	6,7	3,3	83,3	3,3	3,4	0,49	0,93	зрелая	0,07	0,03	0,07			
3	0	0	0	3,3	6,5	70,7	17,4	2,2	0,52	0,92	зрелая	0,03	0,02	0,03			
16	0	0	1,0	14,4	3,8	50,0	8,7	22,1	0,54	0,75	зрелая	0,25	0,22	0,18			
4	0	0	0	5,5	9,4	55,1	19,7	10,2	0,54	0,85	зрелая	0,07	0,10	0,06			
15	0	0	0	9,8	7,8	46,1	16,7	19,6	0,56	0,78	стареющая	0,14	0,20	0,11			
10	0	0	2,4	11,2	0,8	35,2	22,4	28	0,60	0,70	стареющая	0,23	0,28	0,16			
17	0	0	1,2	8,1	1,2	42,9	20,5	26,1	0,61	0,75	стареющая	0,14	0,26	0,10			



Базовый спектр ценопопуляций *Cephalaria uralensis*. Онтогенетическое состояние: *j* – ювенильное, *im* – имматурное, *v* – виргинильное, *g₁* – молодое генеративное, *g₂* – средневозрастное генеративное, *g₃* – старое генеративное, *ss* – субсенильное

наблюдается накопление прегенеративных особей, но также значительна доля старых и постгенеративных растений. К стареющим относятся ЦП 10, 15, 17 ($\Delta = 0,56-0,61$; $\omega = 0,70-0,78$) с преобладанием старых генеративных особей, в местообитаниях данных популяций наблюдаются антропогенные нарушения, которые мешают семенному возобновлению вида.

Проведено также сравнение индексов восстановления (I_v), замещения (I_z) и старения ($I_{ст}$), отражающих динамические процессы ЦП. Индекс восстановления и замещения близок к нулю в ЦП 3, 4, 9 ($I_v = 0,03-0,07$; $I_z = 0,03-0,07$), в этих популяциях отсутствуют ювенильные и имматурные особи. В большинстве ЦП индексы восстановления I_v (0,14–0,90) и замещения I_z (0,11–0,84) очень низкие, что свидетельствует о низком уровне пополнения молодыми особями. В ЦП 18, 20 индексы восстановления (1,08–2,42) и замещения (1,02–1,23) выше единицы, это свидетельствует о хорошем пополнении молодыми особями и преобладании прегенеративной фракции. Индекс старения в ЦП 1 и 8 равен нулю, здесь отсутствуют постгенеративные особи. В большинстве ЦП индекс старения близок к нулю (0,02–0,22), это связано с тем, что большая часть особей отмирает в старом генеративном или субсенильном состояниях.

По классификации популяций, предложенной Л.А. Жуковой, две ЦП (18, 20) отнесены к перспективным ($I_3 > 1$), остальные ЦП – угасающие ($I_3 < 1$).

На основании полученных данных можно предположить, что оптимальными условиями

обитания *C. uralensis* являются те, в которых онтогенетические спектры ЦП близки к базовому спектру. В данном случае это ЦП 5 и 7, расположенные у подножья или в нижней части склонов шиханов в Давлекановском и Альшеевском районах РБ.

Таким образом, исследования показали, что общая плотность в ЦП *Cephalaria uralensis* варьирует от 2,2 до 10,3 экз./м², эффективная плотность 1,7–6,2 экз./м², с преобладанием генеративной фракции, что в целом можно определить как достаточно неплохую плотность для этого среднерослого вида. Базовый онтогенетический спектр *C. uralensis* центрированный. Онтогенетическая структура конкретных ЦП *C. uralensis* имеет два типа спектров: левосторонний и центрированный. По классификации «дельта-омега» большинство ЦП зрелые, ЦП 7, 18, 20 – молодые, ЦП 13 – зреющая, ЦП 10, 15, 17 – стареющие. В большинстве ЦП индексы восстановления, замещения, старения очень низкие, что говорит как о слабом пополнении молодыми особями, так и об отмирании особей в старом генеративном и субсенильном состоянии. По классификации популяций, предложенной Л.А. Жуковой, две ЦП (18, 20) отнесены к перспективным ($I_3 > 1$), остальные ЦП – угасающие ($I_3 < 1$).

