

ISSN 0027-1403

БЮЛЛЕТЕНЬ
МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА
ИСПЫТАТЕЛЕЙ
ПРИРОДЫ

ОТДЕЛ
БИОЛОГИЧЕСКИЙ
ТОМ 106
ВЫПУСК

4

2001

**ЖУРНАЛ РАСПРОСТРАНЯЕТСЯ ПРИ ФИНАНСОВОЙ ПОДДЕРЖКЕ
МЕЖДУНАРОДНОГО ФОНДА ЗАЩИТЫ ЖИВОТНЫХ, IFAW**

УЧРЕДИТЕЛИ:

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

Редакционная коллегия:

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

Редактор *О.В. Апеньтьева*

Технический редактор *Н.И. Смирнова*

Корректоры *Т.С. Милякова, В.А. Ветров*

А д р е с р е д а к ц и и :

**103009, Москва, Б. Никитская, 6, комн. 9
Tel. 203-34-52**

**Журнал зарегистрирован в Министерстве печати и информации №
Свидетельство о регистрации № 1545 от 14 февраля 1991 г.**

**Сдано в набор 23.05.2001. Подписано в печать 14.08.2001. Формат 60 × 90½.
Усл. печ. л. 11,0. Усл. кр.-отт. 4,5. Уч.-изд. л. 10,73. Тираж 409 экз.
Изд. № 7164. Заказ № 1344**

**Ордена "Знак Почета" Издательство Московского университета.
103009, Москва, Б. Никитская, 5/7.**

**Типография ордена "Знак Почета" Издательства МГУ.
119899, Москва, Воробьевы горы**

БЮЛЛЕТЕНЬ МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

Основан в 1829 году

ОТДЕЛ БИОЛОГИЧЕСКИЙ

Том 106, Вып.4 2001 Июль – Август

Выходит 6 раз в год

BULLETIN OF MOSCOW SOCIETY OF NATURALISTS

Published since 1829

BIOLOGICAL SERIES

Volume 106, part 4 2001 July – August

There are six issues a year

СОДЕРЖАНИЕ

Федосенко А.К., Вейнберг П.И. О состоянии популяций памирского архара (<i>Ovis ammon polii</i>) в Таджикистане и Киргизии	3
Томкович П.С. Биология размножения большого песочника <i>Calidris tenuirostris</i>	13
Орлов А.М. Особенности пространственного и вертикального распределения представителей Орегонской ихтиофауны у Азиатского побережья	23
Никитский Н.Б., Семенов В.Б. К познанию жесткокрылых насекомых (<i>Coleoptera</i>) Московской области	38
Королева Н.Е. Синтаксономический обзор горнотундровой растительности Хибин	50
Байкова Е.В. Морфология трихом у видов рода <i>Salvia</i> (<i>Lamiaceae</i>)	58
Маслов А.А. Динамика древостоя и нижних ярусов на олиготрофном лесном болоте близ Звенигорода: Концептуальная модель процессов в масштабе десятилетий	71

Научные сообщения

Прохоров В.П., Арменская Н.Л. Копротрофные перитециоидные аскомицеты европейской части России	78
Голубев В.Н. Зимнее цветение природных растений Южного берега Крыма	83

Потери науки

Памяти Льва Владимировича Полежаева	86
---	----

УДК 599.735.5

О СОСТОЯНИИ ПОПУЛЯЦИЙ ПАМИРСКОГО АРХАРА (*OVIS AMMON POLII*) В ТАДЖИКИСТАНЕ И КИРГИЗИИ

А.К. Федосенко, П.И. Вейнберг

Памирский баран, или баран Марко Поло, — один из самых крупных подвидов архара — обитает на Памире в Таджикистане, на Алай и Тянь-Шане в Киргизии, а также в примыкающих к ним горных районах Афганистана и Китая. Будучи самым многочисленным из подвидов, он, тем не менее, изучен явно недостаточно (Мекленбурцев, 1948; Сапожников, 1976; Соков, 1995; Федосенко и др., 1995; и др.).

Исходно значительная численность памирского барана была обусловлена удаленностью и труднодоступностью мест его обитания, наличием на части его ареала пограничного режима. Тем не менее антропогенный пресс, и особенно отгонное животноводство, постепенно сокращали ареал и численность животных (Янушевич и др., 1972; Соков, 1989; Одинашоев и др., 1990). В первой половине 90-х годов в связи с изменением (ослаблением) пограничного режима в Киргизии, нестабильностью обстановки в Таджикистане антропогенный пресс еще более усилился, особенно в районах, удаленных от государственной границы.

Трофейные охоты, начавшиеся в Таджикистане в 1987 г. и в Киргизии в 1990 г., также оказывают определенное влияние на состояние популяций этого подвида, как и изменения в использовании пастбищ, произошедшие в этих республиках. В связи с этим крайне необходимо иметь представление о современном состоянии поголовья памирского барана для выработки программ по охране и рациональному использованию этого уникального животного.

Настоящая статья посвящена численности отдельных группировок памирского барана, их структуре, стадности, плодовитости и другим вопросам экологии, а также факторам, влияющим на состояние этих группировок и подвида в целом. Использованы результаты полевых исследований, проведенных в ноябре 1995 г. и в октябре 1999 г. в юго-восточной части Восточного Памира в Таджикистане и в июле—августе 1993 г. и в августе—сентябре 1997 г. в бассейне р. Аксай в хребте Кокшаалтау (Тянь-Шань) в Киргизии. Привлечены также ведомственные материалы управлений охотничьего хозяйства Таджикистана и Киргизии, а также материалы фирм, ведущих трофейные охоты в этих республиках.

Распространение и численность памирского барана

В Таджикистане памирский баран населяет Восточный Памир: на западе граница ареала проходит от Ленгара через озера Яшилколь и Сарезское до восточной стороны ледника Федченко, на севере — по Заалайскому хребту, на востоке и юге — за пределами государственной границы.

В Киргизии этот баран в настоящее время заселяет на западе долину Кек-Су (приток Кызыл-Су Восточной) до верховьев, верхнюю часть долины р. Ой-Тал (Карадарья) и ее притоки, южную оконечность Ферганского хребта, окрестности оз. Чатыркуль и далее на восток — западную часть хребта Кокшаалтау, в том числе бассейн Аксая и Узенгикуша. Восточнее, в Акшийраке уже обитает смешанная форма, а еще восточнее — на Сарыджасе, видимо, живет тяньшанский архар. Во время сезонных кочевок памирский архар заходит на северные склоны Атбашинского хребта.

В довоенные годы, по О.В. Егорову (1955), архаров в отдельных районах Восточного Памира было так много, что они полностью стравливали пастбища. Чтобы сохранить траву для домашних животных, многие жители высокогорных кишлаков отпугивали архаров, каждую ночь выставляя сторожей. В Башгумбезской и в верхней части Аличурской долины на площади 25–30 тыс. га ежегодно охотники добывали около 140 архаров, но их численность здесь не снижалась (Мекленбурцев, 1948).

Еще в середине 60-х годов архары были довольно многочисленны вдоль государственной границы, особенно в урочищах Кызыл-Джаик и Шад-Пут в окрестностях озер Каракуль и Рангкуль. По Г.Н. Сапожникову (1976), плотность их населения в указанных местах составляла 36–80 особей на 1000 га, а численность в целом по Восточному Памиру 70–80 тыс. голов.

Эти цифры некоторые исследователи считали завышенными. Для первой половины 70-х годов А.И. Соков (1975, 1977) приводит значительно меньшие величины. По его данным, плотность населения архаров на Памире равна 2–30 особям на 1000 га, а общая численность — 20 тыс. голов. С развитием дорог и увеличением автотранспорта и скота на зимних и летних пастбищах условия обитания архаров на Памире все время ухудша-

лись. Вплоть до начала 80-х годов велась лицензионная охота. По данным А.И. Сокова (1989), А.О. Однашоева и др. (1990), численность архара на Памире продолжала падать и к концу 80-х годов составила 10–12 тыс. особей. Этими авторами подчеркивалось, что ареал архара на Памире стал разорванным, мозаичным. Уже в начале 80-х годов архар редко встречался вдоль трассы Хорог–Ош, а в конце 80-х эти встречи прекратились вовсе.

Экспертные данные по численности памирского архара были подтверждены авиаучетами 1991 г. с участием в них сотрудников Института зоологии и паразитологии АН Таджикской ССР. Численность архара была определена в 9,9–10,3 тыс. голов, а по уточненным позднее данным, — 11,1–11,5 тыс.

Около 60% поголовья находилось на западных склонах Сарыкольского хребта за линией инженерных сооружений, представлявших проволочное заграждение, непреодолимое для крупных животных. Построенное в конце 80-х годов, оно образовывало приграничную полосу шириной в некоторых местах до 30 км, протяженностью около 300 км (площадь около 500 тыс. га). Это своеобразный резерват, куда доступ населения и скота был ограничен и где плотность населения архаров, по данным учета, была в 6 раз выше, чем вне их. За линией инженерных сооружений основная масса архаров держалась в средней и южной частях приграничной полосы.

На территории вне инженерных сооружений, пригодной для обитания архаров и занимающей 3/4 ареала на Памире, учтено около 40% животных. В северо-восточной части региона, занимающей примерно одну треть ареала архара на Памире, учтено около 2000 архаров: из них около 1100 — в окрестностях оз. Каракуль и Рангкуль, около 360 — в Баландкике, остальные — в районе Кокуйбели, Танамыса и Западного Пшарта.

Основное поголовье архара было сосредоточено в юго-восточной части Памира. Подавляющее большинство животных (более 5 тыс.) учтено на приграничной территории на юге Сарыкольского хребта, несколько более 1 тыс. — в Южно-Аличурском хребте. В бассейне Салуистыка учтено всего 230 архаров и это, по-видимому, был недоучет, так как, по другим данным, здесь водилось не менее 1 тыс. архаров.

По отдельным урочищам Восточного Памира имелись более ранние данные по численности архаров. В начале 80-х годов в Баландкике, по данным М.Ф. Фролова (устн. сообщ.), обитало около 800 зверей, а уже в 1988 г. — всего 470. В ущельях Северо-Аличурского и Пшартского хребтов, входящих в долину р. Мургаб, на отрезке 50 км (с 56-го км от пос. Мургаб до Сарезского озера) в середине 80-х годов насчитывали 365 ар-

харов (Муратов, 1986). Несколько меньшее количество архаров было обнаружено здесь при учетах в 1991 г.

В 1992–1993 гг. антропогенный пресс на группировки архаров, удаленные от приграничной полосы, усилился. Причиной явилось увеличение числа незаконных охот, так как удвоившееся в связи с событиями в Таджикистане в 1992 г. население Памира испытывало острую нехватку продовольствия. По мнению местных специалистов, численность архаров вне линии инженерных сооружений заметно сократилась, особенно в Южно-Аличурском хребте и других районах, близких к автодороге Хорог–Мургаб. В то же время состояние популяции за инженерными сооружениями в эти годы не претерпело существенных изменений, так как пограничный режим на границе с Китаем был сохранен в том виде, как и ранее.

Мы полагаем, что общее количество архаров на Памире в середине 90-х годов сократилось до 9–9,5 тыс. особей. В то же время И.А. Абдусалымов (1997) определяет численность архара на Памире для середины 90-х годов в 5 тыс. голов, что, на наш взгляд, не совсем верно.

В 1995 г. учет и определение полового и возрастного состава популяции проводились нами в юго-восточной части Памира на территории охотничьего хозяйства МАК, расположенного в междуречье Салуистык–Оксу (площадь около 350 тыс. га). Маршрутными учетами (на автомашине) было охвачено примерно 2/3 территории хозяйства, при этом встреченено 1242 разных животных. В период с 5 по 25 ноября большинство зверей было встреченено в предгорьях Ваханского хребта вблизи границы с Афганистаном. В районе хребта Акбура и севернее ближе к дороге Мургаб–Хорог архаров было значительно меньше, а местами не было вовсе. Если в южной части хозяйства мы насчитали 864 архара, то в северной (такой же по площади) — всего 378. Позже, с выпадением большого количества снега, начинается подвижка архаров на север, в район Акбуры и их численность здесь возрастает.

В сентябре 1999 г. нами проведено более широкое обследование Восточного Памира, в том числе его северо-восточной части. Здесь архар распространен спорадически, что обусловлено природными условиями этого региона и действием антропогенных факторов. Наиболее благоприятны для него условия обитания на Сарыкольском хребте, за линией инженерных сооружений, а также на Восточном Пшарте. По мере удаления от оз. Каракуль к западу и юго-западу рельеф становится все более расчлененным с наличием скал. Биотопы архара там вкраплены в местообитания сибирского горного козла и занимают долины рек или верховья притоков.

В окрестностях оз. Каракуль учтено 242 архара (из них 220 — за линией инженерных сооружений), в верхней части Кокуйбели — 177, около перевала Акбайтал — 95, в верховьях Западного Пшарта — 31, всего 545 животных. По свидетельству местных жителей, значительное количество архаров водится на западном побережье оз. Каракуль, куда проезд в летнее время на автотранспорте затруднен.

Более тщательный наземный учет архаров в 1999 г. проведен в юго-восточной части Памира; только вне системы инженерных сооружений на площади примерно 540 тыс. га учтено 5 тыс. особей, причем 65,5% животных встречено в предгорьях северного макросклона Ваханского хребта (в урочище Чилоб и верховье р. Салуистык и восточнее). К северу от предгорий Ваханского хребта численность архара невелика, особенно в урочищах, близких к дороге Хорог—Мургаб (табл. 1).

Таблица 1

Результаты маршрутных учетов архара на юго-востоке Памира в сентябре 1999 г.

Место	Протяженност маршрута, км	Кол-во встре- ченных животных	На 10 км маршрута
Вне линии инженерных сооружений			
Южный макросклон восточ- ной части Южно-Аличурского хребта	68	386	56,8
Верхн. правобережье р. Гурум- ды до ур. Джангидавансай	130	262	20,2
Вост. часть Ваханского хребта, ур. Чилоб	50	1106	221,2
Вост. часть Ваханского хребта, верховье Салуистыка и восто- чнее	191	2180	114,1
Междуречье Салуистык—Аксай	183	751	41,0
Хребет Акбура и Испанская щель	173	196	11,3
Хребет Бодо, гора Карабелес и Кызылбелес (до дороги Мур- габ—Хорог)	71	75	10,6
Ур. Аксу (район 4-й заставы, на север)	16	57	35,6
<i>Итого</i>	882	5013	56,8
За линией инженерных сооружений			
Район оз. Каракуль	60	220	36,7
Район оз. Рангкуль	80	49	6,1
Ур. Аксу (4-я застава), на север	16	301	188,1
на восток	97	137	14,1
<i>Итого</i>	253	707	27,9

Исходя из этих данных, мы полагаем, что к концу 90-х годов численность архара на Памире возросла: во всяком случае, в юго-восточной части поголовье увеличилось примерно в 2 раза по

сравнению с началом 90-х годов. В северо-восточной части Памира численность этих животных осталась, по-видимому, неизменной, возможно, несколько понизилась, в то же время за линией инженерных сооружений она также высока, особенно в юго-восточной части, судя по данным маршрутного учета (табл. 1). Причиной роста поголовья архара в юго-восточной части Памира явилось резкое сокращение количества скота на совместных пастбищах. Скорее всего, в настоящее время на Памире обитает 13—14 тыс. архаров.

Сведения о численности памирского архара в киргизской части ареала за более ранние годы скучны. В.И. Андреенков (1983) свидетельствует, что еще в 40-е годы этот баран осваивал территорию в 3 млн га, а его численность достигала нескольких десятков тысяч голов. Архары были многочисленны в верхней части Алайской долины, а также в долинах Арпы и Аксая. В эти годы в центральной части долины Аксай при 3-часовом (пешем) маршруте можно было встретить несколько стад архаров общей численностью 80—100 животных.

После войны высокогорные пастбища стали интенсивно осваиваться. В конце 50-х годов при той же длительности экскурсии в долине Аксая можно было увидеть в лучшем случае один табунок из 5—10 архаров (Янушевич и др., 1972). Однако в труднодоступных отдаленных урочищах численность архаров оставалась еще довольно высокой. Так, при проведении учетов в 1965 г. в части бассейна р. Аксай (урочища Сары-Иймек, Теректы и др.) на площади 100 тыс. га было учтено 2 тыс. животных, или 20 особей на 1000 га (Айзин, 1977).

В хребте Кокшалтау значительная численность архара сохранилась и позже. Так, по данным В.И. Андреенкова (1983), в конце 70-х годов на территории Внутреннего Тянь-Шаня на площади 270 тыс. га обитало около 3,5 тыс. памирских архаров. Основное их поголовье (2 тыс. особей) держалось в осевой части хребта Кокшалтау на площади около 80 тыс. га. Положение в Кокшалтау даже несколько улучшилось в 80-е годы с постройкой вдоль его подножия инженерных сооружений, доступ за которые местного населения был значительно ограничен. В то же время в самой Аксайской долине архары практически исчезли.

В настоящее время памирский архар в Киргизии образует несколько локальных группировок, обитающих в основном вдоль границы с Китаем. Их численность — от нескольких сотен до нескольких тысяч голов, а общая в начале 90-х годов определена в 6—7 тыс.

Самая крупная группировка — аксайская, в ней в начале 90-х годов насчитывали около 3 тыс. голов (Андреенков, 1991). В аксайской группировке наибольшая численность архаров имеет место в долине р. Курумдук (правый приток р. Аксай), где

уже несколько лет не выпасается скот. По ученым, проведенным нами в этой долине в июле—августе 1993 г., здесь на площади 22,6 тыс. га обитало 565 архаров, или 25 особей на 1000 га; позже эта цифра несколько возросла. На этой же площади в августе—сентябре 1997 г. мы насчитали 860 архаров, или 38 особей на 1000 га. В соседнем урочище Кок-Кия, расположенному восточнее, на площади 9,6 тыс. га учтено 247 архаров, или 25,7 на 1000 га. Как и на Памире, причиной увеличения численности архаров в этой группировке является резкое уменьшение количества скота, а местами и его полное отсутствие. Общая численность памирского барана на Памире, Алае и Тянь-Шане к концу 90-х годов — около 20 тыс. голов.

Стадность

Как и у других подвидов, взрослые самцы и самки памирского архара вне периода гона держатся отдельно, образуя самостоятельные стада. Стада самок всегда крупнее стад самцов. По Р.Н. Мекленбурцеву (1948), стада самцов в Южно-Аличурском хребте чаще всего состояли из 7—12 особей; одиночные самцы встречались редко и большей частью недалеко от стада. Стада самок — от 4—5 до 150—200 голов, особенно большие стада Р.Н. Мекленбурцев (1948) видел осенью и в начале весны. Крупные скопления также наблюдались во время выпадения достаточно глубокого снега и в местах с обильным травостоем. В обычное время эти стада включают 15—40 самок. Часть самочных

стад состояла из самок и ягнят, другая, более многочисленная, включала холостых самок и молодых самцов.

Г.Н. Сапожникову (1976) в районе озер Каракуль и Рангкуль встречались стада (без различия пола) от 2 до 30 и более животных; он отметил увеличение стадности от весны (май) к лету (июль); так, если доля стад с количеством животных в них от 20 до 30 и более в мае составляла 17%, то к июлю возрастала до 36%.

В ноябре 1995 г. в юго-восточной части Памира мы наблюдали также стада двух типов: самочки и самцовые. Самочки стада состояли из самок разного возраста и ягнят, в трети самочных стад находились и самцы в возрасте 1,5—3,5 года. Такие стада были заметно крупнее тех, которые состояли только из самок и ягнят. В самочных стадах находилось 17,6% самцов от их общего количества. Остальные 82,4% самцов входили в самостоятельные стада, состоящие только из молодых животных (1,5—4,5 года) или только из взрослых (5 лет и старше). Встречались стада и разновозрастных животных. Несмотря на то что таких стад было всего 28,2% (от общего числа встреченных стад), в них держалось 53,9% самцов (от их общего количества). В целом самочки стада были заметно крупнее самцовых (соответственно, от 13,1 до 17,6 и от 8 до 11 в разных местах).

В сентябре—октябре 1999 г. в юго-восточной части Памира самочки стада были значительно крупнее, чем в 1995 г. Здесь в этот период трижды

Таблица 2

Стадность памирского архара на Восточном Памире и Тянь-Шане

Район	Месяц, год	Самочки стада			Самцовые стада		
		стад/животных	пределы	среднее	стад/животных	пределы	среднее
Памир							
Юго-Восток:							
Акбура, Карабелес	XI.1995	12/157	4—35	13,1	12/96	2—23	8,0
Междуречье Салуистык—Аксай	XI.1995	31/546	5—51	17,6	24/263	3—28	11,0
Акбура, Карабелес, Кызылбелес	X.1999	14/223	3—32	15,9	12/44	2—5	3,7
Верхнее правобережье р. Гурумды	X.1999	14/252	2—56	19,0	2/10	5—5	5,0
Вост. часть Южно-Аличурского хребта	X.1999	8/332	6—118	41,5	1/10	10—10	10,0
Предгорья Ваханского хребта, вост. часть	X.1999	34/1151	5—135	33,9	20/294	2—42	10,1
Междуречье Салуистык—Аксай	X.1999	26/746	6—125	28,7	19/197	2—58	10,4
Ур. Аксу (за системой)	X.1999	12/397	6—88	33,1	4/44	2—26	11,0
Северо-Восток:							
окр. оз. Каракуль (за системой)	IX.1999	7/224	7—85	32,0	2/8	4—4	4,0
Кукуйбель, Акбайтал	IX. 1999	13/308	3—76	23,7	1/2	2—2	2,0
Западный Пшарт	X.1999	2/31	14—17	15,5	—	—	—
Тянь-Шань							
Кокшаалтау, Ур. Курумдук	VIII.1993	35/322	2—23	9,2	44/241	2—22	5,5
Ур. Курумдук	IX.1997	43/518	2—69	12,0	21/191	2—51	9,1
Ур. Кок-Кия	IX.1997	24/216	2—32	9,0	7/42	2—13	6,0

ды встречали скопления животных по 300–500 голов, стада от 60 до 120 особей видели 12 раз; самые крупные стада встречались в предгорьях Ваханского хребта. Высокой была стадность и на северо-востоке Памира, особенно в Кукуйбели и за линией инженерных сооружений (табл. 2).

Стадность памирского барана на Тянь-Шане (в Киргизии) заметно ниже, чем на Памире, особенно в 1993 г. Характер стад в Киргизии тот же, что и на Памире. Самцовые стада также формируют животные близких возрастов, реже встречаются стада, смешанные по возрасту. Стадность, как и общая численность, в 1997 г. была выше, чем в 1993 г.

Половозрастной состав группировок

В юго-восточной части Памира в междуречье Салуистык—Аксай среди просмотренных в ноябре 1995 г. 878 архаров самцов оказалось 289 (32,9%), самок 408 (46,5%), сеголеток обоего пола 181 (20,6%). Это соотношение близко к тому, что наблюдал Г.Н. Сапожников (1976) в районе оз. Рангкуль в середине 60-х годов.

По нашим данным, молодые самцы (до 5 лет) преобладали над взрослыми (свыше 5 лет). Взрослые составляли 7,6% популяции, молодые — 25,3%. На 100 самок приходилось 70,8 самцов, 44,4 ягненка. В конце сентября—в октябре 1999 г. мы наблюдали несколько иную картину: процент самцов в отдельных группировках на юго-востоке Памира составлял от 3 до 23. В большинстве случаев молодые самцы также преобладали над взрослыми, на 100 самок приходилось от 4,1 до 43,8 самца и от 32,1 до 42,3 ягнят (табл. 3). Небольшое число самцов в группировках по сравнению с 1995 г. объясняется тем, что исследования в 1999 г. проводились на месяц раньше, и самцы еще не пришли в местообитания самок и держались в верхних частях ущелий. Здесь также возможно и некоторое влияние на структуру увеличения объемов отстрелов самцов при трофеинных охотах в 1997 и 1998 гг.

Несколько иная структура популяции памирского барана в хребте Кокшаалтау на Тянь-Шане. В урочище Курумдук в связи с разной численностью животных в годы исследований (1993 и 1997 гг.) наблюдалась разница в половозрастном составе группировки в эти годы. При более низкой численности в 1993 г. в группировке был высок процент самцов, причем среди них заметно преобладали особи до 5 лет. И в 1997 г. при высокой численности группировки процент самцов был заметно ниже, но взрослых самцов было больше. В урочище Кок-Кия, расположенному ниже, преобладали самки с ягнятами. Количество сеголеток в группировках Курумдука и Кок-Кии в 1997 г. было заметно выше, чем на Памире. Не-

Таблица 3
Половозрастной состав группировки памирского архара на Памире и Тянь-Шане, %

Место, месяцы и годы	Про- смот- рено, экз.	Са- мок	Яг- нят	Самцов		
				всего	до 5 лет	свы- ше 5 лет
Памир						
Юго-восток:						
XI.1995	878	46,5	20,6	32,9	25,3	7,6
X.1999	3137	57,5	22,7	19,4	10,3	6,8
Северо-восток:						
X.1999	492	62,2	24,0	13,6	11,6	0,6
Тянь-Шань						
Кокшаалтау, Курумдук,						
VII—VIII.1993	460	41,3	15,4	42,3	29,3	13,9
VIII—IX.1997	739	38,0	25,6	36,4	16,9	19,5
Кок-Кия,						
IX.1997	247	46,1	32,8	21,1	16,6	4,4
<i>Итого в 1997 г.</i>	986	40,1	27,4	32,5	16,9	15,7

большое число ягнят в Курумдуке в 1993 г. мы объясняем исключительно холодной весной и неустойчивой погодой в первой половине лета.

Плодовитость и смертность

О плодовитости памирского архара известно немного. Хотя Г.Н. Сапожников (1976) и писал о встречах на Памире у архара двоен, однако, как нам кажется, это было ошибкой. Мы просмотрели около 800 самок с ягнятами на Памире и

Таблица 4

Плодовитость и смертность памирского архара на Памире и Тянь-Шане

Место	Период	На 100 самок		% отхода за год
		про- шлого- год- ков	ягнят	
Памир				
Юго-восток:				
Верховые Салуистыка	VII.1994	58,5	—	—
Верховые Салуистыка и Аксай	XI.1995	45,4	—	—
Предгорья Ваханского хребта	X.1999	42,1	—	—
Вост. часть Южно-Аличурского хребта	X.1999	36,1	—	—
Верхн. правобережье Гурумды	X.1999	32,1	—	—
Хребет Акбура, Карабелес	X.1999	32,9	—	—
Северо-восток:				
Каракуль, Кукуйбель, Акбайтал	IX.1999	38,6	14,8	61,7
Тянь-Шань				
Кокшаалтау	VII.1993	37,4	24,2	—
Курумдук	IX.1997	67,3	32,7	51,4
Курумдук	IX.1997	71,1	21,9	69,1
Кок-Кия				

340 на Тянь-Шане, но ни одной самки с двойней не видели. Не обнаружено двоен и у алтайского барана, считающегося также высокогорным подвидом архара (Федосенко, 1989).

Небольшое количество ягнят в стадах самок на Памире отмечал в свое время Р.Н. Мекленбурцев (1948). Невелико оно и по нашим данным (табл. 4). Является ли это результатом большого числа прохолоставших самок или гибели ягнят в первые недели жизни, можно узнать лишь при наблюдениях в период рождения молодых. В Киргизии на меньших высотах процент ягнят выше, но и там в отдельные годы при холодной весне и снежном лете, как в 1993 г., на 100 взрослых самок пришлось всего 37,4 ягненка, в то время как в 1997 г. при нормальной весне и сравнительно теплом и сухом лете число ягнят на 100 самок в Курумдуке было 67,3.

Что касается смертности ягнят, то на Памире она выше и составляет 67,2% за год, а в Киргизии — 56,7%. Как и у других подвидов баранов отход среди взрослых особей выше у самцов; среди них чаще гибнут особи в 6—7-летнем возрасте (Федосенко и др., 1995).

Факторы, определяющие численность памирского архара

Выпас скота. Сокращение численности памирского архара в Таджикистане и в Киргизии в прошлом явилось результатом не столько бесконтрольной охоты, сколько массированного вытеснения его из многих районов отгонным животноводством (Янушевич и др., 1972; Андреенков, 1983; Одинашов и др., 1990; и др.). Выпас домашних животных, особенно овец и коз, в меньшей степени яков, способствовал резкому ухудшению условий обитания архаров. Домашние животные вытесняли архаров в верхние, более суровые в климатическом отношении пояса, скот служил источником заражения диких копытных различными болезнями. На Памире летом стада домашних животных широко рассредоточивались по территории, поднимаясь в верхние части долин, а к зиме спускались ниже, к дорогам, поселкам, военным базам, оставляя идущим вслед архарам сильно стравленные пастбища.

В настоящее время в связи с резким уменьшением количества скота в совхозах Восточного Памира и особенно в Мургабском районе, где обитает основное поголовье архара, пресс отгонного животноводства ослабевает. Численность крупного рогатого скота по сравнению с 1999 г. почти не изменилась; что касается овец и коз, то их поголовье уменьшилось на 45,5%. В связи с сокращением общественного поголовья (оно уменьшилось на 63%) многие дальние отгоны (пастбища) освободились от скота, в то же время возросла нагрузка на пастбища, находящиеся вблизи населенных пунктов, где скот пасется теперь круглогодично.

Изменения в животноводстве, особенно в овцеводстве, сказались на распределении и численности архаров. Резко возросло их поголовье на юге Восточного Памира, где пастбища не используются домашними животными уже несколько лет.

Что касается Киргизии, то в середине 60-х годов только в совхозах и колхозах было свыше 8 млн овец и коз, свыше 880 тыс. крупного рогатого скота и 200 тыс. лошадей (Янушевич и др., 1972). Алайская и Аксайская долины, верховья Сарыджаза, наиболее освоенные животноводами, имели самую низкую численность архаров, а в некоторых местах они вовсе исчезли.

Чабанские стоянки служили источником факто-ра беспокойства, приютом для браконьеров (Вырыпаев, 1983). На каждой чабанской стоянке в Киргизии находились 1—2 семьи чабанов, 600—900 овец или 150—300 яков и несколько собак. Чем больше было в том или ином урочище чабанских стоянок, чем они были доступнее, тем ниже там была плотность населения архаров. Временное присутствие домашних животных усиливало пресс хищников на архаров в те сезоны, когда скот откочевывал.

Как и на Памире, в Киргизии в 90-е годы произошли большие изменения в использовании отдаленных пастбищ. С упразднением части колхозов и совхозов уцелевший общественный скот был раздан фермерам (частным лицам) и они в настоящее время не имеют возможностей осваивать отдаленные и труднодоступные пастбища, в связи с чем количество скота на них резко сократилось, а некоторые перестали осваиваться совершенно. Как и на Памире, это способствовало заметному увеличению числа архаров. Такая тенденция будет сохраняться сравнительно недолгое время, так как частное животноводство развивается быстрыми темпами, и со временем скот начнет заполнять и отдаленные пастбища.

Охота. В начале 30-х годов с Памира ежегодно вывозили около 4 тыс. шкур архаров (Розанов, 1935), а по данным Р.Н. Мекленбурцева (1948), в 1937 г. было заготовлено около 3,5 тыс. шкур. Число добываемых животных было значительно больше, так как часть шкур шла на нужды местного населения или просто оставлялась на месте разделки убитого животного.

До середины 80-х годов местному населению Памира ежегодно выдавались разрешения на отстрел 100—120 архаров. Кроме того, при нелегальной охоте, проводимой чабанами, членами различного рода экспедиций, военнослужащими, добывалось, по самым скромным подсчетам, около 1000 особей в год. Фактически легальные охоты на архаров закончились лишь в 1987 г., когда эти животные были включены в республиканскую Красную книгу.

Браконьерство на диких копытных, в том числе и на архаров, усилилось после известных событий 1992 г., в результате которых население Памира увеличилось вдвое. Пришедшие на Памир беженцы имели нарезное оружие и использовали его как для охоты на диких копытных, так и для обмена на домашних животных у местного населения. Особенно возросло браконьерство на диких копытных в местах, близких к Хорогу, и в Али-чурской долине в 1993 и 1994 гг. В последующие годы часть нарезного оружия у местного населения была изъята и браконьерство пошло на убыль, чему способствовали также дороговизна бензина и охрана части угодий, на которых проводились трофейные охоты.

В Киргизии охота на архаров всегда считалась одной из самых популярных и велась несмотря на официальные запреты круглый год. Контролировать население, живущее в труднодоступных местах, на дальних отгонах было практически невозможно, особенно если к стоянкам чабанов не было проезжих дорог. Чабаны в таких местах даже не прятали шкуры и рога убиваемых ими копытных, зачастую они находились прямо на стоянках. Так, в урочище Кайнар (басс. Узенгикуша, Кокшалтау) в апреле 1978 г. на стоянках чабанов или вблизи них были обнаружены 15 шкур и 20 пар рогов архаров, а в 1979 г. — 22 шкуры и 16 пар рогов (Вырыпаев, 1983).

Отстреливали архаров также и члены различных экспедиций, военные. За три года (1979–1981) охотничьей инспекцией Иссык-Кульской области было выявлено 23 случая незаконной охоты на архара (Кошкарев, 1983). В относительной безопасности в Киргизии архары находились лишь за линией инженерных сооружений, куда доступ населения и скота был ограничен. Но в 90-е годы с отменой пограничного режима или его ослаблением на отдельных участках границы и особенно там, где инженерные сооружения разобраны, браконьерство имеет место и в приграничной полосе. Во время работ в Кокшалтау в 1993 и 1997 гг. остатки браконьерских охот в виде шкур и рогов были встречены нами во всех ущельях в урочище Курумдук (табл. 5).

Таблица 5

**Гибель самцов памирского архара разного возраста
в ур. Курумдук (Тянь-Шань)**

Годы	Причины гибели	Возраст самцов, лет					Всего
		1–3	4–5	6–7	8–9	> 9	
1993	Хищники, человек	4	12	24	25	—	65
1997	Хищники	—	2	11	15	2	30
	Человек	4	10	17	19	—	50
	Всего	8	24	52	59	2	145
	%	5,5	16,6	35,9	40,7	1,4	100,0

Значительную роль в жизни памирского архара сыграла постройка в конце 80-х годов линии инженерных сооружений вдоль границы с Китаем, представляющих проволочное заграждение, преодолеть которое не в состоянии среднее или круглое животное. Отгороженная приграничная полоса шириной от 5 до 30 км тянется на Памире на север вдоль Сарыкольского хребта, далее проходит по верховьям р. Кызылсу на Алае и по предгорьям Кокшалтау до пика Хан-Тенгри.

Хотя в целом появление сооружений оказалось благоприятным для части популяции памирского барана в приграничной полосе, тем не менее они способствовали ухудшению состояния той части животных, которая оказалась вне заграждений. Некоторые группировки оказались разделенными. Произошло разрушение исторически сложившихся путей сезонных миграций; некоторые группировки лишились зимних или летних пастбищ, что резко сократило их численность. В Киргизии фактически памирский архар сохранился лишь за линией инженерных сооружений. Также наиболее высокой была численность архара в приграничной полосе и на Памире и таковой остается и в настоящее время.

На границе с Афганистаном заграждения из колючей проволоки были сооружены на нескольких перевалах. Поскольку эти перевалы использовались архарами как миграционные пути, загородки затрудняли их передвижения, имели место скопления животных у этих заграждений, чем пользовались волки (Habibi, 1997).

Хищники. Значительный урон поголовью архаров наносят волки. Их численность на Памире повсюду высока. В теплое время года они питаются преимущественно красными сурками и домашними животными, с наступлением холодов и залеганием сурков в зимнюю спячку переходят на питание архарами и горными козлами.

Особенно много архаров погибает от волков в многоснежные зимы. Так, в долине р. Баландкик и по ее притоку Джайляу-Кол на расстоянии 13–14 км О.В. Егоровым (1955) были обнаружены останки 61 самца и 2 самок архаров, убитых волками в многоснежную зиму 1949/50 г., что составило около 20% обитавших здесь животных. 72,1% погибших самцов были старше 6 лет, 21,3% составляли самцы 4–5-летнего возраста, молодых животных (2–3 года) было всего 6,6%. Также в этом урочище после многоснежной зимы 1987/88 г. были обнаружены останки 80 архаров, убитых волками. Подавляющее число останков принадлежали взрослым самцам (устн. сообщ. М.В. Фролова).

Значительный урон поголовью памирского архара приносят волки и в Киргизии. Плотность населения волков в местообитаниях архаров на юге рес-

публики самая высокая и составляет 0,3–0,4 особей на 1000 га (Вырыпаев, 1985). Как и на Памире, летом они питаются преимущественно северным сурком, зимой — дикими копытными. В весенне-летний период встречаемость останков архара в экскрементах волков на юге Киргизии 17,3%, зимой возрастает до 39,1% (Вырыпаев, 1983). Зимой волки загоняют архаров на обширные наледи, образующиеся в долинах, и, пользуясь беспомощностью животных, убивают их. Останки архаров (кости позвоночника, конечности, черепа) чаще всего обнаруживаются в руслах речек, ручьев или в непосредственной близости от них.

Из просмотренных нами в июле—августе 1993 г. и в августе—сентябре 1997 г. 145 черепов и других костей памирского барана в бассейне Аксая в Киргизии, значительная часть которых были жертвами волков, 78% принадлежало самцам в возрасте от 5 лет и старше, в том числе 42,5% животным старше 7 лет. Без сомнения, часто гибнут и в возрасте 1–2 года, но их черепа разгрызаются и поедаются хищниками или растиаскиваются в укромные места.

Снежный барс также охотится на памирского барана, но значительно реже, чем на сибирского горного козла. В целом численность снежного барса в местообитаниях памирского архара невелика, и урон, приносимый им, мало ощутим.

Климатический фактор. На Памире время от времени случаются многоснежные морозные зимы, в связи с чем гибнут дикие копытные и в первую очередь архары, которые и в обычные зимы к их концу сильно худеют. По рассказам местных жителей, суровой оказалась зима 1985/86 г., во время которой наблюдались сильные снегопады. Снег равномерно укрыл землю при безветрии и впоследствии затвердел, что исключило сдувание его с возвышенных мест. Вдобавок в эту зиму случились сильные морозы. Погибло много домашнего скота. Находили сильно исхудавших и ослепших архаров.

Снежная зима 1985/86 г. вызвала падёж памирского барана и в долине Чалачигу в северо-западной части Ташкурганского резервата (Китай), граничащего с Афганистаном, Пакистаном и частично с Таджикистаном (Shaller et all., 1987). В одной из боковых долин были найдены останки 12 баранов (5 молодых и 7 годовиков — 2 самца и 5 самок), погибших от недостатка пищи.

Суровая зима, видимо, повлияла и на темпы размножения в 1986 г. Из 89 встреченных в июне в Чалачигу животных, среди которых преобладали самки, лишь одна имела ягненка (19 июня), хотя обычно рождение молодых начинается в первых числах июня. На Памире также многоснежной была зима 1987/88 г., в юго-восточной части еще в

1995 г. можно было видеть черепа погибших в эти зимы архаров.

Весной 1999 г. (в марте) в южной части Памира в результате нескольких снегопадов высота снежного покрова достигла одного метра; высокий снежный покров продержался весь апрель. В некоторых хозяйствах и у частников имела место массовая гибель яков, мелкого рогатого скота. Однако заметного падежа архаров не наблюдалось, во всяком случае при автомобильных маршрутах нами не найдено ни одного погибшего животного. Весна и лето 1999 г. были дождливыми и холодными, в связи с чем многие места, особенно на юге, были недоступны для автотранспорта в течение всего лета из-за вязкости грунта, поэтому не случайно в этом году имели место концентрации архаров именно на юге в предгорьях Ваханского хребта, где фактор беспокойства был минимальным.

В Киргизии нет сведений о гибели архаров в суровые зимы, хотя они случаются и там. Весна 1993 г. в высокогорье в бассейне р. Аксай была холодной и затяжной, а лето с постоянными заморозками по ночам и почти ежедневным выпадением осадков в виде дождя и снега. Доля сеголетков в популяции в августе составляла всего 15,4%, а на 100 самок пришлось 37,4 ягненка (Федосенко и др., 1995), в то время как в сентябре 1997 г. при сравнительно сухом и теплом лете эти цифры равны соответственно 25,6% и 67,3.

Трофейные охоты. Трофейные охоты на памирского барана в Таджикистане начались в 1987 г., а в Киргизии — в 1990 г. Всего к 1999 г. отстреляно около 460 самцов (примерно 285 на Памире и 175 — на Тянь-Шане). На Памире первые три года охоты проводились в урочище Баландкик (северная часть региона), в местности, где численность архаров была высокой и где он меньше подвергался антропогенному воздействию из-за удаленности и труднодоступности.

В дальнейшем начиная с 1990 г. район трофейных охот расширился: архаров стали отстреливать в центральной и восточной частях Южно-Аличурского хребта и в горах юго-востока в междуречье Салуистык—Аксу и далее на севере в районе озер Рангкуль и Каракуль. Вплоть до 1996 г. добывалось от 15 до 25 самцов, в 1996 г. было отстреляно больше 30 животных, а в 1997—1998 гг. на отстрел выдавалось по 70 лицензий. По-видимому, не все они использовались, тем не менее добыча составляла не менее 50 самцов в год.

Анализ трофейных охот, проводимых одной из фирм, охотничьи угодья которой располагались в междуречье Салуистык—Аксу, за 1993—1996 гг. показывает, что их влияние на группировку архаров было незаметным. Качество трофеев в эти годы оставалось практически неизменным, как и число

дней, затрачиваемых охотником на добычу трофея (табл. 6). Резкое увеличение числа отстреливаемых самцов в последние годы, несмотря на рост поголовья архаров на Памире, может негативно скаться на группировках, испытывающих пресс трофейных охот.

Таблица 6

**Данные о трофейных охотах, проводимых фирмой MAK в 1993—1996 гг.
на Юго-Восточном Памире**

Годы	Кол-во самцов		Их возраст, лет		Длина рогов, см		Число дней, затрачиваемых на отстрел одного самца	
	отстрелянных	осмотренных	пределы	средний	пределы	средняя	пределы	среднее
1993	6	4	—	—	130—137,5	132,5	6—8	6,5
1994	8	6	—	—	125—142	133,9	4—6	4,8
1995	6	4	6,5—12,5	8,5	105—152	129,5	2—9	5,3
1996	19	8	6,5—11,5	8,1	124—156	131,5	3—7	5,1

Трофейные охоты на памирского барана в Киргизии ведутся в урочищах Курумдук и Кок-Кия, а также в Мудюрюме и Узенгикуше (Кокшаалтау). В 1994—1996 гг. добывали 12—17 самцов, с 1997 г. число отстреливаемых животных увеличилось до 25 в год. Отрицательного влияния трофейных охот на состояние группировки в Курумдуке и в урочище Кок-Кия заметно не было, ее численность в эти годы возросла примерно в 1,5 раза.

Заключение

Памирский архар в прошлом испытывал значительные нагрузки антропогенного характера, особенно вследствие интенсификации отгонного животноводства в 60—70-е годы. Численность его в эти годы на Памире сократилась с 20 тыс. в середине 70-х до 10—12 тыс. голов к началу 80-х годов. К этому времени сократились ареал и численность памирского архара и в Киргизии, где он сохранился лишь за линией инженерных сооружений в приграничной полосе. В связи с резким сокращением количества скота в местообитаниях архаров к середине 90-х годов численность последних стала расти и в некоторых урочищах она увеличилась в полтора-два раза.

Стадность памирского архара в целом зависит от численности животных в том или ином районе. Стадность на юго-востоке Памира выше, чем в Киргизии. Количество самцов в популяциях архаров на Памире меньше, чем в Киргизии, что говорит о большем охотниччьем прессе, на Памире также ниже плодовитость.

Из факторов, негативно влияющих на состояние популяций, на первом месте стоит конкуренция с домашними животными на пастбищах; значительно сокращается число архаров после суровых зим; деятельность хищников, видимо, не является определяющим фактором, их влияние усиливается лишь в годы с неблагоприятными климатическими условиями. Трофейные охоты при больших квотах также могут негативно влиять на состояние отдельных группировок.

Финансирование работ в 1993 и 1999 гг. осуществлялось Департаментом рыбы и дичи США, в 1997 г. — программой Траффик в рамках Российского представительства WWF. Всем лицам, оказавшим содействие в проведении исследований, авторы выражают искреннюю признательность.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абдусалымов И.А. Состояние популяции и проблема охраны памирского архара *Ovis ammon polii* Blyth, 1940 в Таджикистане // Редкие виды млекопитающих России и сопредельных территорий. М., 1997. С. 4.
- Айзин Б.М. Распространение, численность, перспективы охраны архара в Киргизии // Редкие млекопитающие и их охрана. М., 1977. С. 180—181.
- Андреенков В.И. Проблемы охраны горных баранов Тянь-Шаня // Редкие виды млекопитающих фауны СССР и их охрана. М., 1983. С. 155—157.
- Вырыпаев В.А. О факторах, определяющих численность архара в Центральном Тянь-Шане, и мерах по его охране // Взаимодействие биотич. компонентов и среды в некоторых экосистемах Тянь-Шаня. Фрунзе, 1983. С. 130—136.
- Вырыпаев В.А. Численность и особенности образа жизни волка в Киргизии // Волк. М., 1985. С. 507—510.
- Егоров О.В. Экология сибирского горного козла // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 42. М., 1955. С. 7—134.
- Кошкарев Е.П. К характеристике диких копытных и хищных млекопитающих Тянь-Шаня // Взаимодействие биотич. компонентов и среды в некоторых экосистемах Тянь-Шаня. Фрунзе, 1983. С. 136—141.
- Мекленбурцев Р.Н. Памирский архар *Ovis polii polii* Blyth & // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1948. Т. 53. Вып. 5. С. 65—84.
- Муратов Р.Ш. Численность архаров и сибирских горных козлов в верховых р. Мургаб (Памир). 4-й съезд териол. об-ва. Т. 17. М., 1986. С. 129.
- Одинашоев А.О., Кадамшоев М.К., Темиров Т.Т. Распространение и численность архара на Памире. 5-й съезд териол. об-ва, М., 1990. Т. 3. С. 164—165.
- Сапожников Г.Н. Дикие бараны (род *Ovis*) Таджикистана. Душанбе, 1976. 200 с.
- Соков А.И. Влияние антропогенного фактора на популяцию памирского архара в Таджикистане // Копытные фауны СССР. М., 1975. С. 279.

Соков А.И. Современное состояние некоторых по-пуляций диких парнокопытных Таджикистана // Ред-кие виды млекопитающих и их охрана. М., 1977. С. 220–230.

Соков А.И. Состояние редких видов парнокопытных и методы их охраны в Таджикистане // Экология, мор-фология, использование и охрана редких копытных. М., 1989. С. 79–81.

Соков А.И. Фауна Таджикистана. Т. 20, часть 5 (мле-копитающие—парнокопытные). Душанбе, 1993. 338 с.

Федосенко А.К. Материалы по экологии и поведе-нию алтайского горного барана // Экологические ис-следования в заповедниках Южной Сибири. М., 1989. С. 17–31.

Федосенко А.К., Вейнберг П.И., Вальdez Р. К экологии памирского барана в Киргизии. Бюл. МОИП. Отд. биол., 1995. Т. 100. Вып. 1. С. 34–41.

Янушевич А.И., Айзин Б.М., Кыдыралиев А.К., Умри-хина Г.С., Федянина Т.Ф., Шукуров Э.Д., Гребенюк Р.В., Ток-обаев М.М. Млекопитающие Киргизии Фрунзе, 1972. 462 с.

Habibi K. Marco Polo sheep (*Ovis ammon polii*). Afga-nistan // Wild Sheep and Goats and their Relattives. IUCN, 1997. P. 210–211.

Schaller G.B., Talipu L.H., Hua L., Junrang R., Mung-jiang Q., Haibin W. Status of large Mammals in the Tax-korgan Reserve, Xinjiang, China. // Biol. conserv. 1987. Vol. 42. P. 53–71.

ЦНИЛ Департамента охоты Минсельхоз РФ
Северо-Осетинский заповедник

Поступила в редакцию
7.08.2000

THE ON STATUS OF THE PAMIR ARGALI POPULATIONS IN TADJIKISTAN AND KIRGHIZSTAN

A.K. Fedosenko, P.J. Weinberg

Summary

The Pamir argali *Ovis ammon polii* populations were studied in the eastern Pamir and Inner Tien Shan. It was ascertained that, after a significant decrease in the 1970s, argali numbers have begun growing in the 1990s and even have doubled in certain areas, most probably due to diminish-ing of livestock numbers within argali distribution. Group size of argali on the whole depends on the population density and therefore is the highest in the south-eastern Pamir, but the pro-portion of males and lamb:female ratio is higher in the Inner Tien Shan. Competition with the livestock and severe winters are the main natural factors influencing argali populations negatively while the impact of wolves is substantial probably only if combined with particularly harsh weather conditions. Poaching and excessive trophy hunts may damage local argali populations.

УДК 598.333.2

БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ БОЛЬШОГО ПЕСОЧНИКА, *CALIDRIS TENUIROSTRIS*

V
П. С. Томкович

Большой песочник — обитатель горных тундр Северо-Востока Сибири. Будучи эндемиком России, этот кулик остается одним из наименее изученных видов птиц в подсемействе *Calidridinae* в репродуктивный период, и это делает невозможным многие межвидовые сравнения. Все, что известно о распространении и биологии размножения большого песочника, собрано в ходе сравнительно небольшого числа авиаунистических обследований в горах области распространения этого кулика (Portenko, 1933; Schaanning, 1954; Воробьев, 1963; Кишинский, 1968, 1988; Кречмар и др., 1978; и др.); не было ни одной попытки специального изучения этого вида в сезон размножения. Показателем скучности сведений об этом кулике может служить хотя бы тот факт, что только в 1970-х годах описаны для науки второе и третье гнезда с кладками его яиц (Андреев, 1980; Флинт и др., 1980); больше описаний не последовало, хотя и были найдены несколько гнезд (перечень у Tomkovich, 1997). Такая фрагментарность имеющихся сведений об этом виде и в итоге, порой, неверная интерпретация наблюдений — результат труднодоступности большинства мест обитания большого песочника, чаще всего низкой плотности птиц и скрытного образа жизни в период инкубации кладок. Эти причины стали поводом для специального изучения биологии вида, предпринятого в местах размножения в 1993—1995 гг.

Некоторые предварительные результаты исследования опубликованы в качестве ежегодных кратких отчетов (Tomkovich, 1994, 1995, 1996) и в статье с анализом распространения вида в России (Tomkovich, 1997). Брачные отношения и роль родителей в заботе о потомстве у больших песочников охарактеризованы отдельно (Tomkovich, в печати). Настоящая работа посвящена характеристике местообитаний, плотностей гнездования, фенологии событий, основным показателям биологии размножения вида и некоторым демографическим параметрам в локальной популяции.

Работа выполнена на одном из отрогов хребта Щучьего в верховых р. Анадырь, напротив устья р. Балаганчик ($64^{\circ}55' \text{ с.ш.}$; $168^{\circ}35' \text{ в.д.}$) в периоды 12 июня—31 июля 1993 г., 1 июня—2 августа 1994 г. и 19 мая—30 июля 1995 г. Низкогорный ландшафт этого района с вершинами от 425 до 837 м над ур. моря рассечен глубокими долинами Анадыря и его притоков. При значительной крутизне склонов гор многие верши-

ны, отроги вершин и гребни между вершинами слажены, иногда имеются платообразные участки, кое-где предвершинные склоны не резко террасированы.

Вертикальная поясность растительности хорошо выражена: лиственничную (из *Larix cajanderi*¹) тайгу внепойменных долин и склонов сменяет субальпийский пояс с господством кедрового стланника *Pinus pumila* и ольховника *Alnaster fruticosus*, выше простирается горная тundra, над которой на некоторых вершинах возвышаются гольцовье пустыни. Вместе с тем горный ландшафт обеспечивает мозаичность условий и, как следствие, столь же мозаичное размещение растительных группировок в соответствии с экспозицией и крутизной склонов, открытостью господствующим ветрам, степенью дренированности участков. В результате лиственничная тайга поднимается местами до высоты 600 м над ур. моря, а отдельные угнетенные лиственницы попадаются в тундре до 730 м над ур. моря. И, наоборот, участки кустарничково-лишайниковых тундр, обычно характерные для высот 600—800 м над ур. моря, могут быть обнаружены на дренированных выпуклых участках гребней на высотах от 500 м над ур. моря. На пологих склонах верховьев некоторых долин господствуют сырье кочкарные кустарничковые или пушицевые (*Eriophorum vaginatum*) тунды, реже они попадаются на выложенных седловинах гор. Развитию открытых ландшафтов горнотундрового облика местами способствовали пожары, возникающие в результате летних гроз. На вершинах и в верхних частях склонов обычны крупноглыбовые россыпи, но скалистые выходы относительно редки.

В период снеготаяния дернина кустарничково-лишайниковых горных тундр на вершинах пропитана водой и попадаются лужи, но позже этот тип тундры следует характеризовать как сухой: сырье участки редки — главным образом под длительно стаивающимися немногочисленными снежниками. Тем не менее ниже на склонах нередко значительные пространства занимают кочкарные пушицевые или мохово-кустарничковые ассоциации с более мощным кустарниковым покровом, иногда с сочущимися ручьями.

Летние месяцы в годы исследований оказались теплыми, с умеренным количеством осадков. Обильные ливневые дожди, случавшиеся в июне 1995 г. и в июле 1994 г., не имели заметного влияния на кладки и выводки альпийских птиц в отличие от ситуации с обитателями затапливавшихся пойменных местообитаний (см., например, Tomkovich, Дементьев, 1996). По наблюдениям в 1995 г., среднесуточные температуры воздуха стали положительными к середине мая, ледоход начался 25 мая, к двадцатым числам мая в горных тундрах большинства хребтов имелись обширные бесснежные участки. Особенностью сезона 1994 г. была поздняя, холодная и затяжная весна (ледоход с 30 мая), по-видимому, как следствие многоснежной зимы. В начале июня того года обстановка походила на зимнюю, однако имелись большие проталины на вершинах отдельных горных хребтов, в том числе и на отроге, где выполнены исследования.

Численность большинства грызунов и землероек за годы исследований постепенно возрастала в долинах и в горной тундре и достигла максимума в 1995 г. Вслед за этим нарастала численность наземных хищников, особенно заметно у горностая *Mustela erminea* (одна встреча в 1993 г., 4 в 1994 г. и 20 в 1995 г.). В последний год более обычными стали зим-

¹ Здесь и далее латинские названия сосудистых растений даны по А.П. Хохрякову (1985).

няки *Buteo lagopus* и длиннохвостые поморники *Stercorarius longicaudus* из пернатых хищников.

Материалы собраны на почти ежедневных экскурсиях в местах обитания больших песочников. При этом наиболее часто посещали ближайшую к лагерю гору с расположенной в виде наклонного плато вершиной (максимальная отметка — 663 м над ур. моря). Это плато площадью 0,7 км² покрыто кустарничково-лишайниковыми горными тундрами (далее — плато Песочников). Кроме того, на периодических одно- и многодневных маршрутах обследованы горные тундры на отрезке до 13 км, расположенные далее к северо-востоку на вершинах горной цепи (с отметками на карте 710, 718, 724, 802 м над ур. моря), протянувшейся между Анадырем и его притоком — р. Березовой I-й — до истока последнего. Площадь этих более-менее регулярно посещавшихся сухих горных тундр 3 км². В целом же такие тундры составляют часть от примерно 9 км² безлесных вершин (гольцов) и относятся к междуречному пространству площадью около 70 км².

В целях индивидуального распознавания птиц отловлены и помечены 46 взрослых больших песочников. Их ловили на гнездах (ближе к концу периода инкубации) или возле птенцов с помощью автоматических лучков или иногда проволочного крюка на палке, аккуратно заводя в него шею насиживавшей птицы и затем поднимая птицу. Каждому взрослому песочнику помимо алюминиевого стандартного кольца надевали на ноги 2—3 цветных пластиковых кольца (с выступом в виде флагажка) в уникальной комбинации. Только у двух из 27 птиц, возвращавшихся через год-два в район исследований, отмечена потеря трех цветных колец (7,4% птиц, 4% колец), т.е. этот фактор минимально влиял на распознавание птиц. В 1994 г. под наблюдением находился также территориальный холостой самец со стальным иностранным кольцом (отловить птицу не удалось). Помимо того, на участке интенсивных наблюдений дополнительно различались отдельные птицы по особенностям окраски оперения и поведения. Мечение птенцов (всего окольцовано 159 нелётных птенцов) было групповым: все птенцы одного выводка получали одинаковую метку — “вымпел” из мягкого цветного пластика, прикрепленный к металлическому кольцу (кольцо продето в прорези кусочка пластика).

Пол взрослых больших песочников определяли по их территориальному и (или) брачному поведению (чаще всего в последующий после кольцевания год), по характерному облику самки накануне откладки яйца, а также методом дискриминантного анализа на основе стандартных промеров птиц (Соловьев, Томкович, не опубл.). Если был известен пол одной птицы в брачной паре, то пол второй считали противоположным.

Песочников обнаруживали, ориентируясь на их голоса или движение, регистрировали число птиц, их поведение, отмечали место встречи, окружающую обстановку, особое внимание обращали на наличие цветных меток на ногах птиц. Поиск гнезд осуществляли различными способами, тем не менее большинство гнезд (9 из 13) было найдено случайно при выходе наблюдателя непосредственно к гнезду, с которого слетала насиживавшая птица, и лишь 2 гнезда найдены в результате непосредственных наблюдений за птицами (оба в период откладки яиц). Не дал результатов метод волочения по тундре веревки между двумя наблюдателями, так как насиживавшие большие песочники пропускали веревку над собой, не взлетая. Выводки этих птиц искать значительно легче, чем гнезда, поскольку рядом с птенцами родители обнаруживают свое присутствие беспокойным поведением, сопровождаемым покриканиями. Именно поэтому основная масса больших песочников помечена вне гнезд. Размещение гнезд, места встреч выводков и индивидуально распознаваемых куликов отмечали на картосхемах масштаба 1 : 40 000 и (на плато Песочников) 1 : 2000. Кроме того, для большинства птиц, встреченных на земле, отмечали в дневнике тип местообитания для характеристики частоты использования птицами разных типов тундр на разных этапах сезона размножения.

Проверку гнезд осуществляли как минимум раз в несколько дней, по возможности отмечая, который из партнеров

находился в гнезде. В периоды откладки яиц и вылупления птенцов гнезда проверяли до 3 раз в день. При нахождении гнезд с неполными кладками яйца помечали краской по мере снесения, что позволяло прослеживать судьбу конкретных яиц кладки. Гнезда описывали по стандартной схеме, измеряя их с точностью 0,5 см, при этом внешний и внутренний поперечники — в двух перпендикулярных направлениях. Яйца измеряли штангенциркулем с точностью 0,1 мм, яйца и птенцов также взвешивали на аптекарских весах с точностью 0,15 г. При расчете коэффициента регрессии массы яиц насыщенность последнего яйца кладки принята на сутки меньшей, чем остальных яиц, поскольку плотное насиживание кладки начинается с предпоследнего яйца (см. ниже). Средние величины приведены со средним квадратическим отклонением, если не указано иначе.

Местообитания. Больших песочников в районе исследований встречали в горных тундрах на высотах 500—800 м над ур. моря (Tomkovich, 1997), как правило, выше границы леса. Тем не менее на территориях всех пар, размножавшихся на плато Песочников (530—660 м над ур. моря), имелись куртины кедрового и (или) ольхового стланика, а также угнетенные чахлые лиственницы. На гребнях перед и сразу за плато Песочников на высотах 500—540 м над ур. моря отдельные пары населяли более “залесенные” места, где открытые участки чередуются с зарослями стлаников и низких лиственниц (проективное покрытие древесно-кустарниковой растительности до 40%). Там нередко приходилось выпугивать больших песочников с крохотных полян среди кустов и деревьев, и именно там обитал единственный самец, который в выводковый период охотно присаживался на деревья и вершины кустов. На дальней половине обследованной горной цепи песочники обитали на больших высотах (630—800 м над ур. моря) с господством открытых пространств. Кустарники присутствуют там только на некоторых сырых (обычно вогнутых) участках склонов, но в открытой тундре нередко попадаются предельно угнетенные лиственницы, часто в виде засохших или полуживых стволиков высотой до 2 м. Встречаемость песочников на полностью открытой или в разной степени “залесенной” тундре зависела только от участка наблюдений, поэтому в дальнейшем фактор “залесенности” не рассматривается.

Птицы населяли преимущественно расположенные вершины, склоны и плато гор, а также широкие склоновые террасы, явно избегая крутых склонов. Тем не менее одна пара имела гнездо на маленькой террасе верхней части склона крутизной около 30°, и на таких же склонах попадались кормиившиеся стаи и выводки, особенно когда они находили там ветровую тень в ветреные дни.

Частота встречаемости больших песочников в основных типах местообитаний отражена в табл. 1. Из нее следует, что во все периоды сезона размножения эти кулики отчетливо предпочитают лишайниковые тундры. К этой категории были отнесены варианты тундр с кустарничково-лишайниковым покровом с разнотравьем, где от 5 до 50%

Таблица 1

**Встречаемость больших песочников
в основных типах местообитаний
на хребте Щучьем в верховьях р. Анадырь
(в % от числа наблюдений для каждого периода)**

Период наблюдений	Лишайниковые тундры с каменистыми участками	Лишайниковая задернованная тундра	Кочковатая тундра	Медальонная тундра с большим участием мхов	n
До начала насиживания	71	5	24	—*	76
Гнезда	85	7,5	7,5	0	13
Птицы в период насиживания (июнь)**	84	5	8	3	63
Птицы без выводков (июль)**	95	0	0	5	19
Выводки птенцов до 10-дневного возраста	78	9	8	5	79
Выводки нелётных крупных птенцов	76	3	10	11	63
Лётные выводки и их объединения	85	2	4	9	81

* — наблюдения не производили; ** — одиночные птицы и группы.

поверхности может приходиться на незадернованный каменистый, щебнистый или дресвяный грунт. Медальонная тундра (где пятна незадернованного мелкозема окаймлены валиками растительности с пышными лишайниками), по-видимому, также относится к предпочтительным местообитаниям из-за высокой мозаичности микрорельефа и растительности, однако этот тип тундры широко развит лишь на одном из склоновых участков, посещавшемся нами только изредка. Птиц редко видели в сплошь задернованной тундре, а в тех двух случаях (из 13), когда гнезда этих куликов были найде-

ны в такой тундре, они помещались в одном случае возле единственного незадернованного пятна дресвы, а в другом — возле валуна и неподалеку от единственной маленькой слабо задернованной россыпи камней.

Песочники ни разу не были встречены на сырых замшелых кочковатых тундрах с кустарничками, а также в глубине пушицевых кочкарников. Все наблюдения песочников (в том числе одно гнездо) в кочковатой тундре относятся к участкам с нерезкой кочковатостью (невысокие и неустойчивые кочки) и обилием лишайников, чаще всего в переходной полосе от лишайниковых тундр к пушицевым кочкарникам. Из табл. 1 отчетливо видно, что кочковатые участки птицы использовали наиболее интенсивно до начала гнездования. Это связано не только с ограниченностью площади проталин в этот период, но также, вероятно, и с преимущественной кормежкой птиц весной путем зондирования субстрата (наши наблюдения).

Плотность гнездования. Численность учтенных больших песочников на обследованных участках горных тундр представлена в табл. 2. Итоговая плотность самцов, пытавшихся размножаться в районе исследований, варьировала от 4,7 до 10,3 на 1 км² и была предположительно немногого ниже реальной за счет недоучета некоторых пар, потерявших кладки яиц, и, возможно, некоторых холостых самцов. Плотность, установленная для плато Песочников, по-видимому, полностью соответствует действительной, но, как и следовало ожидать, на участке малых размеров межгодовые вариации плотности были несколько больше. Если судить по ситуации на плато Песочников, то холостыми в 1994 и 1995 гг. оставались около четверти самцов. Расчетная плотность была наименьшей в 1993 г. и примерно в 2 раза выше в 1994—1995 гг.

Сроки и продолжительность событий. Прилет прослежен только в 1995 г. Первые песочники замечены 22 мая, причем 2 из 4 рассмотренных птиц оказались местными помеченными самцами. Восемь самцов, за которыми удалось вести более-менее ре-

Таблица 2

**Число и плотность больших песочников, размножавшихся в 1993—1995 гг.
на плато Песочников (0,7 км²) и на горном отроге (3 км² подходящих местообитаний)
хребта Щучьего в верховьях р. Анадырь**

Год	Найдено гнезд и выводков		Число холостых самцов		Дополнительное число пар*		Всего самцов		Плотность самцов на 1 км ²	
	0,7 км ²	3 км ²	0,7 км ²	3 км ²	0,7 км ²	3 км ²	0,7 км ²	3 км ²	0,7 км ²	3 км ²
1993	3	13	—**	—**	0	1	3	14	4,3	4,7
1994	6	26	2	3***	0	2	8	31	11,4	10,3
1995	5	23	2	5***	0	3	7	31	10,0	10,3

* — минимальное число известных пар, не найденных с выводками; ** — нет данных; *** — минимальное число.

гулярные наблюдения, были впервые зарегистрированы 22–26 мая и сразу заняли свои индивидуальные территории, причем 2 самца, встреченные последними (26 мая), оказались впоследствии холостыми (табл. 3). Самок удавалось выявить, лишь когда они появлялись в парах с самцами: в 1 из 6 случаев самка впервые встречена при первой регистрации самца, в остальных случаях самцы приобретали самку на второй—четвертый день после прилёта (медиана — 1,5 дня). Появление самок в парах пришлось на 23–27 мая. Наблюдать стаи пролётных больших песочников не довелось ни разу, малочисленные птицы в транзитном полёте (главным образом на северо-восток) были одиночными или летели по двое. Судя по встречам таких птиц, весенний пролёт продолжался по крайней мере до первых чисел июня.

Таблица 3

**Даты весенних событий у 8 индивидуально распознаваемых самцов большого песочника в 1995 г. в верховьях Анадыря.
В скобках указаны расчетные даты**

№ Птицы	Прилет самца	Образование пары	Откладка первого яйца	Завершение кладки
б/н*	26.V	—	—	—
6*	26.V	—	—	—
7	23.V	24.V	30.V (4.VI)	
8	22.V	23.V	(29.V) (1.VI)	3.VI
9	24.V	26.V	(1.VI)	6.VI
10	23.V	23.V	(29.V)	3.VI
11	22.V	26.V	(3.VI)	8.VI
12	25.V	27.V	(5.VI)	9.VI**

* — самец оставался холостым весь сезон; ** — полная кладка из 3 яиц.

Прямые наблюдения и расчеты дат откладки первого яйца позволили установить, что промежуток времени между формированием пары и откладкой первого яйца в 4 случаях в 1995 г. был 6–6,5 дня. Еще в одном гнезде этот срок оказался равен 9 дням, но в этом случае есть основания предполагать гибель одного или двух первых снесенных яиц и обнаружение лишь яиц, отложенных в новое гнездо (полная кладка впоследствии состояла из 3 яиц, и самец приступил к плотному насиживанию со второго яйца). Расчетный интервал между гибелю еще одного из гнезд (в день завершения кладки) и началом повторной кладки яиц — около 6 дней, т.е. он сходен со временем, необходимым для формирования первых кладок.

Самое раннее гнездо с первым отложенным яйцом найдено 30 мая 1995 г., однако обратный отсчет дат для других гнезд с неполными кладками или с известными датами вылупления птенцов позволяет утверждать, что начало откладки яиц 29 мая — не редкость, а у отдельных пар откладка первого яйца возможна даже 25 мая. Ска-

занное вынуждает признать прилёт некоторых птиц и формирование отдельных пар дня на три раньше установленных сроков и (или) укороченный предгнездовой период, что менее вероятно. Самая поздняя дата снесения яйца, по-видимому, 16 июня (1995 г.), поскольку накануне последний раз наблюдали самку с характерным поведением и формой тела яйцекладущей птицы.

Интервалы откладки яиц без применения инструментальных методов можно определить только приблизительно, поскольку регистрация определенного числа яиц в кладке во время нечастых визитов позволяет установить лишь минимальные промежутки. Этот показатель оказался равным 33 ч для одной кладки, найденной с первым отложенным яйцом. Минимальные интервалы между откладкой 2-го и 3-го яиц в трех кладках варьировали от 29 до 48 ч, а между откладкой 3-го и 4-го яиц в четырех кладках — от 26 до 28 ч. Только в одном гнезде удалось проследить весь период откладки яиц, от 1-го до 4-го яйца: он оказался равен минимум 5 сут. 3 ч (123 ч), т.е. средний интервал между снесением последовательных яиц в том гнезде был равен 41 ч. Еще в одном гнезде средний интервал между откладкой яиц (расчет по трем яйцам) составил сходную величину (41,5 ч). Следовательно, можно полагать, что эта величина не случайна, и большие песочники действительно откладывают яйца с большими интервалами, превышающими 1,5 суток. В соответствии с этим время откладки яиц вряд ли зависит от времени суток, по крайней мере мы отмечали появление яиц как в утренние, так и в вечерние часы.

Инкубационный период, рассчитанный для последнего яйца в 4 кладках, варьировал от 21,75 до 23 суток (в среднем $22,56 \pm 0,59$).

Интервал между появлением наклёвов на скорлупе яиц и собственно вылуплением птенца варьировал в разных кладках и у отдельных яиц в пределах от почти 3 до 4 дней. Столь же вариабельным был интервал от появления наклёва до сквозного проклёва в скорлупе яйца: 2–3 дня. Промежуток между вылуплением первого и последнего птенцов выводка оказался拉伸在三个巢中为18、23和30小时。在所有4个巢中，哪里都设法跟踪卵的顺序，虽然有些卵被忽略，但卵的出现与孵化时间一致。结果表明，最后的幼鸟在孵化后立即出现，而前几只幼鸟则在孵化后拉伸在三个巢中为18、23和30小时。在所有4个巢中，哪里都设法跟踪卵的顺序，虽然有些卵被忽略，但卵的出现与孵化时间一致。结果表明，最后的幼鸟在孵化后立即出现，而前几只幼鸟则在孵化后

относительная легкость обнаружения выводков большого песочника по сравнению с гнездами стала причиной того, что большинство дат вылупления птенцов удалось получить не прямыми наблюдениями, а на основе расчетов по возрасту от-

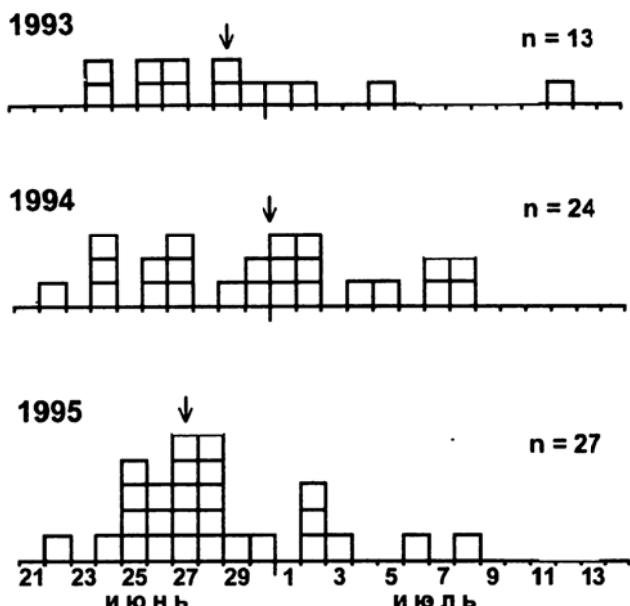


Рис. 1. Даты вылупления птенцов в гнездах больших песочников в июне—июле 1993—1995 гг. на хребте Щучьем в верховьях р. Анадырь. Стрелка указывает медианную дату вылупления для каждого года

ловленных птенцов (рис. 1). Распределения дат, полученные для разных сезонов, оказались сходны. В 1994 г., характеризовавшемся поздней многоснежной весной, медиана была сдвинута на несколько более позднюю дату вылупления. Общий период вылупления птенцов в изученной группировке вида оказался растянут с 22 июня по 12 июля, варьируя по годам лишь в слабой степени (разброс дат одного сезона — 17–19 дней), причем в обычные (не с поздней весной) годы отчетливый пик вылупления пришелся на последнюю неделю июня. Интересно, что родителями самых ранних выводков в 1994 и 1995 гг. и аналогично самых поздних в 1993 и 1994 гг. были одни и те же самцы. Установлено, что по крайней мере часть самых поздних выводков в 1993 и 1994 гг. принадлежала поздно размножавшимся парам и не относились к выводкам из повторных кладок. Вместе с тем птенцы из известной повторной кладки (1995 г.) также оказались среди поздних (вылупление 6 июля).

Развитие птенцов будет проанализировано отдельно. Здесь же необходимо отметить, что птенцы большого песочника начинали подлетывать в возрасте 17,5–25 дней (в среднем $20,35 \pm 2,07$; $n = 22$), т.е. наблюдается значительный разброс величин ($C.V. = 10,2\%$). При этом некоторые различия прослеживались между годами. Так, подъем на крыло в 1994 г. произошел в возрасте 19–25 дней (в среднем $21,5 \pm 2,4$; 8 птенцов из 4 выводков) и в 1995 г. в возрасте 17,5–24 дней (в среднем $19,4 \pm 1,9$; 9 птенцов из 5 выводков), тем не менее различия статистически недостоверны ($t = 1,98$; $p > 0,05$). Поднявшихся на крыло молодых наблюдали в 1993–1995 гг. с 18, 17 и 12 июля соответ-

ственно, но в первые два года подъем на крыло птенцов из наиболее ранних выводков, по-видимому, все же зарегистрировать не удалось. Самые поздние птенцы начинали подлетывать в те же годы 1, 2 августа и 30 июля. Самцы, как правило, оставались 6–11 дней с лётными молодыми (Томкович, в печати).

Стаи, в которые нередко собираются на кормежке большие песочники, свободные от насиживания, потерявшие кладки и холостые птицы, увеличивались в размерах в конце июня, т.е. с началом вылупления птенцов, когда самки завершают свою роль в размножении (Томкович, в печати). Массовый отлёт стай, выявленный по резкому сокращению численности птиц и прекращению регистрации меченых куликов, пришелся на 27 июня 1994 г. и на 1 июля в 1993 и 1995 гг. Тем не менее отдельные самки попадались нам до 12 июля. Успешно размножавшиеся самцы начинали миграцию 22–25 июля (наиболее поздняя дата в 1994 г.), а молодые птицы — 24–26 июля. Подавляющее большинство таких самцов и молодых исчезло из района исследований до начала августа. При последнем визите на плато Песочников 2 августа 1994 г. там еще был один самец с начинавшими подлетывать птенцами из позднего выводка.

Характеристика гнезд, яиц, птенцов. Для гнезда большие песочники выбирали одну из гнездовых ямок, изготавливаемых самцом в ходе брачных демонстраций. Поскольку этот вид населяет дренированные участки горной тундры с доминированием лишайников (все 13 осмотренных гнезд помещались в кустистых лишайниках — роды *Cetraria*, *Alectoria*, *Cladonia*), то изготовление гнездовых ямок возможно только во влажных условиях, когда лишайники размягчены и эластичны. Такие условия имеются прежде всего ранней весной до того, как тундра обсохнет после схода снега, и вблизи длительно сохраняющихся снежников. Найденные с неполными кладками 9 гнезд помещались в 1,5–20 м от края ближайших снежников (медиана — 5 м) по измерениям в день находки. Оба известных нам повторных гнезда (достоверно повторное и предполагаемое) были устроены в 1995 г. вблизи последних пятен снега на плато Песочников.

Большинство гнезд (10 из 13) было устроено на буграх или хотя бы слабых повышениях ровной или едва наклонной поверхности, либо в центре, либо у края бугра. Три остальных гнезда помещались на нешироких уступах склонов (при угле наклона 5–30°). Все осмотренные гнезда оказались неподалеку (в 2,2–18 м, медиана — 6 м) от чахлых лиственниц высотой от 1 до 3,5 м или куртин кедрового стланика (в одном случае ольховника). Торчащие из земли камни — также характерная деталь мест гнездования большого песочника: гнезда часто были устроены вплотную к камням (6 гнезд) или вблизи них, и только одно гнездо, расположено

женное по абсолютной высоте ниже остальных, помещалось на участке с более пышной растительностью и в 75 м от ближайшей россыпи камней, но возле пятна оголенного дресвяного грунта.

Гнезда большого песочника — типичные для куликов ямки в грунте, но отличаются полной открытостью. В плотную к 12 из 13 осмотренных гнезд произрастали куртинки или хотя бы веточки тех или иных кустарничков: вороники *Empetrum androgynum*, кассиопеи *Cassiope spp.*, дриады *Dryas spp.*, голубики *Vaccinium uliginosum*, багульника *Ledum decumbens*, диапенсии *Diapensia obovata*, арктоуса *Arc-tous alpina*, бруслики *Rhodococcum minus*. Эта растительность вместе с камнями, поросшими темными и оранжево-красными (*Haematoma ventosum*, *Rhizocarpon geographicum*) лишайниками, совершенно не закрывая гнезда, создавала пеструю цветовую гамму, в которой терялась насиживавшая кладку птица.

Внешний поперечник 12 гнезд варьировал в пределах 11—28 см (в среднем $17,9 \pm 5,1$), поперечник лотка — в пределах 8,5—12,5 см (в среднем $10,2 \pm 1,1$), глубина лотка — в пределах 3,5—5,0 см (в среднем $4,5 \pm 0,5$ см). Наибольшая изменчивость внешнего поперечника обусловлена различным количеством гнездового материала, который в ряде случаев был столь обилен, что валиком скрывал гнездо с насиживавшей птицей. По глазомерной 4-балльной оценке обилия гнездового материала 7 из 13 гнезд получили максимальный балл "много", а остальные 6 гнезд — балл "средне". Гнездовой материал состоял из кусочков растительности и растительной ветоши из окружения гнезда, что и определяло различия в составе материала в разных гнездах. В качестве основы материала отмечены, как правило, лишайники родов *Cetraria* (главным образом *C. cuscicula*), *Tamnolia* и *Cladonia*, в отдельных случаях также *Dactylina*, обломки веточек кустарничков, листья дриады и полярной ивы *Salix polaris*. Добавками, порой существенными, к гнездовому материалу служили другие лишайники (в том числе корковые), зеленые мхи, сухие листья карликовой бересклетки *Betula exilis*, арктоуса, голубики, шишши, диапенсии, кусочки стеблей кассиопеи и разнотравья. Почти во всех гнездах обнаружены также пуховые перья песочников, которые, по-видимому, попадали в подстилку, выпадая при формировании наседных пятен. Стоит отметить редкость в гнездах лишайников рода *Alectoria* при их высоком обилии в покрове вокруг многих гнезд.

Окраска яиц большого песочника охарактеризована по трем кладкам (Schaanning, 1954; Андреев, 1980; Флинт и др., 1980) и отличается "теплым" кремовым фоном и красновато-бурым густым опятнением. Эти описания укладываются в отмеченную нами изменчивость окраски, которая специфична для отдельных самок. Следует отметить, что густая испещренность поверхности яиц мелкими

пятнами и точками хотя и обычна для яиц большого песочника, но в кладках некоторых самок яйца имели крупные мазки, расположенные спирально и не очень густо.

Измеренные в верховьях Анадыря 48 яиц имели длину $40,7-49,4$ мм (в среднем $44,77 \pm 1,95$) и диаметр $29,6-32,4$ мм ($31,02 \pm 0,65$). Эта изменчивость почти полностью перекрывает размеры яиц из трех ранее известных кладок, лишь А.В. Андреев (1980) указывает диаметр яиц в найденной им кладке равным 32,5 мм. Форма яиц несколько менее грушевидная (более овоидная), чем у других песочников, но при этом индекс удлиненности яиц (Костин, 1977) оставался типичным для песочников, варьируя в пределах 33,9—60,0% (в среднем $44,34 \pm 6,18\%$).

Масса яиц в день завершения кладки варьировала в пределах 18,2—24,5 г (в среднем $21,79 \pm 1,42$ г для 30 яиц из 8 кладок). Масса свежей кладки из 4 яиц составляла 48,3—59,9% ($53,95 \pm 3,91\%$, $n = 6$) от массы самки. Изменения массы яиц в процессе их инкубации (до появления наклёвов), основанные на 122 взвешиваниях яиц 6 кладок, описывает линейная регрессия с коэффициентом $-0,175$ г/день ($SE = 0,029$; $p < 0,001$).

Масса тела птенцов, измеренная в первые часы после вылупления, варьировала от 11,5 до 16,3 г (в среднем $14,80 \pm 1,14$ г, 18 птенцов из 6 выводков) и составила в среднем 68% массы свежеснесенных яиц. Пуховой наряд большого песочника детально описан и изображен Л.А. Портенко (1933). Сравнительно контрастная окраска наряда хорошо гармонирует с пестрым фоном сухой тундры с обилием различных лишайников в предпочтаемых выводками местообитаниях.

Режим инкубации кладок. Без применения инструментальных методов мы имели возможность оценить роль родителей в инкубации кладки лишь путем регистрации меченых птиц при их вспугивании с гнезда или при их наблюдении на коромежке вдали от гнезда. Большие песочники почти никогда не оставляли полную кладку без присмотра (отсутствие обеих птиц на гнезде с полной кладкой отмечено только в одном случае при 101 подходе), это свидетельствовало о практически непрерывном обогреве кладок и позволяло при встрече одной из птиц пары вне гнезда считать, что кладку насиживает второй партнер.

Регистрировали самцов на гнездах, содержащих уже первое яйцо, хотя плотное насиживание они всегда (8 гнезд) начинали с момента откладки предпоследнего яйца кладки. Смену партнеров на гнездах нам не удалось наблюдать ни разу, даже при многочасовых наблюдениях издали за отдельными гнездами. Анализ регистрации меченых птиц показал, что одну и ту же птицу чаще всего можно обнаружить на гнезде с интервалом в два дня, т.е. самец и самка сменяются на гнезде

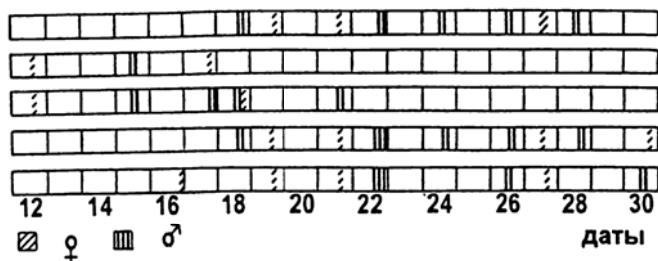


Рис. 2. Регистрация самок и самцов на пяти гнездах больших песочников в июне 1995 г. на плато Песочников

в среднем один раз в сутки, и насиживающая птица находится на гнезде неотлучно целый день (рис. 2). Насиживание со столь предельно редкой сменой партнеров на гнезде не описано у других видов куликов, но близкий к этому режим инкубации обнаружен у исландского песочника *Calidris canutus*, у которого самец и самка сменяются обычно через 15–20 ч (Tulp et al., 1998).

Продуктивность размножения. Десять из 11 осмотренных полных кладок (включая одну повторную) содержали по 4 яйца и лишь одна кладка (предположительно продолженная после гибели 1–2 первых отложенных яиц) — 3 яйца. В одном из гнезд 2 яйца исчезли примерно в середине инкубации, и птицы успешно вывели птенцов из двух оставшихся яиц. Лишь из одного из 28 (3,6%) доживших до вылупления яиц не вылупился птенец, поскольку оно оказалось неоплодотворенным. Одна кладка была брошена (предположительно из-за гибели самки) и 4 кладки оказались разорены хищниками. В 13 кладках из 48 отложенных яиц вылупились 27 птенцов (56,3%). Успех инкубации яиц, рассчитанный по методу Мэйфилда (Паевский, 1985), составил $53,1 \pm 1,8\%$ (SE). К сожалению, выборка мала для межгодовых сравнений, однако сложилось впечатление о постепенном возрастании пресса хищничества за 3 года исследований при его общем невысоком уровне. Разнообразие потенциальных разорителей гнезд большого песочника в районе работ велико: бурый медведь *Ursus arctos*, волк *Canis lupus*, лисица *Vulpes vulpes*, соболь *Martes zibellina*, горностай, американский суслик *Citellus parryi*, длиннохвостый поморник, ворон *Corvus corax* и кедровка *Nucifraga caryocatactes*, однако их численность в горных тундрах была низка. Основным похитителем яиц горнотундровых птиц, по-видимому, был горностай.

Средняя величина выводка в 7 успешных гнездах большого песочника составила $3,43 \pm 0,98$ птенца (от 2 до 4). Выводки, покинувшие гнезда, состояли из 1–4 птенцов, и их средняя величина постепенно уменьшалась (табл. 4) до отлёта птенцов. Особенно заметно уменьшение средней величины выводков в момент покидания ими гнезд и во второй половине выводкового периода по сравнению с первой. Средняя величина выводков, поднявшихся на крыло, оказалась одинаковой в 1993 и 1994 гг. (2,50

и 2,42 птенца, $n = 8$ и 12 соответственно) и была несколько меньше, чем в 1995 г. (2,85 птенца, $n = 13$), хотя эта разница статистически недостоверна.

Таблица 4

Средняя величина выводков большого песочника в разном возрасте птенцов в 1993–1995 гг.

Возраст, сут.	Величина выводка	n^*	Возраст, сут.	Величина выводка	n^*
1–2	3,07	14	13–14	2,40	5
3–4	3,00	17	15–16	2,60	5
5–6	3,09	11	17–18	2,56	9
7–8	3,11	9	19–20	2,33	6
9–10	2,29	7	21–22	2,33	12
11–12	3,20	10	> 22	2,36	22

* — учтены только выводки, для которых была уверенность в переотлове или наблюдении всего выводка.

Помимо постепенного уменьшения величины выводков происходила предположительно и гибель целых выводков. В 1993 г. бесследно исчез 1 из 13 выводков (7,7%), находившихся под наблюдением, в 1994 г. предполагается гибель 7–8 выводков из 20 (35–40%), и в 1995 г. — 2–5 выводков из 24 (8,3–20,1%).

Поиски меченых молодых песочников в предотлётный период позволили оценить минимальную выживаемость окольцованных птенцов до лётного состояния в 62% в 1993 г., 47% — в 1994 г. и 57% — в 1995 г. Хищниками по отношению к птенцам были или могли быть сапсан *Falco peregrinus* (нога с кольцом и голова одного из лётных птенцов найдены в гнезде сапсана), кречет *Falco rusticolus*, тетеревятник *Accipiter gentilis*, зимняк, длиннохвостый поморник, болотная сова *Asio flammeus* и ворон. Птенцы и нередко взрослые песочники реагировали затаиванием на появление этих птиц.

Зная средние величины кладок и выводков, при вылуплении и после подъема на крыло, а также успех инкубации яиц и частоту полной гибели выводков, легко рассчитать продуктивность размножения. Этот показатель для изученной группировки в 1993–1995 гг. оказался равен соответственно 1,4, 0,9–1,0 и 1,4–1,6 птенца, выращенных до лётного состояния в среднем на одну приступившую к размножению пару.

Обсуждение

Размещение и плотность гнездования. Ранее считалось, что большие песочники гнездятся среди каменных россыпей в верхней части альпийского пояса гор, а ниже спускаются в основном для сбора корма (Portenko, 1933; Кишинский, 1968, 1980). Наблюдения А.В. Андреева (1980) показали, что этот вид может также гнездиться у верхней границы древесно-кустарниковой растительности в тундре со сравнительно пышным кустарничково-лишайниковым покровом. Материалы данного исследования подтвердили широкий спектр высот и местообита-

ний, в норме используемых большими песочниками. При этом продемонстрировано, что неполностью задернованные кустарничково-лишайниковые горные тундры на выложеных участках относятся к предпочтаемым. Именно там песочники чаще всего гнездятся, кормятся и водят птенцов. Этот факт, по-видимому, определяет отличие в распространении большого песочника и песочника-красношейки *C. ruficollis* — другого вида песочников, связанного в распространении с горным ландшафтом и найденного, кстати, единично на гнездовании на хребте Щучьем. Дело в том, что песочнику-красношейке необходимы сырые кустарничково-моховые тундры (Морозов, Томкович, 1984). В итоге, как теперь представляется, большой песочник — обитатель преимущественно континентальных сухих горных тундр, а песочник-красношейка тяготеет к приморским районам, где в условиях повышенной влажности господствуют необходимые этому виду местообитания.

Имевшиеся ранее сведения о плотностях размножающихся больших песочников крайне фрагментарны. Они ограничены сообщениями о том, что в горах среднего течения р. Омолон 8–9 июня на 5 км² пригодных местообитаний учтены 7 пар этих песочников и 1 июля 3 выводка найдены на вершине, площадью всего 0,12 км² (Андреев, 1980), а в Корякском нагорье, по наблюдениям 14 июня, гнездовые территории самцов имели размеры около 1 км² подходящего альпийского ландшафта (Кишинский, 1988). Принимая во внимание крайне ранние сроки размножения больших песочников, установленные нами, приходится признать, что июньские оценки гнездовых плотностей сделаны уже после того, как часть птиц приступила к насиживанию, и, следовательно, они занижены.

Показатель, равный 4,7–10,3 самца/км² на хребте Щучьем, оказался неожиданно большим, особенно если принимать во внимание редкость прежних находок гнезд и выводков у этого кулика. Посещение нами соседнего участка близ устья р. Травки на правобережье Анадыря в конце июня 1994 г. показало, что при наличии более крутых и островершинных гор плотность больших песочников несравненно ниже (на маршруте 6 км по горным тундрам встречена группа из 3 птиц и 1 выводок). Вместе с тем можно предположить, что установленная для района исследований плотность размножающихся больших песочников не предельна. Об этом говорит не только высокая локальная плотность выводков, обнаруженная А.В. Андреевым, но и тот факт, что, по сообщению С.И. Мочалова, группа любителей птиц обнаружила 5 гнезд большого песочника только за один день (22 июня 1992 г.) на экскурсии на Кургинский кряж в бассейне низовьев р. Омолон (Tomkovich, 1997).

Предельно высокая территориальная консервативность самцов большого песочника в районе размножения (Томкович, в печати) должна обусловить относительную межгодовую стабильность гнездовой плотности вида. Тем не менее после 1993 г. выявле-

но двукратное увеличение плотности размножающихся песочников. Это можно приписать позднему началу наблюдений в первый сезон и отсутствию меченых куликов, поскольку индивидуальное распознавание птиц способствует их более полному выявлению. Некоторый недоучет птиц в 1993 г. вполне возможен, однако в 1994 г. произошло реальное увеличение численности больших песочников на участке наблюдений. Подтверждением тому может служить увеличение групп песочников, в которые эти птицы иногда собираются в июне для совместной кормежки. В 1993–1995 гг. эти группы состояли максимум из 5, 11 и 17 птиц соответственно.

Такое изменение плотности объяснимо особенностями весны 1994 г., которая была поздней и многоснежной (Томкович, Т., 1995). В тот год в начале июня, когда большие песочники уже приступают к откладке яиц, горный отрог, где выполнены исследования, выделялся среди окружающих гор обилием проталин. Предположительно, именно наличие проталин стало причиной локальной концентрации там песочников. Возможно, что увеличение численности произошло за счет оседания там птиц, прилетевших для размножения впервые, поскольку размножавшиеся прежде самцы крайне привязаны к выбранному ранее месту. Именно территориальная привязанность самцов объясняет также сохранение высокой плотности этих куликов на участке работ впоследствии, в 1995 г.

Распорядок событий. Прежде считалось, что большие песочники прилетают на места размножения в самом конце мая и в начале июня, откладка яиц у них происходит с 4 по 18 июня, а выплление птенцов — главным образом в начале июля (Кишинский, 1988). Однако наблюдения в верховьях Анадыря показали, что этот вид относится к ранне-прилетным и, несомненно, к наиболее рано приступающим к гнездованию куликам района исследований. Более того, предгнездовой период у сформировавшихся пар также предельно короток (6–6,5 дня). Все характеристики распорядка событий у большого песочника относились к более ранним датам, чем можно было ожидать. Несомненно, что большой песочник адаптирован к предельно раннему началу размножения. Столь раннее размножение возможно, по-видимому, в связи с тем, что сдув снега с выпуклых частей безлесных горных вершин обеспечивает птиц проталинами, даже когда на залесенных склонах более низких высот еще сохраняется зимняя обстановка (об этом же писал Андреев, 1980). Сроки начала осенней миграции половозрастных групп также оказались несколько более ранними, чем предполагалось прежде (подробнее у Tomkovich, 1997). Причины столь раннего размножения этого вида не вполне ясны и, не исключено, кроются в доступности каких-то кормовых ресурсов.

Несмотря на ранние прилет и начало гнездования, сроки завершения размножения этого вида не отличаются от таковых у большинства других местных и ряда арктических куликов (неопубликованные данные). Предварительно можно сказать, что это — следствие более длительного инкубационного перио-

да и продолжительного развития птенцов по сравнению с другими видами. Например, насиживание у большого песочника в среднем на сутки, а развитие птенцов до подъема на крыло на 3,5 дня дольше, чем у близкого арктического вида — исландского песочника (Томкович и др., 1994).

Еще одной неожиданной чертой в биологии большого песочника можно считать небольшую вариабельность в сроках размножения разных пар (например, 17—19 дней в датах вылупления птенцов). Казалось бы, вне суровых условий Арктики птицы имеют возможность для более продолжительного сезона размножения. Однако он не отличается в сторону увеличения даже при сравнении с видами, обитающими в условиях высокосубарктической Арктики. Так, вылупление птенцов растянуто на 17—20 дней у исландского песочника, 18—31 день у краснозобика *C. ferruginea*, 19—24 дня у песчанки *C. alba* (Томкович и др., 1994). Этот показатель значительно короче, чем у другого субарктического вида Чукотки, связанного с горным ландшафтом, — песочника-красношайки, растянутость вылупления у которого — 26—32 дня (Морозов, Томкович, 1988). Доказательных объяснений этому факту пока нет, но несомненно, что краткость сезона размножения резко ограничивает возможность для повторных кладок при гибели первых, поскольку на формирование полной кладки паре больших песочников требуется минимум 11 дней (6 дней предгнездовой период плюс 5 дней на откладку яиц). Именно поэтому повторные кладки у этого вида редки и возможны только при гибели первых на самых ранних этапах инкубации.

В 1994 г., характеризовавшемся холодной запоздалой весной, ряд событий в жизни песочников (медиана сроков вылупления птенцов, подъем молодых на крыло и соответственно начало и конец отлёта успешно размножавшихся самцов) имел согласованную задержку в несколько дней по сравнению с двумя другими сезонами. Статистические методы не выявляли эту разницу, но она все же была несомненна. Вместе с тем отёт стай, состоявших из успешно размножавшихся самок, холостых и неудачно размножавшихся птиц, произошел в 1994 г., наоборот, на 4 дня раньше. Предположительно коренные условия песочников в тот год были неблагоприятны (возможно, в связи с поздней весной), что

и вызвало более ранний отёт стай, некоторую задержку в развитии птенцов, а также наиболее низкую продуктивность размножения.

Некоторые популяционные демографические параметры. Поскольку установлено, что 92% взрослых самцов большого песочника ежегодно возвращались к месту прежней попытки размножения (Томкович, в печати), то их ежегодная смертность не превышала 8%. Это позволяет хотя бы приблизительно рассчитать, достаточны ли установленные результаты размножения исследованной группировки (в среднем 0,9—1,5 лётных птенцов на пару за сезон) для компенсации смертности птиц в популяции. Для этого прежде всего необходимо рассчитать среднюю ожидаемую продолжительность жизни взрослых птиц (Паевский, 1985); она равна 12 годам при допущении, что смертность самок и самцов сходна. Если учесть, что 13—25% самцов ежегодно остаются холостыми (данные для 1994—1995 гг. в табл. 2), то из 12 гнездовых сезонов взрослые песочники холостуют 1,6—3 сезона. За оставшиеся 9—10,4 сезона пара птиц должна вырастить не менее двух молодых для продолжения рода, или в среднем 0,2 молодых в год.

Остается неизвестной вероятность гибели молодых птиц в период между подъемом на крыло и началом размножения, но даже если принять, что за этот период гибнут 50% молодых неопытных птиц, то и в таком случае большие песочники во все годы исследований выращивали птенцов значительно больше необходимого минимума. Такой положительный популяционный баланс у этого вида на хребте Щучьем был несомненным результатом низкого пресса хищничества по отношению к кладкам и выводкам за счет постоянного нарастания численности грызунов в годы исследований. Кроме того, такому балансу способствует необыкновенно большая среди некрупных куликов средняя ожидаемая продолжительность жизни взрослых птиц (Паевский, 1985).