В целом можно сказать, что оптимальные условия для произрастания *C. uralensis* по данным исследований складываются в сообществах настоящих степей ассоциации *Salvia nutantis-Stipetum korshiskyi* или в сообществах луговых степей ассоциации *Poa angustifoliae-Stipetum*

pennatae в северной части ареала в РБ. При отсутствии нарушений в сообществах наблюдается старение популяций *C. uralensis* вследствие слабого возобновления из-за сильного задернения, а небольшие нарушения местообитаний создают более оптимальные условия для возобновления вида. Сильные антропогенные нарушения (в основном, выпас скота) приводят к снижению численности популяций и формированию неполночленных возрастных спектров из-за уплотнения почвы и объедания побегов *C. uralensis*, что приводит к снижению семенной продуктивности и

ухудшению условий прорастания семян, а также элиминации проростков и ювенильных растений. Проведенные исследования позволяют предположить, что ценопопуляции редкого субэндема степной зоны Восточной Европы *Cephalaria uralensis* на Южном Урале находятся в удовлетворительном состоянии как при отсутствии нарушений их местообитаний, так и при слабой антропогенной нагрузке (умеренный выпас). Угрозу для вида представляет чрезмерный выпас скота при котором нарушаются в ценопопуляциях процессы репродукции семян и самовозобновления.

Работа выполнена при поддержке гранта Программы Президиума РАН «Бирознообразие природных систем».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамова Л.М., Каримова О.А., Андреева И.З. К экологии и биологии *Althaea officinalis* L. (*Malvaceae*) на северной границе ареала (Республика Башкортостан) // Сибирский экологический журнал. 2013. Т. 20. № 4. С. 551–563.
- Абрамова Л.М., Каримова О.А., Андреева И.З. Структура и состояние ценопопуляций *Althaea officinalis* (*Malvaceae*) на Юге Предуралья (Республика Башкортостан) // Растительные ресурсы. 2010. Т. 46. № 4. С. 47–54.
- Абрамова Л.М., Мустафина А.Н., Андреева И.З. Современное состояние и структура природных популяций *Dictamnus gymnostylis* Stev. на Южном Урале // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2011. Т. 116. № 5. С. 32–38.
- Гловатов Н.В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Ч. 1. Йошкар-Ола, 1998. С. 146–149.
- Животовский Л.А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
- Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 224 с.
- Жукова Л.А., Полянская Т.А. О некоторых подходах к прогнозированию перспектив развития ценопопуляций растений // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2013. вып. 32, № 31. С. 160–171.
- Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В. Возрастная структура ценопопуляций многолетних растений и ее динамика // Журн. общ. биологии. 1978. Т. 39, № 6. С. 849–857.
- Каримова О.А., Абрамова Л.М., Голованов Я.М. Характеристика ценопопуляции и особенности биологии *Thermopsis schischkinii* (*Fabaceae*) на Южном Урале // Растительные ресурсы. 2012. Т. 48. № 4. С. 518–530.
- Каримова О.А., Жигунов О.Ю., Голованов Я.М., Абрамова Л.М. Характеристика ценопопуляций редких горно-скальных видов в Зауралье Республики Башкортостан // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 2 (22). С. 70–83.
- Красная книга Республики Башкортостан: в 2 т. Т.1: Растения и грибы/ под ред. Б.Н. Миркина. Уфа, 2011. 384 с.
- Красная книга Самарской области. Т. 1. Редкие виды растений, лишайников и грибов. Тольятти, 2007. 372 с.
- Красная книга Саратовской области: Грибы. Лишайники. Растения. Животные. Саратов, 2006. 528 с.
- Красная книга Ульяновской области. Ульяновск, 2008. 508 с.
- Красный список особо охраняемых редких и находящихся под угрозой исчезновения животных и растений. Ч. 3. 1 (Семенные растения). М., 2004 (2005). 352 с.
- Кучеров Е.В., Мулдашев А.А., Галева А.Х. Охрана растений на Южном Урале. М., 1987. 205 с.
- Мустафина А.Н., Абрамова Л.М. Современное состояние и виталитетная структура природных популяций редкого вида *Dictamnus gymnostylis* Stev. на Южном Урале // Изв. Самарского НЦ РАН. 2012. Т. 14. № 1(7). С. 1796–1798.
- Наумова Л.Г., Злобин Ю.А. Основы популяционной экологии растений / Под. ред. Б.М. Миркина. Уфа, 2009. 88 с.
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.; Л., 1950. Вып. 6. С. 7–204.
- Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
- Флора Европейской части СССР. Т. III. Л., 1978. С. 42.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / О.В. Смирнова, Л.Б. Заугольнова, И.М. Ермакова и др. М., 1976. С. 14–43.
- Ямалов С.М., Мартыненко В.Б., Абрамова Л.М., Голуб В.Б., Баишева Э.З., Баянов А.В. Продромус растительных сообществ Республики Башкортостан. Уфа, 2012. 100 с.