Работа выполнена благодаря финансовой поддержке Австралийского агентства охраны природы (Australian Nature Conservation Agency, ныне Environment Australia), организационной помощи М. Бартера, Г. Буре, В.Г. Кривошеева и помощи в сборе материалов студентами Д.А. Шитиковым, Д.Е. Те и М.Н. Дементьевым. Я выражая искреннюю благодарность всем, кто помогал в осуществлении этой работы, а также В.В. Морозову и М.Ю. Соловьеву за ценные комментарии по рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев А.В. К изучению биологии большого песочника в бассейне р. Колымы // Орнитология. Вып. 15. М., 1980. С. 207—208.

Воробьев К.А. Птицы Якутии. М., 1963. 336 с.

Кицинский А.А. Птицы Колымского нагорья. М., 1968.

Кицинский А.А. Птицы Корякского нагорья. М., 1980.

Кицинский А.А. Орнитофауна Северо-Востока Азии: история и современное состояние. М., 1988. 288 с.

Костин Ю.В. О методике соморфологических исследований и унификации описаний оологических материалов // Методики исследования продуктивности и структуры видов птиц в пределах их ареалов. Вильнюс, 1977. Ч. 1. С. 14—22.

Кречмар А.В., Андреев А.В., Кондратьев А.Я. Экология и распространение птиц на Северо-Востоке СССР. М., 1978. 194 с.

Морозов В.В., Томкович П.С. Закономерности распространения и гнездовые места обитания песочника-красношейки [*Calidris ruficollis* (Pall.)] // Биол. науки. 1984. № 4. С. 42–48.

Морозов В.В., Томкович П.С. Биология размножения песочника-красношейки на Восточной Чукотке // Сб. трудов Зоол. музея МГУ. М., 1988. Т. 26. С. 184–206.

Паевский В.А. Демография птиц. Л., 1985. 285 с.

Томкович П.С. Гнездовой консерватизм, моногамия и забота о потомстве у большого песочника // Труды 5-го Совещания по куликам. М. (в печати).

Томкович П.С., Дементьев М.Н. Условия размножения куликов в тундрах России в 1995 году: в верховых Анадыря // Информационные материалы Рабочей группы по куликам. М., 1996. № 9. С. 31–32.

Томкович П.С., Те Д.Е. Условия размножения куликов в тундрах России в 1994 году: в верховых Анадыря // Информационные материалы Рабочей группы по куликам. М., 1995. № 8. С. 37.

Томкович П.С., Соловьев М.Ю., Сыроечковский Е.Е.-младший. Птицы арктических тундр Северного Таймыра (район бухты Книповича) // Арктические тунды Таймыра и островов Карского моря: природа, животный мир и проблемы их охраны. Т. 1. М., 1994. С. 44–110.

Флинт В.Е., Томкович П.С., Кицинский А.А. К биологии размножения большого песочника // Новое в изу-

чении биологии и распространении куликов. М., 1980. С. 176–178.

Хохряков А.П. Флора Магаданской области. М., 1985.

Portenko L. Some new materials adding to the knowledge of breeding ranges and the life history of the Eastern Knot, *Calidris tenuirostris* (Horsf.) // Arctica. 1933. N 1. P. 75–98.

Schaanning H.Th. A contribution to the ornithology of Eastern Siberia // Nytt Magasin for Zoology, 1954. Vol. 2. P. 91–115.

Tomkovich P.S. A preliminary report on research on the Great Knot *Calidris tenuirostris* on the breeding grounds // The Stilt. 1994. N 24. P. 29–30.

Tomkovich P. Second report on research on the Great Knot *Calidris tenuirostris* on the breeding grounds // Wader Study Group Bull. 1995. N 78. P. 50–52.

Tomkovich P. A third report on the biology of the Great Knot *Calidris tenuirostris* on the breeding grounds // Wader Study Group Bull. 1996. N 81. P. 88–90.

Tomkovich P.S. Breeding distribution, migrations and conservation status of the Great Knot *Calidris tenuirostris* in Russia // Emu. 1997. Vol. 97, N 4. P. 265–282.

Tulp I., Schekkerman H., Piersma T., Jukema J., Go-eij P. de, Kam J. van de. Breeding waders at Cape Sterlegova, northern Taimyr, in 1994. WIWO report 61, Zeist, 1998. 87 p.

Зоологический музей МГУ
103009, Москва, Б. Никитская, 6

Поступила в редакцию
12.03.01

BREEDING BIOLOGY OF THE GREAT KNOT, *CALIDRIS TENUIROSTRIS*

P.S. Tomkovich

Summary

According to studies on a spur of Schuchy Range, the upper Anadyr River, inland Cukotka (64°55' N; 168°35' E) in 1993–1995 the Great Knot is an alpine and subalpine species. Birds feed, nest and attend young on level mountain tops, plateaux, some broad terraces preferably on lichen tundra with partly unvegetated rock fields and/or stony soil (table 1), often among scattered bushes and larch trees. Breeding density varied between 4,7–10,3 territorial males per 1 sq. km with 13–25% of males being unmated (table 2). Great Knots are among the earliest wader arrivals, and they start nesting in late May (table 3), earlier than any other wader species in the area. Breeding events are rather prolonged: laying of four eggs takes 5 days, incubation – 22,56 days (SD = 0,59; n = 4), development of chicks to fledging – 20,35 days (SD = 2,07; n = 22). Hatching period covers 17–19 days in late June and early July with median dates falling on late June (figure 1). Replacement clutches are unusual. Numbers of rodents were increasing in 1993–1995, being responsible for rather good nesting success ($53,1 \pm 1,8\%$ SE) and rising in average 1,4, 0,9–1,0, and 1,4–1,6 fledglings per a breeding pair, respectively in the years. Such productivity was estimated being with a surplus for positive balance in the population.

УДК 595.08

ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО И ВЕРТИКАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ОРЕГОНСКОЙ ИХТИОФАУНЫ У АЗИАТСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ

A.M. Орлов

Ихтиофауна умеренных вод Северной Пацифики характеризуется особым своеобразием и выделяется в особую зоогеографическую (тихоокеанскую бореальную) область (Андряшев, 1939а). В ее пределах можно выделить две подобласти: Азиатскую (Дальневосточную, и Орегонскую, существенно различающиеся между собой по видовому составу рыб (Шмидт, 1904, 1950; Андряшев, 1939б; Федоров, 1978; Allen, Smith, 1988), что обусловлено различными источниками формирования ихтиофаун данных районов (индо-вест-пацифическая для Азиатской и восточно-пацифическая ихтиофауна для Орегонской подобластей) и их существованием в течение длительного времени изолированно одна от другой (Шмидт, 1948). Представители орегонской ихтиофауны распространены преимущественно у западного побережья Америки (Калифорния, Орегон, Вашингтон, Британская Колумбия), в заливе Аляска, у Алеутских островов, в южной и восточной частях Берингова моря. Большинство орегонских видов у Азиатского побережья сравнительно малоисследовано, а некоторые из них на рассматриваемой акватории даже редки. В научной литературе накоплено немало сведений о встречаемости орегонских видов у берегов Азии (Таранец, 1933; Андряшев, 1935, 1937; Вернидуб, 1936; Петрова-Тычкова, 1955; Моисеев, 1955а, 1955б; Полутов, Тихонов, 1957; Новиков, 1961, 1963; 1968, 1969, 1994; Куликов, 1964а, 1964б; Шунтов, 1965а, 1966а, 1966б, 1970; 1971; Кодолов, 1968, 1976; Tsuji, 1974; Орлов, 1997; Токранов, 1997, 1998; Дудник и др., 1998; Шейко, Транбенкова, 1998), однако до сих пор не существует единого мнения относительно зоогеографического статуса отдельных видов, обитающих у обоих побережий. Так, ряд авторов (Андряшев, 1935, 1939а, 1939б; Новиков, 1961, 1969; Куликов, 1964а, 1964б; Фадеев, 1985) к представителям орегонской ихтиофауны причисляют угольную рыбу *Anoplopoma fimbria*, американского стрелозубого палтуса *Atheresthes stomias*, алеутского морского окуня *Sebastes aleutianus*, ульку *Uica bolini* и длинноперого малорота *Glyptocephalus zachirus*. Аллен и Смит (Allen, Smith, 1988) считают, что данный список может быть дополнен многоиглым ершом *Sebastes polypinnis*, северным морским окунем *Sebastes borealis*, аляскинским шипощеком *Sebastolobus alascanus*, вильчатым триглопсом *Triglops*

forficatus и чернoperой глубоководной лисичкой *Bathyagonus nigripinnis*. На тяготение ареалов алеутского морского окуня, длинноперого малорота, черноперой глубоководной лисички, глубоководной камбалы *Emballichthys bathybius* и чернохвостого морского слизня *Careproctus melanurus* к американскому побережью указывал В.В. Федоров (1973). По мнению Л.С. Кодолова с соавторами (1991), американское происхождение, безусловно, имеет белокорый палтус *Hippoglossus stenolepis*.

Цель предлагаемой статьи — обсуждение зоогеографического статуса некоторых общих для азиатского и американского побережий северной Пацифики видов рыб и рассмотрение некоторых особенностей их пространственного и батиметрического распределения в тихоокеанских водах северных Курильских островов, юго-восточной Камчатки и в западной части Берингова моря.

В качестве материала для статьи использовали данные, собранные автором на японских траулерах в пяти экспедициях в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки ("Томи-Мару 53", лето—осень 1994 г., лето 1998 г.; "Тора-Мару 58", осень 1993 г., весна—лето 1995 г., весна—лето 1996 г.) и экспедиции в западную часть Берингова моря ("Кайё-Мару 28", лето 1997 г.). В отдельных случаях (материалы по ульке и глубоководной камбale) привлекали данные, собранные сотрудниками Сахалинского, Камчатского и Всероссийского НИИ рыбного хозяйства и океанографии (соответственно СахНИРО — Южно-Сахалинск, КамчатНИРО — Петропавловск-Камчатский и ВНИРО — Москва), а также Зоологического Института (ЗИН РАН, Санкт-Петербург) в рамках программы по исследованию малоизученных рыб материкового склона северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки.

Рыб отбирали из уловов донного трала, горизонтальное и вертикальное раскрытие которого составляло около 5—7 м и 25 м соответственно, а ячей в кутце 100 мм. В прикурильских водах район исследований был ограничен с юга 47°30' с.ш. и с севера 52° с.ш. в диапазоне глубин 76—833 м, общее количество тралений составило 1127. В западной части Берингова моря исследования проводили от восточной части Олюторского залива (168° в.д.) до границы Российской экономической зоны (179° з.д.) в диапазоне глубин 161—673 м, общее количество тралений составило 96. Уловы во время донных траловых съемок анализировали полностью. Улов разбирали по видам, особей каждого вида просчитывали поштучно и взвешивали. На промысловых тралениях, анализу подвергали случайную пробу (200—400 кг). Остальную часть улова просматривали на транспортере в целях учета видов, не попавших в пробу. Рассчитанные количественные показатели пробы в дальнейшем экстраполировали на весь улов.

Обсуждение зоогеографического статуса видов производили на основе анализа опубликованных материалов и сравне-

ния современного уровня относительной численности рыб в различных районах северной части Тихого океана по результатам учетных донных тралевых съемок (1992–1998 гг. в Курило-Камчатском районе, 1995–1997 гг. в западной части Берингова моря, 1991–1997 гг. в восточной части Тихого океана), которую можно охарактеризовать величиной среднего улова на стандартное промысловое усилие (Ricker, 1940; Richards, Schnute, 1986). Относительную численность рыб рассчитывали как среднюю величину улова вида в целом для района исследований, приведенную к улову на 1 км² приваленной площади, для чего собственные данные по тралевым съемкам в кг за часовое траление и литературные данные некоторых тралевых съемок в северо-восточной части Тихого океана в кг/га пересчитывали в кг/1 км². Данные по уловам на стандартное промысловое усилие и размерному составу представлены за сравнимый период времени — 1990-е годы.

Сравнение особенностей вертикального распределения видов (см. в табл. 2) проводили на основании батиметрического распределения их относительной численности, которую рассчитывали для каждого горизонта как процент количества особей, пойманных на данной глубине за часовое траление, от суммарного улова особей данного вида за часовое траление (Шунтов, 1965б).

Распространение и пространственное распределение. Сравнительный анализ относительной численности рыб, встречающихся у обоих побережий (табл. 1), показывает, что не все виды, относимые к орегонским, на самом деле следует рассматривать в качестве таковых. Зоогеографический статус северного морского окуня *Sebastodes borealis* окончательно не ясен. Его биомасса в северо-восточной части Тихого океана превышает 50 тыс. т (Bakkala et al., 1992; Ronholt et al., 1994; Martin, 1997). В связи с отсутствием данных по биомассе этого вида в западной половине северной Пацифики нель-

зя определенно сказать, в какой из частей северный морской окунь более многочислен. Относительная численность вида наиболее высока в западной и южной частях Берингова моря, но в большинстве районов северо-восточной части Тихого океана она существенно ниже. Нет веских оснований считать представителем орегонской фауны черноперую глубоководную лисичку, относительная численность которой у азиатского побережья значительно выше, чем у американского. Мы не располагаем данными по относительной численности этого вида в некоторых районах северо-восточной части Тихого океана, однако частота его встречаемости в уловах составляет 0,96% у тихоокеанского побережья США (Wilkins et al., 1998) и 0,94% в целом для северо-восточной части Тихого океана (Allen, Smith, 1988), в то время как у азиатских берегов она существенно выше (23,78% у Тихоокеанского побережья северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки и 62,50% в западной части Берингова моря). Также, вероятно, нельзя признать правильным отнесение к представителям орегонской ихтиофауны вильчатого триглопса, отсутствующего в уловах у западного побережья США, частота встречаемости которого для северо-восточной части Тихого океана в целом составляет 0,45% (Allen, Smith, 1988), в то время как у северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки он встречался с частотой 0,58%, но обильнее отмечался в западной части Берингова моря (5,20%). Кроме того, на наш взгляд, список орегонских видов, встречающихся у обоих по-

Таблица 1

Относительная численность (кг/см²) некоторых видов рыб в различных районах северной Пацифики по данным донных тралевых съемок 1991–1998 гг.

Виды рыб	СК, ЮВК ¹	ЗБМ ²	ЮБМ ⁴	ВБМ ³	АО ⁴	ЗА ⁵	ВО ⁶	ЮО, СК ⁷
<i>Sebastodes aleutianus</i>	9,4	29,4	123	41,0	218	143	13,8	1,1
<i>Sebastodes borealis</i>	98,9	526,8	638	60,0	357	63	6,0	—
<i>Sebastodes polypinnis</i>	+	—	74	11,0	3212	310	—	—
<i>Sebastolobus alascanus</i>	82,5	96,5	45	246,0	104	162	532,2	581,9
<i>Anoplopoma fimbria</i>	35,6	45,7	33	0,3	369	452	963,7	1233,6
<i>Bathyagonus nigripinnis</i>	0,5	3,3	н.д.	—	н.д.	н.д.	0,1	0,1
<i>Triglops forficatus</i>	13,3	6,4	н.д.	+	н.д.	н.д.	—	—
<i>Ulca bolini</i>	0,2	104,9	49	65,9	н.д.	н.д.	—	—
<i>Careproctus melanurus</i>	2,6	0,5	н.д.	—	н.д.	н.д.	9,1	16,4
<i>Atheresthes stomias</i>	1,3	20,3	1637	1111,1	286	5128	125,9	52,7
<i>Embassichthys bathybius</i>	0,1	+	н.д.	—	н.д.	н.д.	73,3	186,6
<i>Glyptocephalus zachirus</i>	—	+	132	30,6	27	226	356,7	389,0
<i>Hippoglossus stenolepis</i>	76,8	490,5	599	355,7	986	1773	614,0	102,0

Примечание. СК, ЮВК — северные Курильские острова и юго-восточная Камчатка, ЗБМ — западная часть Берингова моря, ВБМ — восточная часть Берингова моря, ЮБМ — южная часть Берингова моря, АО — тихоокеанские воды Алеутских островов, ЗА — залив Аляска, ВО — Вашингтон, Орегон; ЮО, СК — южный Орегон, северная Калифорния.

1 — наши данные, 1993–1998 гг.; 2 — наши данные, 1997 г.; 3 — Bakkala et al., 1992; Walters, 1997; Goddard, Walters, 1998; 4 — Harrison, 1993; 5 — Martin, 1997; 6 — Lauth, 1997a; 7 — Lauth, 1997b.
“+” — вид присутствует в небольшом количестве, “—” — вид отсутствует, “н.д.” — нет данных.

бережий, должен быть дополнен глубоководной камбалой и чернохвостым морским слизнем *Careproctus melanurus*, на вероятность американского происхождения которых указывал В.В. Федоров (1973) и чья относительная численность у американского побережья существенно выше, чем у азиатского. Таким образом, из приведенного списка видов (табл. 1), встречающихся по обоим побережьям, к представителям орегонской ихтиофауны можно отнести только десять: аляскинского шипощека, алеутского морского окуня, многоиглового ерша, угольную рыбку, ульку, чернохвостого морского слизня, американского стрелозубого палтуса, глубоководную камбалу, длинноперого малорота и белокорого палтуса.

Алеутский морской окунь в азиатских водах известен у тихоокеанского побережья Японии (Masaoka et al., 1984), у северных Курильских островов, восточной Камчатки и в западной части Берингова моря (Снытко, Федоров, 1974; Токранов, 1998). В западной части Берингова моря он отмечался на всем протяжении материкового склона от 168° в.д. до 179° з.д. (рис. 1, А), наиболее часто — в восточной части Олюторского залива, к югу от мыса Олюторский и у разделительной линии российской и американской экономических зон. В тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки алеутский морской окунь распространен на всем протяжении склона от 47°50' до 52° с.ш., но более часто отмечается в

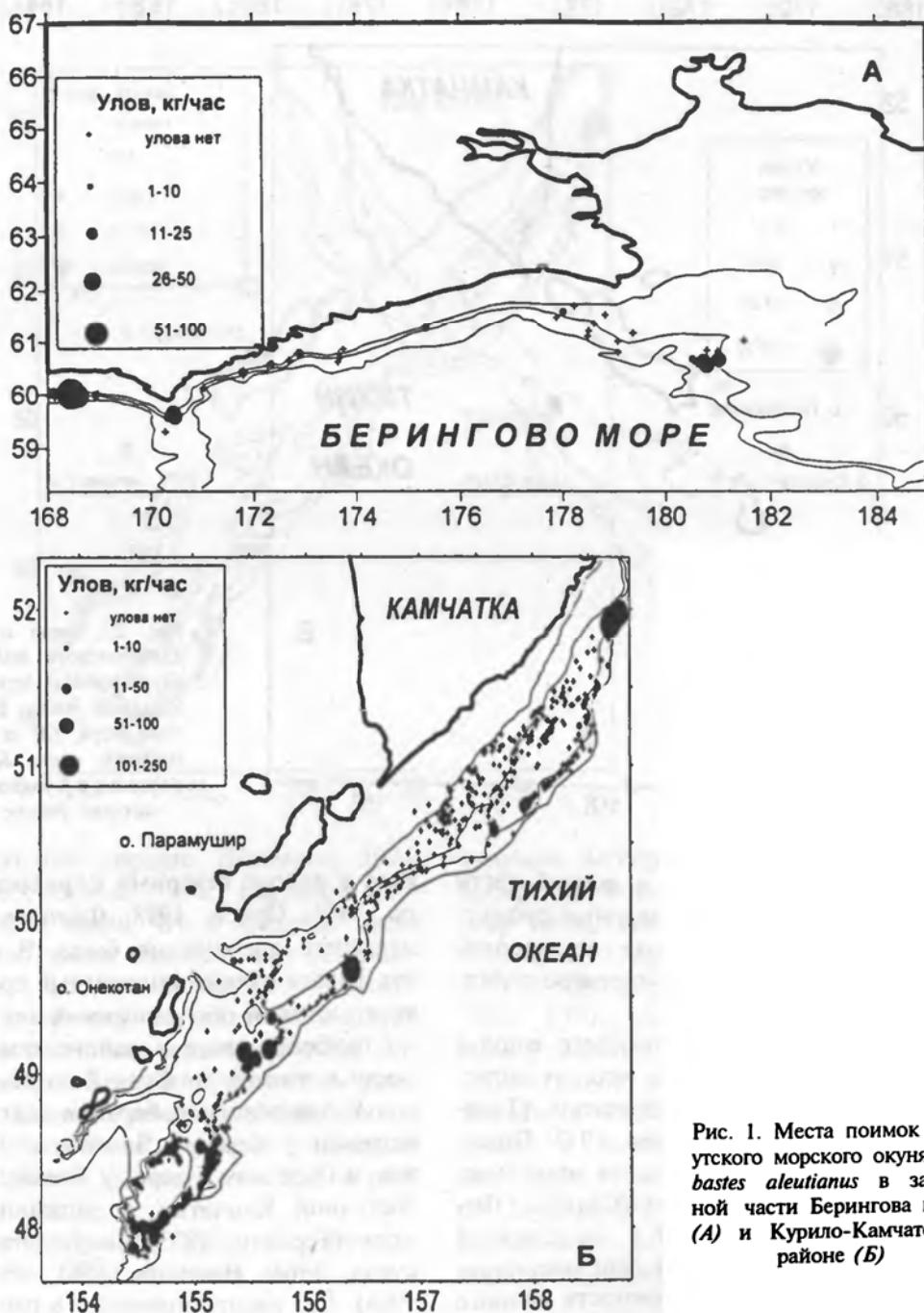


Рис. 1. Места поимок алеутского морского окуня *Sebastodes aleutianus* в западной части Берингова моря (А) и Курило-Камчатском районе (Б)

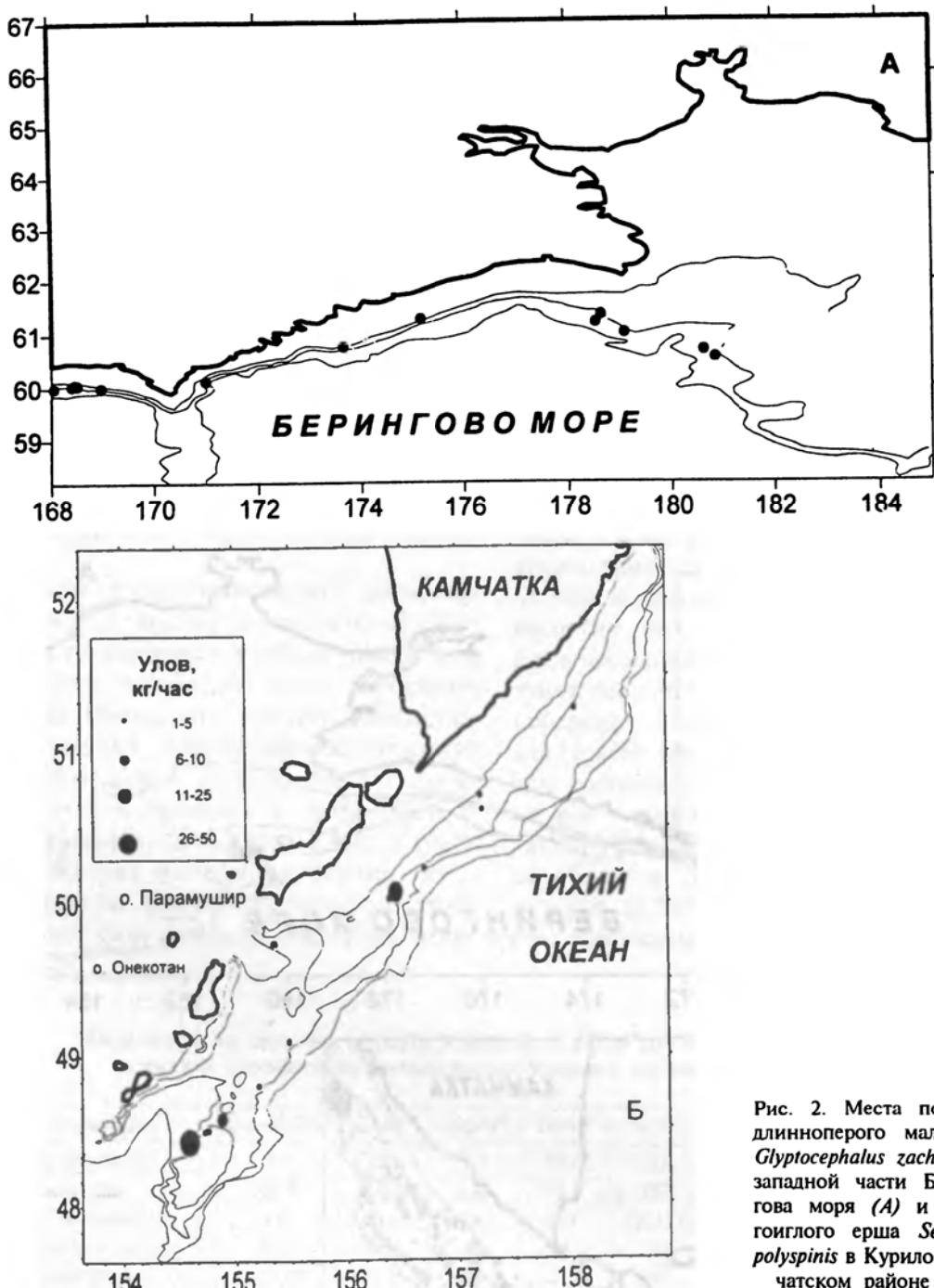


Рис. 2. Места поимок длиннoperого малорота *Glyptocephalus zachirus* в западной части Берингова моря (A) и многоиглового ерша *Sebastes polyspinis* в Курило-Камчатском районе (Б)

районе подводных возвышенностей в южной части района (рис. 1, Б). Полученные сведения существенно расширяют известные данные по распространению рассматриваемого вида в северо-западной части Тихого океана.

Сведений о встречаемости многоиглового ерша в азиатских водах немного. Известно, что он встречается у восточного побережья Камчатки (Таранец, 1933; Андрияшев, 1937; Моисеев, 1937; Барсуков, 1964) и в западной части Берингова моря между мысами Олюторский и Наварин (Снытко, Федоров, 1974). В наших сборах 1997 г. из западной части Берингова моря многоиглый ерш отсутствовал. В литературе сведений о встречаемости данного

вида в районе северных Курильских островов (Уено, 1971; Орлов, 1998; Федоров, Парин, 1998) до недавнего времени не было. В прикурильских водах Тихого океана многоиглый ерш отмечен практически на всей обследованной акватории (рис. 2, Б), но наиболее часто в районе подводной возвышенности к востоку от Скал Ловушек.

У Азиатского побережья аляскинский шипощек встречен у берегов Японии и Курильских островов, в Охотском море, у Командорских островов и восточной Камчатки, в западной части Берингова моря (Таранец, 1933; Андрияшев, 1935, 1937; Барсуков, 1964; Новиков, 1961, 1974; Masuda et al., 1984). Его распространение в рассматриваемом рай-

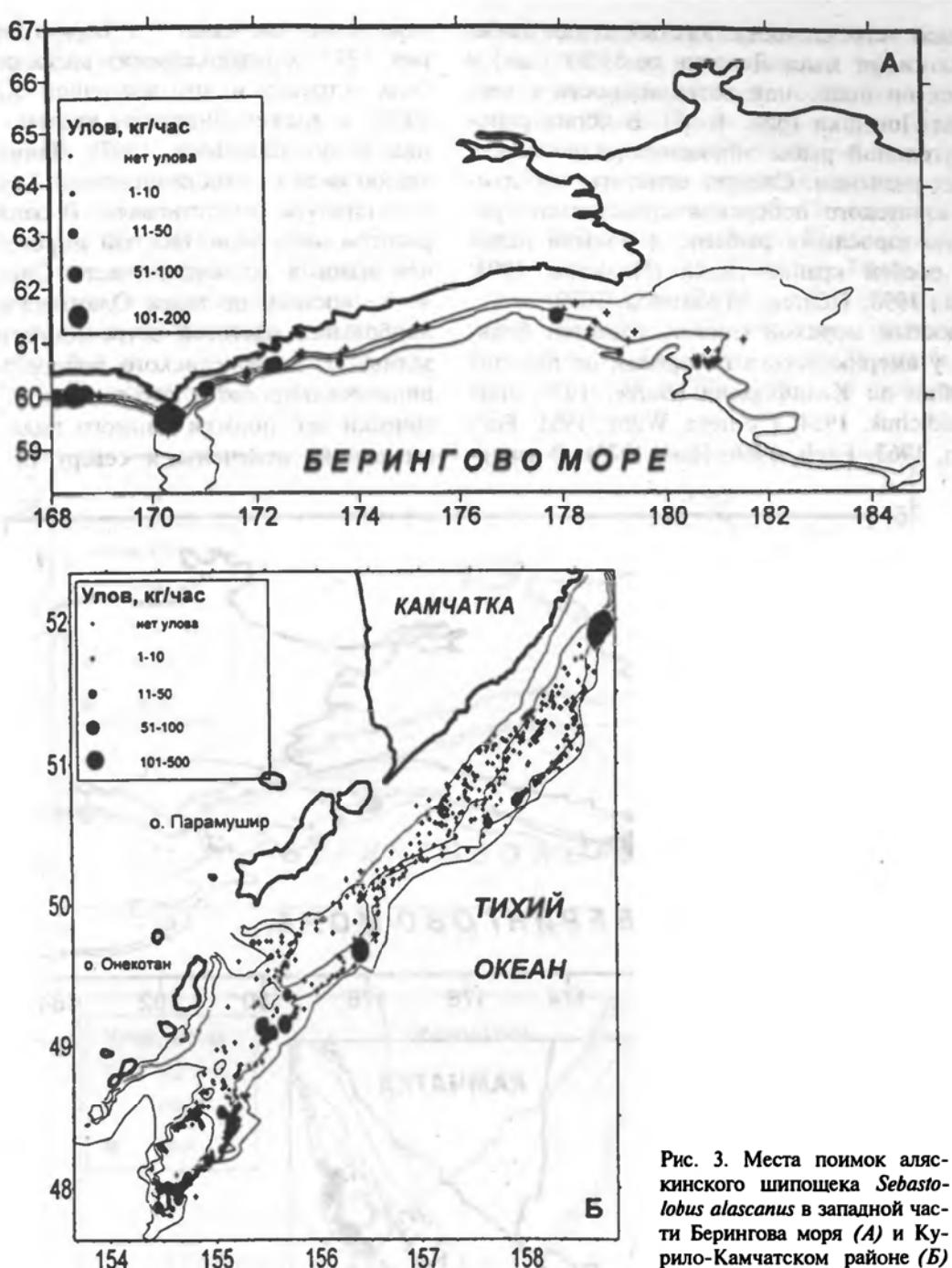


Рис. 3. Места поимок аляскинского шипоцека *Sebastodes alascanus* в западной части Берингова моря (A) и Курило-Камчатском районе (B)

оне изучено достаточно хорошо (Новиков, 1974; Дудник и др., 1995; Орлов, 1996; Токранов, Новиков, 1997). Отметим лишь, что в западной части Берингова моря, по нашим данным, вид встречался наиболее часто в восточной части Олюторского залива, к югу и востоку от мыса Олюторский (рис. 3, А). В тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки аляскинский шипоцек отмечен на всей обследованной акватории, но наиболее часто в районе подводных возвышенностей в южной ее части, а также в районе 52° с.ш. (рис. 3, Б).

О встречаемости угольной рыбы в азиатских водах хорошо известно. Она отмечена на всем про-

тяжении материкового склона от тихоокеанского побережья Хоккайдо до центральной части Берингова моря, включая воды Охотского моря (Таранец, 1933; Андрияшев, 1935, 1937, 1939б; Новиков, 1961, 1968, 1969; 1994; Куликов, 1964б; Кодолов, 1968, 1976; Ueno, 1971). Распределение данного вида у азиатских берегов в последние годы изучено достаточно хорошо (Новиков, 1974; Орлов, 1997; Токранов, 1997; Дудник и др., 1998). В наших уловах в западной части Берингова моря угольная рыба отмечена единичными поимками от мыса Олюторский до 179° з.д. (рис. 4, А). В тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки можно выделить два района

ее наибольшей встречаемости: юго-восточное побережье Камчатки (от мыса Лопатка до 51°30' с.ш.) и восточный склон подводной возвышенности к востоку от Скал Ловушки (рис. 4, Б). В обоих районах уловы угольной рыбы эпизодически достигали промысловых значений. Следует отметить, что данный вид у азиатского побережья представлен преимущественно взрослыми рыбами, а поимки неполовозрелых особей крайне редки (Новиков, 1994; Дудник и др., 1998; Полтев, Мухаметов, 2000).

Чернохвостый морской слизень известен большей частью у американского побережья от Британской Колумбии до Калифорнии (Burke, 1930; Vargacough, Waldichuk, 1954; Clemens, Wilby, 1961; Forrester, Wilson, 1963; Fitch, 1966; Hart, 1973). В азиат-

ских водах он найден в Беринговом море (Федоров, 1973) и тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки (Орлов, 1998), а также обнаружен недавно у берегов Японии (Kido, Shinohara, 1997). Данные по распределению вида у тихоокеанского побережья до сих пор в литературе отсутствовали. В западной части Берингова моря чернохвостый морской слизень встречен нами в восточной части Олюторского залива и к востоку от мыса Олюторский (рис. 5, А) с наибольшей частотой встречаемости в Олюторском заливе. У Тихоокеанского побережья северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки практически все поимки данного вида (за исключением одной) отмечены к северу от Четвертого Ку-

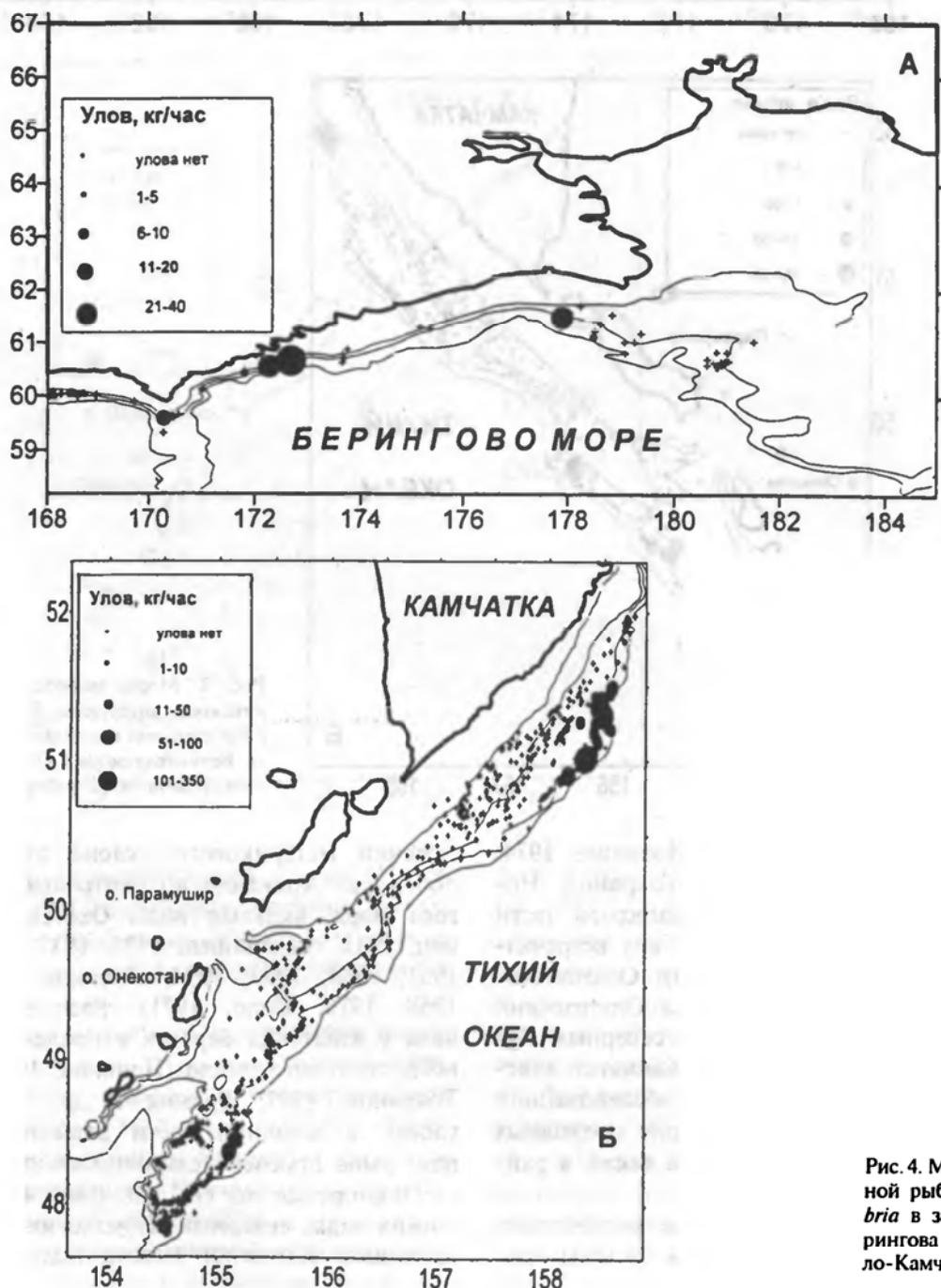


Рис. 4. Места поимок угольной рыбы *Anoplopoma fimbria* в западной части Берингова моря (А) и Курило-Камчатском районе (Б)

рильского пролива (рис. 5, Б). Наибольшая частота встречаемости была характерна для вод юго-восточной Камчатки.

Улька наиболее характерна для нижней части шельфа и верхней части материкового склона, в связи с чем, вероятно, она достигает наибольшей численности в районах с хорошо выраженным шельфом и пологим материковым склоном, например в Беринговом море (табл. 1). В западной части Берингова моря она встречалась на всем протяжении склона, но наиболее часто в восточной части Олюторского залива и в районе мыса Наварин (рис. 6, А). У Тихоокеанского побережья се-

верных Курильских островов и юго-восточной Камчатки наиболее часто данный вид отмечен к северу от центральной части о. Парамушир (рис. 6, Б), а южнее Четвертого Курильского пролива улька отмечена единственной находкой.

Американский стрелозубый палтус у азиатского побережья известен из Охотского моря (Новиков, 1969), вод северных Курильских островов и восточной Камчатки (Полутов, Тихонов, 1957; Шунтов, 1965а, 1966а; Фадеев, 1984), Командорских островов (Фадеев, 1987), но более многочислен в западной части Берингова моря (Новиков, 1961, 1974; Шунтов, 1966б, 1970, 1971). В последнем районе

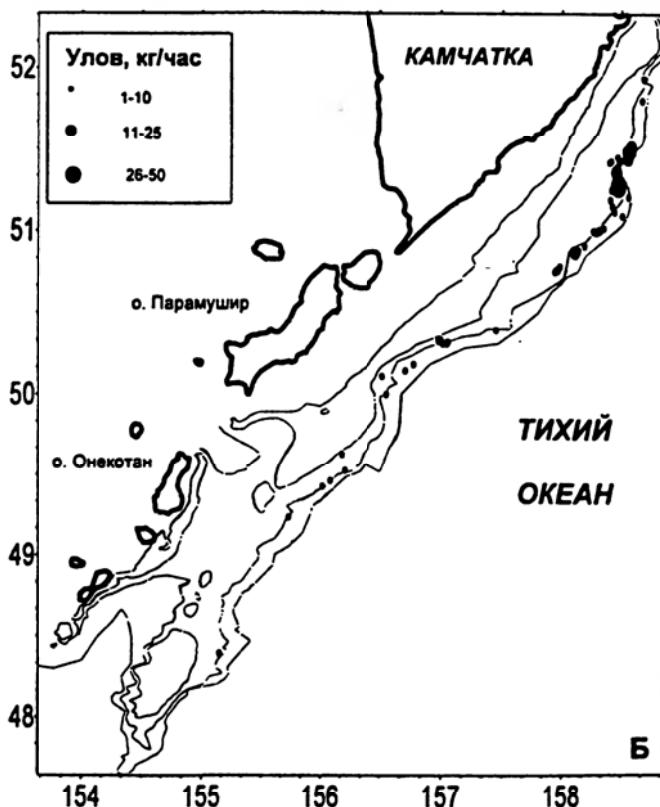


Рис. 5. Места поимок чернохвостого морского слизня *Careproctus melanurus* в западной части Берингова моря (А) и Курило-Камчатском районе (Б)

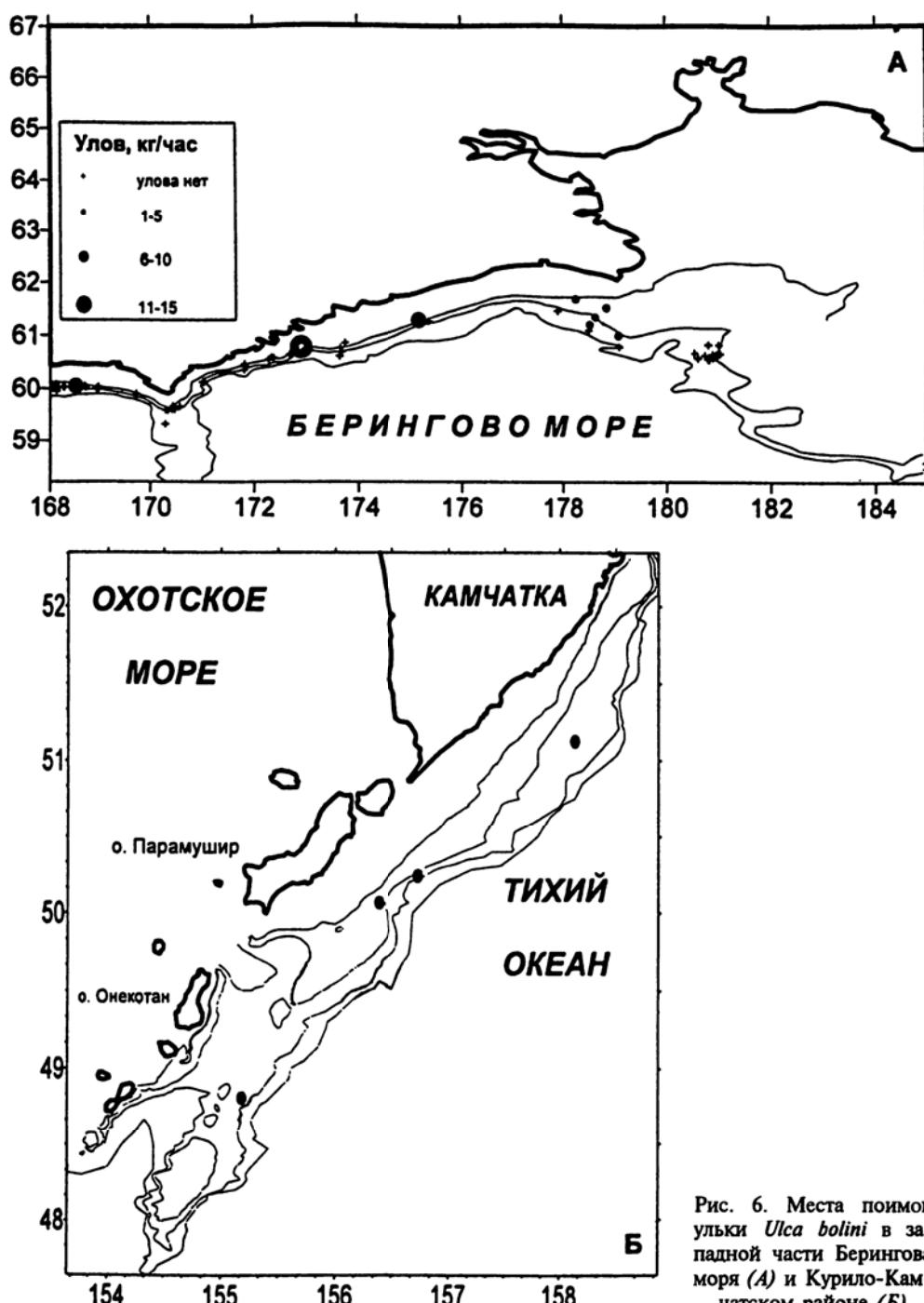


Рис. 6. Места поимок ульки *Ulva bolini* в западной части Берингова моря (A) и Курило-Камчатском районе (B)

американский стрелозубый палтус отмечался в восточной части Олюторского залива, к востоку от мыса Олюторский (рис. 7, А), но большинство его находок было зафиксировано юго-восточнее мыса Наварин, где уловы данного вида достигали нередко промысловых величин. В тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки вид отмечен практически на всей обследованной акватории (рис. 7, Б). Наибольшей частотой его встречаемости характеризовались участки в районе Четвертого Курильского пролива и к северу от мыса Лопатка.

Находки глубоководной камбалы у азиатских берегов крайне редки. Известно несколько по-

имок данного вида в тихоокеанских водах Хоккайдо (Amaoka et al., 1981). В Беринговом море все ее находки до сих пор были известны для центральной и восточной части (Федоров, 1967). И хотя Г.У. Линдберг и В.В. Федоров (1993) указывают на непрерывность ареала глубоководной камбалы от залива Сагами у Японии до мыса Наварин в северо-западной части Берингова моря, о ее встречаемости в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки до последнего времени ничего не было известно (Орлов, 1998). В западной части Берингова моря (рис. 8, А) данный вид отмечен единичными поимками на подводном хребте Ширшова ("Тэнью-

Мару 78": Тр. 79, 23.09.97, 59°18' с.ш., 170°16' в.д., 430—450 м, 1 экз.), к востоку от мыса Олюторский ("Кайё-Мару 28": Тр. 34, 01.06.97, 60°21' с.ш., 171°46' в.д., 670—675 м, 1 экз.; Тр. 116, 29.06.97, 60°31' с.ш., 172°14' в.д., 440—420 м, 1 экз.) и юго-восточнее мыса Наварин ("Тэнью-Мару 57": Тр. 87, 13.06.96, 60°44' с.ш., 179°34' з.д., 625 м, 4 экз.). В тихookeанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки глубоководная камбала встречена на всем протяжении склона от 47°50' с.ш. до 52° с.ш. (рис. 8, Б), но более часто на восточном склоне подводной возвышенности к востоку от Скал Ловушек и к северу от мыса Лопатка. Таким образом, полученные нами данные

существенно расширяют ареал вида в азиатских водах.