THE FEATURES OF POPULATIONS ORGANIZATION OF RARE SPECIES OF *CEPHALARIA URALENSIS* (MURR.) SCHRAD. EX ROEM. ET SCHULT. IN THE SOUTH URALS

O.A. Karimova., A.N. Mustafina., L.M. Abramova

The results of studying of ontogenetic structure of cenopopulations of rare species of the South Urals *Cephalaria uralensis* (Murr.) Schrad. ex Roem. et Schult. in Bashkortostan Republic are presented. The majority of studied coenopopulations differ in the average density (2,2–10,3 copies/m²) and incomplete ontogenetic spectrum. The ontogenetic structure of cenopopulations of *C. uralensis* has two types of spectrums: left-side, centered. On classification “delta-omega” the majority of cenopopulations – mature, 3 young, 1 ripening, 3 growing old.

Key words: *Cephalaria uralensis*, South Ural, rare species, coenopopulation, ontogenetic and demographic structure.

Сведения об авторах (ФГБУН Ботанический сад-институт Уфимского научного центра РАН, лаборатория дикорастущей флоры и интродукции травянистых растений): *Каримова Ольга Александровна* – ст. науч. сотр. ФГБУН Ботанический сад-институт Уфимского научного центра РАН, лаборатория дикорастущей флоры и интродукции травянистых растений, канд. биол. наук (karimova07@yandex.ru); *Мустафина Альфия Науфалевна* – мл. науч. сотр., ФГБУН Ботанический сад-институт Уфимского научного центра РАН, лаборатория дикорастущей флоры и интродукции травянистых растений, канд. биол. наук (alfverta@mail.ru); *Абрамова Лариса Михайловна* – профессор, зав. лабораторией дикорастущей флоры и интродукции травянистых растений ФГБУН Ботанический сад-институт Уфимского научного центра РАН, докт. биол. наук (abramova.lm@mail.ru).

К ИСТОРИИ НАУКИ
TO THE HISTORY OF SCIENCE

УДК 58.006

Г.А. ДЕМИДОВ: РУССКИЙ МИЛЛИОНЕР И БОТАНИК

С. В. Багоцкий

Русский преприниматель Г.А. Демидов (1715–1761) был большим любителем ботаники. Он основал первый в России частный ботанический сад в Соликамске. Г.А. Демидов состоял в переписке с К. Линнеем и другими ботаниками.

Ключевые слова: русские ботаники, ботанические сады, Соликамский ботанический сад, предприниматели.



25 ноября 2015 г. исполняется 300 лет со дня рождения Григория Акинфьевича Демидова (1715–1761), богатейшего промышленника, ставшего одним из первых русских ботаников.

Как известно, до Петра I в России не было науки, в том числе и ботаники. Одной из составных частей Петровских реформ стало создание отечественной науки. С этой целью в конце своего царствования царь-реформатор создал Санкт-Петербургскую академию наук.

Своих ученых в России не было. Поэтому вначале Академия состояла из приглашенных на русскую службу иностранцев, в основном немцев. На должность академика по ботанике из Германии был приглашен Иоганн Христиан Буксбаум (1693–1730). В 1730–40-е годы большой вклад в изучение флоры России, и особенно Сибири, внес другой немец – Санкт-Петербургский академик по химии и натуральной истории Иоганн Георг Гмелин (1709–1755) [2].