У азиатского побережья известна единственная поимка длинноперого малорота в западной части Берингова моря в координатах 61°22' с.ш., 175°28' в.д. (Куликов, 1964а), а также несколько его находок у Командорских островов (Куликов, 1964б). Мы обнаружили длинноперого малорота в северо-западной части Берингова моря практически на всем протяжении склона от 168° в.д. до 179° з.д. ("Кайё-Мару 28": Тр. 18, 29.05.97, 60°04' с.ш., 168°20' в.д., 330—520 м, 1 экз.; Тр. 27, 31.05.97, 60°00' с.ш., 169°01' в.д., 310—320 м, 1 экз.; Тр. 45, 02.06.97, 60°46' с.ш., 173°42' в.д., 320—310 м, 5 экз.;

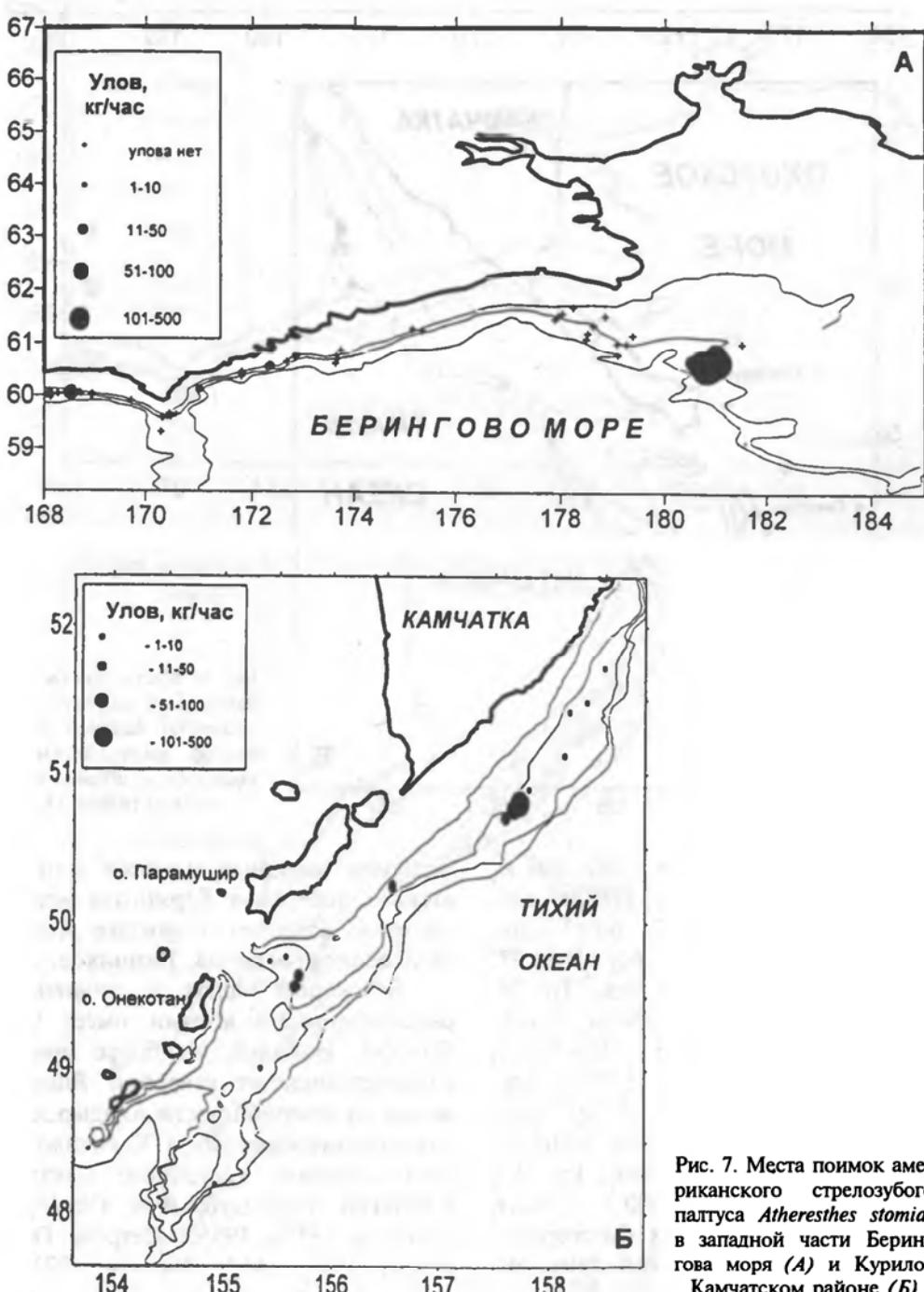


Рис. 7. Места поимок американского стрелозубого палпуса *Atheresthes stomias* в западной части Берингова моря (А) и Курило-Камчатском районе (Б)

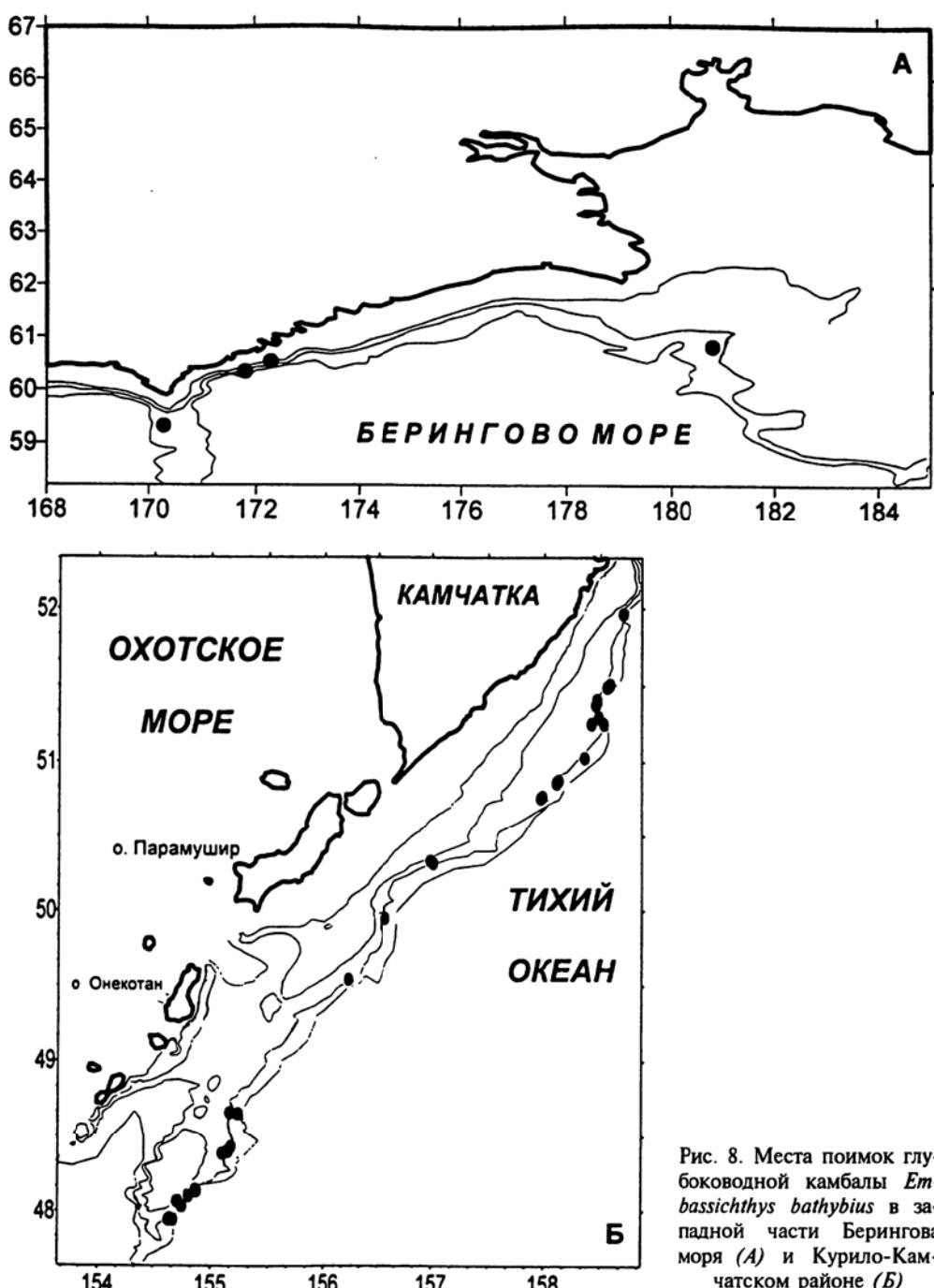


Рис. 8. Места поимок глубоководной камбалы *Embassichthys bathybius* в западной части Берингова моря (A) и Курило-Камчатском районе (B)

Пр. 52, 03.06.97, 61°23' с.ш., 178°35' в.д., 300—305 м, 2 экз.; Пр. 53, 03.06.97, 61°15' с.ш., 178°29' в.д., 440—455 м, 1 экз.; Пр. 56, 04.06.97, 60°43' с.ш., 179°43' з.д., 300—315 м, 1 экз.; Пр. 61, 04.06.97, 60°57' с.ш., 179°12' в.д., 440—460 м, 4 экз.; Пр. 74, 10.06.97, 60°04' с.ш., 168°24' в.д., 290—350 м, 1 экз.; Пр. 77, 11.06.97, 59°59' с.ш., 168°03' в.д., 370—325 м, 1 экз.; Пр. 86, 15.06.97, 61°17' с.ш., 175°13' в.д., 355—360 м, 4 экз.; Пр. 120, 30.06.97, 60°09' с.ш., 171°01' в.д., 270—450 м, 4 экз.; Пр. 139, 09.07.97, 60°33' с.ш., 179°09' з.д., 430—460 м, 1 экз.; Пр. 153, 16.07.97, 60°03' с.ш., 168°29' в.д., 380—350 м, 1 экз.), но наиболее часто в восточной части Олюторского залива (рис. 2, А). На сегодняшний день это

наиболее западные находки данного вида у Азиатского побережья Берингова моря. Совсем недавно стало известно о находке вида и в прикамчатских водах (Токранов, Винников, 2000).

Белокорый палтус в сравнении с остальными рассмотренными видами имеет у Азиатского побережья, пожалуй, наиболее широкий ареал. Он распространен от северной Японии и вод Приморья до северной части Анадырского залива, включая охотоморские воды Хоккайдо, южных Курильских островов, восточного Сахалина и западной Камчатки (Вернидуб, 1936; Okada, Matsubara, 1938; Моисеев, 1955а, 1955б; Петрова-Тычкова, 1955; Новиков, 1961; 1963; Фадеев, 1971). Распределение

вида в большинстве районов Азиатского побережья изучено достаточно хорошо (Новиков, 1964, 1974; Фадеев, 1987; Кодолов, Савин, 1998), для тихоокеанских вод северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки указывались лишь участки с промысловыми концентрациями (Дудник и др., 1995). Отметим лишь, что в западной части Берингова моря белокорый палтус встречен в уловах практически на всем протяжении склона, но наиболее часто в Олюторском заливе, в северной части хребта Ширшова и к юго-востоку от мыса Натварин (рис. 9, А) и достаточно редко в восточной части Корякского свала между 174° и 178° в.д.

В тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки белокорый палтус был обычен на всей обследованной акватории (рис. 9, Б), повышенных концентраций практически не образовывал (за исключением участков в южной части восточно-камчатского побережья и на траверзе Первого Курильского пролива), а наиболее часто помимо указанных мест встречался в районе Четвертого Курильского пролива и на северных склонах подводного плато восточнее Скал Ловушек.

Вертикальное распределение. Сравнение особенностей вертикального распределения рассматри-

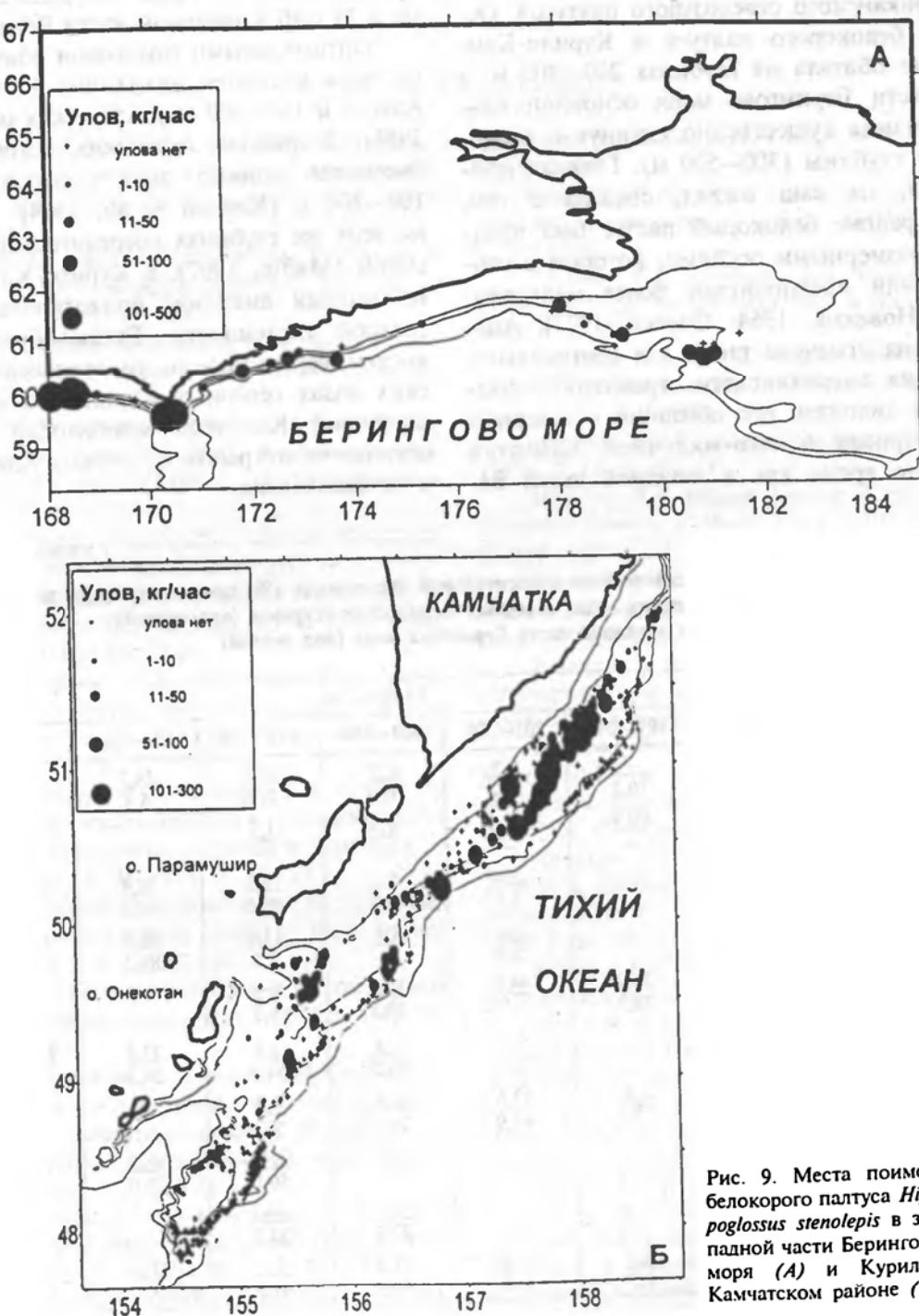


Рис. 9. Места поимок белокорого палтуса *Hippoglossus stenolepis* в западной части Берингова моря (А) и Курило-Камчатском районе (Б)

ваемых видов (табл. 2) показывает, что для их большинства максимальные значения относительной численности в тихоокеанских водах северных Курильских островов отмечаются на больших по сравнению с западной частью Берингова моря глубинах. Причиной этого, на наш взгляд, является относительная узость и большая крутизна Курило-Камчатского склона, в пределах которого виды за-селяют больший диапазон глубин. Это было свойственно в первую очередь алеутскому морскому окуню, аляскинскому шипощеку, угольной рыбе, чернохвостому морскому слизню и глубоководной камбале.

Иная ситуация наблюдалась в отношении белокорого и американского стрелозубого палтусов. Основная масса белокорого палтуса в Курило-Камчатском районе обитала на глубинах 200—400 м, а в западной части Берингова моря основной диапазон его обитания существенно сдвинут в сторону увеличения глубины (300—500 м). Главная причина различий, на наш взгляд, связана с тем, что в первом районе белокорый палтус был представлен мелкоразмерными особями, которые в своем распределении предпочитают более мелководные участки (Новиков, 1964; Фадеев, 1971). Аналогичная картина отмечена также для вертикального распределения американского стрелозубого палтуса. Основной диапазон его обитания у северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки 200—300 м, в то время как в западной части Бе-

рингова моря—от 200 до 400 м. Известно, что мольдь данного вида обитает на меньших глубинах в сравнении со взрослыми рыбами (Фадеев, 1984). Поскольку уловы американского стрелозубого палтуса в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки были представлены преимущественно мелкоразмерными особями, то именно с этой причиной связаны описанные различия в его вертикальном распределении.

Более сложный характер вертикального распределения ульки в обоих районах, вероятно, обусловлен недостаточным количеством проанализированных данных (37 рыб в Курило-Камчатском районе и 19 рыб в западной части Берингова моря).

Оптимальными глубинами обитания многоиглого ерша являются диапазоны 150—250 м в заливе Аляска и 150—300 м у Алеутских островов (Сытко, 1986). В районе Алеутских островов 68,9—98,8% биомассы данного вида приходится на глубины 100—200 м (Ronholt et al., 1994), в заливе Аляска на этих же глубинах сосредоточено 85,3% его биомассы (Martin, 1997), в Курило-Камчатском районе на данный диапазон приходилось 80,9% относительной численности. Таким образом, по особенностям вертикального распределения в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки многоиглый ерш ничем не отличается от рыбы из района Алеутских островов и залива Аляска.

Таблица 2

**Батиметрическое распределение относительной численности (%) оregonских видов рыб
в тихоокеанских водах северных Курильских островов (над чертой)
и западной части Берингова моря (под чертой)**

Виды рыб	Глубина, м						
	< 100	101—200	201—300	301—400	401—500	501—700	> 700
<i>S. aleutianus</i>		—	6,3 10,8	42,9 13,4	26,1 32,6	24,7 5,4	
<i>S. polypinns</i>		80,9 —	15,3 —	1,9 —	1,9 —		
<i>S. alascanus</i>			—	5,7 1,1	12,5 26,5	50,4 68,5	31,4 —
<i>A. fimbria</i>			—	1,4 3,9	11,6 —	68,6 7,8	18,4 88,3
<i>U. bolini</i>	8,0 —	36,0 70,3	44,0 —	12,0 23,5	— 6,3		
<i>C. melanurus</i>			0,6 —	2,3 30,7	5,6 34,4	27,8 34,9	63,7 —
<i>A. stomias</i>		4,8 —	92,6 69,9	2,3 20,8	0,3 9,3		
<i>E. bathybius</i>				5,0 —	25,0 50,0	68,0 50,0	2,0 —
<i>G. zachirus</i>				— 72,8	— 27,2		
<i>H. stenolepis</i>	11,4 —	6,4 8,9	51,6 5,2	21,5 41,8	7,1 41,0	2,1 3,1	

Вся длинноперая малоротая камбала в западной части Берингова моря поймана на глубине от 300 до 500 м. Для такого диапазона характерны наибольшие значения биомасс рассмотриваемого вида у Алеутских островов 7,7–73,2%, в среднем 54,9% (Ronholt et al., 1994) и у побережий южного Орегона и северной Калифорнии — 67,5% (Lauth, 1997b). В то же время в заливе Аляска в диапазоне 300–500 м сосредоточено лишь 5,5% биомассы длинноперой малоротой камбалы, большая же часть особей обитает здесь на меньших глубинах (Martin, 1997). Таким образом, по особенностям вертикального распределения данный вид в западной части Берингова моря наиболее близок к рыбе из

района Алеутских островов и западного побережья США.

Считаю своим долгом поблагодарить коллег-ихтиологов Леонтьева С.Ю. (ВНИРО), Моисеева С.И. (ВНИРО), Питрука Д.Л. (Институт биологии моря ДВО РАН), Полутова В.И. (КамчатНИРО) за помощь в сборе материалов, а также всех сотрудников СахНИРО, КамчатНИРО, ВНИРО и ЗИН РАН, принимавших участие в исследованиях по упомянутой программе. Я крайне признателен Н.В. Парину (Институт океанологии им. Ширшова РАН, Москва) и В.Н. Тупоногову (ТИНРО-центр, Владивосток) за критическое прочтение рукописи, высказанные замечания и ценные советы, а также Бернарду Гойни (Bernard J., Goiney Jr., Program Support and Publications Distribution, Alaska Fisheries Science Center, Seattle, U.S.A.) за безвозмездное предоставление публикаций Аляскинского рыболово-промышленного научного центра.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андряшев А.П.** Географическое распространение морских промысловых рыб Берингова моря и связанные с этим вопросы // Иссл. дальневост. морей СССР. 1935. Вып. 22. С. 135–143.
- Андряшев А.П.** К познанию ихтиофауны Берингова и Чукотского морей // Иссл. морей СССР. 1937. Вып. 25. С. 292–355.
- Андряшев А.П.** Очерк зоогеографии и происхождения фауны рыб Берингова моря и сопредельных вод. Л., 1939а. 187 с.
- Андряшев А.П.** Об амфиапатическом (японоорегонском) распространении морской фауны в северной части Тихого океана // Зоол. журн. 1939б. Т. 18, № 2. С. 181–195.
- Барсуков В.В.** Определитель рыб семейства *Scorpaenidae* // Изв. ТИНРО. 1964. Т. 52. С. 233–265.
- Вернидуб М.Ф.** Материалы к познанию тихоокеанского белокорого палтуса // Тр. Ленингр. об-ва естествоиспыт. 1936. Т. 65, № 2. С. 143–184.
- Дудник Ю.И., Орлов А.М., Ким Сен Ток, Тарасюк С.Н.** Сыревые ресурсы рыб материкового склона Северных Курильских островов // Рыб. хоз-во. 1995. № 1. С. 24–28.
- Дудник Ю.И., Кодолов Л.С., Полутов В.А.** К вопросу о распространении и воспроизводстве угольной рыбы *Anoplopoma fimbria* у Курильских островов и Камчатки // Вопр. ихтиологии. 1998. Т. 38, № 1. С. 16–21.
- Кодолов Л.С.** Некоторые особенности размножения угольной рыбы [*Anoplopoma fimbria* (Pall.)] // Вопр. ихтиологии. 1968. Т. 8, № 4 (51). С. 662–668.
- Кодолов Л.С.** Особенности биологии и распределения угольной рыбы (*Anoplopoma fimbria* Pall.) // Изв. ТИНРО. 1976. Т. 100. С. 19–42.
- Кодолов Л.С., Куликов М.Ю., Сюсина Т.И.** Особенности распространения и распределения рыб материкового склона и подводных поднятий северной Пацифики // Биология рыб и беспозвоночных северной части Тихого океана. Владивосток, 1991. С. 21–38.
- Кодолов Л.С., Савин А.Б.** О возможности промысла нагульного белокорого палтуса в дальневосточных прибрежных водах // Рыб. хоз-во. 1998. № 1. С. 32–33.
- Куликов М.Ю.** Первый случай обнаружения малоротой длинноперой камбалы *Errex zachirus* (Lock) у Азиат-
- ского побережья Берингова моря // Изв. ТИНРО. 1964а. Т. 55. С. 245.
- Куликов М.Ю.** Новые данные об ихтиофауне Командорских островов // Изв. ТИНРО. 1964б. Т. 55. С. 249–250.
- Линдберг Г.У., Федоров В.В.** Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. СПб., 1993. Ч. 6. 272 с.
- Моисеев П.А.** К познанию семейства *Scorpaenidae* дальневосточных морей // Иссл. морей СССР. 1937. Вып. 23. С. 113–138.
- Моисеев П.А.** Белокорый палтус // Тр. ИО АН СССР. 1955а. Т. 14. С. 59–61.
- Моисеев П.А.** Новые данные о распространении белокорого палтуса // Докл. АН СССР. 1955б. Т. 105, № 2. С. 374–375.
- Новиков Н.П.** Новые данные о распространении палтусов и некоторых других промысловых рыб в Беринговом море // Зоол. журн. 1961. Т. 40, № 10. С. 1510–1515.
- Новиков Н.П.** О численности белокорого палтуса (*Hippoglossus hippoglossus stenolepis* Schm.) в Беринговом море // Зоол. журн. 1963. Т. 42, № 8. С. 1183–1186.
- Новиков Н.П.** Мечение угольной рыбы (*Anoplopoma fimbria* Pall.) в Беринговом море и у Тихоокеанского побережья Камчатки // Вопр. ихтиологии. 1968. Т. 8, № 5 (52). С. 955–957.
- Новиков Н.П.** Угольная рыба [*Anoplopoma fimbria* (Pall.)] и американский стрелозубый палтус [*Atheresthes stomias* (Jord. Et Gilb.)] в Охотском море // Зоол. журн. 1969. Т. 48, № 4. С. 610–611.
- Новиков Н.П.** Промысловые рыбы материкового склона северной части Тихого океана. М., 1974. 308 с.
- Новиков Н.П.** Новые поимки угольной рыбы *Anoplopoma fimbria* в Охотском море // Вопр. ихтиологии. 1994. Т. 34, № 6. С. 843–845.
- Орлов А.М.** Пространственное распределение и размерный состав наиболее массовых скорпеноидных (*Scorpaenidae*, *Pisces*) мезобентали северных Курильских островов // Изв. ТИНРО. 1996. Т. 119. С. 149–177.
- Орлов А.М.** Качественная характеристика питания угольной рыбы *Anoplopoma fimbria* и замечания о ее встречаемости в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Вопр. ихтиологии. 1997. Т. 37, № 1. С. 39–46.

- Орлов А.М.** Демерсальная ихтиофауна тихоокеанских вод северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Биология моря. 1998. Т. 24, № 3. С. 146–160.
- Петрова-Тычкова М.А.** Белокорый палтус из зал. Петра Великого // Изв. ТИНРО. 1955. Т. 43. С. 194–195.
- Полтев Ю.Н., Мухаметов И.Н.** Новые поимки сеголеток угольной рыбы *Anoplopoma fimbria* в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Вопр. ихтиологии. 2000. Т. 40, № 3. С. 288.
- Полутов И.А., Тихонов В.И.** Новые данные о распространении стрелозубого палтуса *Atheresthes stomias* в водах Камчатки // Изв. ТИНРО. 1957. Т. 45. С. 197–198.
- Снытко В.А., Федоров В.В.** Новые данные о распространении морских окуней подсемейства *Sebastinae* и заметки о их биологии // Вопр. ихтиологии. 1974. Т. 14, № 6 (89). С. 939–947.
- Таранец А.Я.** Новые данные по ихтиофауне Берингова моря // Вестн. ДВ филиала АН СССР. 1933. № 3. С. 67–78.
- Токранов А.М.** Распределение и размерно-возрастной состав угольной рыбы *Anoplopoma fimbria* в тихоокеанских водах юго-восточной Камчатки и северных Курильских островов в 1993–1995 гг. // Вопр. ихтиологии. 1997. Т. 37, № 4. С. 568–572.
- Токранов А.М.** Распределение и размерно-возрастной состав алеутского окуня *Sebastes aleutianus (Scorpaenidae)* в тихоокеанских водах северных Курильских островов, восточной Камчатки и западной части Берингова моря // Вопр. ихтиологии. 1998. Т. 38, № 6. С. 787–793.
- Токранов А.М., Новиков Р.Н.** Распределение и размерно-возрастной состав аляскинского шипощека *Sebastolobus alascanus (Scorpaenidae)* в тихоокеанских водах Камчатки и западной части Берингова моря // Вопр. ихтиологии. 1997. Т. 37, № 3. С. 316–322.
- Токранов А.М., Винников А.В.** О находке длинноперого малорота *Glyptocephalus zachirus (Pleuronectidae)* в водах юго-восточной Камчатки // Вопр. ихтиологии. 2000. Т. 40, № 3. С. 397–398.
- Фадеев Н.С.** Биология и промысел тихоокеанских камбал. Владивосток, 1971. 100 с.
- Фадеев Н.С.** Промысловые рыбы северной части Тихого океана. Владивосток, 1984. 269 с.
- Фадеев Н.С.** Камбалы подсем. *Pleuronectinae* северной части Тихого океана — биология, запасы, промысел / Автореф. дис. докт. биол. наук. М., 1985. 47 с.
- Фадеев Н.С.** Северотихоокеанские камбалы. М., 1987. 175 с.
- Федоров В.В.** О нахождении глубоководной камбалы *Embassichthys bathybius* (Gilbert, 1891) — *Pleuronectidae, Pisces* в Беринговом море // Вопр. ихтиологии. 1967. Т. 7, № 3 (44). С. 566–569.
- Федоров В.В.** Ихиофауна материкового склона Берингова моря и некоторые аспекты ее происхождения и формирования // Изв. ТИНРО. 1973. Т. 87. С. 3–41.
- Федоров В.В.** Глубоководные рыбы Берингова моря и их происхождение // Автореф. дис. канд. биол. наук. Л., 1978. 22 с.
- Федоров В.В., Парин Н.В.** Пелагические и бентопелагические рыбы тихоокеанских вод России. М., 1998. 154 с.
- Шейко Б.А., Транбенкова А.Г.** Новые для фауны России и редкие виды рыб, впервые найденные в водах Камчатки, Курильских и Командорских островов // Современные проблемы систематики рыб / Тез. Докл. Всерос. конф. СПб., 1998. С. 62–63.
- Шмидт П.Ю.** Рыбы восточных морей Российской империи. СПб., 1904. 466 с.
- Шмидт П.Ю.** Рыбы Тихого океана. М., 1948. 124 с.
- Шмидт П.Ю.** Рыбы Охотского моря. М.; Л., 1950. 370 с. Табл. I–XX.
- Шунтов В.П.** Распределение черного и стрелозубых палтусов в северной части Тихого океана // Изв. ТИНРО. 1965а. Т. 53. С. 155–163.
- Шунтов В.П.** Вертикальная зональность в распределении рыб в верхней батиали Охотского моря // Зоол. журн. 1965б. Т. 44, № 11. С. 1678–1689.
- Шунтов В.П.** Некоторые закономерности распределения черных и стрелозубых палтусов в северной части Тихого океана: Автореф. ... дис. канд. биол. наук. Владивосток, 1966а. 20 с.
- Шунтов В.П.** Некоторые закономерности вертикального распределения черного и стрелозубых палтусов в северной части Тихого океана // Вопр. ихтиол. 1966б. Т. 6, № 1 (38). С. 32–41.
- Шунтов В.П.** Сезонное распределение черного и стрелозубых палтусов в Беринговом море // Изв. ТИНРО. 1970. Т. 72. С. 391–401.
- Шунтов В.П.** Некоторые закономерности распределения черного и стрелозубых палтусов в северной части Тихого океана // Изв. ТИНРО. 1971. Т. 75. С. 3–36.
- Allen M.J., Smith G.B.** Atlas and zoogeography of common fishes in the Bering Sea and northeastern Pacific // U.S. Dept. Commer. NOAA Tech. Rep. 1988. NMFS-66. P. 1–151.
- Amaoka K., Sakamoto K., Abe K.** First record of deep-sea sole, *Embassichthys bathybius*, from Japan. // Jap. J. Ichthyol. 1981. Vol. 28, N 1. P. 86–90.
- Bakkala R.G., Karp W.A., Walters G.F. et al.** Distribution, abundance, and biological characteristics of groundfish in the Eastern Bering Sea based on results of U.S. / Japan bottom trawl and midwater surveys during June – September 1988 // U.S. Dept. Commer. NOAA Tech. Memo. 1992. NMFS F/NWC-213. P. 1–362 p.
- Barraclough W.E., Waldichuk M.** Offshore characteristics in the deep waters of the Strait of Georgia as indicated by bathypelagic fish // J. Fish. Res. Bd. Can. 1954. Vol. 11, N 5. P. 501–506.
- Burke V.** Revision of the fishes of the family *Liparidae* // Bull. U.S. Natl. Mus. 1930. N 150. P. 1–204.
- Clemens W.A., Wilby G.V.** Fishes of the Pacific coast of Canada // Bull. Fish. Res. Board Can. 1961. N 68. P. 1–443.
- Forrester C.R., Wilson R.M.** A further record of the blacktail snailfish, *Careproctus melanurus* Gilbert, from British Columbia waters // J. Fish. Res. Bd. Can. 1963. Vol. 20, N 4. P. 1095–1096.
- Goddard P., Walters G.** 1994 bottom trawl survey of the Eastern Bering Sea continental shelf // U.S. Dept. Commer. AFSC Proc. Rep. 1998. 98–03. P. 1–153.
- Harrison R.C.** Data report: 1991 bottom trawl survey of the Aleutian Islands area // U.S. Dept. Commer. NOAA Tech. Memo. 1993. NMFS-AFSC-12. P. 1–144.
- Hart J.L.** Pacific fishes of Canada // Bull. Fish. Res. Board Can. 1973. N 180. P. 1–740.
- Kido K., Shinohara G.** First record of a liparid fish, *Careproctus melanurus* (*Teleostei, Scorpaeniformes*) from Ja-

- pan // Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo (Ser. A). 1997. Vol. 23, N 2. P. 127–130.
- Lauth R.R. The 1995 Pacific West Coast upper continental slope trawl survey of groundfish resources off southern Oregon and northern California: estimates of distribution, abundance, and length composition // U.S. Dept. Commer. NOAA Tech. Memo. 1997a. NMFS-AFSC-80. P. 1–110.
- Lauth R.R. The 1996 Pacific West Coast upper continental slope trawl survey of groundfish resources off Washington and Oregon: estimates of distribution, abundance, and length composition // U.S. Dept. Commer. NOAA Tech. Memo. 1997b. NMFS-AFSC-81. P. 1–156.
- Martin M.H. Data report: 1996 Gulf of Alaska bottom trawl survey // U.S. Dept. Commer. NOAA Tech. Memo. 1997. NMFS-AFSC-82. P. 1–235.
- Masuda H., Amaoka K., Araga C. et al. (eds.). The fishes of the Japanese Archipelago. Tokyo, Tokai Univ. Press. 1984. 3 Vols. P. 22 + 437, 20 + 448, 370 pis.
- Okada Y., Matsubara K. Keys to the fishes and fish-like animals of Japan. Tokyo & Osaka, 1938. 584 p.
- Richards L.J., Schnute J.T. An experimental and statistical approach to the question: is CPUE an index of abundance? // Can. J. Fish. Aquat. Sci.. 1986. Vol. 43. P. 1214–1227.
- Ricker W.E. Relation of "catch per unit effort" to abundance and rate of exploitation // J. Fish. Res. Board. Can. 1940. Vol. 5. P. 43–70.
- Ronholt L.L., Teshima K., Kessler W.D. The groundfish resources of the Aleutian Islands region and southern Bering Sea 1980, 1983, and 1986 // U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo. 1994. NMFS-AFSC-31. 351 p.
- Tsuji S. A historical review of the halibut fishery in Japan, with some notes on the biological information of the fish // Bull. Far Seas Fish. Res. Lab. 1974. N 11. P. 77–109.
- Ueno T. List of marine fishes from the waters off Hokkaido and adjacent regions // Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Sta. 1971. N 13. P. 61–102.
- Walters G. 1993 Bottom trawl survey of the eastern Bering Sea continental shelf // U.S. Dept. Commer. AFSC Proc. Rep. 1997. 97–09. P. 1–159.
- Wilkins M.E., Zimmerman M.E., Weinberg K.L. The 1995 Pacific West Coast bottom trawl survey of groundfish resources: estimates of distribution, abundance, and length and age composition // U.S. Dept. Commer. NOAA Tech. Memo. 1998. NMFS-AFSC-89. P. 1–138.

ВНИРО, Москва

Поступила в редакцию
30.10.2000

FEATURES OF SPATIAL AND VERTICAL DISTRIBUTION OF REPRESENTATIVES OF THE OREGONIAN ICHTHYOFaUNA OFF THE ASIAN COASTS

A.M. Orlov

Summary

Zoogeographic status of sablefish *Anoplopoma fimbria*, rougheye rockfish *Sebastodes aleutianus*, northern rockfish *Sebastodes pollyspinis*, shortspine thornyhead *Sebastolobus alascanus*, bigmouth sculpin *Ulca bolini*, blacktail snailfish *Careproctus melanurus*, Pacific halibut *Hippoglossus stenolepis*, arrow-toothed flounder *Atheresthes stomias*, deep-sea sole *Embassichthys bathybius*, and rex sole *Glyptocephalus zachirus* is discussed. New data on spatial and bathymetric distribution of these species being typical representatives of Oregonian ichthyofauna caught in waters off the northern Kuril Islands, southeastern Kamchatka, and in the western Bering Sea are provided.

УДК 595.76

К ПОЗНАНИЮ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ (*COLEOPTERA*) МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

N.B. Никитский, В.Б. Семенов

Настоящая публикация является вторым дополнением, посвященным фауно-экологическому исследованию ксилофильных и мицетофильных (развивающихся преимущественно на древесных грибах) жесткокрылых Московской области. Результаты предшествующих исследований были изложены в двух монографиях (Никитский и др., 1996; 1998). Авторы сочли возможным включить в данную работу также сведения и о некоторых других, не ксилофильных или грибных видах жуков, особо интересных ареалогически или экологически.

Ввиду повторяемости для следующих пунктов сбора материала в дальнейшем тексте не указываются их административные районы: окрестности станции (далее "окр. ст.") Алпатьево и ст. Черная — Луховицкий р-н; окр. ст. Анциферово, ст. Шевлягино и с. Филиппово — Орехово-Зуевский р-н; окр. пос. Акатьево, окр. с. Апраксино — Коломенский р-н; окр. ст. Жаворонки — Одинцовский р-н; окр. ст. Конобеево — Воскресенский р-н; окр. ст. Мельдино — Талдомский р-н; окр. ст. Морозки — Дмитровский р-н; окр. пос. Красная Поляна — Солнечногорский р-н; окр. г. Жуковский и ст. Отдых — Раменский р-н; Приокско-Террасный биосферный заповедник (далее ПТЗ) — Серпуховской р-н.

Виды, впервые обнаруженные в Московской обл., отмечены звездочкой — *.

Аннотированный список видов

Подотряд *Adephaga*

Сем. *Trachypachidae* Thomson, 1857

Trachypachus Motschulsky, 1845

T. zetterstedtii (Gyllenhal, 1827). Ранее был известен по единственному экземпляру из окр. ст. Шевлягино (Никитский и др., 1998). В мае 1999 г. в оконную ловушку собран второй экземпляр этого вида в окр. ст. Анциферово.

Сем. *Carabidae* Latreille, 1802

Masoreus Dejean, 1821

M. wetterhallii (Gyllenhal, 1813)*. Собран в почвенные ловушки на ксерофитной поляне близ

ст. Конобеево и на опушке сосновка-беломошника в окр. с. Филиппово.

Dromius Bonelli, 1810

Исследованиями, проведенными в 2000 г. на территории Московской обл., установлено, что многие виды этого рода в массе собираются под "чешуйками" коры (здесь и далее имеется в виду в основном между перидермой и подстилающим ее слоем коры) живых деревьев в сентябре—октябре. К сожалению, методика сбора жуков под "чешуйками" коры нами была впервые применена только осенью 2000 г. и поэтому мы не можем в настоящий момент сколько-нибудь определенно решить вопрос о том, является ли эта специфическая ниша только местом зимовки имаго или и местом развития видов тоже.

В разных точках Московской обл. и особенно в окр. ст. Анциферово, Мельдино и Жаворонки под "чешуйками" коры старых и средневозрастных елей в массе встречался *D. quadraticollis* Morawitz, 1862, несколько реже *D. agilis* (Fabricius, 1787) и еще реже *D. schneideri* Crotch, 1871 (*marginalis* (Fabricius, 1794, nec Herbst, 1784)) и *D. fennestratus* (Fabricius, 1794). Отметим, впрочем, что 1-й из этих видов также обычен, а 4-й единично встречался под "чешуйками" или в трещинах коры лиственных деревьев, особенно вяза, дуба и единично ольхи. В окр. ст. Алпатьево под "чешуйками" коры более-менее крупных стоящих деревьев в их посадках вдоль железной дороги в октябре 2000 г. был нередок *D. laeviceps* Motschulsky, 1850, ранее известный в Московской обл. по единичной находке только из окр. ст. Конобеево (Никитский и др., 1998).

D. quadrimaculatus (Linnaeus, 1758)*. Найден единично в октябре 1999 г. под корой отмершего вяза в окр. ст. Алпатьево и в октябре 2000 г. в трещинах и под "чешуйками" коры живых и отмерших дубов в окр. ст. Жаворонки и Алпатьево.

Philorhizus Hope, 1838

Ph. sigma (Rossi, 1790). В сентябре 2000 г. в массе встречался под "чешуйками" и в трещинах коры вязов, ивы и ольхи в окр. ст. Конобеево, Черная и с. Филиппово. В целом более обычен в увлажненных биотопах, в частности по берегам рек.

Подотряд *Polyphaga*Надсем. *Staphylinoidea*Сем. *Leiodidae* Fleming, 1821

Agathidium Panzer, 1797

A. pisanum Brisout de Barneville, 1872 (*bicolor* J. Sahlberg, 1881). В окр. ст. Мельдино и с. Апраксино имаго отмечены под корой гнилых осин, где питались миксомицетами *Fuligo septica* (L.) Wigg. и *Trichia varia* (Pers.) Pers.

A. nigripenne (Fabricius, 1792). Имаго собраны 2 августа 2000 г. в окр. ст. Алпатьево на миксомицете *Physarum nutans* Pers. на ясене.

A. marginatum Sturm, 1807. Кроме указанной нами ранее точки (Никитский и др., 1998) собран также в июле—августе 2000 г. в почвенные ловушки на открытых ксерофитных участках в окр. ст. Алпатьево и с. Филиппово.

Сем. *Scydmaenidae* Leach, 1815

Stenichnus Thomson, 1859

S. scutellaris (Müller et Kunze, 1822). Встречается в гнилой древесине, под опавшими листьями, в перегное, в гнездах муравьев *Lasius fuliginosus* (Latr.), *Formica polyctena* Först., *F. rufa* L. Собран нами в окр. ст. Конобеево 16.V 1997; 26.V 1997; 14.IX 1997; 25.VII—22.VIII. 2000, а также в окр. с. Филиппово 11.V—10.VI. 2000 в оконную ловушку.

Microscydmus Saulcy et Croissandeau, 1893

M. nanus (Schaum, 1844)*. Один экземпляр этого вида собран в окр. с. Филиппово 10.VI—21.VII. 2000 в оконную ловушку. Жуки чаще обитают в лиственных и смешанных лесах, где встречаются в гнилой древесине деревьев, преимущественно дубов, в дуплах, под корой, мхом, в гнездах муравьев.

Scydmaenus Latreille, 1802

S. hellwigi (Herbst, 1792)*. Встречается в гнилой древесине и дуплах деревьев, иногда под опавшими листьями и мхами в комлевой части старых деревьев. Собран в окр. ст. Конобеево в сентябре 1999 г.

Сем. *Staphylinidae* Latreille, 1802*Sepedophilus* Gistel, 1856

S. constans (Fowler, 1888) (*strigosus* (J. Sahlberg, 1911))* Жуки этого вида были обнаружены в ПТЗ, в окр. ст. Морозки, пос. Клязьма Мытищинского р-на и близ пос. Красная Поляна. Распространение в Московской обл. нуждается в дальнейшем исследовании. Вероятно, здесь широко распространен, но смешивался ранее с *S. testaceus* (F.). В материалах из окр. Красной Поляны и Морозок этот вид был более обычен, чем *S. testaceus* (F.) и *S. marshami*

(Steph.). Жуки собраны под гниющей корой и в гнилой древесине лиственных деревьев (береза, осина, дуб), а также на древесных грибах: *Ganoderma lipsiense* (Batsch) G.F. Atk. (*Ganoderma applanatum* (Pers.) Pat.), *Armillaria mellea* (Vahl.: Fr.) Kumm., *Pleurotus pulmonarius* (Fr.) Quél., *Hericium coralloides* (Scop.: Fr.) S.F. Gray и др.

Aleochara Gravenhorst, 1802*A. signata* (J. Sahlberg, 1876) sp. прогр.*Baryodma signata* J. Sahlberg, 1876 : 75

= *Aleochara tertaria* V. Semenov, 1998, syn. nov. (Никитский и др., 1998 : 15)

Замечания к синонимии. Необходимость описания *Aleochara tertaria* V. Semenov, 1998 в работе по изучению фауны жесткокрылых Московской обл. была вызвана отсутствием валидного названия у вида, нахождение которого в этой области весьма вероятно. Однако при описании было высказано предположение о вероятной синонимии этого вида с *Baryodma signata* J. Sahlberg, 1876, которая, по литературным данным, является одним из младших синонимов *Aleochara laevigata* Gyllenhal, 1810 (Bernhauer, 1901; Bernhauer, Scheerpeltz, 1926; Likovský, 1981; и др.). Исследование типового материала из ZMUH, полученного, к сожалению, намного позже его запроса и уже после выхода публикации, подтвердило это предположение.

Типовая серия. В каталоге типов *Staphylinidae*, хранящихся в ZMUH (Silfverberg, 1988), указан только 1 синтип *Baryodma signata* J. Sahlb. Этот экземпляр, обозначенный как "spec. typ.", сильно поврежден: полностью отсутствуют голова, брюшко и все конечности, кроме левой средней ноги. Однако кроме этого типа Dr. H. Silfverberg передал нам на исследование еще 2 экземпляра, идентифицированные им как возможные синтипы ревизуемого таксона (Silfverberg, личное сообщение). Они хорошо сохранились и не повреждены. Мы рассматриваем эти 3 экземпляра как типовую серию *Baryodma signata* J. Sahlb., так как они имеют следующие общие особенности: 1) все они происходят из коллекции Mannerheim'a, на материалах которой основывал свое описание J. Sahlberg; 2) все они собраны в типовой местности *B. signata*, так как снабжены треугольником из бледно-желтоватой бумаги, который эквивалентен географической этикетке "Kavantholm" (см. Silfverberg, 1988); 3) все экземпляры идентичны *A. tertaria*: у поврежденного экземпляра, который не может быть идентифицирован по гениталиям, как и у двух других, надкрылья оранжевые с зачерненными боковыми краями, основанием и областью вокруг щитка, их скульптура грубо зернистая, переднеспинка на диске уплощенная, опушение на ней направлено преимущественно назад и маргинальные щетинки не развиты — все эти признаки характерны для *A. tertaria* и никогда не встречаются у *A. laevigata*, с которой ревизуемый таксон синонимизировался ранее. Учитывая чрезвычай-

ную сложность диагностики видов группы "laevigata", а также для правильного понимания таксона и сохранения стабильности номенклатуры, для обозначения лектотипа был выбран самец из числа двух неповрежденных экземпляров, а не разрушенный экземпляр, отмеченный как "spec. typ."

О б о з н а ч е н и е. Лектотип, ♂ (ZMUH) со следующими этикетками: бледно-желтоватый треугольник / Lectotypus *Baryodma signata* J. Sahlb., V.B. Semenov dsg. 1999 / *Aleochara signata* (J. Sahlb.) sp. progr. (= *tertiaria* V. Semenov) V.B. Semenov det. 1999. Паралектотипы, 2 экземпляра (ZMUH): 1) ♀: такие же этикетки, как у лектотипа; 2) пол (?): бледно-желтоватый треугольник / Wiburg / Coll. Mannh. / spec. typ. / 120 / красный квадрат (без надписей) / бледно-желтоватый треугольник / Mus. Zool. H: fors Spec. typ. Nr-186 / *Baryodma signata* J. Sbg. / *laevigata* Gyll. (*major*) [далее неразборчиво] / Paralectotypus [etc.]...

Т и п о в о е м е с т о н а х о ж д е н и е — Ленинградская обл., далее цитируется по Н. Silfverberg (1988): "Бледно-желтоватый треугольник — Kavanholtom (ныне Возрождение близ Выборга)."

Подробное описание, диагностика и изображение гениталий см. Никитский и др., 1998: 15—19, рис. 3, 1—2 и рис. 3, 6.

В Московской обл. этот вид до сих пор не обнаружен. Ближайшая находка — г. Тверь.

Oxypoda Mannerheim, 1830

O. vittata Märkel, 1842*. Встречается в дуплах деревьев, нередко заселенных муравьями. В Московской обл. 3 экземпляра собраны 30.VII 1999 близ пос. Акатьево в дупле старого тополя в сообществе с *Lasius fuliginosus* (Latr.), а также в большом количестве в окр. ст. Алпатьево вместе со следующим видом.

Thiasophila Kraatz, 1856

Th.:inquilina (Märkel, 1844)*. Облигатный мирмекофил. В области обнаружен в окр. ст. Алпатьево в трухе ясеня, заселенного *Lasius fuliginosus* (Latr.).

Atheta Thomson, 1858

A. ravilla (Erichson, 1839)*. По литературным данным, встречается, как правило, в гнездах мелких млекопитающих, иногда в разлагающихся растительных остатках. По нашим наблюдениям в Московской обл., этот вид обитает также на вытекающем дубовом соке и в грибах (*Phallus impudicus* Pers., *Laetiporus sulphureus* (Bull.: Fr.) Murr. и некоторых других). В области широко распространен, но всюду встречается нечасто.

Agaricochara Kraatz, 1856

A. latissima (Stephens, 1832)*. Этот вид распространен преимущественно в странах Средиземномо-

ря, а также на юге и западе Центральной Европы, местами доходя на восток до южной Польши и на север до южной Швеции и Норвегии. По литературным данным, встречается на древесных грибах (*Piptoporus betulinus* (Bull. : Fr.) P. Karst., *Trametes versicolor* (L. : Fr.) Pilát, *Daedaleopsis confragosa* (Bolton : Fr.) J. Schröt) (Benick, 1952). Впервые 1 ♂ найден в Московской обл. в окр. ст. Морозки (собран в оконную ловушку на ели 3.VIII—7.IX.2000).