Буксбаум и Гмелин выросли и получили образование в Германии, они были людьми немецкой культуры. Но уже в 1730-е годы появились ботаники русского происхождения, первым из которых был, несомненно, Степан Петрович Крашенинников (1711–1755).

В это же время в России появился еще один незаурядный ботаник – Григорий Акинфьевич Демидов (1715–1761) [1].

Дед Г.А. Демидова Никита (1656–1725), сын крестьянина, был мастером-оружейником в Туле, а затем при активной поддержке Петра I стал выдающимся организатором российской промышленности, основателем металлургических заводов Урала. Сын и наследник Никиты Акинфий (1678–1745) продолжил дело своего отца, став одним из богатейших людей России. В 1726 г. Акинфию Демидову и его сыновьям было пожаловано наследственное дворянство.

У Акинфия Демидова было три сына: Прокофий (1710–1787), Григорий (1715–1761) и Никита (1724–1789). Двое старших сыновей с детства увлекались естествознанием, особенно ботаникой. Прокофий Демидов был абсолютно равнодушен к предпринимательству. При первой возможности он продал доставшиеся ему по наследству заводы и начал жить в свое удовольствие. В своем подмосковном имении на территории современного Нескучного сада он создал Ботанический сад. На известном портрете, написанном художником Д.Г. Левицким, Прокофий Демидов изображен с лейкой рядом с растениями в вазах. Свой богатый гербарий Прокофий Демидов завещал Московскому университету.

Прокофий Демидов отличался экстравагантностью характера и был героем многочисленных анекдотов. Он тратил огромные деньги на благотворительность.

Младший сын Акинфия Демидова Никита пошел в отца. Его главным интересом было предпринимательство. Именно Никите отец завещал основную часть наследства. В дальнейшем Никита увлекся коллекционированием картин, затрачивая немалые средства на их покупку и на помощь молодым художникам. На старости лет Никита Акинфьевич, так же как и его братья, создал свой ботанический сад рядом со своим домом в Немецкой слободе в Москве.

Григорий Демидов сумел соединить предпринимательскую хватку с увлечением естественными науками.

Акинфий Демидов, умерший в 1745 г., большую часть своего состояния оставил Никите. После длительного судебного процесса Г.А. Демидову достались Ревдинские металлургические заводы и металлургический завод в Туле. В конце жизни Г.А. Демидов основал Тисовский и Бисертский заводы.

В 1731 г. 16-летний Григорий Демидов женился на дочери соляного предпринимателя Анастасии Суровцевой и поселился в соляной столице Урала городе Соликамске. Здесь, в имении Красное, он начинает создавать ботанический сад, строит оранжереи (местные жители называли их «ранжереями»), высаживает саженцы и семена.

Настоящих ботанических садов в России в то время не было. В 1706 г. был создан аптекарский огород в Москве, а в 1714 г. – в Санкт-Петербурге. В этих огородах с сугубо практической целью выращивались лекарственные растения. Только в середине 1730-х годов в Санкт-Петербурге был основан научный Ботанический сад при Академии наук. Таким образом, мы имеем основание считать сад, созданный Г.А. Демидовым, первым настоящим ботаническим садом в России.

Акинфий Демидов неодобрительно смотрел на ботанические увлечения своего сына, полагая (возможно, не без основания), что ботаника отвлекает сына от главного дела – управления семейными предприятиями. На что, по рассказам, сын почтительно отвечал: *«И государь наш плоды выращивал и распространять сие дело везде велел и приветствовал»*. Ссылка на Петра Великого, одним из увлечений которого была ботаника, была убедительным аргументом, и, в конце концов, Акинфий Демидов смирился.

Г.А. Демидов собирал гербарии растений Урала, отправляя их в Академию наук и в Аптекарский огород в Москву. В своем письме от 12 июня 1740 г. (Санкт-Петербургский филиал архива РАН, Ф 1, оп. 104, ед. хр. 12, с. 41-43) он пишет:

«Нынче к вам при сем посылаю трав 241 которые я в прошлом 739 году сбирал и некоторые подписаны российскими именами. И прошу вас оные

подписать таким же порядком роды разобрать как вы прежде ко мне мои гербарии подписали и прислать ко мне. А ежели которые угодны и которые имеются две планты то извольте со мной поделитца. А я и впредь буду старатца о российских именах. В намерении имею травы описать российскими именами и которую траву россияне от какой болезни употребляют и в каких местах растет и в которые месяцы цветет только весьма трудно оные произвеждать для того что наши ботаники сходно не говорят одну траву один тако а другой инако называют.»