Silusa Erichson, 1837

S. rubiginosa Erichson, 1837*. По литературным данным, встречается на вытекающем соке, преимущественно вязов и каштанов. Вероятно, обитает также на соке ив, в трещинах коры которых неоднократно обнаруживались зимующие особи (сборы И.А. Соловникова (Витебск) в окр. Рязани и в Витебской обл.). В Московской обл. обнаружен пока 1 экземпляр близ ст. Конобеево в трещинах коры вяза 29.IX.2000.

Cyphaea Fauvel, 1863

C. latiuscula Sjöberg, 1934*. 3 экземпляра были обнаружены 13V—19.VI.2000 близ ст. Анциферово в оконных ловушках на сваленных елях.

Oligota Mannerheim, 1830

O. granaria Erichson, 1837*. По литературным данным, встречается под корой деревьев, в заплесневевших растительных остатках и в грибах. В Московской обл. единственный экземпляр был найден 22.V 1999 в окрестностях ст. Морозки в засохшем трутовике *Bjerkandera adusta* (Willd. : Fr.) P. Karst. В Тульской области (Одоевский р-н) личинки и имаго этого вида в большом количестве были собраны в ульях медоносной пчелы (*Apis mellifera* L.).

Cypha Samouelle, 1819

C. laeviuscula (Mannerheim, 1830)*. В области довольно редок. Известен из окр. ст. Мельгино, Шевлягино, пос. Красная Поляна, с. Апраксино, ст. Алпатьево и Конобеево. Жуки единично обнаруживались на заболоченных лугах в отмерших листьях злаков и осок, а также под корой и в трещинах коры живых и отмерших елей, вязов и в трухе дуба.

Сем. *Pselaphidae* Latreille, 1802

Batrisodes Reitter, 1882

B. hubenthali Reitter, 1913. Один экземпляр этого вида собран в оконную ловушку, стоящую на гнилом сваленном дубе в окр. ст. Черная в мае 2000 г. и 2 экземпляра — в октябре при просеивании дубовой коры с покрывающим ее мхом, взятым в комлевой части старого дуба, растущего в лесу близ с. Филиппово.

Надсем. *Hydrophiloidea*Сем. *Histeridae* Gyllenhal, 1808*Chaetabraeus* Portevin, 1929

Ch. globulus (Creutzer, 1799). В большом количестве обнаружен в сухом коровьем навозе в мае—июне и августе—сентябре в окрестностях ст. Алпатьево. Есть указание нахождение этого вида под сильно разложившейся корой деревьев.

Gnathoncus Jacquelin du Val, 1858

G. nidorum Stockmann, 1957*. Жуки собраны в окр. с. Красная Пахра Подольского р-на в дупле старой липы в гнезде совы в июне 1973 г.

Надсем. *Scarabaeoidea*Сем. *Scarabaeidae* Latreille, 1802*Oxythyrea* Mulsant, 1842

O. funesta (Poda, 1761). Цикл развития 1—2-летний.

Osmoderma Le Peletier et Audinet-Serville, 1828

O. lassallei Baraud et Tauzin, 1991. Этот недавно описанный вид принимается сейчас многими авторами применительно к части его ареала на территории европейской России как замещающий здесь *O. eremita* (Scopoli, 1763) — вид, распространенный в западной части Европы. Ранее считалось, что на всей территории Европы распространен *O. eremita*.

Trichius Fabricius, 1787

T. fasciatus (Linnaeus, 1758). Цикл развития 1—2-летний.

Сем. *Lucanidae* Latreille, 1804*Ceruchus* MacLeay, 1819

C. chrysomelinus (Hochenwarth, 1785). В 1999—2000 гг. найден также в окр. Талдома и ст. Мельдино в бурых гнилях бересклета. Обнаружен также экземпляр из окр. с. Чашниково Солнечногорского р-на из сборов начала 80-х годов XX в.

Надсем. *Elateroidea*Сем. *Lycidae* Laporte de Castelnau, 1836*Xylobanellus* Kleine, 1930

X. erythropterus (Baudi a Selve, 1871). Личинки последнего возраста собраны 24.IV 1999 в окр. ст. Мельдино под гнилой корой ольховой колоды. Жуки вывелись в лаборатории в мае—июне того же года. Наиболее северная находка этого вида в Московской обл.

Platycis Thomson, 1859

P. nasuta (Kiesenwetter, 1874). 1 экземпляр собран в оконную ловушку, стоящую на отмершей два года назад сваленной осине рядом с завалом из старых гнилых елей, осин и берез близ ст. Мельдино 7.VI—15.VII 2000. Ранее на территории европейской части бывшего СССР отмечался только для ПТЗ (Никитский и др., 1996).

Сем. *Cantharidae* Imhoff, 1856 (1815)*Malthodes* Kiesenwetter, 1852

M. fibulatus Kiesenwetter, 1852*. Собран в единственном экземпляре 20.V 2000 в окр. ст. Морозки.

M. maurus (Laporte de Castelnau, 1840). Указан для Московской обл. (Якобсон, 1905—1916), но нам из нее неизвестен.

Сем. *Elateridae* Leach, 1815*Denticollis* Piller et Mitterpacher, 1783

D. borealis (Paykull, 1800). По нашим наблюдениям, более обычен к северу и востоку от Москвы в окр. ст. Морозки и с. Филиппово.

Сем. *Eucnemidae* Eschscholtz, 1829*Microrhagus* Dejean, 1833
(*Dirhagus* Latreille, 1834)

M. etyi (Rouget, 1855). Собран в оконные ловушки, стоящие на гнилых дубах, 24.VI—27.VII 2000 в окр. ст. Черная, 10.VII—8.VIII 2000 в окр. с. Апраксино, в оконную ловушку на гнилой бересклете 25.VI—3.VIII 2000 в окр. ст. Морозки. Ранее в Московской области был указан только из ПТЗ (Никитский и др., 1996).

Rhacopus Hampe, 1855

Rh. attenuatus (Mäklin, 1845). Собран в оконные и почвенную ловушки в окр. ст. Морозки и Мельдино. Ранее нам был известен только из ПТЗ.

Melasis Olivier, 1790

M. buprestoides (Linnaeus, 1761). Собран в оконные ловушки, стоящие на отмерших лиственных деревьях в окр. ст. Конобеево 2.V—8.VI 1999, 25.IV—27.V 2000 окр. ст. Черная 25.V 1999, 25.V—14.VI 2000, окр. с. Апраксино (май 2000 г.). Ранее отмечался только для окр. ст. Отдых (Никитский и др., 1996).

Otho Lacordaire, 1857

O. spondyloides (Germar, 1818). Собран в оконные ловушки в окр. ст. Мельдино 6—30.VII 1999, окр. ст. Алпатьево 2.VIII—9.IX 2000, окр. с. Апраксино 10.VII—8.VIII 2000, окр. ст. Черная 9.VII 1999, 6—27.VII 2000, окр. с. Филиппово 10.VI—21.VII 2000. Ранее отмечался нами только для ПТЗ (Никитский и др., 1996).

***Dromaeolus* Kiesenwetter, 1858**

D. barnabita (Villa, 1838). Собран в оконные ловушки, стоящие на мертвых сваленных дубах в окр. с. Апраксино 29.V—10.VII 2000 и окр. ст. Черная 24.VI—27.VII 2000. Ранее в Московской обл. и в центральной полосе России были известен только из ПТЗ (Никитский и др., 1996).

Сем. *Throscidae* Laporte de Castelnau, 1840***Trixagus* Kugelann, 1794**

T. exul (Bonvouloir, 1859)*. Долгое время рассматривался многими авторами (Burakowski et al., 1985; Silfverberg, 1992; и др.) как младший синоним *T. duvalii* (Bonvouloir, 1859). Но исследования последних лет (Leseigneur, 1995) позволили выделить и обозначить лектотип самца этого вида, хорошо отличающегося от *T. duvalii*. Согласно Leseigneur (1995), Bonvouloir (1859) описал *T. exul* откуда-то из Европы без указания точного локалитета. 1 экземпляр самца этого вида собран нами в оконную ловушку близ ст. Конобеево 13—30.IV 2000; 1 экземпляр собран в лесной подстилке в Москве в апреле 1974 г. (Покровско-Стрешневский парк).

Надсем. *Buprestoidea***Сем. *Buprestidae* Leach, 1815*****Buprestis* Linnaeus, 1758**

B. octoguttata Linnaeus, 1758. В июле 2000 г. обнаружен в значительном количестве на подросте сосен в окр. с. Филиппово. До этого многие годы в Московской обл. не отмечался.

***Agrilus* Curtis, 1825**

A. ribesii Schaefer, 1946*. Имаго собраны 23.VI 1961 в Москве (Узкое), 14.VI 1997 в окр. ст. Конобеево, 15.VI—7.VII 1999 в окр. ст. Морозки. По литературным данным, развивается на смородине и крыжовнике.

A. graminis Castelnau et Gory, 1837*. Имаго этого редкого в Московской обл. вида собраны в оконную ловушку близ ст. Конобеево 24.VI—4.VII 1999 и 25.VII—29.VIII 2000. Развивается в коре и под корой чаше веток дуба.

Надсем. *Bostrichoidea***Сем. *Dermestidae* Latreille, 1804*****Globicornis* Latreille, 1829**

G. corticalis (Eichhoff, 1863)*. Один экземпляр этого вида собран в окр. ст. Мельдино 28.V 1978. Жуки обычно встречаются на цветках, а личинки в ходах ксилобионтов, где питаются трупами насекомых (Жантиев, 1976).

Надсем. *Cleroidea***Сем. *Trogossitidae* Latreille, 1802*****Thymalus* Latreille, 1802**

Th. oblongus Reitter, 1889. В Московской обл., по нашим многолетним наблюдениям, встречается только этот вид рода.

Обитающий в Крыму и на Кавказе *Th. subtilis* Reitter, 1889 (после исследования его лектотипа) рассматривается нами как младший синоним *Th. aubei* Léveillé, 1877, на основании изучения экземпляров последнего из типовой местности.

Сем. *Cleridae* Latreille, 1802***Thanasimus* Latreille, 1806**

Th. ? substriatus (Gebler, 1841)*. Все исследованные нами экземпляры, предположительно отнесенные к этому виду, оказались самками, что затрудняет его точную идентификацию. Однако окраска тела (и, в частности, зачерненная переднегрудь) в сочетании с довольно значительно расставленными точечными рядами в базальной части надкрылий, скорее, указывает на принадлежность его к *Th. substriatus*, а не *Th. femoralis* (Zetterstedt, 1828). Жуки собраны: 1 экземпляр в окр. ст. Мельдино (30.V 1999) на ели, заселенной сверлилами (*Lymexylidae*) (один из экземпляров которых поедался жуком пестряка во время его поимки); 1 экземпляр близ Калистово, 30.V 1932, С. Никулин; 1 экземпляр — Перловка, май 1923 г., С. Никулин и 1 экземпляр — Дмитровский уезд, Братовщина, 19.V 1929, С. Никулин.

Сем. *Melyridae* Leach, 1815***Malachius* Fabricius, 1775**

M. aeneus (Linnaeus, 1758). Развивается преимущественно в сухой трухлявой древесине, под отстающей корой и в сухих дуплах. Имаго чаще встречается в июне—июле на травянистой растительности. Развивается, скорее, в одном поколении.

Надсем. *Cucujoidae***Сем. *Nitidulidae* Latreille, 1802*****Carpophilus* Stephens, 1830**

C. pilosellus Motschulsky, 1858*. Космополит. 1 экземпляр этого вида собран в оконную ловушку близ ПТЗ в июне.

***Epuraea* Erichson, 1843**

E. opalizans J. Sahlberg, 1889. Собран в оконные ловушки 20.VIII—21.IX 1999 и 25.IV—27.V 2000 в окр. ст. Конобеево и в июле 1999 г. в окр. ст. Мельдино.

E. deubeli Reitter, 1898. Обнаружен нами в окр. ст. Морозки, Мельдино, Анциферово, Отдых, Шев-

лягино, где попадал в оконные ловушки в лесах со значительным участием ели обычно во второй половине июня—июле. Очень вероятно, что может зимовать (и) в личиночной стадии.

E. rufobrunnea Sjöberg, 1939. Этот вид, ранее указанный нами только для ПТЗ (Никитский и др., 1996), встречался нам позже в окр. ст. Черная, Анциферово, Морозки, пос. Красная Поляна в июне—июле, что свидетельствует о том, что, по крайней мере, часть популяции вида может зимовать, скорее, в личиночной стадии.

E. contractula J. Sahlberg, 1889. В последние годы наблюдений установлено, что этот вид местами чаще *E. biguttata* встречается на “пылящих” спорами *Fomes fomentarius* (L. : Fr.) Fr., где может развиваться его личинка.

E. kaszabi Kirejtshuk, 1992. Этот, описанный с юга Дальнего Востока России и недавно указанный нами для Московской обл. вид (Никитский и др., 1996), собран также в мае 1998 г. в ПТЗ на цветках черемухи.

Amphotis Erichson, 1843

A. marginata (Fabricius, 1781). Имаго этого редкого в области вида собраны нами в августе—сентябре 2000 г. в муравейнике *Lasius fuliginosus* (Latr.) у комля крупного ясения в окр. ст. Алпатьево.

Glischrochilus Reitter, 1873

G. affinis Kirejtshuk, 1984. Еще один экземпляр этого вида, недавно обнаруженного на территории Европы в окрестностях ст. Отдых (Никитский и др., 1998), собран в почвенную ловушку в мае 2000 г. в окр. пос. Красная Поляна.

G. quadrivittatus Erichson, 1843*. Был описан из Северной Америки, но в последние десятилетия занесен в Европу. Впервые собран в Московской обл. и центральной полосе России близ ст. Черная (30.IV—31.V 2000 и 24.VI—27.VII 2000) в почвенные ловушки, поставленные у сокоточивых березовых пней.

Сем. *Monotomidae* Laporte de Castelnau, 1840

Rhizophagus Herbst, 1793

Rh. brancsiki Reitter, 1905*. Развивается в белых древесных гнилях лиственных деревьев. Жуки собраны в окружности с. Столбовка Серебряно-Прудского р-на в оконную ловушку, стоящую на крупной сваленной осине (21.4—19.5 2001). Впервые указан для средней полосы России.

Сем. *Silvanidae* Kirby, 1837

Ahasverus Des Gozis, 1881

A. advena (Waltl, 1834). В массе собран в окр. пос. Акатьево в подгнившем сене 5.IX 1999 недалеко от берега Оки.

Сем. *Cucujidae* Latreille, 1802

Cucujus Müller, 1764

C. haematoxides Erichson, 1845. Ранее был известен в Московской обл. только из ПТЗ и самых ближайших его окрестностей (Никитский и др., 1996). В последние годы собран нами также в окр. ст. Черная в мае 2000 г. в почвенную ловушку и 9.VIII 1999 под корой березы (1 экземпляр, недавно отродившийся из куколки и 1 экземпляр в фазе куколки); 1 имаго — также в оконную ловушку близ ст. Алпатьево 25.V—26.VI 2000.

Сем. *Laemophloeidae* Ganglbauer, 1899

Notolaemus Lefkovich, 1959

N. castaneus (Erichson, 1845)*. По литературным данным, встречается под корой лиственных деревьев, особенно дубов, буков, лип и берез. Собран нами в оконную ловушку на крупном свежесваленном дубе 4.VI—11.VII 2001 г. в окр. ст. Алпатьево. Впервые указан для средней полосы европейской части России.

Cryptolestes Ganglbauer, 1899

C. duplicatus (Waltl, 1839). Указан нами по одному экземпляру из окр. ст. Конобеево (Никитский и др., 1998). Еще 2 экземпляра этого вида собраны там же 27.V—27.VI 2000 и 27.VI—25.VII 2000 в оконную ловушку, стоящую на крупном сваленном дубе.

Laemophloeus Dejean, 1835

L. muticus (Fabricius, 1781). Часто заселяет в мае стволы сваленных берез, на которых растут молодые плодовые тела *Tremella mesenterica* Retz.

Сем. *Cryptophagidae* Kirby, 1837

Cryptophagus Herbst, 1792

C. lycoperdi (Scopoli, 1763)*. Имаго обнаружены в значительном количестве в окр. ст. Алпатьево 9—20 августа 2000 г. в дождевиках *Scleroderma citrinum* Pers.

C. schmidti Sturm, 1845*. Этот вид встречается в норах грызунов, ос и шмелей, под заплесневелым хворостом, на полях и лугах — под опавшими листьями и иногда на древесных грибах. Нами собран в массе в июле—сентябре 1999—2000 гг. в окр. с. Апраксино, в значительно меньшем количестве в окр. ст. Конобеево и Алпатьево и единично также в окр. ст. Анциферово и Морозки.

Ootyphus Ganglbauer, 1899

O. globosus (Waltl, 1838)*. Жуки встречаются под опавшими листьями, во мхах и на гниющих грибах. Есть указания также на их нахождение в компостных кучах, в конском и коровьем навозе или под

разложенными растительными остатками в сараях и подвалах (Burakowski et al., 1986). Собран в оконные и почвенные ловушки в окр. ст. Морозки 3—15.VI 1999, 16.VI—7.VII 1999 и ст. Черная 30.IV—31.V 2000. Редок.

Hypocorpus Motschulsky, 1839

H. latridiooides Motschulsky, 1839*. Преимущественно в гнездах муравьев рода *Formica*, особенно *F. execta* Nyl. Нами собран в окр. с. Филиппово в почвенную ловушку 29.VIII—3.X 2000.

Сем. Erotylidae Latreille, 1802

Tritoma Müller, 1764

T. subbasalis (Reitter, 1896). Имаго этого вида собраны в почвенную ловушку в массе в окр. ст. Черная 9.VIII 1999 на грибе *Polyporus alveolarius* (Dc.: Fr.) Bond. et Sing., растущем на гнилой лежащей на земле ветке.

Combocerus Bedel, 1867

C. glaber (Schaller, 1783). Два экземпляра этого вида собраны в почвенную ловушку близ с. Филиппово (10.VI—21.VII 2000) на ксерофитной поляне с участками мхов и лишайников (*Polytrichum piliferum* Hedw., *Cladonia* группы *rangiferina* и т.п.).

Сем. Endomychidae Leach, 1815

Dapsa Lartille, 1829

D. horvathi Csiki, 1901*. Одна из самых северных находок видов этого рода в Европе. *D. horvathi* ранее была известна только из Сибири. 1 экземпляр ее собран близ ст. Черная (27.VII 2000) на припекаемом участке близ края шоссейной дороги (между ней, крупным лесным массивом и заболоченным карьером, к ней примыкающими) под молодыми, слабо прикрепленными мхами *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. Еще два экземпляра пойманы тоже близ ст. Черная (31.VIII—6.X 2000) в почвенные ловушки на участке поля (рядом со смешанным лесом) с травянистой растительностью и мхами. Один экземпляр собран также в почвенную ловушку 17.VI—17.VII 2001 г. на ксерофитной поляне близ с. Филиппово.

Mycetina Mulsant, 1846

M. cruciata (Schaller, 1783). Ранее была известна нам только к югу и юго-западу от Москвы. В 2000 г. собрана также в оконную ловушку в окр. ст. Мельдино (4.VI—15.VII) и в почвенную ловушку в окр. с. Филиппово (21.VII—24.VIII).

Lycoperdina Latreille, 1807

L. succincta (Linnaeus, 1767). Ранее в Московской обл. была нам известна только из ПТЗ. В 2000 г. собрана также в почвенную ловушку близ. ст. Алпатьево (9.IX—18.X).

Сем. Corylophidae LeConte, 1852

Orthoperus Stephens, 1829

O. nikitskyi Bowestead, 2000. Известен только по голотипу самки, собранному Н.Б. Никитским в окр. ст. Конобеево в оконную ловушку 25.V—8.VI 1999 (Bowestead, 2000).

O. rogeri Kraatz, 1874 (*punctulatus* Reitter, 1876). Ранее в нашей публикации (Никитский и др., 1996) фигурировал под названием *O. punctulatus* Reitter, 1876.

O. corticalis (Redtenbacher, 1849) (*improvisus* Bruse, 1946). В предшествующих публикациях название "*corticalis*" рассматривалось лишь как возможный старший синоним "*improvisus*". Окончательно сведен в синоним S. Bowestead (1999).

O. nigrescens Stephens, 1829. Имаго собраны в окр. ст. Черная 7 октября 2000 г. при просеивании мха и "чешуек" коры, взятых в комлевой части крупных деревьев ели и дуба. В массе отмечен также на покрытых дейтеромицетами подсохших листьях недавно отмерших сваленных лиственных деревьев.

Сем. Latridiidae Erichson, 1842

Latridius Herbst, 1793

L. consimilis Mannerheim, 1844. Собран в массе на "пылящих" спорами *Fomes* в окр. ст. Конобеево 25.IV 2000.

Enicmus Thomson, 1859

E. planipennis Strand, 1940. Собран нами только в оконные ловушки, но помимо ПТЗ также в окр. ст. Отдых 28.VI—20.VII 1998, 3.VI—6.VII 2000 и окр. ст. Мельдино 25.IV—30.V 1999. Редок.

E. brevicornis (Mannerheim, 1844). По литературным данным, приурочен чаще к пням и деревьям лиственных пород, зараженных дейтеро-, аско- и микромицетами (Palm, 1959; Burakowski et al., 1986). Нами собран в оконную ловушку, стоящую на сваленном дубе в окр. ст. Конобеево 5—22.VII 1999 и в оконную ловушку на березе в окр. ст. Морозки 3.VIII—7.IX 2000.

E. alutaceus Reitter, 1885*. Всего 2 экземпляра, один — в окр. пос. Красная Поляна 4—8.VI 1998, другой — в окр. ст. Алпатьево в почвенную ловушку 9.IX—18.X 2000. Есть указания на нахождение этого вида в стогах сена (Салук, 1995).

Dienerella Reitter, 1911

D. elegans (Aubé, 1850). 1 экземпляр с этикеткой: "Узкое, Москва, 1.VII 1966, К. Арнольди".

Stephostethus LeConte, 1878

S. alternans (Mannerheim, 1844)*. По литературным данным, встречается в гнилой древесине лиственных деревьев, особенно дубов и буков, под заплесневелой корой, в кучах хвороста, на круп-

ных лежащих на земле ветках или на старых прогнивших заборах (Burakowski et al., 1986). Нами собрано всего 2 экземпляра этого вида в оконные ловушки в окр. ст. Анциферово 20.IV—13.V 2000 и Морозки 22.IV—20.V 2000, причем первая из этих ловушек стояла на участке хвойного леса с большим доминированием ели и очень слабым вкраплением лиственных деревьев, преимущественно березы.

Corticaria Marsham, 1802

C. abietorum Motschulsky, 1867. По наблюдениям 1999—2000 гг., довольно обычен в сентябре—октябре под “чешуйками” и в трещинах коры живых или недавно отмерших стоящих елей. Нередок.

C. foveola (Beck, 1817)*. Собран в октябре 2000 г. в окр. ст. Мельдино под “чешуйками” и в трещинах коры комлевой части живых крупных стоящих елей. По литературным данным, живет на заплесневелой древесине, коре, хворосте, опавшей хвоей и шишках, лежащих на земле (Burakowski et al., 1986).

C. polypori J. Sahlberg, 1900 (*eppelsheimi* Reitter, 1886, nec Reitter, 1875)*. Собран нами в оконные ловушки близ ст. Морозки 20.V—25.VI 2000, 25.VI—5.VIII 2000, 2.VIII—2.IX 2000, близ ст. Мельдино 6.VIII—10.IX 1999 и в трещинах коры ели в августе 2000 г. близ ст. Алпатьево. Редок. По литературным данным, обычно встречался под корой и в древесине хвойных и лиственных деревьев, особенно березы, осины, дуба, часто заселенных или отработанных жуками-древосеками, короедами, муравьями и т. д., в гнездах птиц (Palm, 1959).

C. lateritia Mannerheim, 1844. Жуки этого вида собраны в трещинах или под “чешуйками” коры ели в окр. ст. Алпатьево 16.VIII 2000 и 18.X 2000, а также в оконные ловушки близ ст. Анциферово 2—25.V 1998, 20.IV—13.V 2000, 27.VII—4.IX 2000, 1 экземпляр — близ Звенигорода 19.VI 1998 на свет.

C. bella Redtenbacher, 1849*. Отмечен для сосны, ели и лиственных деревьев, где встречается под более-менее отстающей корой, на гнилой древесине, также под опавшими листьями (Burakowski et al., 1986). Собран нами в трещинах коры ели в окр. ст. Алпатьево 18.X 2000 и в ПТЗ в оконную ловушку 2—22.VI 1992. Редок.

C. fagi Wollaston, 1854*. Всего два экземпляра — в оконные ловушки на дубах: в окр. ст. Конобеево 20.VIII—21.IX 1999 и ст. Черная 30.IV—31.V 2000.

Corticarina Reitter, 1880

C. ? lambiana (Sharp, 1910). Один из наиболее массовых видов, собираемых в Московской обл. под “чешуйками” и в трещинах коры деревьев, особенно живых елей, осенью 1999—2000 гг. В оконных ловушках более обычен весной и в первой половине лета.

C. truncatella (Mannerheim, 1844). Чаще весной — в начале лета или в конце лета — осенью в поч-

венных ловушках (особенно близ ст. Конобеево) на сухих, открытых ксерофитных участках с травянистой растительностью. Встречается также в сене, лесной подстилке (но чаще в разреженных лесах) и по берегам водоемов.

Nадсем. Tenebrionoidea

Сем. Ciidae Leach, 1819

Cis Latreille, 1796

C. rugulosus Mellié, 1848. Собран в окр. ст. Конобеево в грибе *Lenzites betulina* (Fr.) Fr. на дубе в сентябре 1999 г., а также в оконные ловушки, там же в июле. Пойман также в оконную ловушку в окр. с. Апраксино 10.VII—8.VIII 2000.

C. castaneus Mellié, 1848. Имаго собраны в окр. ст. Алпатьево 8.VIII 2000 на подвядшем грибе *Polyporus squamosus* Huds. : Fr.

Ennearthron Mellié, 1847

E. cornutum (Gyllenhal, 1827). Собран также (см. Никитский и др., 1996; 1998) в окр. ст. Мельдино в мае 1999 г. в грибе *Hapalopilus nidulans* (Fr.) P. Karst. и *Climacocystis borealis* (Fr.) Kotl. et Pouzar (*Abortiporus borealis* (Fr.) Sing.), в окр. ст. Алпатьево 6.VIII 2000 в *Coriolopsis trogii* (Berk.) Domański (*Funalia trogii* (Berk.) Bond. et Sing.), в окр. ст. Морозки 3.VIII 2000 в грибе *Hymenochaete tabacina* (Sow. : Fr.) Lév. на лещине, в окр. ст. Отдых 9.VII 2000 на *Stereum hirsutum* (Willd. : Fr.) S.F. Gray.

E. palmi Lohse, 1966. Собран в окр. ст. Алпатьево 25.V 2000 в грибе *Daedaleopsis confragosa* (Bolt. : Fr.) J. Schröt.

Orthocis Casey, 1898

O. festivus (Panzer, 1793)*. Собран на березе на грибах *Stereum hirsutum* (Willd. : Fr.) S.F. Gray в окр. ст. Конобеево 21.IX 1999, на таком же грибе на дубе в окр. с. Апраксино 5.X 1999, в окр. ст. Отдых в июне 2000 г., а также в оконные ловушки в окр. ст. Конобеево 8—25.VI 1999, Отдых 15.V—10.VI 1999 и Алпатьево 26.VI—2.VIII 2000.

Wagaicis Lohse, 1964

W. wagai (Wankowicz, 1869). Обнаружен также в окр. ст. Отдых, Мельдино и Морозки.

Hadreule Thomson, 1859

H. elongatula (Gyllenhal, 1827). Ловился в оконные ловушки, стоящие в основном на сосне и ели, с июня до августа в окр. ст. Анциферово, Шевлягино, с. Филиппово и ст. Мельдино.

Сем. Colydiidae Erichson, 1842

Aulonium Erichson, 1845

A. trisulcum (Geoffroy, 1785). Наиболее северная находка этого вида сделана в Московской обл. в

окр. ст. Морозки в мае 1999 г. (под корой вяза собрана личинка старшего возраста).

Bitoma Herbst, 1793

B. crenata (Fabricius, 1775). Имаго были в массе обнаружены в окр. ст. Алпатьево 16.VIII 2000 под корой тополя на миксомицете *Fuligo septica* (L.) Wiggers., которым питались.

Orthocerus Latreille, 1796

O. clavicornis (Linnaeus, 1758). Жуки и личинки этого вида собраны в августе 1999 г. в окр. г. Жуковский на ксерофитном склоне у берега р. Москвы. Личинки развиваются за счет питания лишайником *Peltigera canina* (L.) Willd. и при этом концентрируются обычно в подземной части растения.

Сем. **Mycetophagidae** Leach, 1815

Mycetophagus Hellwig, 1792

M. quadripustulatus (Linnaeus, 1761). Имаго собраны 15.VII 1999 в окр. ст. Черная в сообществе со *Scaphisoma agaricinum*, *Mycetophagus piceus*, *Dacne bipustulata*, *Epuraea variegata* и *Dircaea quadriguttata* на грибе *Merulius tremellosus* Schrad.: Fr., растущем на гнилом сваленном стволе березы.

M. piceus (Fabricius, 1777). Имаго и личинки этого вида собраны 12.VIII 1999 в окр. с. Апраксино в загнивающей массе спор на грибе *Ganoderma lipsiense* (Batsch.) G.F. Atk. (*G. applanatum* (Pers.) Pat.)

M. decempunctatus Fabricius, 1801. Собран аналогично предыдущему виду.

Сем. **Salpingidae** Leach, 1815

Sphaeriestes Stephens, 1829

S. bimaculatus (Gyllenhal, 1810). Поселение этого вида нередко совпадает со сколитидной стадией заселения коры деревьев, но личинки, по нашим наблюдениям, питаются несовершенными грибами, а возможно, и аскомицетами, растущими между перидермой и подстилающим ее слоем коры, чаще ветвей и тонких частей ствола сосен. Нами личинки старшего возраста этого вида собраны в окр. ст. Отых 29.VI 1999 на упавшей на землю (и воткнувшейся в нее) ветке сосны между перидермой и подстилающим ее слоем коры, где питались дейтеромицетом *Sphaeriopsis sapinea* (Fr.) Dyko et Suffon (*Micromphoma pinea* (Desm.) Petrak et Syd.).

Rabocerus Mulsant, 1859

R. gabrieli (Gerhardt, 1901). Этот редкий в Московской обл. вид собран в оконные ловушки в окр. ст. Морозки 7.IX—8.X 1999 и 7.IX.—11.X 2000.

Сем. **Aderidae** Winkler, 1927

Pseudeuglenes Pic, 1897

P. pentatomus (Thomson, 1864) (*Euglenes rossicus* A. Semenov, 1899). *Euglenes rossicus* был синонимизи-

рован с *Pseudeuglenes pentatomus* в одной из наших предшествующих публикаций (Никитский и др. 1996), но эти данные не вошли в ее английское резюме. В связи с чем эта синонимия приведена в резюме настоящей статьи.

Anidorus Mulsant et Rey, 1866

A. nigrinus (Germar, 1831) (*Euglenes nadeshdae* A. Semenov, 1899). Информация о синонимии этих таксонов (синонимизированных аналогично предыдущим) на английском языке также дается в резюме настоящей статьи.

Сем. **Anthicidae** Latreille, 1819

Включены только виды, впервые указываемые для Московской обл.

Sticticomus Pic, 1894

S. tobias (Marseul, 1879)*. Вид, известный ранее в России с юга Европейской территории, юга Сибири и Дальнего Востока. Собран нами в почвенную ловушку на поле среди подгнившей скошенной травы в окр. ст. Морозки (7.IX—11.X 2000). Известен также по 1 экземпляру из окр. ст. Отых (сборы авторов).

Anthicus Paykull, 1798

A. kolenatii Kolenati, 1846 (*bifasciatus* (Rossi, 1792, nec Fabricius, 1792))* . Встречается обычно под разлагающимися растительными остатками, кучами хвороста, в сухих экскрементах, компостных кучах. Собран нами в сухом коровьем навозе в окр. ст. Алпатьево (16.VIII 2000) и в сравнительно сухих растительных остатках близ ст. Хрипань Раменского р-на.

Сем. **Tenebrionidae** Latreille, 1802

Bolitophagus Illiger, 1798

B. reticulatus (Linnaeus, 1767). Ранее отмечался почти исключительно для гриба *Fomes fomentarius* (L.: Fr.) Fr. В окр. ст. Мельдино 10.IX 1999 жуки и личинки старшего возраста собраны в грибе *Ganoderma lipsiense* (Batsch) G.F. Atk. (*G. applanatum* (Pers.) Pat.), растущем на ольхе.

Neatus LeConte, 1862

N. picipes (Herbst, 1797). Личинки старшего возраста этого вида собраны в окр. пос. Акатьево 30.VII 1999 в бурой древесной трухе дупла старого тополя.

Bius Dejean, 1834

B. thoracicus (Fabricius, 1792). Ранее в Московской обл. был нам известен только из ПТЗ. Обнаружен в 1999 г. в сухой отмершей древесине ели в окр. ст. Мельдино в 2001 г. в окр. ст. Черное под корой отмершей стоящей ели в сухой буровой муке ксилофильных насекомых.

Сем. *Anaspidae* Mulsant, 1856*Anaspis* Geoffroy, 1762

A. arctica Zetterstedt, 1828. Жуки выведены в мае 1999 г. (в лаборатории) из личинок, собранных в окр. ст. Мельдино в апреле 1999 г. в грибе *Phellinus tremulae* (Bond.) Bond. et Boriss. на осине.

Сем. *Mordellidae* Latreille, 1802*Hoshihananomia* Kôpo, 1935

H. perlata (Sulzer, 1776)*. Личинка развивается в мертвый, пораженный грибами древесине лиственных деревьев, особенно дуба и березы. Жуки встречаются обычно на освещенных солнцем пнях или деревьях или на растительности возле них. Жуки собирались нами чаще в июне в основном в оконные ловушки в окр. ст. Конобеево и Мельдино.

Сем. *Melandryidae* Leach, 1815*Phryganophilus* Sahlberg, 1833

Ph. auritus Motschulsky, 1845. Часто заселяет участки ствола или ветвей отмерших лиственных деревьев, особенно березы и орешника, в местах, зараженных грибом *Schizopora paradoxa* (Schrad. : Fr.) Donk.

Надсем. *Chrysomeloidea*Сем. *Cerambycidae* Latreille, 1802

Исследованиями последних лет установлено, что 1—2-летний цикл развития могут иметь следующие виды: *Tetropium castaneum*, *T. fuscum*, *Clytus arietis*, *Plagionotus detritus* и *P. arcuatus*, *Chlorophorus herbostii*, *Monochamus sutor* (а возможно, и *M. galloprovincialis*), все *Pogonocherus*, *Saperda scalaris* и *S. perforata*, *Acanthoderes clavipes* и очень вероятно, что ряд других видов, и в частности *Xylotrechus rusticus*. Нередко менее чем двухлетний цикл развития у *Lamia textor* и лишь 2—3-летний — у *Leptura quadrifasciata* и *L. nigripes*.

Anoplodera Mulsant, 1839

A. variicornis (Dalman, 1817). Только 1 экземпляр из старых сборов (в коллекции Н.Н. Плавильщика) из окр. ст. Сходня.

Grammoptera Audinet-Serville, 1835

G. erythropus (Gebler, 1841). Ранее был нам известен в Московской обл. только из ПТЗ (т.е. только к югу от Москвы). 1 экземпляр собран в оконную ловушку 31.V—16.VI 2000 в окр. ст. Морозки.

Oplosia Mulsant, 1863

O. fennica (Paykull, 1800). Имаго этого вида, ранее известного нам только из ПТЗ, обнаружены на тонком отмершем стволике липы (где жуки спаривались) в окр. ст. Черная 25.V 1999.

Сем. *Curculionidae* Latreille, 1802*Magdalais* Germar, 1817

M. frontalis (Gyllenhal, 1827)*. Имаго этого вида собрано на ветке свежесрубленной сосны 25.V 1999 в окр. ст. Черная.

M. nitida (Gyllenhal, 1827). Ранее был известен по одному экземпляру, собранному в Москве. В 2000 г. собран в оконную ловушку, поставленную на свежесрубленной сосне (10.VI—21.VII 2000) в окр. с. Филиппово.

M. barbicornis (Latreille, 1804) (*mixta* Desbrochers des Loges, 1870). Имаго этого редкого в Московской обл. и известного только из ПТЗ вида собраны на листьях рябины в окр. ст. Черная 25.V 1999.

Acalles Schönherr, 1825

A. camelus (Fabricius, 1792). Помимо ПТЗ, откуда был известен нам ранее (Никитский и др., 1996), собран также в почвенные ловушки в окр. с. Апраксино 3—29.V 2000 и 29.V—10.VI 2000 и Черная 25.V—14.VI 1999, 3.IX—1.X 1999. Все сборы сделаны в смешанных лесах с участием широколиственных пород (липы, дуба, а mestами и вяза).

A. echinatus (Germar, 1824). Широко распространен в Московской обл., где собран нами в почвенные ловушки помимо ПТЗ, в окр. ст. Конобеево 16—28.V 1997, 24.VI—5.VII 1997, 22.VII—10.VIII 1999; Черная 2.VIII—3.IX 1999, 3.IX—1.X 1999, 27.VII—31.VIII 2000; с. Апраксино 29.V—10.VI 2000; ст. Алпатьево 2.VIII—9.IX 2000, Отдых 3.VI—8.VII 2000, ст. Морозки 22.IV—20.V 2000, 20.V—25.VI 2000, в Москве (Теплый Стан) 14.VI—8.IX 2000. Все места находок этого вида приурочены к участкам смешанного или лиственного леса с участием широколиственных пород (чаще липы и дуба, а mestами вяза, например в окр. ст. Морозки). Исключение в какой-то мере представляет находка этого вида близ железной дороги в окр. ст. Отдых на открытом ксерофитном участке, где встречались единично лишь отдельные небольшие сосны.

Сем. *Scolytidae* Latreille, 1804*Hylesinus* Fabricius, 1801

H. fraxini (Panzer, 1799). Обнаружен в значительном количестве в окр. ст. Алпатьево, где заселял крупные сваленные ясени почти целиком — от комля (в области толстой коры) и до тонких веточек.

Pityokteines Fuchs, 1911

P. curvidens (Germar, 1824). В коллекциях ЗИН имеется экземпляр этого вида из Москвы, собранный Ю. Викторовым 17.VII 1946 (Мандельштам, Поповичев, 2000).

Trypodendron Stephens, 1830

T. laeve (Eggers, 1939). Имаго этого вида обнаружены в значительном количестве на стоящей свежеотмершей ели в окр. ст. Мельдино 30.V 1999.

Xyleborinus Reitter, 1913

X. saxesenii (Ratzeburg, 1837). 1 экземпляр жука собран в оконную ловушку, стоящую на дубе 23.VI—25.VII 2000 в окр. ст. Конобеево, которая является наиболее северной точкой его находок в Московской обл.

За помощь при выполнении работы авторы искренне благодарны А.В. Алексееву (Орехово-Зуевский Педагогический университет); Т.Н. Барсуковой (каф. низших растений МГУ); Р.Д. Жантиеву (каф. энтомологии МГУ); Г.Б. Колганихиной (МГУЛ); Б.А. Коротяеву (ЗИН РАН); Г.Ю. Любарскому (Зоологический музей МГУ); М.Ю. Мандельштаму (Санкт-Петербург); С.В. Салукку (Минск); С. Johnson и S. Bowestead (Manchester Museum, Great Britain); H. Silfverberg (Zoological Museum, University of Helsinki, Finland, приводится в тексте ZMUH).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Жантиев Р.Д. Жуки-кофееды фауны СССР. М., 1976. 182 с.

Мандельштам М.Ю., Поповичев Б.Г. Анnotated спикс короедов (Coleoptera, Scolytidae) Ленинградской области // Энтомол. обзор. 2000. Т. 79. Вып. 3. С. 599—618.

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

Никитский Н.Б., Семёнов В.Б., Долгин М.М. Жесткокрылые-ксилобионты, мицетобионты и пластиначатоусые Приокско-Террасного биосферного заповедника (с обзором фауны этих групп Московской области). Дополнение 1 (с замечаниями по номенклатуре и систематике некоторых жуков Melandryidae мировой фауны). (Исследования по фауне) // Сб. трудов Зоол. музея МГУ. М., 1998. Т. 36. Дополн. 1. 55 с.

Салук С.В. К познанию скрытников (Coleoptera, Latrididae) Алтайского края. Фауна и систематика // Тр. Зоол. музея Белорусск. ун-та. 1995. Вып. 1. С. 145—150.

Якобсон Г.Г. Жуки России и Западной Европы. СПб.: Изд. Девриена, 1905—1916. 1024 с.

Benick L. Pilzkäfer und Käferpilz. Ökologische und statistische Untersuchungen // Acta Zool. Fenn. 1952. Bd. 70. 250 S.

Bernhauer M. Die Staphyliniden der paläarktischen Fauna. I. Tribus: Aleocharini // Verh. zool. bot. Ges. Wien. 1901. Bd. 51. S. 430—506.

Bernhauer M., Scheerpeltz O. Staphylinidae VI // Junk W. et Schenkling S.: Coleopterorum Catalogus. Berlin. 1926. Pars 82. S. 499—988.

Bonvouloir H. Essai monographique sur la famille des Throscidae. 1859. Paris. 144 pp.

Bowestead S. A revision of the Corylophidae (Coleoptera) of the West Palaearctic region // Mus. Hist. Nat. Genève. 1999. 203 pp.

Bowestead S. Two new species of Orthoperus Stephens, 1829 (Coleoptera: Corylophidae) from Russia // Russ. Entomol. Journ. 2000. Vol. 9. N 3. P. 195—197.

Burakowski B., Mrockowski M., Stefańska J. Buprestoidea, Elateroidea i Cantharoidea. T. 10 // Katalog Fauny Polski. 1985. Cz. 23. Chrzaszczce — Coleoptera. Warszawa. 401 s.

Burakowski B., Mrockowski M., Stefańska J. Cucujoidea, Cz. 1. T. 12 // Katalog Fauny Polski. 1986. Cz. 23. Chrzaszczce — Coleoptera. Warszawa. 266 s.

Burakowski B., Mrockowski M., Stefańska J. Cucujoidea. Cz. 2. T. 13 // Katalog Fauny Polski, 1986. cz. 23. Chrzaszczce — Coleoptera. Warszawa. 278 s.

Leseigneur L. Statut actuel des genres *Trixagus* Kugelann, 1794, et *Throscus* Latreille, 1796. Designation des espèces paléarctique de H. de Bonvouloir (Coleoptera, Throscidae) // Bull. Soc. entomol. France. 1995. Vol. 100. N 4. P. 347—359.

Likovský Z. Ergebnisse der tschechoslovakisch-iranischen entomologischen Expeditionen nach dem Iran. Coleoptera: Staphylinidae, Subtribus Aleocharae // Acta entomol. Mus. Nat. Praagae. 1981. Vol. 40. P. 359—370.

Palm T. Die Holz- und Rinden-Käfer der süd- und mittelschwedischen Laubbäume // Opusc. Entomol. Supplementum. 1959. Bd. 16. 374 S.

Sahlberg J. Enumeratio Coleopterorum Brachelytrorum Fenniae. I. Staphylinidae // Acta Soc. Fauna Flora Fennica, 1876. Vol. 1. N 3. 248 pp.

Silfverberg H. Enumeratio Coleopterorum Fennoscandiae, Daniae et Baltiae. Helsinki. 1992. 94 p.

Silfverberg H. Lists of the insect types in the Zoological Museum, University of Helsinki. 8. Coleoptera: Staphylinidae // Acta Entomol. Fennica. 1988. Vol. 52. P. 15—40.

Зоологический музей МГУ
103009, Москва, Б. Никитская, 6

Ин-т медицинской паразитологии
и тропической медицины
им. Е.И. Марциновского

Поступила в редакцию
21.03.01

**TO THE KNOWLEDGE OF THE BEETLES (COLEOPTERA)
OF THE MOSCOW REGION**

N.B. Nikitsky, V.B. Semenov

Summary

This article is the second addition to the checklist of xylophile and mycetophile (mostly inhabiting tree fungi) beetles of the Moscow region. Though in several cases beetles from some other ecological groups are included, remarkable either for their geographical distribution or their trophic relations. 39 species are for the first time recorded from the Moscow region. These are marked with a sing*. In the family Staphylinidae — *Aleochara signata* (J. Sahlberg, 1876) sp. prop. has been proved to be a separate species, not a synonym of *A. laevigata* Gyllenhal, 1810. *A. tertaria* V. Semenov, 1998, syn. nov. = *A. signata* (J. Sahlberg, 1876). In the family Trogossitidae — *Thymalus subtilis* Reitter, 1889, of the basis of studying of lectotype of the male, is synonymised by N. Nikitsky with *Th. aubei* Léveillé, 1877, on the basis of studying the specimens of last species from type locality. Synonymous species-names of Aderidae from the genera *Pseudeuglenus* Pic, 1997, and *Anidorus* Mulsant et Rey, 1866, established earlier (Никитский и др., 1996) are in the present work for the first time included into an English summary. Two syntypes of *Euglenes rossicus* A. Semenov, 1899 (both female) have been studied and lectotype is designated by N. Nikitsky in the earlier work (Никитский и др., 1996). N. Nikitsky has established *E. rossicus* A. Semenov, 1899 to be a junior synonym of *Pseudeuglenus pentatomus* (Thomson, 1864). In the same earlier work N. Nikitsky, examining the holotype of *Euglenes nadeshdae* A. Semenov, 1899, (male) has showed the name to be a junior synonym of *Anidorus nigrinus* (Germar, 1831). Also in that work (Никитский и др., 1996) the type specimen of the species described from the Far East of Russia as *Trixagus major* Barowskij, 1933 from the family Throscidae, was studied, and the species was transferred by N. Nikitsky to the genus *Aulonothroscus* Horn, 1890, as *A. major* (Barowskij, 1933); *A. laticollis* (Rybinski, 1897) was found likely to be the senior synonym of *A. major* (Barowskij, 1933), yet the problem of this synonymy was not finally solved, because it was impossible to study the type of the former species. Also in the earlier work (Никитский и др., 1996) all the new synonyms and combinations of Melandryidae established by N. Nikitsky and D. Pollock.

УДК 581.55

СИНТАКСОНОМИЧЕСКИЙ ОБЗОР ГОРНОТУНДРОВОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ХИБИН

H.E. Королева

Хибинские горы располагаются в подзоне северной тайги Кольско-Печорской подпровинции Североевропейской таежной провинции (Исаченко, Лавренко, 1980) и являются наиболее высокими горами Кольского полуострова (наибольшая высота 1208 м над ур. моря — гора Ферсмана в цепи Тахтарвумчорр). Климатические особенности обусловливают хорошо выраженную высотную поясность растительности.

Горнотундровый пояс располагается на склонах и вершинах с 350—450 до 600—850 (900) м над ур. моря и занимает в Хибинах наибольшую площадь. В пределах горнотундрового пояса выделяются три вертикальных подпояса, границы которых могут быть прерывистыми. В нижнем подпоясе преобладают кустарниковые и кустарничковые сообщества, а также приручьевые луга и тундровые болота; в среднем подпоясе — лишайниковые сообщества с сомкнутым покровом, приснеговые сообщества, "висячие" тундровые болотца; верхний подпояс образован кустарничковыми и лишайниковыми сообществами с несомкнутым покровом и строго хионофитными сообществами. На высоких плато и склонах на высотах 850—1100 м над ур. моря располагается пояс холодных гольцовых пустынь (Аврорин и др., 1936; Серебряков, Куваев, 1952).

Цель статьи — представить результаты флористической классификации растительности горнотундрового пояса (за исключением растительности болот, которой посвящена отдельная статья). Материал для выполнения классификации — 122 описания кустарничковых, кустарниковых лишайниковых сообществ, приручьевых и субнивальных лужаек — был собран во время полевых сезонов 1987—1999 гг. При выполнении описаний использовалась комплексная шкала покрытия Браун-Бланке, значения которой соотносятся с процентной шкалой и шкалой Друдэ следующим образом: + — < 1%, up; 1 — 1—5%, sol; 2 — 6—25%, sp и cop1; 3 — 26—50%, cop2; 4 — 51—75%, cop3; 5 — 76—100%, soc. Классификация растительности выполнялась по методу Браун-Бланке (Westhoff, van der Maarel, 1973) с некоторыми модификациями (Daniels, 1982). При характеристике синтаксонов приводятся диагностические виды, включающие характерные и дифференциальные. Наименование синтаксонов осуществляли в соответствии с "Кодексом фитосоциологической номенклатуры" (Barkman

et al., 1986). Для экологической интерпретации синтаксонов был выполнен градиентный анализ массивов описаний горных лесов и березовых криволесий с помощью компьютерной программы DECORANA (Hill, 1979).

Продромус растительных сообществ пояса горных тундр

- Класс *Betulo—Adenostyletea* Br.-Bl. & Tx. 1943.
- Порядок *Adenostyletalia* Br.-Bl. 1931.
- Союз *Adenostylinon alliariae* Br.-Bl. 1925.
- Acc. *Trollietum europaei* Gjaerevoll 1956.
- Класс *Vaccinio—Piceetea* Br.-Bl., Siss. & Vlieger 1939.
- Порядок *Cladonio—Vaccinietalia* K.-Lund 1967.
- Союз *Phyllodoco—Vaccinion myrtilli* Nordh. 1936.
- Acc. *Arctostaphylo alpini—Empetretum hermaphroditii* (Zinserling 1935) Koroleva 1994.
- Acc. *Cassiopetum tetragonae* (Bocher 1933 em. Daniels 1982).
- Acc. *Phyllodoco—Vaccinietum myrtilli* Nordh. 1943.
- Тип сообществ *Cetraria islandica* — *Calluna vulgaris*
- Acc. *Empetru—Betuletum nanae* Nordh. 1943.
- Класс *Nardo—Callunetea* Preising. 1949.
- Порядок *Nardetalia strictae* (Oberdorfer 1949) Preising 1949.
- Союз *Nardo—Caricion bigelowii* Nordh. 1943.
- Acc. *Carici bigelowii—Nardetum strictae* (Samuelsson, 1916) Nordh. 1936.
- Класс *Montion—Cardaminetea* Br.-Bl. & Tx. 1943.
- Союз *Cratoneurion commutati* Koch 1928.
- Acc. *Cratoneuro—Saxifragetum aizoidis* Mordh. 1936.
- Класс *Thlaspietea rotundifolii* Br.-Bl. et al. 1947.
- Порядок *Androsacetalia alpinae* Br.-Bl. ap. Br.-Bl. & Jenny 1926.
- Acc. *Cryptogrammetum crispae* Nordh. 1928.
- Союз *Saxifrago stellaris—Oxyriion digynae* Gjaerevoll 1950.
- Acc. *Luzuleum arquatae* Nordh. 1928.
- Acc. *Saxifrago (cernuae)—Oxyrietum digynae* (Böcher 1933) Dierssen 1984.
- Класс *Salicetea herbaceae* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1947.
- Порядок *Salicetalia herbaceae* Br.-Bl. in Br.-Bl. & Jenny 1926.

Союз *Salicion herbaceae* Br.-Bl. in Br.-Bl. & Jenny 1926.

Acc. *Cassiopo-Salicetum herbaceae* (Fries 1913) Nordh. 1936.

Класс *Cetrario—Loiseleurietea* Suzuki-Tokyo & Umez in Suzuki-Tokyo 1964.

Порядок *Cetrario—Loiseleurietalia* Suzuki-Tokyo & Umez in Suzuki-Tokyo 1964.

Союз *Loiseleurion—Diapension* (Br.-Bl., Siss & Vlieger 1939) Daniels 1982.

Acc. *Alectorio—Arctostaphyletum uvae-ursi* Dahl 1956.

Acc. *Loiseleurio—Diapensietum* (Fries 1913) Nordhagen 1943.

Acc. *Cetrarietum nivalis* Dahl 1956.

Acc. *Juncetum trifidi* Nordh. 1943.

Класс *Carici rupestris—Kobresietea* Ohba 1974.

Порядок *Kobresio—Dryadetalia* (Br.-Bl. 1948) Ohba 1974.

Союз *Caricion nardinae* Nordh, 1935.

Acc. *Carici rupestris—Dryadetum octopetalae* (Nordh, 1928) Dierssen 1992.

Характеристика растительных сообществ горнотундрового пояса

Союз *Adenostylium alliariae* Br.-Bl. 1925.

Acc. *Trollietum europaei* Gjaerrevoll 1956 (табл. 1).

Диагностический вид — *Salix reticulata*¹, дифференцирует сообщества этой ассоциации от *Gernio—Betuletum*, расположенной в горнолесном поясе.

Таблица 1

Синоптическая таблица субнивальных и мезофильных травяных сообществ горнотундрового пояса Хибин

Диагностические виды	Номер синтаксона			
	1	2	3	4
	Количество описаний			
	10	10	10	10
1	2	3	4	5
ДВ союза <i>Nardo—Caricion bigelowii</i>				
<i>Diphasiastrum tristachyum</i>	III ⁺¹	I ²	—	+
ДВ acc. <i>Carici bigelowii—Nardetum strictae</i>				
<i>Nardus stricta</i> *	V ⁻⁵		I ⁺	I ⁺
ДВ acc. <i>Cassiopo—Salicetum herbaceae</i>				
<i>Harrimanella hypnoides</i> *	III ⁺¹	I ⁺	V ⁻³	—
<i>Salix polaris</i> *	—	II ⁺¹	IV ⁻³	—
<i>Kiaeria starkei</i>	—	III ¹⁻³	III ²⁻³	—
<i>Gymnomitrion concinnatum</i> *	—	—	II ¹⁻²	—
<i>Pleurocladula albescens</i> *	—	I ⁺	II ⁺¹	—

	1	2	3	4	5	Окончание табл. 1
<i>Anthelia juratzkana</i> *	—	I ⁺	II ⁺¹	I ⁺	—	
<i>Solorina crocea</i> *	—	I ⁺	II ⁺³	—	—	
ДВ acc. <i>Trollietum europaei</i>						
<i>Sanionia uncinata</i>	—			—	V ⁺³	
<i>Trollius europaeus</i> *	—			—	IV ⁺²	
<i>Salix reticulata</i>	—			—	IV ¹⁻³	
<i>Anthoxanthum alpinum</i>	—			—	IV ¹⁻³	
<i>Cirsium heterophyllum</i> *	—			—	III ⁺²	
<i>Geranium sylvaticum</i> *	—			—	III ⁺²	
<i>Salix glauca</i>	—			—	III ⁺²	
<i>S. phyllicifolia</i>	—			—	III ⁺²	
<i>Rhizomnium pseudopunctatum</i>	—	—		III ⁺¹		
Прочие виды						
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	—	II ⁺	IV ⁺³	III ¹		
<i>Betula nana</i>	I ⁺	I ⁺	—	III ³⁻⁴		
<i>Bartsia alpina</i>	II ⁺	I ⁺	I ⁺	IV ⁺¹		
<i>Phyllodoce caerulea</i>	II ⁺	III ⁺¹	III ⁺¹	II ⁺¹		
<i>Carex bigelowii</i>	IV ⁺²	II ⁺²	III ⁺²	III ⁺³		
<i>Juncus trifidus</i>	IV ⁺²	V ³⁻⁵	V ⁺⁴	III ⁺¹		
<i>Cetraria islandica</i>	I ⁺	III ⁺¹	V ¹⁻²	II ¹⁻²		
<i>Vaccinium uliginosum</i>	I ⁺	I ⁺	I ⁺	II ¹⁻³		
<i>V. vitis-idaea</i>	I ⁺	I ⁺	I ⁺	II ⁺		
<i>V. myrtillus</i>	III ⁺²	II ⁺	I ⁺	IV ⁺²		
<i>Silene acaulis</i>	—	II ⁺	III ⁺¹	I ⁺		
<i>Loiseleuria procumbens</i>	—	III ⁺	III ⁺¹	—		
<i>Calluna vulgaris</i>	—	I ⁺	I ⁺	I ⁺		
<i>Avenella flexuosa</i>	II ⁺²	II ⁺²	I ⁺¹	—		
<i>Polygonum viviparum</i>	III ¹			IV ⁺¹		
<i>Solidago lapponica</i>	IV ⁺¹	I ⁺	—	IV ⁺¹		
<i>Festuca ovina</i>	II ⁺²		I ¹	—		
<i>Sibbaldia procumbens</i>	II ⁺¹			I ⁺		
<i>Gnaphalium supinum</i>	—	I ⁺	I ⁺	—		
<i>Racomitrium microcarpon</i>	—	III ¹⁻³	IV ¹⁻³	—		
<i>Diplophyllum taxifolium</i>	—	II ⁺	II ⁺	III ⁺¹		
<i>Lophozia groenlandica</i>	—	I ⁺	II ⁺¹	I ⁺		
<i>L. sudetica</i>	I ⁺		I ⁺	—		
<i>Polytrichum piliferum</i>	I ⁺	II ⁺	I ¹	—		
<i>Stereocaulon alpinum</i>	I ⁺	III ⁺³	II ⁺¹	—		
<i>Cladina mitis</i>	II ⁺¹		—	I ⁺		
<i>Cladonia coccifera</i>	I ⁺	III ⁺¹	II ⁺	—		

Примечание. Синтаксоны: 1 — Acc. *Carici bigelowii—Nardetum strictae*; 2 — Acc. *Juncetum trifidi*; 3 — Acc. *Cassiopo—Salicetum herbaceae*; 4 — Acc. *Trollirtum europaei*.

Здесь и далее в таблицах римские цифры — показатели постоянства, арабские — проективного покрытия (в баллах).

Звездочкой отмечены диагностические виды союзов.

Ассоциация объединяет лужайки горнотундрового пояса, иногда с выраженным ярусом из видов ив и ерника, располагающиеся под снежниками, вдоль ручьев, около озер. В травяно-кустарниковом ярусе преобладает пышное разнотравье — *Geranium sylvaticum*, *Cirsium heterophyllum*, *Trollius europaeus*, *Saussurea alpina*, *Solidago lapponica*, *Thalictrum alpinum*, *Bartsia alpina*, *Viola biflora*. Моховой ярус, как

¹ Названия видов приводятся по следующим источникам: сосудистые — Черепанов (1995); листостебельные мхи — Игнатов, Афонина (1992); печеночники — Константинова и др. (1992); лишайники — Santesson (1993).

правило, сравнительно слабо развит, чаще встречаются *Sanionia uncinata*, *Hylocomium splenders*, *Hylocomiastrum pyrenaicum*, *Rhodobryum roseum*, *Rhizomnium pseudopunctatum*, печеночники *Barbilophozia lycopodioides*, *Harpanthus flotovianus*.

Союз *Cratoneurion commutati* Koch. 1928.
Acc. *Cratoneuro—Saxifragetum aizoidis* Nordh. 1936.

Объединяет несомкнутые растительные группировки — отдельные подушки и дернины *Saxifraga aizoides*, *Silene acaulis*, *Saxifraga oppositifolia*, *Oxyria digyna*, *Papaver lapponicum*, *Salix reticulata*, *Oxytropis sordida*, *Luzula spicata*, *Festuca ovina* в совокупности с отдельными особями *Bartsia alpina*, *Empetrum hermafroditum*, *Polygonum viviparum*, встречающиеся на галечных отмелях вдоль рек и ручьев, чаще в пределах горнотундрового пояса, но местами и в горнолесном, и в поясе березовых криволесий.

Союз *Phyllodoce—Vaccinion myrtilli* Nordh. 1936.

Сообщества союза занимают наиболее обширную площадь в нижнем и среднем подпоясах горнотундрового пояса.

Acc. *Arctostaphylo alpini—Empetretum hermafroditii* (Zinslerling, 1935) Koroleva, 1994 (табл. 2)

Диагностические виды *Arctous alpina*, *Pilidium ciliare*. В сообществах ассоциации часто есть кустарниковый ярус из *Betula nana* с примесью *Juniperus sibirica*. Особенность сообществ ассоциации — хорошо развитый мохово-лишайниковый покров, в основном из *Pleurozium schreberi*, *Dicranum* spp., *Rhytidium rugosum*, *Aulacomnium turgidum*, печеночников *Ptilidium ciliare*, *Barbilophozia lycopodioides*, из лишайников наиболее часты *Cetraria islandica*, *Nephroma arcticum*, а также виды рода *Petrigeria* и *Cladonia*. Сообщества располагаются на дренируемых склонах различной экспозиции, где высота снежного покрова 0,5–1 м, время таяния — конец мая–июнь.

Acc. *Empetru—Betuletum nanae* Nordh. 1943
(табл. 2).

Диагностические виды *Betula nana*, *Cladina stellaris*. Сообщества приурочены к выпуклым участкам склонов в нижнем подпоясе горнотундрового пояса. Снежный покров здесь не превышает 0,5 м, иногда отсутствует.

Acc. *Phyllodoce—Vaccinietum myrtilli* Nordh. 1943
(табл. 2).

Диагностические виды *Phyllodoce caerulea*, *Avenella flexuosa*, *Kiaeria starkei*. В травяно-кустарниковом ярусе преобладают *Vaccinium myrtillus*. Сообщества располагаются в ложбинах, где снег задерживается до середины июня, на слабовогнутых склонах, на крутых участках склонов в пределах нижнего подпояса горнотундрового пояса.

Тип сообществ *Cetraria islandica* — *Calluna vulgaris* (табл. 2).

Сообщества располагаются в озерных долинах в пределах горнолесного пояса и являются редкими для Хибин. В них выражен кустарниковый ярус из *Betula nana* и *Juniperus sibirica*, обилие подроста *B. pubescens*. В травяно-кустарниковом ярусе представлены виды, характерные как для союза *Phyllodoce—Vaccinion*, так и для тундрового союза *Loiseleurio—Diapension*. В мохово-лишайниковом ярусе чаще встречаются виды рода *Polytrichum* — *P. juniperinum*, *P. piliferum*, а также *Cetraria islandica*.

Acc. *Cassiope tetragonae* Böcher 1933 em.
Daniels. 1982 (табл. 2).

Диагностические виды *Cassiope tetragonae*, *Bartsia alpina*, *Aulacomnium turgidum*, *Nephroma arcticum*. Сообщества ассоциации встречаются на крутых склонах, преимущественно северной экспозиции, во время всего вегетационного сезона они обычно хорошо увлажнены за счет бокового стока.

Союз *Nardo—Caricion bigelowii* Nordh. 1936.

Acc. *Carici bigelowii—Nardetum strictae*
(Samuelson 1916) Nordh. 1936 (табл. 1).

Диагностические виды *Nardus stricta*, *Diphastis-trum tristachyum*. Ассоциация объединяет монодоминантные сообщества с почти сомкнутым растительным покровом, составленным *Nardus stricta* с меньшим участием *Carex bigelowii*, *Diphastis-trum tristachyum*, располагающихся в ложбинах временного водотока в нижнем и среднем подпоясе горнотундрового пояса, а также в поясе березовых криволесий.

Союз *Caricion nardinae* Nordh. 1935.

Acc. *Carici rupestris—Dryadetum octopetalae*
(Nordh, 1928) Dierssen 1992 (табл. 2).

Диагностические виды *Dryas octopetala*, *Racomitrium microcarpon*. Объединяет открытые растительные сообщества, в которых преобладает *Dryas octopetala*, *D. punctata*. Для мохово-лишайникового яруса более характерны мхи рода *Racomitrium*, лишайники родов *Cetraria*, *Flavocetraria*. По каменистым россыпям сообщества часто “спускаются” в пояс березовых криволесий.

Союз *Loiseleurio—Diapensietum* Br.-Bl.,
Siss. et Vieger ex. Daniels. 1982

Диагностические виды *Loiseleuria procumbens*, *Silene acaulis*, *Diapensia lapponica*, *Alectoria ochroleuca*, *A. nigricans*, *Flavocetraria nivalis*, *Cladonia amaurocraea*, *Thamnolia vermicularis*. Союз объединяет растительные сообщества среднего и верхнего подпояса горнотундрового пояса. Тонкий снежный покров ставит здесь в середине апреля—мае, что обуславливает более термофильный и хионофобный характер растительных сообществ.

Таблица 2

Синоптическая таблица лишайниковых и кустарничковых растительных сообществ тундрового пояса Хибин

Диагностические виды	Номер синтаксона								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
	Количество описаний								
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
ДВ союза <i>Loiseleurio-Diapension</i>									
<i>Cetraria nivalis</i>	III ¹	IV ¹⁻²	V ¹⁻³	V ⁺⁻⁴	V ³⁻⁵	II ⁺⁻²	-	-	I ¹
<i>Cladonia amaurocraea</i>	I ⁺	-	I ⁺	-	-	-	-	-	I ⁺⁻¹
<i>Alectoria ochroleuca</i>	II ¹	-	I ⁺	IV ²	IV ¹⁻³	-	-	-	-
<i>A. nigricans</i>	II ¹⁻²	-	I ⁺	I ⁺	II ¹⁻²	-	-	-	-
<i>Bryocaulon diverges</i>	-	-	-	II ⁺	II ⁺⁻¹	-	-	-	-
ДВ acc. <i>Dryadetum octopetalae</i>									
<i>Dryas octopetala</i>	V ²⁻³	II ⁺⁻¹	II ¹	I ⁺	II ⁺⁻¹	II ⁺	-	-	II ⁺⁻²
<i>Racomitrium microcarpon</i>	IV ⁺⁻¹	II ¹	-	-	I ⁺	-	-	-	II ⁺⁻¹
ДВ acc. <i>Loiseleurio-Diapensietum</i>									
<i>Diapensia lapponica*</i>	-	III ⁺⁻¹	I ⁺	I ⁺⁻¹	I ⁺	-	-	-	I ⁺
<i>Loiseleuria procumbens*</i>	III ⁺	V ¹⁻²	I ⁺	II ⁺	III ⁺⁻¹	-	I ⁺	I ⁺	II ⁺⁻¹
<i>Silene acaulis*</i>	I ⁺	IV ⁺⁻¹	-	I ⁺	-	-	-	-	II ⁺⁻²
ДВ acc. <i>Empetrio-Betuletum nanae</i>									
<i>Betula nana</i>	I ⁺	I ⁺	V ²⁻⁴	I ⁺	I ⁺⁻¹	II ¹⁻³	IV ⁺⁻²	IV ⁺⁻²	I ⁺
<i>Cladina stellaris</i>	-	I ⁺⁻¹	IV ¹⁻⁵	I ²	III ¹⁻³	II ⁺⁻¹	II ⁺⁻¹	I ⁺⁻²	-
ДВ acc. <i>Alectorio-Arctostaphyletum uvae-ursi</i>									
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	-	-	I ²⁻³	V ²⁻⁵	I ⁺	-	-	-	-
ДВ acc. <i>Cetrarietum nivalis</i>									
<i>Thamnolia vermicularis*</i>	II ⁺	-	I ⁺	-	IV ⁺	-	-	-	I ⁺
<i>Tetralophozia setiformis</i>	-	I ⁺	-	-	III ⁺	-	-	-	-
ДВ союза <i>Phyllodoceo-Vaccinion</i>									
<i>Phyllodoce caerulea</i>	II ¹	IV ⁺⁻¹	II ⁺	I ⁺	II ⁺⁻¹	-	I ⁺	III ⁺⁻²	III ⁺⁻¹
<i>Vaccinium uliginosum</i>	III ¹¹⁻²	II ⁺⁻²	II ⁺⁻²	III ⁺⁻¹	III ⁺⁻²	V ⁺⁻²	IV ¹	II ⁺⁻¹	III ¹⁻²
<i>Pleurozium schreberi</i>	-	-	-	-	I ⁺	IV ⁺⁻⁴	III ¹⁻²	V ²	IV ⁺⁻³
<i>Hylocomium splendens</i>	-	-	I ⁺	-	-	I ⁺⁻¹	III ⁺⁻¹	III ⁺⁻²	IV ¹⁻⁴
<i>Cetraria islandica</i>	IV ²⁻⁴	V ¹⁻³	III ¹⁻³	II ¹⁻²	IV ¹⁻²	III ¹⁻³	IV ¹⁻⁴	V ¹⁻³	IV ¹⁻³
ДВ acc. <i>Arctostaphylo alpini-Empetretum hermaphroditii</i>									
<i>Arctous alpina</i>	-	I ⁺	I ²	II ⁺⁻²	II ⁺⁻¹	IV ¹⁻⁴	-	-	I ⁺⁻¹
<i>Ptilidium ciliare</i>	-	-	-	I ⁺	I ⁺	IV ⁺⁻¹	-	-	-
ДВ типа сообщества <i>Calluna vulgaris-Cetraria islandica</i>									
<i>Calluna vulgaris</i>	-	-	I ²	II ⁺⁻³	-	-	V ²⁻³	I ⁺⁻¹	-
<i>Polytrichum commune</i>	II ⁺	-	I ⁺	-	-	-	IV ⁺⁻¹	-	-
ДВ acc. <i>Phyllodoceo-Vaccinietum myrtillii</i>									
<i>Vaccinium myrtillus</i>	III ¹⁻²	I ⁺	III ⁺⁻¹	-	I ⁺⁻¹	-	I ¹	V ²⁻⁴	-
<i>Kiaeria starkei</i>	I ⁺	-	-	-	-	-	-	IV ¹⁻³	I ⁺
<i>Avenella flexuosa</i>	-	-	II ⁺⁻¹	-	-	-	-	V ⁺⁻²	-
ДВ acc. <i>Cassiotpetum tetragonae</i>									
<i>Cassiope tetragona</i>	I ⁺	II ⁺⁻¹	-	-	I ⁺	I ⁺	-	-	V ¹
<i>Bartsia alpina</i>	IV ⁺⁻¹	II ⁺⁻¹	II ⁺	I ⁺	I ⁺	-	I ⁺	-	V ⁺⁻¹
<i>Aulacomnium palustre</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	III ⁺⁻¹
<i>Nephroma arcticum*</i>	-	-	-	-	-	-	-	I ⁺	III ⁺⁻¹
Прочие виды									
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	III ⁺	II ⁺	II ⁺⁻¹	II ⁺⁻¹	III ⁺⁻¹	IV ⁺⁻²	V ⁺	III ⁺	I ⁺
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	IV ⁺⁻³	V ¹⁻²	V ⁺⁻³	II ²⁻³	V ⁺⁻¹	V ³⁻⁵	V ²⁻³	V ⁺⁻³	III ¹⁻²
<i>Juncus trifidus</i>	II ⁺	I ⁺	II ⁺⁻¹	II ⁺	II ⁺	I ⁺	II ⁺⁻²	I ⁺	I ⁺
<i>Festuca ovina</i>	II ⁺⁻¹	III ⁺⁻¹	II ⁺⁻¹	-	-	III	-	II ⁺	I ⁺⁻¹

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Carex bigelowii</i>	III ⁺¹	IV ⁺¹	I ⁺	—	I ⁺¹	—	—	II ⁺¹	II ⁺²
<i>Cladina mitis</i>	—	—	I ⁺	—	II ⁺¹	II ⁺¹	—	III ⁺²	II ⁺²
<i>Cladina rangiferina</i>	—	II ¹⁻³	III ⁺¹	V ⁺¹	—	II ⁺¹	—	III ¹	I ⁺
<i>Cladonia uncialis</i>	V ⁺¹	—	I ⁺	—	I ⁺	—	—	III ⁺¹	II ⁺¹
<i>C. gracilis</i>	I ⁺	II ⁺¹	I ⁺	—	II ⁺	—	—	—	I ⁺
<i>Dicranum majus</i>	III ⁺²	II ⁺¹	—	—	I ⁺	II ⁺²	—	—	II ¹⁻²
<i>D. congestum</i>	III ¹	I ⁺	—	—	—	II ⁺¹	I ⁺	—	—
<i>Racomitrium canescens</i>	II ¹	III ⁺¹	I ⁺	I ⁺	—	—	—	II ¹	I ⁺
<i>R. lanuginosum</i>	II ²⁻³	IV ¹⁻²	—	I ⁺¹	II ⁺¹	—	—	—	—
<i>Oxytropis sordida</i>	—	I ⁺	—	I ⁺	—	I ⁺	—	—	I ⁺
<i>Barbilophozia lycopodioides</i>	I ⁺	I ⁺	—	—	I ⁺	I ⁺	—	—	—
<i>Juniperus communis</i>	—	—	II ¹	I ⁺	—	I ¹	I ⁺	—	—
<i>Polytrichum piliferum</i>	—	I ⁺	—	I ⁺	II ⁺¹	—	—	—	—
<i>P. juniperinum</i>	II ⁺	I ⁺	—	—	—	I ⁺	—	—	—
<i>Sphaerophorus globosus</i>	—	—	—	—	—	II ⁺¹	—	—	—
<i>Hieracium alpinum</i>	II ⁺	I ⁺	—	I ⁺	—	—	—	—	II ⁺
<i>Antennaria dioica</i>	II ⁺	I ⁺	—	I ⁺	—	—	—	—	—

Примечание. Синтаксоны: 1 — Acc. *Dryadetum octopetalae*; 2 — Acc. *Loiseleurio-Diapensietum*; 3 — Acc. *Empetro-Betuletum nanae*; 4 — Acc. *Alectorio-Arctostaphyletum uvae-ursi*; 5 — Acc. *Cetrarietum nivalis*; 6 — Acc. *Arctostaphylo-alpini-Empetretum hermaphroditii*; 7 — Тип сообщества *Calluna vulgaris-Cetraria islandica*; 8 — Acc. *Phyllodoce-Vaccinietum myrtilli*; 9 — Acc. *Cassiopetum tetragonae*.

Звездочкой отмечены диагностические виды союзов.

Acc. *Alectorio-Arctostaphyletum uvae-ursi* Dahl.
1956 (табл. 2).

Диагностический вид *Arctostaphylos uva-ursi*. Вертикальная структура сообществ упрощена, ярусность не выражена, горизонтальная структура мозаичная, преобладают *Arctostaphylos uva-ursi*, *Flavocetraria nivalis*, *Alectoria ochroleuca*. Сообщества обычны на наиболее теплых склонах южной экспозиции, на вершинах невысоких моренных всхолмлений.

Acc. *Loiseleurio-Diapensietum* (Fries 1913)
Nordh. 1943 (табл. 2).

Диагностические виды *Loiseleuria procumbens*, *Silene acaulis*, *Diapensia lapponica*. Вертикальная структура в этих сообществах слабо выражена, горизонтальная структура мозаичная. Местообитания сообществ и несомкнутых растительных группировок ассоциации — каменистые и щебнистые плато, выпуклые каменистые участки в верхней части горных склонов.

Acc. *Cetrarietum nivalis* Dahl. 1956 (табл. 2).

Диагностический вид *Flavocetraria nivalis*. Монодоминантные, гомотонные сообщества со сплошным растительным покровом, в котором преобладает *Flavocetraria nivalis*, встречаются *Cetraria ericetorum*, *Alectoria Vochroleuca*, *A. nigricans*, *Bryocaulon divergens*. Мхи немногочисленны, в основном это *Polytrichum piliferum*, *Racomitrium* spp. Сосудистые растения также не играют большой роли. Сообщества широко распространены на вершинах невысоких гор, на пологих склонах.

Несомкнутые растительные группировки данной ассоциации наряду с рассмотренными выше сообще-

ствами ассоциации *Loiseleurio-Diapensietum* играют основную роль на плато в поясе гольцовых пустынь. Там они представляют собой мохово-лишайниковые подушки площадью несколько квадратных сантиметров и дециметров, составленные в основном лишайниками *Flavocetraria nivalis*, *Cetraria islandica*, *Alectoria ochroleuca*, *A. nigricans*, *Bryocaulon divergens* и мхами *Racomitrium microcarpon*, *R. lanuginosum*.

Союз *Cassiopo-Salicetum herbaceae* Nordh. 1936.

Диагностические виды *Harrimanella hypnoides*, *Salix polaris*, *Gymnomitrion concinnum*, *Anthelia juratzkana*, *Pleurocladula albescens*, *Solorina crocea*. Сообщества союза располагаются вблизи снежников, в ложбинах на склонах верхнего подпояса горнотундрового пояса, где снег задерживается до июня — середины июля. Время таяния снега и соответственно продолжительность вегетационного периода определяют состав и структуру этих приснеговых сообществ.

Acc. *Cassiopo-Salicetum herbaceae* Nordh. 1936
(табл. 1).

В травяно-кустарничковом ярусе, иногда слабо выраженным, обычны *Harrimanella hypnoides*, *Salix polaris*, *Omalotheca supina*, *Sibbaldia procumbens*, *Anthoxanthum alpinum*, *Polygonum viviparum*, встречаются *Veronica alpina*, а также такие редкие растения, как *Cardamine bellidifolia*, *Minuartia alpina*, *Gentiana nivalis*. В мохово-лишайниковом покрове преобладают *Kiaeria starkei*, *K. blyttii*, *Polytrichasrum sexangulare*, *Racomitrium sudeticum*, из лишайников характерна и обильна *Solorina crocea*. На основании различий в составе мохового яруса выделя-

ны три варианта: typicum, *Racomitrium sudeticum*-var. и *Gymnomitrion concinnum*-var. (Koroleva, 1994). В сообществах первого варианта в моховом ярусе доминирует *Kiaeria starkei*, они освобождаются от снежного покрова в начале—середине июля. *Racomitrium sudeticum*-var. объединяет сообщества и группировки с преобладанием криптогамных растений на сухих каменистых местообитаниях, освобождающихся от снега в середине июля. В сообществах *Gymnomitrion concinnum*-var. преобладают печеночные мхи, образуя корочку, время освобождения их от снега — конец июля—начало августа.

Acc. *Juncetum trifidi* Nordh. 1936 (табл. 1)

Сообщества имеют довольно бедный видовой состав, кроме *Juncus trifidus*, встречаются *Carex bigelowii*, *Festuca ovina*, *Empetrum hermaphroditum*, моховой ярус (который может быть не выражен при сплошном покрове *Juncus trifidus*) включает обычные для приснеговых сообществ виды. Сообщества встречаются вблизи снежников, на субстратах, подверженных солифлюкции, также обычны на щебнистых подвижных склонах и высоких плато.

Союз *Androssacion alpinae* Br.-Bl. ap.
Br.-Bl. & Jenny. 1926.

Acc. *Cryptogrammetum crispa* Nordh. 1928.

Несомкнутые растительные группировки и сообщества довольно редко встречаются на скоплениях мелкозема на уступах отвесных скал и ущелий. Растительный покров здесь разрежен, встречаются такие редкие виды, как *Dryopteris carthusiana*, *Polystichum lonchitis*, *Woodsia alpina*, *Cryptogramma crispa*, *Veronica fruticans*, также произрастают *Gymnocarpium dryopteris*, *Campanula rotundifolia*, *Linnaea borealis*, *Euphrasia* sp., *Anthoxanthum alpinum*, *Juncus trifidus*, виды, обычные для сообществ союза *Phyllodoce-Vaccinion myrtilli* и *Adenostylinon alliriae*. Видовой состав мохообразных также очень разнообразен — обычны виды рода *Grimmia* и *Andreaea*, встречаются *Blindia acuta*, *Tortella fragilis*, *Ditrichum flexicaule*, *Distichium capillaceum*, *Fissidens osmundoides*, *Philonotis tomentella*, *Pohlia filum*, *Polytrichastrum alpinum* и др. Лишайники также многочисленны, в основном это виды рода *Cladonia* и *Peltigera*. Разнообразен покров эпифитных лишайников.

Союз *Saxifrago stellaris*—*Oxyriion digynae*
Gjaerrevoll, 1956.

Acc. *Saxifrago (cernuae)*—*Oxyrietum digynae*
(Böcher, 1933) Dierssen. 1984.

Многовидовые сообщества с гетерогенным видовым составом располагаются на скалах и выходах коренных пород, периодически или постоянно умеренно увлажняемых. Видовой состав этих сообществ и несомкнутых растительных группировок чрезвычайно богат, из сосудистых растений встре-

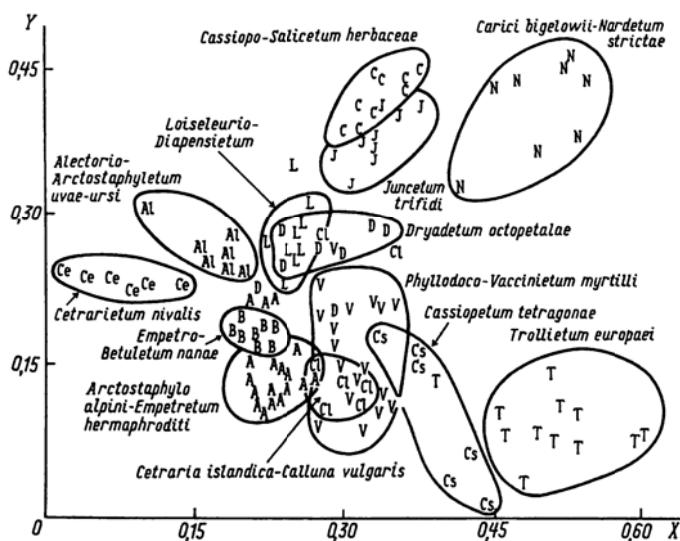
чаются *Bartsia alpina*, *Oxyria digyna*, *Cardamine bellidifolia*, *Saxifraga oppositifolia*, *S. tenuis*, *S. cernua*, *S. rivularis*, *Harrimanella hypnoides*, *Silene acaulis*, *Dryas octopetala*, могут быть встречены редкие растения *Arnica fennoscandica*, *Arenaria pseudofrigida*, моховой покров, часто фрагментарный, также разнообразен, чаще встречаются *Polytrichum hyperboreum*, *P. piliferum*, *Racomitrium microcarpon*, *R. canescens*, *Tomentypnum nitens*, *Orthothecium chrysanthum*, из лишайников обычны *Cetraria islandica*, виды рода *Cladonia*.

Acc. *Luzuletum arcuatae* Nordh. 1928.

Несомкнутые растительные группировки ассоциации, довольно гетерогенной по видовому составу, обычны в более сухих местообитаниях, на скалах и щебнистых осыпях горнотундрового и гольцовского пояса. Более характерными видами являются *Papaver lapponicum*, *Saxifraga cespitosa*, *S. oppositifolia*, *Beckwithia glacialis*, *Campanula rotundifolia*, *Luzula confusa*, *L. arcuata*, *L. parviflora*, *Cardamine bellidiflora*, *Oxytropis sordida*, *Carex bigelowii*, из мхов обычны *Racomitrium microcarpon*, *R. canescens*, *Andreae rupestris*, *Polytrichum juniperinum*, из лишайников — *Cetraria islandica*, *Cladonia* spp.

Синтаксономический спектр горнотундровых растительных сообществ аналогичен таковому для северной Финляндии (Haapasaari, 1988), где в качестве основных факторов, влияющих на структуру горнотундрового растительного покрова, предложены высота над уровнем моря и топография местообитания (Oksanen, Virtanen, 1995).

Для выяснения, какие экологические факторы оказывают основное влияние на горнотундровую растительность Хибин, с помощью программы DECORANA был включен в ординацию массив данных из 122 описаний преобладающих в синтаксономическом спектре сообществ союзов *Adenostylinon alliriae*, *Phyllodoce-Vaccinion myrtilli*, *Nardo-Caricion bigelowii*, *Salicion herbaceae*, *Loiseleurio-Diapension*, *Caricion nardinae*. При ординации горнотундровой растительности (рисунок) проявляется аналогичный характер распределения описаний в факторном пространстве, как и для горнолесных растительных сообществ. Все описания распределены вдоль двух воображаемых осей, почти перпендикулярных друг другу. Первая ось, начинаясь с термофильных, ксерофитных сообществ ассоциаций *Cetrarietum nivealis*, *Alectorio-Arctostaphyletum uvae-ursi*, заканчивается мезофитными сообществами ассоциаций *Cassiotpetum tetragonae*, *Trollietum europaei*. Центральное положение на этой оси занимают описания сообществ нескольких ассоциаций: *Arctostaphylo alpini*—*Empetretum hermaphroditii*, *Phyllodoce-Vaccinietum myrtilli*, *Cetraria islandica*—*Calluna vulgaris*, расположенных на пологих склонах и террасах в средних условиях увлажнения. Таким образом, основным фактором, определяющим разнообразие растительного покрова горных тундр, как и в горных лес-



Результаты ординации описаний сообществ горнотундрового пояса сах, является фактор увлажнения, градиент которого совпадает с этой осью.

Вдоль второй линии распределены описания, в основном выполненные в среднем и верхнем подпоясах горнотундрового пояса. Термофильные и строго хионофобные сообщества ассоциаций *Cetrarietum nivalis*, *Alectorio-Arctostaphyletum uvae-ursi* на-

ходятся в крайнем положении на этом градиенте, а противоположную позицию занимают описания строго хионофильных сообществ ассоциаций *Juncetum trifidi*, *Cassiopo-Salicetum herbaceae*, *Nardetum strictae*. В промежуточном положении находятся термофильные и хионофобные сообщества ассоциаций *Loiseleurio-Diapensietum*, *Dryadetum octopetalae*. Таким образом, этот градиент связан с фактором нивальности (оснеженности) местообитания, который является вторым основным фактором, определяющим разнообразие растительного покрова в основном среднего и верхнего подпоясов горнотундрового пояса.

Отчетливо ограничены на диаграмме группы сообществ, которые и в природе имеют дискретный характер: строго хионофобные сообщества ассоциаций *Cetrarietum nivalis* и *Alectorio-Arctostaphyletum uvae-ursi*, строго хионофильные сообщества ассоциаций *Juncetum trifidi*, *Cassiopo-Salicetum herbaceae* и хионофильные лужайки ассоциации *Nardetum strictae*, а также лужайки с господством мезофильного разнотравья, принадлежащие к ассоциации *Trollietum europaei*. Отсутствие четких границ между остальными синтаксонами свидетельствует о континуальном в основном характере распределения горнотундровой растительности Хибин.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аворин Н.А., Качурин М.Х., Коровкин А.А. Материалы по растительности Хибинских гор // Труды СОПС АН СССР, сер. Колыская, вып. 2. М.; Л., 1936.

Игнатов М.С., Афонина О.М. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Том 1 (1–2). С. 1–87.

Исаченко Т.И., Лавренко Е.М. Ботанико-географическое районирование // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 10–20.

Константинова Н.А., Потемкин А.Д., Шляков Р.Н. Список печеночников и антоцеротовых территорий бывшего СССР // Arctoa. 1992. Том 1 (1–2). С. 87–127.

Серебряков И.Г., Куваев В.Б. Материалы о высотном распространении растений в условиях Хибинских гор // Учен. зап. МГПИ им. Потемкина. 1952. Т. 19., вып. 1. С. 49–75.

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и со- предельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Barkman J.J., Moravec J.J., Rauschert S. Code of phytosociological nomenclature. 2nd. ed. // Vegetatio. 1986. Vol. 67. P. 145–195.

Braun-Blanquet J., Tüxen R. Übersicht der höheren Vegetationseinheiten Mitteleuropas (Unter Ausschluss der Hochgebirge) // Commun. SIGMA, 84, 1943. P. 1–11.

Daniels F.J.A. Vegetation of the Angmassalik District, Southeast Greenland, IV. Shrub, dwarf shrub and tericolous lichens // Medd. Gronl Biosci. 1982. N 10. P. 1–78.

Dierssen K. Zur synsystematik nordeuropaeischen Vegetations typen. 1. Alpine Vegetation und floristisch verwandte Vegetationsseinheiten tieferen Lagen sowie der Arktis // Ber. der Eeinh. Tüxen-Ges. 1992. N 4. P. 191–226.

Haapasaari M. The oligotrophic heath vegetation of northern Fennoscandia and its zonation // Acta Bot. Fennica. 1988. Vol. 135. P. 1–219.

Hill M.O. DECORANA. A Fortran program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging. Ecology and Systematics, Cornell University, Ithaca, N.Y., 1979.

Koroleva N.E. Phytosociological survey of the tundra vegetation of the Kola Peninsula, Russia // Journ. of Vegetation Science. 1994. N 5. P. 803–812.

Nordhagen R. Versuch einer neuen Einteilung der subalpinen-alpinen Vegetation Norwegens // Berg. Mus. Arb. Naturvidensk. Kl. 1936. R. 7. P. 1–88.

Oksanen L., Virtanen R. Topographic, altitudinal and regional patterns in northern Fennoscandia // Acta Bot. Fennica. 1995. Vol. 153. P. 1–80.

Santesson R. The lichens and lichenicolous fungi of Sweden and Norway. Lund, 1993. 240 p.

Westhoff V., van der Maarel E. The Braun-Blanquet approach // Handbook of vegetation Science, V. Ordination and classification of communities. The Hague, 1973. P. 617–626.

SYNTAXONOMICAL SURVEY
OF MOUNTAIN TUNDRA VEGETATION OF Khibin Mountains

N.E. Koroleva

Summary

Mountain tundra plant communities were studied using Braun-Blanquet approach. And 16 associations were distinguished. DCA-ordination of tundra relevés showed that variation of tundra plant cover is explained by topography, that determines snow distribution, and moisture of substrata.

УДК 581.821.:582.949.27

МОРФОЛОГИЯ ТРИХОМ У ВИДОВ РОДА *SALVIA* (*LAMIACEAE*)

E. V. Байкова

STRUCTURE OF TRICHOMES IN THE GENUS *SALVIA* (*LAMIACEAE*)

E. V. Baikova

Опушение трихомами различного строения характерно для большинства видов шалфея (*Salvia* L.). Очевидно, эта особенность связана с приуроченностью многих из них к засушливым местам обитания с высоким уровнем инсоляции (пустыни, полупустыни и степи, часто в горных районах). По общепринятому мнению, опушение листьев и молодых стеблей растений связано с адаптацией к аридным условиям и способствует уменьшению транспирации (Metcalfe, Chalk, 1950; Shields, 1950; Johnson, 1975; Fahn, 1986). Трихомы, препятствуя движению воздуха близ поверхности листа, создают переходную, более влажную, зону между его тканями и сухим атмосферным воздухом. Опушение оказывает влияние не только на водный баланс, но и на температурную регуляцию. Вследствие его высокой отражающей способности уменьшается поглощение солнечной энергии (Wolpert, 1962; Johnson, 1975).

Желёзистые трихомы функционируют как вместилища вторичных метаболитов — терпеноидов, полисахаридов, протеинов, флавоноидов. Роль этих веществ в жизнедеятельности растений до сих пор не выяснена до конца. Известно, что в желёзках накапливаются вредные для растений продукты обмена (Gravano et al., 1998). Желёзками осуществляется секреция эфирных масел (терпеноидов), которые способствуют защите надземных частей растений от вредителей и болезней (Werker, 1993). Высказывались предположения об участии некоторых компонентов эфирных масел в фотохимических реакциях (Николаев, 1968). Более поздние исследования показали, что пельтатные желёзки выполняют и другую, не менее важную функцию — синтез физиологически активных веществ, гормонов терпеноидной природы (эстрогенов и гиббереллинов), участвующих в стимуляции цветения и в реализации репродуктивной программы развития (Васильев, 1977, Данилова, Кашина, 1999). По мнению А.Е. Васильева (1977), терпеноиды образуются в клетках пельтатных желёзок как побочные продукты синтеза стероидных гормонов. Головчатые волоски также участвуют в регуляции цветения. Они представляют собой специализированные сенсорные структуры, выполняющие фоторецепторную

функцию, обеспечивающие “измерение” времени и фотопериодическую индукцию (Данилова, Кашина, 1999). Продукты секреции крупных головчатых волосков, формирующихся на чашечках некоторых шалфеев, возможно, привлекают опылителей (Werker et al., 1985c).

У большинства представителей семейства *Lamiaceae* желёзистые трихомы часто встречаются на вегетативных и репродуктивных органах, являясь основными секретирующими структурами (Venkatachalam et al., 1984; Werker et al., 1985a,b). Широкое использование эфирных масел некоторых губоцветных в фармацевтической, пищевой и парфюмерно-косметической промышленности делает их ценными сырьевыми растениями. Особенности строения, развития и метаболизма секретирующих трихом различных видов из семейства *Lamiaceae* описаны в многочисленных литературных источниках. В некоторых работах приведены данные и по шалфеям (Schneppf, 1972; Croteau et al., 1981; Werker et al., 1985b,c; Serrato-Valenti et al., 1997). Особенности нежелёзистого опушения исследованы лишь у отдельных представителей рода *Salvia*, как правило, в целях выявления дополнительных диагностических признаков видового уровня (Победимова, 1954; Hedge, 1974, 1981, 1982). Между тем анализ основных направлений эволюционного становления трихом в пределах рода, сопоставленный с филоморфогенезом других структур, дает дополнительные возможности для оценки филогенетических отношений видов. В связи с этим нами было предпринято исследование строения трихом представителей рода *Salvia*, крупнейшего в семействе *Lamiaceae*.

Особенности опушения рода *Salvia* в мировом масштабе изучали на гербарном материале из коллекций Ботанического института РАН им. В.Л. Комарова (БИН) и Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (МГУ). Присмотрено более 600 видов из всех частей ареала рода и различных мест обитания. На живом материале, выращенном в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН (ЦСБС), изучены 37 видов — представители всех секций рода *Salvia* (по системе G. Bentham, 1833). Для исследований отбирали побеги растений в репродуктивной фазе развития. Просматривали и зарисовывали их опушение в различных частях; стебель в зоне обогащения (вне соцветия), листовая пластинка с обеих сторон, черешок листа, ось соцветия, брактеи с абаксиальной стороны,

цветоножка, чашечка, венчик, андроцей. На ранних этапах онтогенеза (проростки и ювенильные растения) изучено опушение семядолей у 10 видов. Трихомы всех видов исследовали в лабораторных условиях с помощью бинокулярной лупы МБС-9 при 56-кратном увеличении. Для анализа особенностей клеточного строения трихом и изучения мелких (менее 100 мкм) структур применялся световой микроскоп фирмы Carl Zeiss при увеличении $\times 84$ и $\times 210$. Детали опушения листовых пластинок, брактей и чашечек исследовали на их поперечных срезах, стеблей и черешков листьев — на тангенциальных срезах с поверхности. Лепестки и тычинки помещали в глицерин целиком. Препараты изготавливали из свежесобранных или фиксированных в 70%-м этиловом спирте частей растений, а также из распаренного гербарного материала.