В этом письме Г.А. Демидова четко сформулирована одна из его главных целей – унификация русских названий растений. Эту же цель и почти в те же годы (разумеется, для латинских названий) поставил перед собой великий биолог К. Линней.

В обмен на высылаемые гербарии растений Урала Г.А. Демидов получал гербарные листы с интересующими его растениями.

В декабре 1742 г. Соликамск посетили возвращавшиеся из сибирской экспедиции И. Гмелин и Г. Мюллер. Они встречались с Г.А. Демидовым, осмотрели его сад и оранжереи и пришли в полный восторг [2].

Весной 1746 г. в Соликамск приезжает Г. Стеллер (1709–1746) со своей коллекцией сибирских и камчатских растений. Чтобы спасти растения, находящиеся в плохом состоянии, Григорий Акинфьевич высаживает их в своем ботаническом саду. После смерти Г. Стеллера он переправляет эти растения в Санкт-Петербургскую академию наук и в Упсалу К. Линнею.

Летом 1746 г. Г. Стеллер и Г.А. Демидов путешествуют по Уралу, занимаясь ботаническими исследованиями.

В конце 1740-х годов Г.А. Демидов переезжает в Санкт-Петербург, но сад в Соликамске продолжает существовать и развиваться.

После смерти Г.А. Демидова его старший брат Прокофий (1710–1788) перевез часть растений в Москву и высадил их в своем ботаническом саду в Нескучном.

В 1772 г. Соликамский Ботанический сад покупает главный бизнес-конкурент Г.А. Демидова А.Ф. Турчанинов. Турчанинов тоже интересовался естественными науками и даже создал зоопарк в городе Сысерть. Ботанический сад Г.А. Демидова просуществовал до 1820-х годов.

В 1994 г. старанием местных энтузиастов Ботанический сад в Соликамске был воссоздан. Этому саду было присвоено имя Г.А. Демидова. Директором сада стал инженер и садовод-любитель Анатолий Михайлович Калинин, передавший саду свою богатую коллекцию растений. В 2013 г. А.М. Ка-

линин был избран Почетным членом Московского общества испытателей природы.

В 1748 г. Г.А. Демидов выслал К. Линнею гербарий, содержащий около 300 видов растений Урала и Сибири. За это К. Линней выразил в своем труде благодарность «русскому дворянину Демидову».

Переписка Г.А. Демидова с К. Линнеем началась в 1739 г. и продолжалась около 15 лет.

После пожара в зале Санкт-Петербургской кунсткамеры Г.А. Демидов предоставил для уцелевших экспонатов свой собственный дом. В этом же доме была размещена библиотека Академии наук.

Г.А. Демидов был от природы скромным и неприхотливым в быту человеком. Он не любил светского общества, предпочитая ему узкий круг увлекающихся наукой единомышленников, много времени проводил в кругу семьи. Свое богатство он тратил на сад, на научные занятия, на образование и воспитание детей.

У Г.А. Демидова было одиннадцать детей: три сына и восемь дочерей (три девочки умерли в раннем детстве). Григорий Акинфьевич не жалел средств на их образование. В 1749 г. он отправил сыновей в длительное (12 лет) заграничное путешествие. Сыновья Демидова учились в лучших западных университетах, знакомились с достижениями мировой науки и культуры. Отец требовал от сыновей вести «путевые журналы» и записывать в них все, что узнали.

Отцовский интерес к естественным наукам унаследовал его средний сын Павел Григорьевич (1739–1821) [3, 4]. Он изучал естественные науки в Геттингенском университете, слушал лекции Карла Линнея в Упсале. П.Г. Демидов собрал боль-

шую естественнонаучную коллекцию, которую в 1804 г. пожертвовал Московскому университету. Эта коллекция положила начало музею естественной истории Московского университета.

Для руководства этим музеем П.Г. Демидов пригласил немецкого натуралиста И.Г. Фишера фон Вальдгейма (1771–1853), который стал в России Григорием Ивановичем. Г.И. Фишер фон Вальдгейм вошел в историю как основатель и первый руководитель Московского общества испытателей природы.