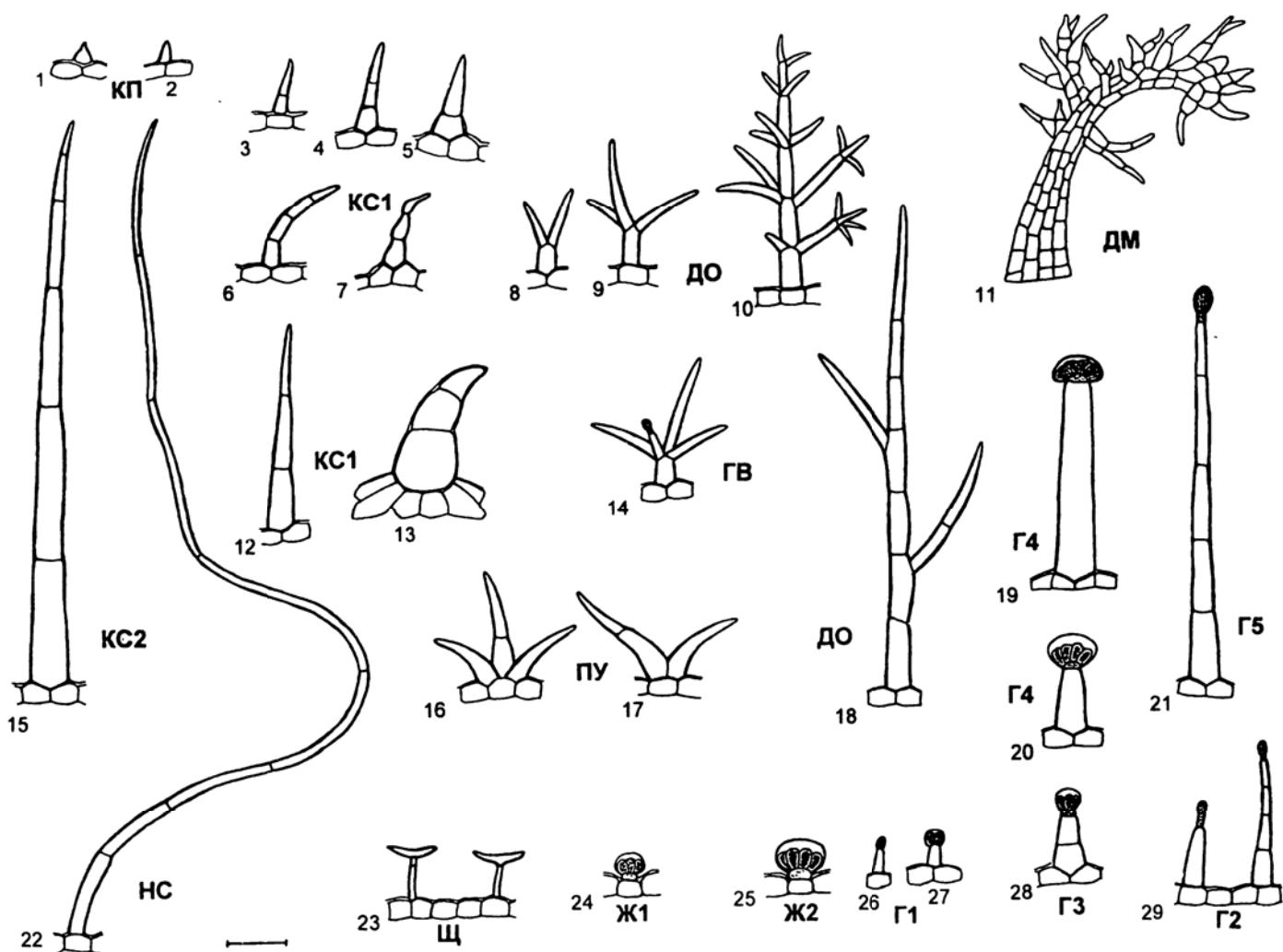
Надземные органы всех исследованных видов шалфея опушены трихомами различного строения, относящимися к нескольким структурным типам. Однако достаточно полная классификация трихом Губоцветных, включающая как желёзистые, так и нежелёзистые волоски, до сих пор не разработана. Это обусловило необходимость ее создания

при исследовании морфологического разнообразия трихом в роде *Salvia* (табл. 1). Выделение основных групп (типов) осуществлялось в соответствии с классификацией трихом покрытосеменных растений в фундаментальной сводке "Handbuch der Pflanzenanatomie" (1962). Однако неветвистые и ветвистые сложные однорядные волоски приняты нами в качестве отдельных типов, что соответствует отечественной традиции в описательной морфологии высших растений (Федоров и др., 1956). Необходимо отметить, что при составлении классификации учитывались признаки зрелых, полностью сформированных структур. Все разнообразие трихом исследованных видов, в соответствии с моррофункциональными критериями, разделено на две большие группы — нежелёзистые и желёзистые. В первой группе выделены пять типов, во второй — три типа трихом. Структурные типы трихом определяются на основании наиболее существ-

Таблица 1

Морфологическая классификация трихом в роде *Salvia*

Группа	Тип	Подтип	Сокращенное обозначение
Нежелёзистые	Простые (одноклеточные) неветвистые волоски	Сосочковидные Цилиндрические Конические Нитевидные	С Ц КП НП
	Сложные однорядные неветвистые волоски	Конические короткие (до 1000 мкм) Конические длинные (1000 мкм и более) Нитевидные: паутинистые или курчавые Щитовидные	КС1 КС2 НС Щ
	Сложные пучковатые	Пучковатые	ПН
	Сложные однорядные ветвистые волоски	Древовидные Нитевидные ветвистые	ДО НВ
	Сложные многорядные волоски	Древовидные	ДМ
Желёзистые	Головчатые неветвистые волоски	Ножка одноклеточная, цилиндрическая, 10—15 мкм длиной. Головка 1—2-клеточная, 15—35 мкм в диаметре Ножка 30—120 мкм длиной из 1—3(4) конических клеток; имеется 1—(2) клетки шейки, мелких, с более плотной цитоплазмой. Головка менее 20 мкм в диаметре, 1-клеточная Ножка 60—90 мкм длиной, из 1—2 конических клеток, обыкновенно на подставке; имеется 1 мелкая клетка шейки. Головка 30—45 мкм в диаметре, 2—4-клеточная Ножка 75—150 (до 200) мкм длиной из 1 (очень редко 2) крупной клетки, расположенной на подставке; имеется 1 мелкая клетка шейки. Головка более 50 мкм в диаметре, 4—8-клеточная Ножка 4—6-клеточная, более 120 мкм длиной, имеется клетка шейки. Головка более 20 мкм в диаметре, 1-клеточная	Г1 Г2 Г3 Г4 Г5
	Головчатые ветвистые волоски	Многоклеточные ветвистые волоски с 1—(2) желёзистыми головками. Головка около 15 мкм в диаметре, 1-клеточная. Имеется клетка шейки	ГВ
	Пельчатые желёзки	20—50 мкм в диаметре (4—6-клеточные) 60—100 мкм в диаметре (6—8-клеточные)	Ж1 Ж2

Рис. 1. Морфологическое разнообразие трихом в роде *Salvia*.

1, 2 — простые конические волоски *S. stenophylla*; 3—7, 12, 13 — однорядные неветвистые KC1-волоски: 3 — *S. arizonica*, 4 — *S. stenophylla*, 5 — *S. hispanica*, 6 — *S. pratensis*, 7 — *S. aurea*, 12 — *S. arizonica*, 13 — *S. stenophylla*; 8—10, 18 — однорядные ветвистые DO-трихомы: 8—10 — *S. fruticulosa*, 18 — *S. haenkei*; 11 — древовидный многорядный волосок *S. hilarii*; 14 — головчатый ветвистый волосок *S. gilliesii*; 15 — однорядный неветвистый KC2-волосок *S. viridis*; 16, 17 — пучковатые волоски *S. cryptantha*; 19, 20 — головчатые Г4-волоски *S. canariensis*; 21 — головчатый Г5-волосок *S. patens*; 22 — нитевидный сложный волосок *S. aethiopis*; 23 — щитовидные трихомы *S. dorii*; 24 — пельтатная Ж1-желёзка *S. splendens*; 25 — пельтатная Ж2-желёзка *S. officinalis*; 26 — головчатый Г1-волосок *S. officinalis*; 27 — головчатый Г1-волосок *S. aurea*; 28 — головчатый Г3-волосок *S. stenophylla*; 29 — головчатые Г2-волоски *S. patens*.

Масштабная линейка соответствует 50 мкм у образцов 8—10, 14, 16—18 и 100 мкм у остальных образцов

венных признаков организации: одноклеточности или многоклеточности, взаимного расположения клеток, особенностей ветвления. В большинстве типов выделяются группы форм более низкого ранга (подтипы), преимущественно по количественным признакам.

В пределах выделенных подтипов трихомы могут различаться по размеру, форме клеток и их числу (рис. 1). Наблюдается индивидуальная, внутривидовая и межвидовая изменчивость. Так, одноклеточные конические волоски бывают прямые или серповидно изогнутые, равномерно суживающиеся или слегка оттянутые к верхушке; их длина равна диаметру или в 2—3 раза превышает его. Длина простых цилиндрических волосков варьирует от почти равной диаметру клетки до 5—6-кратно превышающей его. Многоклеточные однорядные KC

волоски наиболее изменчивы как по форме (прямые, серповидно изогнутые или извилистые), так и по размерам и числу клеток (от двух до восьми). Граница между двумя подтипами KC волосков установлена нами достаточно условно. Однако мы сочли необходимым их разграничение, так как длинные KC волоски имеются лишь у некоторых видов и являются существенной характеристикой их опушения.

Однорядные неветвистые трихомы, апикальная клетка которых, отличаясь по форме от остальных клеток, сплюснута и уплощена, мы отнесли к особому подтипу щитовидных трихом.

Как отдельный тип, вслед за авторами сводки "Handbuch der Pflanzenanatomie" (1962), мы рассматриваем пучковатые трихомы. Первый этап их формирования обусловлен антиклинальными деле-

ниями исходной материнской клетки эпидермиса. Каждая из дочерних клеток развивается впоследствии в простой или сложный однорядный неветвистый волосок. Поэтому зрелые трихомы представлены пучковидными группировками из нескольких волосков, базальные клетки которых соприкасаются друг с другом.

Трихомы некоторых структурных типов (КП, КС, ПУ, Г2, Г3, Г4, Г5) часто расположены на подставках, образованных клетками эпидермиса, окружающими основание волоска.

Однорядные ветвистые волоски различаются по числу и размерам клеток, а также по степени сложности. Наиболее простыми являются вильчатые или одномутовчатые волоски, в результате их дальнейшего ветвления формируются многократно дихотомически разветвленные трихомы.

Длинные волоски с тонкостенными, сильно вытянутыми клетками мы называем нитевидными. Это могут быть трихомы различных типов, образующие в совокупности шерстистое, паутинистое или войлочное опушение. У большинства шалфеев нитевидные волоски представлены многоклеточными однорядными неветвистыми трихомами (НС). Одноклеточные нитевидные (НП) волоски обнаружены нами только в опушении пыльников двух видов — *S. verticillata* L. и *S. taraxacifolia* Coss. ex Hook. f. Лишь у одного из исследованных нами видов — *S. carduacea* Benth. — войлочное опушение образовано тонкими дихотомически разветвленными волосками с тонкостенными клетками, длина которых многократно превышает диаметр. Такие трихомы мы назвали нитевидными ветвистыми (НВ).

Многорядные древовидные волоски для рода Шалфей не характерны. Исследование доступных нам материалов и литературных источников выявило их лишь на чашечках бразильского вида *S. hilarii* Benth. Образованы они не только клетками эпидермальной природы, но и массивами субэпидермальных клеток мезофилла, поэтому в строгом терминологическом понимании их следует относить не к трихомам, а к эмергенцам. Особенно мощные структуры такого типа формируются на ребрах чашечки, над крупными жилками.

Желёзистые трихомы шалфеев представлены головчатыми волосками и пельтатными желёзками. Головчатые волоски наиболее разнообразны по строению. Они различаются по числу и размерам клеток ножки, величине и форме секретирующей головки, числу составляющих ее клеток. Секретируемые ими вещества либо просачиваются через поры в кутикуле, либо скапливаются в полости, образующейся между клеточной стенкой и кутикулой. Разнообразие структурных типов головчатых волосков у некоторых видов рода *Salvia* отмечено в литературе (Werker et al., 1985b, 1985c; Werker,

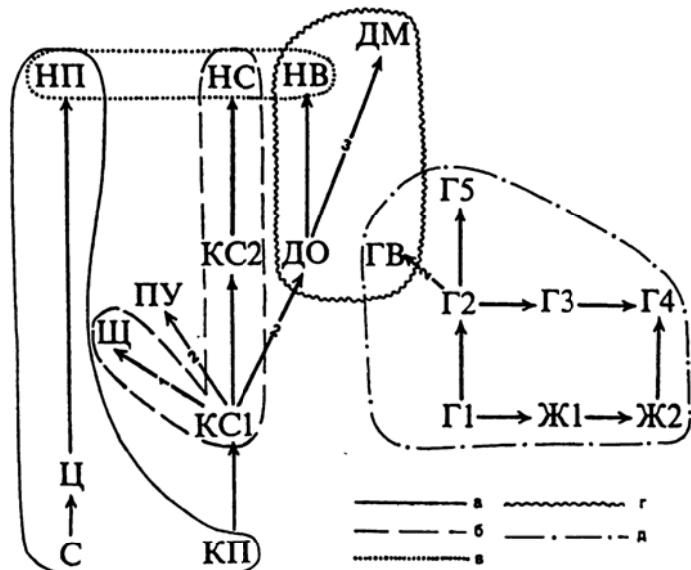


Рис. 2. Схема основных направлений эволюции трихом шалфеев. Вертикальными стрелками показано удлинение трихом, горизонтальными — увеличение желёзистых головок, наклонными: 1 — уплощение апикальной клетки, 2 — ветвление, 3 — образование многорядных трихом. Контуром выделены некоторые группы трихом: а — простые неветвистые, б — сложные однорядные неветвистые, в — нитевидные, г — сложные ветвистые, д — желёзистые

1993). Желёзки всех исследованных нами шалфеев имеют общий план строения, варьируют лишь их размеры. Они состоят из базальной клетки, одной клетки ножки и расположенных вокруг нее в один слой 4–8 желёзистых клеток, образующихся в результате антиклинальных делений. Эфирное масло, выделяемое секретирующими клетками, скапливается в полости между клеточными стенками и кутикулой. Кутикула постепенно растягивается, что приводит к увеличению размеров желёзки. В эфиромасличных желёзках многих Губоцветных секретирующие клетки расположены в два слоя (Werker et al., 1985b), однако все исследованные шалфеи имеют однослойную желёзистую ткань и сходны по строению с желёзками *Mentha piperita*, *Nepeta cataria*, *Dracocephalum moldavica* и *Leonotis leonurus* (Colson et al., 1992; Колалите, 1994; Ascensao et al., 1995).

Наши представления о генетических связях между морфологическими типами трихом шалфеев схематически показаны на рис. 2. Исходным типом для большинства нежелёзистых трихом мы полагаем КП волоски. Подтверждением этому является присутствие фазы простого волоска в морфогенезе нежелёзистых трихом всех типов. Основные модусы эволюции нежелёзистых трихом можно сформулировать как удлинение посредством периклинальных делений или увеличения относительной длины клеток, а также ветвление в результате антиклинальных делений. Так, удлинение трихом привело к образованию однорядных неветвистых

волосков КС и НС типов. Последние характерны для опушения многих шалфеев, генетически связанных с аридными территориями Древнего Средиземья. Другой модус морфологической эволюции трихом — образование разветвленных структур — реализован у американских видов шалфея, приуроченных к высокогорным и/или аридным местам обитания в Мексике, Южной Америке и Калифорнии. Эволюция ветвистых волосков у большинства из них шла по пути усиления ветвления и обусловила формирование многократно ветвящихся древовидных волосков с относительно короткими клетками. Однако у нескольких видов ветвление волосков сочеталось с их удлинением в результате увеличения числа периклинальных делений или увеличения относительной длины клеток. Последняя комбинация морфологических модусов привела к формированию слабо ветвистых нитевидных волосков у *S. carduacea*. Связь однорядных ветвистых волосков с неветвистыми подтверждается наличием фазы неветвистого волоска в морфогенезе ветвистых трихом, а также присутствием неветвистых КС трихом (у *S. carduacea* — НС трихом) в опушении видов, имеющих ветвистые волоски. Многорядные древовидные волоски, очевидно, представляют наиболее специализированный вариант ветвистых трихом шалфеев.

Формирование пучковатых трихом также обусловлено сочетанием модусов ветвления и удлинения. Однако в отличие от однорядных ветвистых волосков ветвление происходит на самых ранних этапах формирования трихомы (антиклинальные деления материнской клетки), а удлинение дочерних клеток составляет следующую фазу ее морфогенеза. Этот путь морфологической эволюции реализован лишь у двух близких видов шалфея — *S. multicaulis* Vahl и *S. cryptantha* Montbr. et Auch. Оба вида ксерофильны и генетически связаны с территориями Древнего Средиземья. Специализированные щитовидные трихомы у калифорнийского ксерофита *S. dorrii* (Kell.) Abrams сформировались в результате уплощения и разрастания апикальной клетки. Такое морфологическое преобразование трихом в роде Шалфей представлено только у данного вида.

Анализ экологических особенностей видов шалфея, опущенных трихомами специализированных типов (НС, НВ, ДО, ПУ, Щ), позволяет отнести большинство из них к группам ксерофитов и/или гелиофитов. Таким образом, морфологическая эволюция нежелёзистых волосков в роде Шалфей, очевидно, имеет адаптивный характер и связана с обеспечением защиты от избыточной радиации, а также от потери влаги при транспирации в аридных и горных местах обитания.

Среди желёзистых трихом шалфеев наиболее примитивны, очевидно, головчатые волоски с од-

ноклеточной ножкой, покрытой гладкой кутикулой (Г1). В некоторых работах (Ascensao et al., 1995; Ascensao, Pais, 1998; Serrato-Valenti et al., 1997) трихомы подобного строения называют головчатыми трихомами I типа. Головка Г1-волосков исследованных шалфеев обычно одноклеточная, реже двухклеточная. Секретируемые вещества не скапливаются субкутикулярно, как в головчатых волосках других типов, а выделяются через поры.

Модус удлинения несекретирующей части головчатого волоска в результате периклинальных делений клеток сходен с основным направлением эволюции нежелёзистых волосков. Он ведет к образованию головчатых волосков с ножкой (обычно многоклеточной), шейкой и одноклеточной головкой (Г2 и Г5 подтипы). Шейка образована одной, редко двумя клетками, лежащими под клеткой головки, обычно мелкими, с более плотной цитоплазмой. Клетка головки часто вытянута вдоль оси волоска, ее секрет накапливается субкутикулярно. Такие волоски соответствуют головчатым трихомам II типа, по Ascensao et al. (1995), Ascensao, Pais (1998) и Serrato-Valenti et al. (1997). Поверхность клеток ножки головчатых волосков (кроме Г1 подтипа) часто имеет кутикулярные выросты. Такая форма рассматривается рядом авторов как переходная между желёзистыми и нежелёзистыми волосками (Werker et al., 1985b; Fahn, 1988; Ascensao et al., 1995).

Для волосков Г3 и Г4 подтипов характерны ножка из одной—двух крупных клеток, одноклеточная короткая шейка и многоклеточная секрецирующая головка. Таким образом, они занимают промежуточное положение между Г2 волосками и пельтатными желёзками. Особенно близки к желёзкам Г4 волоски, головка которых не отличается по строению от желёзок соответствующих видов.

Морфогенез пельтатных желёзок на начальных этапах включает два периклинальных деления, в результате которых образуются базальная клетка, клетка ножки и материнская клетка головки (Колалите, 1994). Таким образом, желёзка на начальных этапах формирования структурно сходна с Г1 волоском. Лишь последующие антиклинальные деления материнской клетки головки приводят к увеличению числа секрецирующих клеток. Это дает основания предполагать Г1 волоски исходным типом не только для других головчатых волосков, но и для пельтатных желёзок. Модус морфологической эволюции в данном случае можно определить как укрупнение головки в результате увеличения числа секрецирующих клеток.

Ветвление ножки желёзистых трихом наблюдается в роде Шалфей крайне редко. Мы обнаружили ветвистые головчатые волоски у единственного вида — южноамериканского *S. gilliesii* Benth.

Таблица 2

Опушение видов шалфея, интродуцированных в ЦСБС

Название вида	Стебель в середине	Стебель в соцветии	Лист. пл. сверху	Лист. пл. снизу	Черешок	Брактеи снаружи	Цветоножка	Чашечка	Венчик	Тычинки
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>S. officinalis</i>	HC, KC1, Г1	KC1, Г1, Ж1, Ж2	KC1, Г1, Ж2	HC, KC1, Г1, Ж2	HC, KC1, Г1	KC1, Г1, Ж2	KC1, Г1, Ж2	HC, KC1, КП, Ж2	Ж2	
<i>S. tomentosa</i>	KC2, KC1, Г1, Ж2, Ж1	KC1, Г1, Г4, Г3	KC1, Ж2, Г1	HC, KC1, Г1, Ж2	HC, KC1, KC2, Ж2, Г1	KC1, Г4, Ж2, Г1	KC1, Г1, Г4, Ж2, Ж1	HC, KC1, Г1, Ж2, Г4, КП	Ж2	
<i>S. taraxacifolia</i>	HC, KC1, КП, Г1, Г3, Ж1	KC1, Г5, Г3, Г2, Г1, КП	HC, KC1, Г1, КП	HC, Г1, Ж1, КП	лист сидячий	HC, KC1, Г3, Г1	HC, KC1, КП, Г1	HC, KC2, KC1, Г5, Г3, Г2, Г1	KC1, KC2, HC, Ц, С, Ж1, Г1, Г2	С, НП
<i>S. canariensis</i>	HC, Г4, Г1	KC1, Г4, Г1	HC, KC1, Г1, (Г4)*	HC, KC1, Г4, Г1, Ж2	HC, Г4, Г1	KC1, Г1, Г4, Ж2	KC1, Г1	KC1, Г1, Г4, Ж2	С, KC1, Г4, Г3, (Г1)	—**
<i>S. aurea</i>	KC1, Г1, Г2, Ж1, Ж2		KC1, КП, Ж2, Ж1, Г1	KC1, КП, Ж2, Ж1, Г1, Г2	KC1, Г1, Г2, Ж2, КП					
<i>S. przewalskii</i>	KC1, Ж2, Ж1, Г1, Г2, (Г5)	Г5, Г2, Г1, Г3, KC1, Ж1	KC1, Г1, Ж1, (Ж2)	KC1, Г1, Ж1, (Ж2)	KC1, Г1, Ж1	Г5, Г2, Г1, KC1, КП, Ж1	KC1, Г5, Г3, Г2, Ж2, Г1	Г5, Г2, Г1, КП, Ж2	Г5, Г2, Г1, С, Ж3, KC1, КП	С, Ц, (Г1), (Ж1), (KC1)
<i>S. glutinosa</i>	KC1, KC2, Ж1, Г1, (Г3)	Г5, Г2, Г3, КП, KC1, Ж1, Г1	KC1, Г1, (Ж1)	KC1, Г1, (Ж1)	KC1, KC2, Г1, Г3, Ж1	KC1, Г5, Г2, Г1, KC1, КП, Ж1	KC1, Г5, Г2, Г3, Ж1, Г1	Г5, Г2, Г1, KC1, КП, Ж1	Г5, Г2, С, KC1, Ж2, Г1	(Ж2), (Г1), (KC1)
<i>S. forskahlei</i>	KC1, KC2, Г1, (Ж1)	KC1, KC2, Г1, Г2, Г5, (Ж1)	KC2, KC1, Г1, (Ж1)	KC2, KC1, Г1, (Ж1)	KC2, KC1, Г1	KC1, Г3, Г2, Г1, (KC2)	KC1, KC2, Г5, Г2, Г1, КП, (Ж1)	KC1, KC2, Г5, Г2, Г1, КП, (Ж1)	Г5, Г2, С, KC1, KC2, (Г1), (Ж1)	С, (Ц)
<i>S. viridis</i>	KC2, KC1, Г1, (Ж2)	KC1, KC2, Г5, Г2, Г1, (Ж2)	KC1, Г1, Г2, (KC2)	KC1, KC2, Г2, Ж2, Г1	KC1, KC2, Г1	KC1, KC2, Г5, Г2, Ж2, Г1	KC1	Г5, Г2, Г1, KC1, Ж2	KC1, KC2, Ж2, Г1	Ц
<i>S. aethiopis</i>	HC, Г1, Ж2	HC, Г1, Ж2, (KC1)	HC, KC1, Г1	HC, KC1, Ж1, Г1, Г2	HC, KC1, Г1	HC, KC1, Г1, Ж2	HC, KC1, Г1	HC, KC1, Г1, Ж2	HC, Ж2	
<i>S. sclarea</i>	KC1, KC2, (Ж2), (Г2)	Г2, Г1, Ж2, KC1	KC1, KC2, Г1, Г2	KC1, Г1, Г2, Ж2, (KC2)	KC1, Г1, Г2, KC2	KC1, Г2, Ж2, Г1	Г2, Г1, KC1	KC1, Г2, Г1, Ж2	KC1, Ж2	
<i>S. jurisicai</i>	KC2, KC1, Г1, КП	KC1, Г1, (KC2), (КП)	КП, (KC2), (Г1)	КП, Г1, Ж2, (KC2), (KC1)	лист сидячий	KC2, КП, Г1, Ж2	KC1, КП, Г1	KC1, Ж2, КП, Г1	KC2, Ж2, (KC1)	Ж2, (Г1)
<i>S. austriaca</i>	KC1, Г1, (Ж2)	KC2, Г5, Г2, Г3, Г1, (Ж2), (KC1)	КП, Г1, Г2, KC1	KC1, Ж1, Г1, Г2, KC2	KC2, KC1, Г1, Г2, (Ж1)	Г5, Г3, Г2, Г1, KC1, KC2, Ж2	KC1, Г2, Г1	KC1, KC2, Г5, Г2, Ж2	Г5, Г2, Ж2, Ж1, Г1, KC1	Ц, (Ж2)
<i>S. viscosa</i>	KC1, (KC2), Г1, Г2, Г5, Ж2, КП	KC1, Г1, Г2, Г3, Г5, Ж2, КП	KC1, Г1, Г2, Г5	KC1, Г1, Г2, Г5, Ж2	KC1, Г1, Г2, Г3, Г5, КП, (KC2)	KC1, Г3, Г2, Г1, Ж2	KC1, Г2, Г1	Г5, Г2, Г1, KC1, КП, Ж2	KC1, С, Г2, Г5, Г3, Ж2	Ц, С, (КП), (Ж1)
<i>S. amplexicaulis</i>	KC2, KC1, Г1, (Ж2)	KC1, Г1	KC1, КП, Г1	KC1, Г1, Ж2	лист сидячий	KC1, Г1, Ж2	KC1, Г1	KC1, Г1, Ж2, КП	KC1, С, Ж2, Г1	С
<i>S. stepposa</i>	KC1, Г1, КП, (Ж2)	KC1, КП Г1, Ж2	KC1, КП, Г1	KC1, Г1, Ж2, КП	KC1, КП, Г1, (KC2)	KC1, КП, Г1, Ж2	KC1, КП, Г1	KC1, КП, Ж2, Г1	KC1, С, Г1, Ж2, Г1, KC1, Ц	Ж2, Ж1, Г1, KC1, Ц
<i>S. nemorosa</i>	KC1, КП, Г1, (Ж2)	KC1, КП, Г1	КП, Г1, KC1	KC1, КП, Ж2, Г1	KC1, КП, Г1, (Ж1)	KC1, КП, Ж2, Г1	KC1, КП, Г1	KC1, КП, Г1, Ж2	С, KC1, Ж2, (Г1)	—

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>S. nutans</i>	KC1, Г1, Ж2	KC1, Г1, Ж2	KC1, КП, (Г1)	KC1, Г1, Ж2	KC1, Г1, (Ж2)	KC1, КП, Г1, Ж2	KC1, Г1, (Ж2)	KC1, КП, Г1, Ж2	С, KC1, Ж2, Г1, (Ц)	—
<i>S. verbenaca</i>	KC1, KC2, КП, Г1, Ж1	Г5, Г3, Г2, Г1, KC1, КП, Ж2	KП, KC1, Г1	KC1, Г1, Ж2	KC1, КП, Г1, Ж1	KC1, КП, Г5, Г2, Г1, Ж2	KC1, Г1	Г5, Г2, Г1, KC1, КП, Ж2	С, Г1, Ж1, (KC1)	Ж1
<i>S. pratensis</i>	KC1, Г1, (KC2), (Г5)	KC1, KC2, Г1, Г2, Г5	KП, Г1, KC1, KC2	KC1, KC2, Г1, (Ж2)	KC1, KC2, Г1	Г5, Г2, Г1, KC1, KC2	KC1, Г1	Г5, Г2, Г1, KC1, Ж2	Г5, KC1, Ж2	—
<i>S. haematoches</i>	KC1, Г1	KC1, Г1, (Ж2), (KC2)	KП, Г1, (KC1)	KC1, КП, Г1, (Ж2)	KC1, KC2, Г1	KC1, КП, Г1, (Ж2)	KC1, Г1	KC1, Ж2, КП, Г1, Г5	KC1, С, Г1, Ж2, Г5, Г3	Г1, Ж1, KC1, Ц, (Ж2)
<i>S. verticillata</i>	KC1, Г1	KC1, КП, Г1	KC1, Г1, (KC2)	KC1, Г1, Ж1, (KC2)	KC2, KC1, Г1, (Ж1)	KC1, КП, Г1	KC1, КП, Г1	KC1, Г1, Ж1	KC1, Ж1, Г1, С, (Ц)	НП
<i>S. nilotica</i>	KC1, KC2, Г1	KC1, Г1, Ж1	KC1, Г1	KC1, Г1, Ж1	KC2, KC1, Г1, Ж1	KC1, Г1, Ж1	KC1, Г1, Ж1	KC1, Ж1, Г1		
<i>S. stenophylla</i>	KC1, Г1, Ж1, Ж2	Ж1, Ж2, Г1, Г2, Г3, KC1, (КП)	Г3, Ж1, Ж2, Г1, Г2, (KC1)	Г3, Ж1, Ж2, Г2, KC1, (КП)	Г1, Г3, Г2, Ж1, Ж2, (КП)	KC1, Г1, Ж2, Ж1, КП, (Г2)	KC1, Ж2, Ж1, Г1	KC1, Ж2, Ж1, Г1, (КП)		—
<i>S. columbariae</i>	KC1, КП, Г1, (Ж1)	укорочен	KC1	KC1, Ж2, Г1	Г1, Г2, KC1, (Ж1)	KC1, КП, Г1, (Г2), Ж1, (Ж2), (KC2)	KC1, КП, Г1, (Ж1)	Ж2, Ж1, Г1, KC1, КП	С, III, KC1, (Г1)	(Ж1), (II)
<i>S. carduacea</i>	HB, HC, Г1, (Ж1)	HB, HC, Г1, (Ж1)	HB, HC, Г1	HB, HC, Г1, Ж2	лист сидячий	HB, HC, Г1, Ж2	HB, HC, Г1, Ж2	HB, HC, Ж2, Г1	HB, KC1, С	Ц, (KC1)
<i>S. patens</i>	Г1, Г2, Г5, KC1	Г5, Г2, Г1, KC1, (KC2)	Г1, Г2, Г5, KC1	Г2, Г5, Ж2, Г1, (KC1)	Г2, Г5, Г1, KC1, KC2	Г5, Г2, Г1, KC1	Г5, Г2, Г1, KC1	Г5, Г2, Г1, KC1, Ж2	Г1, Г2, Г5, Г4	Г2, Ц, С
<i>S. splendens</i>	КП, KC1, Г1, (Ж1)	KC1, КП, Г1, Ж1	С, Г1, Ж1, KC1, КП	KC1, Г1, Ж1, (KC1)	KП, Г1, (Ж1), (KC1)	KC1, КП, Г1	KC1, КП, Г1	KC1, КП, Ж1, Г1	KC1, С, Ж1, Г1, Ц	Ц, С, Ж1
<i>S. coccinea</i>	KC2, Г1, (Ж1), (KC1)	KC1, Г1, (KC2)	KC1, KC2, Г1, Ж1	KC1, Г1, Ж1	KC1, KC2, Г1, Ж1	KC1, Ж1, Г1, (KC2)	KC1, Г1, Ж1	KC1, Г1, Ж1	KC1, С, Г1, Ж1	Ц, С, Г1, Ж1
<i>S. farinacea</i>	KC1, Ж1, Г1	KC1, Ж1, Г1	KC1, (Г1), (Ж1)	KC1, Г1, Ж1	KC1, Г1, (Ж1)	KC1, Г1	KC1, Г1	KC1, С, Г1, Ж1, Ц	KC1, Ж1	Ц, С, Ж1, Г1
<i>S. reflexa</i>	KC1, Ж1, Г1	KC1, Ж1, Г1	Г1, Ж1	KC1, Г1, Ж1	KC1, Г1	KC1, КП, Ж1, Г1	KC1, КП, Г1, (Ж1)	KC1, Ж1, Г1, Г3	KC1, Ж1, Г1, Ц	Ц, С, Ж1
<i>S. arizonica</i>	KC1, (Г1), (Ж1)	KC1, Г1, Ж1, КП	KC1, Г1, (КП), (Г3)	KC1, Г1, Ж2, (Ж1), (КП), (Г3)	KC1, КП, Г1, (Г2)	KC1, КП, (Г1)	KC1, КП, Г1	KC1, КП, Г1, Ж1	Ж1, Г1, С, KC1, КП	Ц, С, (Г1)
<i>S. tiliaefolia</i>	Г1, KC1, КП, Ж1	KC1, Г1, Ж1, КП	KC1, КП, (Г1)	KC1, КП, Г1, Ж1	KC1, КП, Г1, Ж1	KC1, Г1, КП	KC1, КП, Г1	KC1, КП, Г1, Ж1	Г1, KC1, Ж1, С	Ц, Ж1
<i>S. hispanica</i>	KC1, Г1, (Ж1)	KC1, Г1	KC1, Г1, Г3	KC1, Г1, Ж1, Г3, (Г2)	KC1, Г1	KC1, КП, Г1, (Ж1)	KC1, Г1	KC1, Г1, (Ж1)	KC1, С, Ж1	Ц, Ж1, (Г1)

Примечание. * В скобках даны типы трихом, встречающихся единично.

** Прочерком обозначено отсутствие опушения.

Такие трихомы, очевидно, следует рассматривать как промежуточную форму между неветвистыми головчатыми Г2 волосками и ветвистыми нежелёзистыми ДО волосками этого же вида.

Исследование распределения трихом по различным частям и органам растения (табл. 2) позволило выявить следующие закономерности. Головчатые трихомы с одноклеточной ножкой (Г1) существуют у всех исследованных видов на всех надземных частях, в том числе и семядолях. На вегетативных органах, закончивших рост, преобладают Г1 волоски с двухклеточной головкой, в опушении цветка (главным образом, тычинок) имеются Г1 трихомы только с одноклеточной головкой. У большинства видов, имеющих в опушении головчатые волоски с многоклеточными ножками (Г2, Г3 и Г5), они приурочены к соцветиям (оси соцветия, брактеи, чашечка, венчик). Значительно реже Г2, Г3 и Г5 волоски покрывают все части побега, в том числе и срединные листья. Такое опушение имеют некоторые виды из американского подрода *Calosphace* Benth. (в том числе исследованный нами в условиях интродукции *S. patens* Cav.), большинство представителей южноафриканской секции *Nastophace* Brüg., около 10 азиатских видов из секции *Salvia* и *Aethiopis* Benth., *S. viscosa* Jacq. (секция *Plethiosphace* Benth.), большинство среднеазиатских шалфеев из секции *Sogdosphace* R. Kam. et Machmedov и близкий к ним вид из Афганистана *S. tetrodonta* Hedge. У *S. tetrodonta* и видов секции *Sogdosphace* желёзистое опушение отсутствует на оси соцветия, покрывая все другие надземные части растений.

Крупные желёзки (Ж2) развиваются на органах листовой природы, преимущественно с абаксиальной стороны: на пластинках ассимилирующих листьев (между жилками), брактеях, чашечках и венчиках. На стеблях, черешках листьев, оси соцветий и цветоножках желёзки обыкновенно мелкие (Ж1).

Короткие однорядные неветвистые волоски (КС1) характерны для различных органов большинства исследованных видов и часто преобладают в опушении. Волоски НС и КС2 подтипов особенно густо покрывают молодые стебли и листья, а у большинства шерстисто и паутинисто опущенных видов — брактеи и чашечки. Листовые пластинки опушены преимущественно по жилкам, с абаксиальной стороны, где сосредоточена основная часть устьиц.

Одноклеточные С, Ц и НП волоски приурочены исключительно к репродуктивным структурам — венчику и тычинкам. Очевидно, они представляют особую линию морфологической эволюции, связанную со специфическими функциями. Так, для представителей подрода *Calosphace* характерно соединение передних колен связников обеих тычинок в

зоне их соприкосновения друг с другом. У всех исследованных видов подрода эта зона густо покрыта Ц и С волосками, очевидно обеспечивающими соединение. Подобная морфологическая структура имеется и у *S. viridis* L., однако вследствие иной формы, размеров и пространственного расположения стерильных гнезд пыльников и переднего колена связника зона соединения, опущенная Ц и С волосками, смещается на внутреннюю поверхность стерильных гнезд. Соединенные связники и стерильные гнезда играют в тычиночном аппарате роль противовеса при опылении. Сосочеквидные выросты эпидермиса часто встречаются на стерильных редуцированных гнездах пыльников, покрывают снаружи отгиб венчика большинства видов (в сочетании с другими, более крупными элементами опушения).

Фертильные гнезда пыльников у большинства шалфеев лишены опушения, однако у некоторых видов они покрыты простыми волосками. Так, у *S. taraxacifolia* "очень обособленного, олигоморфного вида с ограниченным распространением в высокогорном Атласе" (Hedge, 1974, с. 34), гнезда опущены по краю курчавыми НП волосками до 1200 мкм длиной и 10 мкм в диаметре. У других видов из секции *Salvia* опушения пыльников не обнаружено. Морфологически обособленный, ксероморфный *S. carduacea* из монотипной секции *Echinophace* Benth. имеет густое опушение по всей поверхности обеих гнезд простыми Ц волосками, прямыми, 50—200 мкм длиной, не более 5 мкм в диаметре. У *S. verticillata* и других видов секции *Hemisphace* Benth., тычиночный аппарат которых специализирован (Фегри, ван дер Пейл, 1982), фертильные гнезда опущены по краю тонкими, не более 5 мкм в диаметре, курчавыми НП волосками 150—450 мкм длиной. Сближенное положение пыльников обеих тычинок в сочетании с таким опушением создает эффект "сцепленности" гнезд в начале цветения, отмеченный нами ранее (Байкова, 1998). Гнезда пыльников у всех среднеазиатских видов из секции *Sogdosphace* опущены снаружи курчавыми НП волосками или изогнутыми Ц волосками 200—450 мкм длиной и 10—15 мкм в диаметре. Однако близкий к ним переднеазиатский *S. aristata* Auch. из секции *Physosphace* Bunge имеет абсолютно голые пыльники. Пыльники *S. tetrodonta* из Афганистана покрыты желёзистыми Г1 волосками до 30 мкм длиной. Таким образом, особенности опушения пыльников подтверждают мнение Р.В. Камелина и А.М. Махмедова (Камелин, Махмедов, 1980; Махмедов, 1984) о целесообразности отделения *S. aristata* и *S. tetrodonta* от родственных среднеазиатских видов на уровне секций. Опушение гнезд пыльников в специализированных, морфологически обособленных группах позволяет считать этот признак вторичным, возник-

шим параллельно в нескольких эволюционных ветвях рода.

Анализ морфологического разнообразия трихом в опушении различных видов шалфея показал, что относительно короткие однорядные неветвистые волоски (К1) присутствуют в опушении почти у всех исследованных видов, часто преобладая количественно. Лишь у шерстисто и паутинисто опущенных шалфеев они немногочисленны или вообще отсутствуют, сменяясь нитевидными трихомами. Опушение НО волосками характерно для многих видов из секций *Salvia*, *Aethiopis*, *Hymenosphace*, *Echinosphace* и подрода *Calosphace*, однако НВ волоски имеются только у представителей двух последних групп.

Опушение ветвистыми трихомами различного строения формируется только у шалфеев Нового Света, что свидетельствует об их автохтонном развитии на американском континенте. Это представители таксонов, генетически связанных друг с другом (Epiing, 1938), — подрода *Calosphace*, секции *Audibertia* Epl. и секции *Echinosphace*. По данным С. Epiing (1939), дополненным нашими исследованиями гербарных образцов БИН и МГУ, в подроде *Calosphace* опушение ветвистыми волосками имеют 50 видов. Это преимущественно южноамериканские (андийские) и мексиканские шалфеи — 45 видов. Ветвистыми волосками у них опущены верхушки побегов, листья, часто и чашечки. Среди бразильских шалфеев ветвистыми трихомами опущены лишь 4 вида. У трех из них ветвистые волоски есть только на чашечках, в том числе у *S. hilarii* — трихомы специализированного ДМ типа. В калифорнийской секции *Audibertia* ветвистые волоски имеются в опушении 5 видов из 18 (Epiing, 1938). Анализ распределения ветвисто опущенных шалфеев подрода *Calosphace* по секциям показывает, что наличие ветвистых волосков не является диагностическим признаком секционного уровня.

В Старом Свете сформировались трихомы, функционально аналогичные коротким древовидным ветвистым, но имеющие иное строение — пучковатые волоски. Такие трихомы получили в роде значительно меньшее распространение, чем ветвистые. Они обнаружены нами лишь у двух близких видов из секции *Hymenosphace* Benth. — *S. multicaulis* и *S. cryptantha*.

Головчатые волоски исходного подтипа (Г1) имеются у всех просмотренных нами шалфеев. Другие, более специализированные желёзистые волоски (Г2—Г5) отсутствуют у большей части американских видов (большинство представителей подрода *Calosphace* и секции *Audibertia*, все шалфеи из секций *Echinosphace*, *Pycnosphace* Benth., *Heterosphace* Benth.). Анализ морфологических описаний шалфеев подрода *Calosphace* в сводке Epiing (1939) по-

казал, что желёзистые волоски характерны для опушения 180 видов, или 37% от их общего числа. Распределение желёзисто опущенных шалфеев Нового Света по секциям не выявляет диагностической значимости этого признака для большинства секций, даже небольших по числу видов.

На основании просмотренных нами материалов из гербарных коллекций и интродукционного опыта установлено, что у желёзисто опущенных шалфеев подрода *Calosphace* преобладают мелкие головчатые Г2 волоски. В желёзистом опушении шалфеев Старого Света представлены головчатые волоски различных подтипов, в том числе часто Г5 и Г3 (у видов с Г5 волосками всегда есть и Г2 волоски).

Среди шалфеев Старого Света опущенные Г2 и Г5 волосками составляют значительную часть. Это восточноазиатские виды из секций *Drymosphace* Benth., *Allagospadon* Maxim. и *Gymnosphace* (Benth.) Briq., виды древнесредиземноморского генезиса из секций *Horminum* (Moench) Benth., *Eremosphace* Bunge, *Sanglakia* (Pobed.) Machmedov, *Physosphace*, *Sogdosphace*, большинство представителей восточноазиатских секций *Euryosphace* Stib. и *Notiosphace* Benth. emend. Bunge, древнесредиземноморских секций *Aethiopis*, *Salvia* и подрода *Macrosphace* Pobed., южноафриканской секции *Nactosphace*, некоторые виды из секции *Plethiosphace* (в том числе *S. austriaca* Jacq., *S. viscosa*, *S. verbenaca* L., *S. pratensis* L.). Не имеют опушения головчатыми трихомами (кроме Г1) шалфеи из секции *Hemisphace*, большинство видов секций *Hymenosphace* и *Heterosphace*, многие виды из секции *Plethiosphace* (в том числе *S. stepposa* Shost., *S. nemorosa* L., *S. amplexicaulis* Lam., *S. nutans* L., *S. jurisicai* Kozan.), *Vernalia* Kudo, *S. plebeja* R. Br и некоторые другие виды секции *Notiosphace*. Таким образом, наличие или отсутствие волосков Г2 и/или Г5 подтипов может служить диагностическим признаком секционного уровня лишь для некоторых групп шалфеев, как правило, небольших по числу видов (секции *Drymosphace*, *Allagospadon*, *Gymnosphace*, *Horminum*, *Eremosphace*, *Sanglakia*, *Physosphace*, *Sogdosphace*, *Hemisphace*, *Echinosphace*, *Pycnosphace*). Однако в крупных таксонах древнесредиземноморского генезиса — секциях *Aethiopis*, *Salvia*, *Hymenosphace* и подроде *Macrosphace* — признак Г2 и/или Г5 опушения непостоянен. Желёзистые волоски могут отсутствовать у одного из близкородственных видов или даже в некоторых популяциях полиморфных видов.

Желёзки имеются у всех исследованных видов шалфея. Их размер зависит от числа составляющих клеток и активности синтеза эфирных масел. Последний показатель в значительной мере определяется особенностями среды обитания (Хотин, 1968; Colson et al., 1993), а число клеток в зрелых желёз-

Таблица 3

Характеристика желёзок на листьях шалфеев, интродуцированных в ЦСБС

Название вида	Желёзки					Индекс желёзистости
	тип	размер, мкм	цвет	число на 1 мм ² сверху	число на 1 мм ² снизу	
<i>S. canariensis</i>	Ж2 (+ Г4)	70—85	белый, бесцветный или св.-желтый	0	19,84	5,32
<i>S. officinalis</i>	Ж2	60—90	бесцветный или св.-желтый	13,44	22,72	7,98
<i>S. glutinosa</i>	Ж1	30—45(55)	бесцветный	1,12	14,11	0,73
<i>S. przewalskii</i>	Ж1, Ж2	40—60	то же	8,64	26,35	2,29
<i>S. patens</i>	Ж2	60—80	бесцветный или янтарно-желтый	0	11,32	1,86
<i>S. splendens</i>	Ж1	25—45	бесцветный или св.-желтый	16,80	28,70	1,52
<i>S. coccinea</i>	Ж1	30—40	бесцветный	23,68	53,76	1,73
<i>S. farinacea</i>	Ж1	35—55	то же	14,93	24,17	1,86
<i>S. reflexa</i>	Ж1	25—30(45)	—"	32,48	91,28	1,75
<i>S. arizonica</i>	Ж2, Ж1	(45)50—60	т.-красный	0	22,77	1,98
<i>S. tiliaefolia</i>	Ж1	30—45	св.-желтый или бесцветный	0	65,83	1,47
<i>S. hispanica</i>	Ж1	25—50	бесцветный или св.-желтый	0 (ед)	25,20	0,56
<i>S. aurea</i>	Ж2	50—80	белый	28,95	21,33	7,23
<i>S. stenophylla</i>	Ж2	(60)90—110(130)	янтарно-желтый	10,06	12,01	9,90
<i>S. jurisicai</i>	Ж2	60—90	янтарно-желтый или бесцветный	0	5,27	1,15
<i>S. stepposa</i>	Ж2	60—90	бесцветный или св.-желтый	0	1,17	0,26
<i>S. nemorosa</i>	Ж2	60—90	бесцветный или св.-желтый	0	1,05	0,23
<i>S. amplexicaulis</i>	Ж2	75—105	янтарно-желтый	0	5,06	1,93
<i>S. pratensis</i>	Ж2	60—90	св.-желтый или бесцветный	0	0,21	0,05
<i>S. austriaca</i>	Ж2, Ж1	45—60	бесцветный	0	8,33	0,55
<i>S. viscosa</i>	Ж2	90—105	св.-желтый или бесцветный	0	3,20	1,44
<i>S. viridis</i>	Ж2	60—90	св.-желтый или бесцветный	0	7,68	1,70
<i>S. nutans</i>	Ж2	60—90	янтарно-желтый	0	9,38	2,07
<i>S. columbariae</i>	Ж2	45—60	св.-желтый или бесцветный	0	10,45	0,68
<i>S. verticillata</i>	Ж1	30—40	бесцветный или св.-желтый	0	8,00	0,18

ках зависит от положения на растении и от его видовой принадлежности. Анализ размеров полностью вызревших желёзок на листьях 28 видов шалфеев при интродукции в одних и тех же условиях выявил межвидовые различия. Более крупные желёзки (Ж2) образуются у исследованных восьми видов секции *Plethiosphace*, у *S. stenophylla* Burch. ex Benth. (секция *Heterosphace*), *S. officinalis* L. (секция *Salvia*), *S. aethiopis* L., *S. sclarea* L. (секция *Aethiopis*), *S. viridis* L. (секция *Horminum*), *S. canariensis* L., *S. aurea* L. (секция *Nactosphace*), *S. patens* (подрод *Calosphace*). Более мелкие желёзки (Ж1) характерны для *S. przewalskii* Maxim. (секция *Euryosphace*), *S. forskahlei* L., *S. glutinosa* L. (секция *Drymosphace*), *S. verticillata*, *S. amasiaca* Freyn et

Bogm. (секция *Hemisphace*), *S. columbae* Benth. (секция *Ruscosphace*) и большинства видов из подрода *Calosphace* (кроме *S. patens*). Секретирующие клетки желёзок на листьях исследованных видов из подрода *Calosphace* погружены в эпидермис, у остальных шалфеев — расположены над его поверхностью. Примечательно отсутствие корреляции между наличием в опушении желёзистых волосков и размером пельчатых желёзок.

У многих видов желёзки располагаются только на абаксиальной поверхности листа (все исследованные шалфеи из секций *Plethiosphace*, *Horminum*, *Aethiopis*, *Ruscosphace*, *Echinosphace*, *Hemisphace*, а также *S. patens*, *S. hispanica* L., *S. tiliaefolia* Vahl., *S. arizonica* Gray, *S. canahensis*, *S. taraxacifolia*). При

наличии желёзок с обеих сторон листа (*S. officinalis*, *S. aurea*, *S. stenophylla*, виды секции *Drymosphace*, многие представители подрода *Calosphace*) их число на абаксиальной поверхности листа значительно больше, чем на адаксиальной. Среди исследованных видов исключение составляет лишь *S. aurea* (табл. 3).