В том же 1803 г. П.Г. Демидов создал в Ярославле Демидовское высших наук училище. В дальнейшем после нескольких трансформаций это училище превратилось в Ярославский государственный университет, которому было присвоено имя П.Г. Демидова.

Григорий Акинфьевич Демидов умер в 1761 г. Похоронен в родовой усыпальнице Демидовых в Николо-Зарецкой церкви (г. Тула).

Одним из результатов развития просвещения в России стало появление состоятельных людей, всерьез интересующихся естественными науками. Эти люди и сами занимались исследованиями, и вкладывали немалые средства в науку и образование. Уже в XVIII в. сложилось неформальное сообщество, связывающее между собой интересующихся науками состоятельных меценатов, профессиональных исследователей и людей, увлекающихся изучением природы. Свое организационное оформление это сообщество получило в 1804 г. в результате создания Императорского Московского общества испытателей природы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баньковский Л. Ботанический сад Григория Демидова // Наука и Жизнь. 2007. № 2. (<http://www.nkj.ru/articles/9021/>).

Гмелин И. Путешествие в Сибирь. 1751. (Русское издание: И. Гмелин. Путешествие в Сибирь. Соликамск, 2012

(<http://uraloved.ru/istorya/gmelin-puteshestvie-sibir>).

Сухарева О.В. Кто был кто в России от Петра I до Павла I. М., 2005. 704 с.

Юркин И.Н. Демидовы – ученые, инженеры, организаторы производства. М., 2001. 333 с.

Поступила в редакцию 20.04.15

G.A. DEMIDOV: RUSSIAN MILLIONAIRE AND BOTANIST

S.V. Bagotsky

Russian Businessman G.A. Demidov (1715–1761) was in for botany very much. He established the first private Botanic Garden in Russian in Solikamsk. G.A. Demidov corresponds with K. Linney and other Botanists.

Key words: russian botanists, botanical gardens, botanical garden in Solikamsk, businessmen.

Сведения об авторе: *Багоцкий Сергей Владимирович* – ученый секретарь Московского общества испытателей природы, канд. биол. наук (b1949@mail.ru).

Biological series
Volume 120. Part 5
2015

C O N T E N T S

<i>Kalyakin M.V., Voltzit O.V.</i> The Atlas of Breeding Birds of European Russia (ABBER) Project	3
<i>Romanov A.A., Melikhova E.V.</i> Hydrological Conditions and Water Reservoirs Geomorphology as Ecological Factor of Waterbirds Habitat in Mountain Subarctic	13
<i>Rumiantsev V.Yu., Khitrov D.A., Golubinsky A.A.</i> The Steppe Marmot in the Materials of General Land Survey of the Russian Empire	22
<i>Emelyanova L.G.</i> The Spatial Organization of the Eastern Part of Areal of Wood Lemming (<i>Myopus schisticolor</i> (Lilljeborg, 1844))	26
<i>Galinskaya T.V.</i> Faunistics and Systematics of Genus <i>Homalocephala</i> Loew, 1868 (Diptera, Ulidiidae) of Russia	31
<i>Kolchin S.A.</i> Complex Social Grouping of Asiatic Black Bear (<i>Ursus Thibetanus</i>) and Ecological and Behavioral Aspects of their Forming	36
<i>Petrova S.E.</i> Umbelliferae of Middle Russia: Biomorphological Analysis	46
<i>Batyrbekova D.K., Goremykina E.V., Losev A.A., Majorov S.A.</i> Variability of Anatomical Structures within a Single Blade in Some Steppe Grasses	57
<i>Borskiy M.N.</i> Morphology and Nomenclature of «Yellow-Flowering» <i>Achillea</i> L. Central Zone of the European Part of Russia	67
<i>Karimova O.A., Mustafina A.N., Abramova L.M.</i> The Features of Populations Organization of Rare Species of <i>Cephalaria uralensis</i> (Murr.) Schrad. ex Roem. et Schult. in the South Urals	76
<i>To the history of science</i>	
<i>Bagotsky S.V.</i> G.A. Demidov: Russian Millionaire and Botanist	85