По числу желёзок на единицу площади (1 мм²) листьев срединной формации исследованные виды существенно различаются. Наибольшие значения этого показателя (более 25) характерны для видов подрода *Calosphace* с относительно мелкими желёзками (Ж1), наименьшие (менее 10) — для шалфеев секции *Plethiosphace*, имеющих крупные Ж2 желёзки. Виды из секций *Salvia* и *Nactosphace* (*S. officinalis*, *S. aurea*, *S. canariensis*) образуют крупные желёзки в достаточно большом количестве — 15—30 на 1 мм (при подсчете желёзок у *S. canariensis* мы учитывали также Г4 трихомы, функционально соответствующие Ж2 и заменившие их в желёзистом опушении этого вида).

Исследования продуктов секреции различных типов трихом Губоцветных (Ascensao et al., 1997) показали, что синтез эфирных масел связан преимущественно с деятельностью пельтатных желёзок. Головчатые волоски I и II типов (Г1, Г2 и Г5 по нашей классификации) синтезируют липиды, полисахариды, протеины и небольшое количество терпеноидов. В отличие от желёзок ультраструктура их желёзистых головок не имеет признаков клеток, активно вовлеченных в секрецию терпеноидов. На примере *S. glutinosa* и *S. pratensis* было показано, что желёзки секретируют эфирные масла, желёзистые волоски с одноклеточной головкой и длинными ножками — жирные масла, а волоски с одноклеточной головкой и короткой ножкой — гидрофильтры слизи (Schneppf, 1972).

Таким образом, количество пельтатных желёзок на единицу площади листа позволяет судить о продуктивности эфиромасличного синтеза шалфеев. Однако для более корректного сравнения видов необходимо учитывать размер желёзок. Предлагаемый нами индекс желёзистости определяется как усредненный объем желёзок, расположенных на обеих сторонах листа: $I = kd^3(n_1 + n_2)$, где $k = 1/6\pi \times 1000$, d — среднее значение диаметра желёзок, мм; n_1 — среднее число желёзок на 1 мм² адаксиальной стороны листа; n_2 — среднее число желёзок на 1 мм² абаксиальной стороны.

Анализ исследованных видов по этому показателю выявил высокие его значения (более 5) для *S. stenophylla*, *S. officinalis*, *S. aurea* и *S. canariensis*. Интересно сопоставление полученных значений индекса желёзистости с результатами прямого опыта по отгонке эфирных масел некоторых шалфеев водяным паром из свежесобранного сырья. Так, наибольший выход эфирного масла мы получили из

верхушек вегетативных побегов с листьями *S. officinalis* (0,22 %) и *S. canariensis* (0,21%), значительно меньше — из листьев *S. przewalskii* (0,08%) и *S. glutinosa* (0,03%), лишь в следовых количествах — из листьев *S. splendens* Sellow ex Roem. et Schultes и *S. reflexa* Hornem. При отгонке из *S. forskahlei*, *S. austriaca*, *S. pratensis*, *S. verticillata*, *S. stepposa*, *S. nemorosa* и *S. moldavica* Klokov эфирное масло из листьев не выделено; у четырех последних видов оно получено лишь из соцветий. Таким образом, обнаружена положительная корреляция индекса желёзистости листьев и содержания эфирного масла в них.

Выходы

1. Морфологическое разнообразие трихом исследованных шалфеев включает пять типов нежелёзистых и три типа желёзистых трихом. В основу выделения типов трихом положены наиболее существенные признаки их организации: наличие или отсутствие секреторных клеток, многоклеточность или одноклеточность, взаимное расположение клеток, разветвленная или неразветвленная структура трихомы. Выделено 20 подтипов, преимущественно по качественным признакам (размер трихом, число клеток и их относительная длина), а также по форме клеток.

2. Простые волоски являются исходным типом нежелёзистых трихом в роде Шалфей. Основные модусы морфологической эволюции нежелёзистых трихом — удлинение посредством периклинальных делений или увеличение относительной длины клеток, а также ветвление в результате антиклинальных делений. Уплощение и разрастание апикальной клетки характерно только для щитовидных трихом *S. dorrii*. Адаптивные преобразования нежелёзистых трихом, очевидно, связаны с аридными либо горными местами обитания.

3. В эволюции желёзистых трихом представлены две тенденции — удлинение нежелёзистой ножки и увеличение числа секретирующих клеток желёзистой головки. Первый модус сближает желёзистые трихомы с нежелёзистыми, второй ведет к усилению секреторной деятельности.

4. Одноклеточные сосочковидные, цилиндрические и простые нитевидные волоски приурочены исключительно к репродуктивным структурам — венчику и тычинкам. Очевидно, они представляют особую линию морфологической эволюции опушения. Густое опушение Ц и С волосками стерильных гнезд пыльников и передних колен связников у *S. viridis* и видов из подрода *Calosphace* обеспечивает их соединение в зоне контакта, адаптивное при опылении. Фертильные гнезда пыльников опущены лишь у некоторых шалфеев из олиготипных групп, весьма удаленных и морфологически обособленных, что позволяет считать этот признак вто-

ричным, возникшим параллельно в нескольких эволюционных ветвях рода.

5. Опущение ветвистыми трихомами сформировалось только у американских шалфеев (подрод *Calosphace*, секции *Audibertia* и *Echinophace*), что свидетельствует об их автохтонном развитии в Новом Свете.

6. Наличие или отсутствие головчатых Г2 и Г5 волосков является постоянным признаком шалфеев лишь некоторых, преимущественно небольших, секций (*Drymosphace*, *Allagospadon*, *Gymnosphace*, *Horminum*, *Eremosphace*, *Sanglakia*, *Physosphace*, *Sogdosphace*, *Hemisphace*, *Echinophace*, *Rycnosphace*). Для крупных секций древнесредиземноморского генезиса

(*Aethiopis*, *Salvia*, *Hymenosphace*) и большинства секций американского подрода *Calosphace* наличие или отсутствие головчатых волосков не является диагностическим признаком. Крайне специализированные типы трихом — щитовидные, пучковатые, древовидные многорядные — характеризуют небольшие группы, монотипные или из нескольких близких видов.

7. Для сравнительного анализа различных видов по продуктивности синтеза эфирных масел предлагается индекс желёзистости, определяемый как относительный объем желёзок на единицу площади листа (среднее значение для адаксиальной и абаксиальной сторон).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Байкова Е.В. Морфология цветка некоторых шалфеев как отражение его адаптации к опылителям и основа системы рода // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1998. Т. 103, вып. 4. С. 52—58.

Васильев А.Е. Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л., 1977. 208 с.

Данилова М.Ф., Кашина Т.К. Структурные основы актиноритмической регуляции цветения. СПб., 1999. 218 с.

Камелин Р.В., Махмедов А.М. О систематическом положении среднеазиатских видов рода *Salvia* L. (*Lamiaceae*) из секции *Physosphace* Bunge // Бот. журн. 1980. Т. 65, № 4. С. 580—582.

Колалите М.Р. Динамика ультраструктуры пельтатных желёзок у *Nepeta cataria* и *Dracocephalum moldavica* (*Lamiaceae*) в связи с синтезом ими терпенов // Бот. журн. 1994. Т. 79, № 8. С. 17—27.

Махмедов А.М. Шалфеи Средней Азии и Казахстана: (Систематика, география и рациональное использование). Ташкент, 1984. 112 с.

Николаев А.Г. О биологической роли компонентов эфирных масел // IV Международный конгресс по эфирным маслам. Т. 2. Тбилиси, 1968. С. 130—136.

Победимова Е.Г. *Salvia* L. // Флора СССР. Т. 21. М.; Л., 1954. С. 244—363.

Фегри К., ван дер Пэйл Л. Основы экологии опыления. М., 1982. 381 с.

Федоров А.А., Кирпичников М.Э., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист. М.; Л., 1956. 304 с.

Хотин А.А. Роль внешних факторов в накоплении эфирных масел // IV Международный конгресс по эфирным маслам. Т. 2. Тбилиси, 1968. С. 212—219.

Ascensao L., Marques N., Pais M.S. Glandular trichomes on vegetative and reproductive organs of *Leonotis leonurus* (*Lamiaceae*) // Annals of Botany. 1995. Vol. 75, N 6. P. 619—626.

Ascensao L., Marques N., Pais M.S. Peltate glandular trichomes of *Leonotis leonurus* // International Journal of Plant Sciences. 1997. Vol. 158. P. 247—256.

Ascensao L., Pais M.S. The leaf capitate trichomes of *Leonotis leonurus*: histochemistry, ultrastructure and secretion // Ann. of Botany, 1998. Vol. 81, N 2. P. 263—271.

Bentham G. *Salvia* L. // Labiatarum genera et species. Fasc. 3. London, 1833. P. 190—312.

Colson M., Pupier R., Perrin A. Etude biomathématique du nombre de glandes pelées des feuilles de *Mentha × piperita* // Canadian J. of Botany. 1992. Vol. 71, N 9. P. 1202—1211.

Croteau R., Felton M., Karp F., Kjonaas R. Relationship of camphor biosynthesis to leaf development in sage (*Salvia officinalis*) // Plant Physiol. 1981 Vol. 67. P. 820—824.

Epling C. Synopsis of the South American Labiateae // Fedde Rep. Beich., 1937. Bd. 85.

Epling C. The californian *Salvias*. A review of *Salvia*, section *Audibertia* // Ann. of the Missouri Botanical Garden. 1938. Vol. 25. P. 95—152.

Epling C. A revision of *Salvia*, subgenus *Calosphace* // Fedde Rep. Beich. 1939. Bd. 110. P. 1—383.

Fahn A. Structural and functional properties of trichomes of xeromorphic leaves // Ann. of Botany. 1986. Vol. 57, N 5. P. 631—637.

Fahn A. Secretory tissues in vascular plants // New Phytologist, 1988. Vol. 108. P. 229—257.

Gravano E., Tani C., Bennici A., Gucci R. The ultrastructure of glandular trichomes of *Phillyrea latifolia* L. (*Oleaceae*) leaves // Ann. of Botany. 1998. Vol. 81, N 2. P. 327—335.

Handbuch der Pflanzenanatomie. 2 Aufl. Bd. 4. T. 5. Berlin, 1962. 289 S.

Hedge I.C. A revision of *Salvia* in Africa including Madagascar and the Canary Islands // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb., 1974. Vol. 33, N 1. P. 1—121.

Hedge I.C. *Salvia* // Flora Iranica. Graz. 1981. S. 403—476.

Hedge I.C. *Salvia* L. // Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Vol. 7 Edinburgh, 1982. P. 400—461.

Johnson H.B. Plant pubescence: an ecological perspective // Botanical Review. 1975. Vol. 41. P. 233—258.

Metcalfe C.R., Chalk L. Anatomy of the Dicotyledons. Vol. 1, 2. Oxford, 1950.

Schnepf E. Tubulares endoplasmatisches Reticulum in Drusen mit lipophilen Ausscheidungen von *Ficus*, *Ledum* und *Salvia* // Biochemie und Physiologie der Pflanzen. 1972. Bd. 163. S. 113—125.

Serrato-Valenti G., Bisio A., Cornara L., Ciarallo G. Structural and histochemical investigation of the glandular trichomes of *Salvia aurea* L. leaves, and chemical analysis of the essential oil // Ann. of Botany. 1997. Vol. 79, N 3. P. 329—336.

Shields L.M. Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences // Botanical Review. 1950. Vol. 16. P. 399—447.

Venkatachalam K.V., Kjonaas R., Croteau R. Development and essential oil content of secretory glands of sage (*Salvia officinalis*) // Plant Physiol. 1984. Vol. 76. P. 148—150.

Werker E. Function of essential oil secreting glandular hairs in aromatic plants of *Lamiaceae* — a review // Flavour and Fragrance Jektnert. 1993. Vol. 8. P. 249—255.

Werker E., Putievsky E., Ravid U. The essential oils and glandular hairs in different chemotypes of *Origanum vulgare* L. // Ann. of Botany. 1985a. Vol. 55 P. 793—801.

Werker E., Ravid U., Putievsky E. Structure of glandular hairs and identification of the main components of their secreted material in some species of the *Labiatae* // Israel Journal of Botany. 1985b. Vol. 34. P. 31—45.

Werker E., Ravid U., Putievsky E. Glandular hairs and their secretion in the vegetative and reproductive organs of *Salvia sclarea* and *Salvia dominica* // Israel Journal of Botany. 1985c. Vol. 34. P. 239—252.

Wolpert A. Heat transfer analysis of factors affecting plant leaf temperature. Significance of leaf hair // Plant Physiology. 1962. Vol. 37. P. 113—120.

Центральный сибирский ботанический сад
СО РАН, г. Новосибирск

Поступила в редакцию
18.08.99

УДК 630*181

ДИНАМИКА ДРЕВОСТОЯ И НИЖНИХ ЯРУСОВ НА ОЛИГОТРОФНОМ ЛЕСНОМ БОЛОТЕ БЛИЗ ЗВЕНИГОРОДА: КОНЦЕПТУАЛЬНАЯ МОДЕЛЬ ПРОЦЕССОВ В МАСШТАБЕ ДЕСЯТИЛЕТИЙ

A.A. Маслов

Процессы вековой динамики в сообществах коренных олиготрофных сосновых болот хорошо известны благодаря возможностям ботанического анализа торфа. Однако относительно краткосрочные и среднесрочные (в масштабе десятилетий) флуктуации, протекающие без существенной смены видового состава, могут не находить должного отклика в составе торфяной залежи и выявляются только по результатам прямых наблюдений на постоянных пробных площадях.

Сосняк на олиготрофном лесном болоте близ дер. Волково (Звенигородский лесхоз Московской обл.) был выбран для долговременных наблюдений в 1979 г. при создании сети постоянных площадей слежения за динамикой лесных сообществ Московской обл. (Маслов, 1990). Предполагалось, что в общем ряду наблюдаемых типов леса сосняк на олиготрофном болоте будет представлять образец устойчивости и минимальной флуктуационной изменчивости. Неожиданно в течение нескольких лет на болоте наблюдалось массовое усыхание сосен (*Pinus sylvestris*). Вне пробной площади этот процесс на болоте имел местами сплошной характер. Одновременно с гибелю сосен появился и стал быстро развиваться подрост бересклета пушистого (*Betula pubescens*). Заметные изменения были отмечены и в нижних ярусах (Маслов, 1998; Маслов, Петерсон, 1999).

Характер и причины массовой гибели сосен на болоте изложены в предыдущем сообщении (Маслов, 2001). Установлено, что отпад сосны в 1982–1992 гг. вызван продолжавшейся 11 лет вспышкой большого соснового лубоеда (*Blastophagus piniperda*). Волны развития лубоеда были приурочены к сериям сухих лет в сочетании с аномально жаркими маев–июнем. При этом общее ослабление сосен определялось постепенным погружением корневой шейки и скелетных корней деревьев в глубь торфяной залежи в результате роста сфагнума. В задачи настоящей статьи входит совместный анализ динамики древостоя и нижних ярусов, а также построение концептуальной модели динамики для сообществ данного типа леса в масштабе десятилетий. В основе работы лежат итоги более чем 20-летних исследований с 1979 по 1999 г.

Олиготрофное лесное болото близ дер. Волково (Звенигородский лесхоз, Шараповское лесничество) имеет площадь 14 га и располагается в неглубоком бессточном понижении на высоком водоразделе р. Москвы. По данным споро-пыльцевого анализа, формирование болота началось 9 тыс. лет назад (Березина и др., 2001). Из 120 см торфяной залежи верхние 90–100 см сформированы сфагновыми мхами, пушицей (*Eriophorum vaginatum*), вересковыми кустарничками и сосной. Таким образом, на протяжении нескольких тысячелетий видовой состав растений доминантов не менялся и соответствует современной растительности болота.

В начале XX в. на болоте проводилась добыча торфа с помощью гидромониторов — т.е. без осушения. После добычи торфа в центральной части болота образовался карьер, который медленно застает сплавиной. Периферийную часть болота занимает сообщество сосняка общей площадью 7 га. По классификации Л.П. Рысина (1975), данный сосняк относится к группе ассоциаций “сосняки пушицео-кустарничко-сфагновые”.

Постоянная пробная площадь размером 50 × 20 м заложена в северной части болота, не затронутой торфодобычей. Мощность торфяной залежи составляет здесь 80–100 см. Первое описание пробной площади проведено в 1979 г. Детальный учет всех ярусов выполнялся регулярно с 1981 г. путем повтора по единой методике поддеревых дендрометрических и лесопатологических учетов, а также учетов видов нижних ярусов. Граница между подростом и древостоем проводилась по формальному признаку: все деревья с диаметром ствола на высоте 1,3 м менее 6 см относились к подросту. Учет видов нижних ярусов проводился на постоянных площадках размером 20 × 20 см.

Древостой из сосны формы “топяни” (*Pinus sylvestris f. uliginosa*) не проходился рубками. Ни на деревьях, ни в торфяной залежи не обнаружено следов пожара. Средний возраст деревьев в 1981 г. составлял 95 лет, средняя высота — 11 м, средний диаметр ствола на высоте 1,3 м — 13 см, бонитет — Va. В древостое имелись небольшие окна размером до 30 м². Подрост и подлесок практически отсутствовали, несколько экземпляров сосны, бересклета (*B. pubescens*), крушины (*Frangula alnus*) высотой менее 1 м были отмечены только на ветровальном повышении (Маслов, 1990). В травяно-кустарниковом ярусе в 1981 г. было зарегистрировано 8 видов. Доминировали пушица влагалищная, клюква (*Vaccinium oxycoccus*) и хамедафна (*Chamaedaphne calyculata*). В моховом покрове почти 100%-е покрытие имел *Sphagnum magellanicum*.

Определение возраста деревьев проводилось путем взятия кернов возрастным буравом на высоте 0,1–0,3 м (как можно ближе к поверхности сфагнума). К фактическому числу годичных колец на керне прибавлялся расчетный “возраст на пень”, величина которого определяется скоростью роста дерева в первые годы и высотой взятия керна. Для данной выборки сосен величина прибавки варьировала от 2 до 5 лет. С учетом расчетного возраста дерева и года бурения определялся “год появления дерева” — величина абсолютная (в отличие от возраста) и потому удобная для расчетов и обсуждения. Дополнительное взятие кернов на анализ радиального прироста проводилось на высоте 1,3 м.

Возрастная структура и динамика соснового древостоя

Возрастная структура чисто соснового древостоя в 1981 г. — условно разновозрастная (по: Ко-

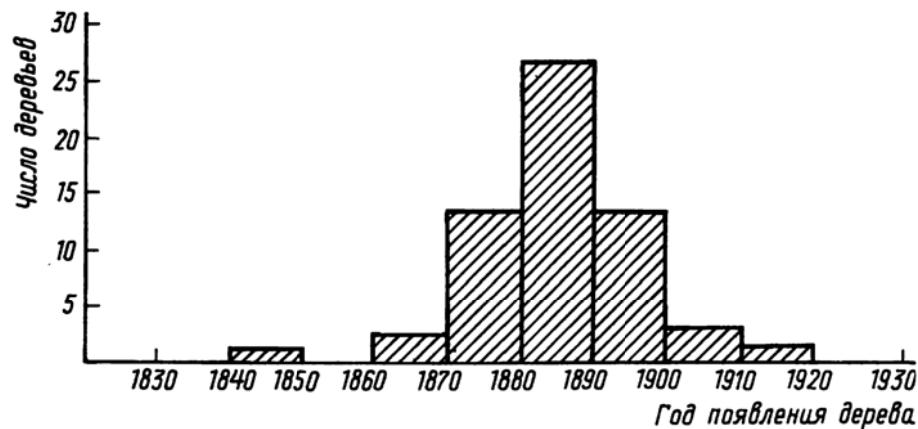


Рис. 1. Возрастная структура древостоя сосняка кустарничково-пушицево-сфагнового по состоянию на 1981 г.

мин, Семечкин, 1970), унимодальная. Пик возобновления приходится на 1871—1900 гг.¹ (рис. 1). Появившийся в этот период самосев имел хорошие радиальные приросты (по данным бурения на высоте 0,1 м). В эти же годы более старые угнетенные сосны резко ускорили рост (рис. 2), что происходит обычно при изреживании древостоя.

На рубеже XIX и XX вв. возобновление почти прекратилось (рис. 1). Одновременно резко упали приросты у более старых сосен (рис. 2). Во многом это объясняется очень высокой плотностью насаждения после смыкания крон деревьев — даже через 80 лет (в 1981 г.) число живых стволов на

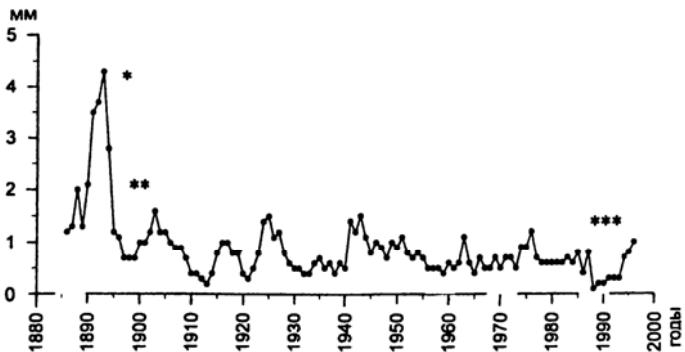


Рис. 2. Радиальные приросты сосны № 9 из группы более старых деревьев, переживших вспышку большого соснового лубоеда.

* — период быстрого роста на открытом месте; ** — замедление роста после смыкания крон; *** — падение приростов в период вспышки лубоеда

ектар составляло 1500, а полнота превышала единицу (1,1).

Начиная с 1982 г. и вплоть до 1992 г. в сообществе протекала вспышка большого соснового лубоеда (*Blastophagus piniperda*), подробно описанная в предыдущей публикации (Маслов, 2001). В результате вспышки число живых стволов сосны на постоянной пробной площади уменьшилось в 3 раза — с 1500 до 490 на га (рис. 3, а). Сумма площадей поперечного сечения стволов уменьшилась в 2 раза — с 22,8 до 9,1 м² на га (рис. 3, б). В период вспышки радиальный прирост у поврежденных (но впоследствии выживших) деревьев падал почти до нуля (см. рис. 2), но с окончанием вспышки прирост таких деревьев восстановился на уровне предшествующих десятилетий. Многие сосны, особенно менее пострадавшие от атак лубоеда (вероятно, в силу физиологических особенностей), с окончанием вспышки не только восстановили приросты, но и увеличили их по сравнению с уровнем предшествующих десятилетий. Именно этим объясняется гораздо меньшее снижение суммы площадей поперечного сечения стволов по сравнению со снижением числа деревьев (рис. 3).

Характер возобновления древесных пород

Начиная с 1984 г. с завершением первой волны гибели сосен в сообществе наблюдались появление и быстрый рост подроста бересклета пушистого. Следует подчеркнуть, что при учетах видов нижних ярусов и в годы, предшествующие вспышке лубоеда, мы наблюдали на болоте всходы сосны и бересклета (нередко в большом количестве), однако все эти всходы погибали на первый-третий



Рис. 3. Динамика древостоя сосняка кустарничково-пушицево-сфагнового:

а — число стволов на га, б — сумма площадей поперечного сечения стволов сосны на высоте 1,3 м, м² на га

¹ Как показало специальное исследование (Маслов, 2001), у большинства изученных сосен корневая шейка находится глубже уровня сфагnumа на 20—30 см. Таким образом, определяемый обычным способом возраст деревьев на сфагновом болоте содержит систематическую ошибку, и в данном случае занижен примерно на 5—10 лет.

год после появления. После массовой гибели сосен в 1983—1984 гг. имевшиеся в сообществе всходы березы пошли в рост в первую очередь на приствольных повышениях и на месте упавших стволов, погрузившихся в сфагnum. Приживание новых проростков продолжалось всего 5 лет — с 1984 по 1988 г. (серия сухих лет) и прекратилось в 1989 г. — с началом серии более влажных лет (Маслов, 2001). Выжившие березы, а также отдельные экземпляры сосны имеют очень хороший прирост в высоту: у отдельных особей за 1988—1998 гг. он достигает средних значений 50 см в год. За 12 лет (к 1996 г.) береза сформировала разновысотный второй полог древостоя с преобладающей высотой 3—5 м. Столь интенсивное внедрение березы пушистой на олиготрофном сфагновом болоте с мощностью торфа более метра не отмечалось ранее в литературе и носит беспрецедентный характер. Кроме сосны и березы в по-дросте отмечены единичные экземпляры ели (*Picea abies*) высотой до 70 см.

Распространение корневых систем березы

Поскольку процесс приживания и быстрого роста подроста березы пришелся на серию из довольно сухих лет (1984—1988 гг.), теоретически корневые системы берез могли пройти сквозь слой верхового бедного торфа (70 см) и обеспечить рост деревьев за счет элементов питания из переходного торфа. Чтобы подтвердить или опровергнуть такое предположение, летом 1999 г. проводилась раскопка корневых систем березы вблизи пробной площади. Обнаружено, что у всех четырех модельных деревьев корни и первого, и второго порядка от ствола отходят и следуют далее строго горизонтально под слоем очеса, не заглубляясь в торфяную залежь. У двух деревьев отмечена типичная для верховых болот J-образная форма ствола в районе корневой шейки. Почти у всех берез выше корневой шейки образовалась система придаточных корней. Встречаясь со стволами упавших и погрузившихся в сфагnum сосен, корни берез (и корни живых оставшихся сосен) часто следуют вдоль них, густо оплетая валежины. Обнаружена также явная приуроченность корней сосны и березы к микроповышениям. Таким образом, корневые системы берез на болоте имеют чисто поверхностный характер и получать питание из глубинных слоев торфа деревья не могут, что подтверждается мнением многих авторов (Вомперский, 1968; Кудряшов, 1973).

Оценка размеров “ударного” поступления в почву азота

Основную причину внедрения и быстрого роста березы после массового отпада сосны мы видим в “залповом” (но не одновременном) поступ-

лении элементов минерального питания в верхние слои почвы олиготрофного болота. Этим же можно частично объяснить увеличение приростов выживших сосен.

Оценка размеров отпада фитомассы деревьев за время вспышки лубоеда проведена на основе данных о высоте (H) и диаметре (D) каждого дерева пробной площади (табл. 1). Масса древесины ствола, древесины ветвей, коры сучьев и коры ствола рассчитана как степенная функция от D^2H по регрессионным уравнениям Л.П. Смоляка с соавторами (1977). Остальные параметры модели были рассчитаны по литературным данным как процентные доли от массы фракций. Все данные по процентным долям соответствуют олиготрофным соснякам на болотах близкого типа с учетом их бонитета, возраста, полноты. При широком варьировании литературных данных по близким объектам мы брали усредненный процент. Так, масса хвои болотных сосен с учетом высокой полноты древостоя взята как доля (4%) от массы ствола (Юркевич, Ярошевич, 1974; Утенкова и др., 1975; Вомперский, Иванов, 1978; Валетов и др., 1985; Арутюнян, Уткин, 1986). Масса подземной фитомассы (корней) взята как доля (40%) от массы ствола (Медведева и др., 1977; Вомперский, Иванов, 1978). Содержание азота в хвои взято как доля (1%) от массы хвои (Орлов и др., 1974; Медведева и др., 1977; Оськина, 1988). Содержание азота в древесине сосны, коре и корнях взято как доля от массы соответствующей фракции — 0,2, 0,3 и 0,5% (Медведева и др., 1977).

Как следует из табл. 1, без учета древесины стволов (большая часть которых продолжает стоять как сухостой без коры и ветвей) в поверхностный слой болота за время вспышки лубоеда по-

Таблица 1

Величина отпада фитомассы сосен за время вспышки большого соснового лубоеда (числитель)
и содержание в отпаде азота (знаменатель)
(кг/га абсолютно сухого вещества)

Фракция фитомассы	1981—1986 гг.	1987—1991 гг.	1992—1996 гг.	Всего
Хвоя	361 3,6	833 8,3	546 5,5	1739 17,4
Кора сучьев	409 1,2	1931 5,8	492 1,5	2832 8,5
Кора ствола	956 2,9	1975 5,9	1259 3,8	4190 12,6
Подземная фитомасса	3608 18,0	8328 41,6	5456 27,3	17392 87,0
Древесина сучьев	1007 2,0	2138 4,3	1371 2,7	4516 9,0
Древесина ствола	9020 18,0	20820 41,6	13640 27,3	43480 87,0

ступило в виде отпада 306 ц/га фитомассы, включая 17 ц/га хвои сосен. В этом количестве фитомассы содержалось 134 кг/га дополнительно "вброшенного" в почву азота. Постепенное разложение древесины стволов деревьев увеличит количество "дополнительного" азота еще на 87 кг/га.

Динамика видов нижних ярусов

Анализ встречаемости видов нижних ярусов проводился на двух параллельных трансектах длиной 50 м, пересекающих пробную площадь и состоящих из примыкающих площадок размером 20 × 20 см. Общее число площадок составляет 1000. В табл. 2 представлены данные учетов встречаемости всех видов с 1981 по 1996 г. Из табл. 2 видно, что, несмотря на драматические изменения в древостое, видовой состав нижних ярусов за годы вспышки лубоеда не изменился. Единственный новый вид, *Dryopteris carthusiana*, появился на обнаженной торфяной почве ветровального бугра. Не изменился и список видов-доминантов: пущица, клюква, хамадафна, *Sphagnum magellanicum*.

Однако встречаемость отдельных видов за годы наблюдений менялась очень существенно. В связи с этим все виды сообщества в табл. 2 разделены на три группы: виды, увеличившие численность, виды, уменьшившие численность, а также константные и случайные виды. Наиболее сильно (почти в пять раз) увеличил свою встречаемость за годы вспышки лубоеда подбел (*Andromeda polifolia*). Клюква, хамадафна и багульник увеличили численность в полтора—два раза. Согласно А.П. Соколу (1980), все пере-

Таблица 2

Динамика популяций видов соснового кустарничково-пушицево-сфагнового (встречаемость в % от 1000 постоянных площадок размером 20 × 20 см)

Виды	1981	1986	1991	1996
Виды, увеличившие численность				
<i>Vaccinium oxycoccus</i>	58,2	79,2	97,6	78,0
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	36,0	31,4	42,0	58,6
<i>Ledum palustre</i>	13,9	17,7	23,0	26,6
<i>Andromeda polifolia</i>	3,3	7,1	9,6	15,0
Виды, уменьшившие численность				
<i>Sphagnum angustifolium</i>	11,4	10,4	9,1	3,7
<i>Polytrichum strictum</i>	6,6	5,5	3,5	2,5
<i>Aulacomnium palustre</i>	2,6	1,8	1,2	0,7
Константные и случайные виды				
<i>Eriophorum vaginatum</i>	95,8	95,9	97,9	98,4
<i>Sphagnum magellanicum</i>	99,0	99,1	99,5	98,1
<i>Vaccinium myrtillus</i>	26,4	16,6	10,5	21,3
<i>Vaccinium uliginosum</i>	14,9	14,3	17,3	22,6
<i>Pleurozium schreberi</i>	7,3	5,8	3,5	6,9
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	6,1	5,7	3,0	5,5
<i>Dicranum rugosum</i>	0,7	0,5	0,3	0,4

численные виды кустарничков относятся к группе олигомезотрофов или эвритрофов. Другая группа кустарничков — черника (*Vaccinium myrtillus*), голубика (*V. uliginosum*), брусника (*V. vitis-idaea*) — в период гибели древостоя снижала численность, но с завершением вспышки лубоеда восстановила ее на прежнем уровне. Все эти виды — олиготрофы.

Уменьшение численности *Polytrichum strictum* и *Aulacomnium palustre* мы связываем с сокращением площади приствольных повышений, к которым были приурочены эти виды. С гибелю сосен большая часть пристольных повышений заросла сфагнумом.

Обсуждение результатов, концептуальная модель динамики

В результате обобщения данных, представленных в двух публикациях, разработана концептуальная модель динамики сообщества сосновка кустарничково-пушицево-сфагнового в масштабе десятилетий (100—150 лет). На рис. 4 эта модель представлена в виде временной спирали, при этом последние фазы динамики носят характер прогноза.

Фаза 1. Появление на болоте относительно разновозрастного высокополнотного соснового древостоя в конце XIX в., по всей видимости, было связано с относительно быстрым распадом предшествующего насаждения. Об этом свидетельствует резкий рывок в росте более старых сосен, по времени совпадающий с пиком возобновления основной массы новых живущих деревьев. В результате "волны" возобновления возник унимодальный характер возрастной структуры современного сосновка. Как полагают многие авторы (Лешок, Дыренков, 1988; Герасименко и др., 1998), основная причина "волн возобновления" на верховых сосновых болотах — это пожары и рубки. Так как следов пожара обнаружено не было, гибель деревьев могла быть связана с массивной рубкой, усыханием при изменении уровня грунтовых вод или со вспышкой фитофагов.

Фаза 2. Полученные нами данные полностью подтверждают гипотезу В.Н. Сукачева (1905) об ослаблении (гибели) сосен на верховых болотах в результате погребения корневых шеек и корневых систем нарастающим слоем сфагнума. При этом происходит постепенное погружение сосен в слой очеса и верхний слой слабо разложившегося торфа все ближе и ближе к уровню грунтовых вод (Тюремнов, 1976). В результате предельным возрастом для болотных сосен В.Н. Сукачев называет 80—100 лет, так как при заглублении корневой шейки на 30—50 см дерева, как правило, погибают. Этой же точки зрения придерживается Н.И. Пьявченко (1975), для топяной сосны он называет предельный возраст 120—150 лет. По нашим данным, основная масса погибших сосен была погружена в верхнюю часть торфяной залежи

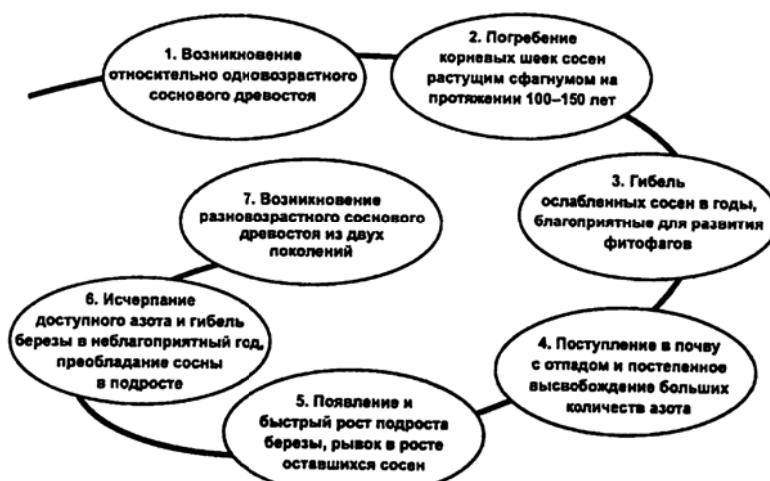


Рис. 4. Концептуальная модель динамики сообщества сосняка на олиготрофном болоте в масштабе 100–150 лет

на 25–40 см, однако связь заглубления с возрастом не была статистически достоверной (Маслов, 2001).

Фаза 3. Ослабление древостоя сосны из-за погружения корневой шейки и скелетных корней деревьев в торфянную залежь создает предпосылки для вспышки фитофагов. На нашем объекте развитие вспышки большого соснового лубоеда было четко связано с сериями сухих лет в сочетании с аномально теплым периодом мая–июня, когда происходит развитие личинок. При описании результатов мы отмечали, что до периода вспышки лубоеда в 1988 и 1992 гг. такой же аномально сухой и теплый май метеорологи наблюдали лишь в 1886 г. (Рудичева, 1992). Как раз на этот период приходится основная волна возобновления сосен на болоте и рывок в росте у более старых сосен. Логично предположить, что усыхание предыдущего древостоя происходило также во время вспышки большого соснового лубоеда столетней давности.

Фаза 4. Изученное болото находится к западу от Москвы в фоновом экологически чистом районе (Экологическая карта, 1993). С пылью, осадками на лесные болота в аналогичном районе поступает из атмосферы от 1,6 до 2,6 кг/га азота в год (Глухова, 1995). За годы вспышки большого соснового лубоеда с хвоей, корой, ветвями и корнями усохших сосен в почву на болоте поступило 134 кг/га азота (табл. 1), что в 50–80 раз превышает годовую фоновую норму. С древесинойствов (которые лишь частично упали) в почву болота поступит еще около 90 кг/га азота.

Известно, что в первый год опад хвои, ветвей, коры и корней сосны на верховых болотах разлагается на 40–50% с высвобождением зольных веществ и азота. В дальнейшем процесс замедляет-

ся: хвоя сосны за 6 лет разлагается на 74%, древесина — на 31%. Таким образом, большая часть азота высвобождается из опада в первые 1–2 года (Смагина, 1997; Verhoeven et al., 1990). На основании приведенных расчетов мы делаем вывод, что в ходе вспышки лубоеда (1981–1992 гг.) и примерно 2 года после вспышки (1993–1994 гг.) азот и минеральные вещества на болоте высвобождались в “ударных” количествах, во много раз превышающих “норму”.

Фаза 5. Известно, что рост бересклета пушистой на мезотрофных болотах тесно коррелирует с содержанием в почве основных элементов питания, и в частности азота (Корчагина, Егорова, 1977; Kaunisto, 1981). На олиготрофных болотах с мощностью торфа более 1 м бересклет, как правило, не рас-

тет. Высвобождение за короткий период времени больших количеств азота и зольных веществ во время первых двух волн вспышки лубоеда (1984–1988 гг.) привело к “взрыву возобновления” бересклета и частично сосны и ели. Второй, не менее важной причиной “взрыва возобновления” является ослабление корневой конкуренции со стороны разредившегося древесного яруса (Пьявченко, 1960).

Вывод о временном улучшении для растений болота условий минерального питания (с одновременным уменьшением корневой конкуренции) подтверждается тем, что единичные сосны, не поврежденные лубоедом, заметно улучшили рост по диаметру. В нижних ярусах свое участие в несколько раз увеличили виды кустарничков — олигомезотрофов и эвритрофов, более чутко реагирующих на улучшение минерального питания, в то время как виды кустарничков олиготрофов из-за вспышки лубоеда свое участие уменьшили.

Фаза интенсивного поступления в почву азота в результате гибели деревьев впервые описана на олиготрофном болоте. Однако в условиях суходольных лесов такая фаза известна (см., например, Георгиевский, 1995). В ельниках на месте ветровалов индикаторами данной фазы служат малина (*Rubus idaeus*) и иван-чай (*Chamaenerion angustifolium*), господство которых в окнах продолжается 10–20 лет. Особенность “нитрофильной фазы” на олиготрофном болоте заключается в том, что вместе с малиной и иван-чаем (очень требовательных к аэрации) использовать данный ресурс смогла бересклет.

Фаза 6. С окончанием интенсивного поступления элементов минерального питания возобновление бересклета прекратилось, однако ее рост продолжается за счет второй, медленной фазы высвобождения из коры и древесины упавших деревьев.

Как показали раскопки, корневые системы сосны и березы густо оплетают остатки разлагающихся стволов сосны в верхнем слое торфа. Фаза постепенного уменьшения количества доступного для растений азота, аккумулирующегося в фитомассе живых берез и сосен, по нашим расчетам, может длиться до 20—25 лет. После этого, по прогнозу, положение березы в сообществе станет крайне неустойчивым с вероятностью быстрой гибели в неблагоприятный (засушливый) год. В отличие от сосны береза почти не страдает от погребения корневой шейки из-за образования большого количества придаточных корней.

Фаза 7 (гипотетическая). После гибели молодых берез в сообществе сосняка кустарниково-пушицево-сфагнового возможна серия флюктуаций с возобновлением как сосны, так и березы, и с постепенным восстановлением чисто соснового древостоя из двух поколений сосны с разницей между поколениями 120—140 лет:

Выводы

1. Установлено, что массовый отпад в сосновом древостое на олиготрофном лесном болоте близ Звенигорода был вызван продолжавшейся 12 лет вспышкой большого соснового лубоеда (*Blastophagus piniperda*), во время которой число живых деревьев на 1 га уменьшилось в 3 раза — с 1500 до 490.

2. Глубинным фактором общего ослабления сосен на верховом болоте является постепенное погружение в глубь торфяной залежи корневой шейки и скелетных корней деревьев в результате роста сфагнума.

3. Рассчитано, что за время вспышки лубоеда в почву болота с отпадом сосен поступило более чем 130 кг/га азота, что в 50—80 раз превышает обычную годовую норму.

4. В результате "ударного" поступления в почву болота азота и зольных веществ одновременно с существенным ослаблением корневой конкуренции со стороны древостоя в сообществе наблюдались внедрение и быстрый рост подроста березы пушистой, а также частично сосны и ели.

5. Разработана концептуальная модель динамики сообщества сосняка кустарниковово-пушицево-сфагнового в масштабе десятилетий (100—150 лет), согласно которой при исчерпании пула азота и минеральных веществ из отпада сосны подрост березы должен погибнуть.

Автор выражает искреннюю признательность Ю.В. Петерсону и Н.Г. Улановой за помощь в проведении данной работы.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, (грант № 97-04-48675, 01-04-49198).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арутюнян С.Г., Уткин А.И. Биологическая продуктивность и вертикально-фракционная структура естественных средневозрастных древостоев трех типов сосняков // Вертикально-фракционное распределение фитомассы в лесах. М., 1986. С. 163—177.

Березина Н.А., Гольева А.А., Кривохарченко И.С. История растительности Звенигородской биостанции МГУ // Тр. Звенигородской биологической станции МГУ. 2001. Т. 3. С. 38—60.

Валетов В.В., Кудин М.В., Смоляк Л.П. Структура первичной продукции болотных лесов. Минск, 1985. 164 с.

Вомперский С.Э. Биологические основы эффективности лесоосушения. М., 1968. 312 с.

Вомперский С.Э., Иванов А.И. Вертикально-фракционная структура и первичная продуктивность сосняков болотного ряда // Лесоведение. 1978. № 6. С. 13—24.

Георгиевский А.Б. Динамика растительности окон в ельниках-черничниках южной тайги // Бот. журн. 1995. Т. 80, № 4. С. 8—19.

Герасименко Г.Г., Инатов В.С., Салтыковская Т.О. Динамика сфагновых сосняков северо-запада России // Бот. журн. 1998. Т. 83, № 4. С. 1—15.

Глухова Т.В. Влияние атмосферных осадков и пыли на питание болот // Экологическая химия. 1995. Т. 4, № 4. С. 282—287.

Ивкович В.С. Возрастная структура древостоев сосны на верховых болотах // Заповедники Белоруссии. Минск, 1986. Вып. 10. С. 24—28.

Комин Г.Е., Семечкин И.В. Возрастная структура древостоев и принципы ее типификации // Лесоведение. 1970. № 2. С. 24—33.

Маслов А.А., Петерсон Ю.В. Циклические смены древостоев на верховом болоте: анализ причин и последствий частичной гибели сосен // Болота и заболоченные леса в свете задач устойчивого природопользования. М., 1999. С. 127—131.

Медведева В.М., Егорова Н.В., Антипин В.К. Биологический круговорот азота и зольных элементов в некоторых типах заболоченных лесов и болот // Стационарное изучение болот и заболоченных лесов в связи с мелиорацией. Петрозаводск, 1977. С. 123—147.

Осъкина Н.В. Особенности распределения макроэлементов в кронах деревьев // Анализ продукционной структуры древостоев. М., 1988. С. 48–56.

Пьяченко Н.И. О взаимовлиянии материнского древостоя и подроста в сосняке кустарничково-сфагновом // Труды МОИП. М., 1960. Т. 3. С. 213–219.

Пьяченко Н.И. О приспособляемости древесных растений таежной зоны к болотным условиям // Вопросы адаптации растений к экстремальным условиям Севера. Петрозаводск, 1975. С. 52–63.

Рудичева Л.М. Обзор погоды в мае 1992 г. // Метеорол. и гидрология. 1992. № 8. С. 121–123.

Рысин Л.П. Сосновые леса европейской части СССР. М., 1975. 212 с.

Смагина М.В. Результаты многолетнего опыта по разложению растительных остатков на поверхности торфа и в его деятельном слое // Гидротехническая мелиорация земель, ведение лесного хозяйства и вопросы экологии. СПб., 1997. С. 142–145.

Смоляк Л.П., Русаленко А.И., Петров Е.Г. Таблицы запасов надземной фитомассы сосновых насаждений БССР // Лес. хоз-во. 1977. № 2. С. 68–71.

Сокол А.П. Экологические шкалы болотных растений // Взаимосвязи компонентов лесных и болотных экосистем средней тайги Приуралья. Л., 1980. С. 230–240.

Сукачев В.Н. О болотной сосне // Лесной журн. 1905. Т. 35, № 3. С. 354–372.

Тюремнов С.Н. Торфяные месторождения. 3-е изд. М., 1976. С. 119.

Утенкова А.П., Нелипович Д.П., Кудин М.В. и др. Запасы фитомассы в основных типах сосновых насаждений Березинского заповедника // Березинский заповедник. Исследования. Минск, 1975. Вып. 4. С. 56–79.

Экологическая карта Московской области (масштаб 1 : 350 000). М., 1993.

Юркевич И.Д., Ярошевич Э.П. Биологическая продуктивность типов и ассоциаций сосновых лесов (по исследованиям в БССР). Минск, 1974. 296 с.

Kaunisto S. Natural regeneration of *Betula pendula* and *Betula pubescens* on a peat cutaway area // Suo. 1981. Vol. 32, N 3. P. 53–60.

Verhoeven J.T.A., Maltby E., Schmidt M.B. Nitrogen and phosphorus mineralization in fens and bogs // J. Ecol. 1990. Vol. 78, N 3. P. 713–726.

Ин-т лесоведения РАН,
Успенское Московской обл.
e-mail: am@pyrola.msk.ru

Поступила в редакцию
22.03.2000

DYNAMICS OF TREE STAND AND UNDERSTOREY IN OLIGOTROPHIC FORESTED BOG NEAR ZVENIGOROD (MOSCOW REGION): A CONCEPTUAL MODEL OF PROCESSES ON DECADES TIME SCALE

A.A. Maslov

Summary

Tree stand dynamics and changes in understory were studied during 20 years (1979–1999) in oligotrophic pine bog, near Zvenigorod, Moscow region. Mass decline of Scots pine was caused by 11-years outbreak of pine shoot beetle (*Tomicus piniperda*). The number of trees during the outbreak decrease from 1500 to 490 per ha. According to calculations during the beetle outbreak the upper bog soil horizon received ca. 130 kg per ha of N with litter of dead pines. That is 50–80 times more than annual usual amount of N coming with dust and precipitation in background regions ($1,6\text{--}2,6 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{year}^{-1}$). In result of impact of N and ash elements income (following with decreasing root competition for nutrients) intensive establishment and fast grow of *Betula pubescens* saplings took place (some *Pinus sylvestris* and *Picea abies* saplings also occur). The drastic changes were recorded in the field layer where the nutrients more demanding dwarf shrubs increased their frequency in 2–3 times. To explain middle-term (100–150 years) dynamics in oligotrophic bog pine forest the conceptual model was suggested, according to which *Betula* saplings will die when N pool will be exhausted.

НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ SCIENTIFIC COMMUNICATIONS

УДК 582.282

КОПРОТРОФНЫЕ ПЕРИТЕЦИОИДНЫЕ АСКОМИЦЕТЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

В.П. Прохоров, Н.Л. Арменская

В России копротрофные грибы, образующие перитеции, до сих пор остаются группой аскомицетов, которой микологи в нашей стране не уделяли специального внимания. В отличие от материалов по копротрофным дискомицетам в зарубежной литературе до начала 70-х годов XX столетия можно было найти лишь изолированные и разбросанные сведения о видах перитециоидных аскомицетов. В 1969 г. в Европе были опубликованы первые современные ключи к видам рода *Podospora* (Mirza, Cain, 1969), затем к видам родов *Sporormia* и *Sporormiella* (Ahmed, Cain, 1972) и монографическая обработка семейства *Sordariaceae* (Lundquist, 1972). В отечественной литературе за исключением "Определителя грибов" А.А. Ячевского (1913) сведений по перитециоидным копротрофным аскомицетам не существует. Во время проведения исследований копротрофных дискомицетов (Прохоров, 1987, 1989, 1990, 1993а, 1993б; Prokhorov, Raitvīr, 1990; Prokhorov 1993а, 1993б) были обнаружены многочисленные перитециоидные грибы, развивающиеся на помете различных животных совместно с дискомицетами, что было рассмотрено в сообщении на XII Международной конференции стран Балтии (Прохоров, 1993б).

Помет животных, как это уже было отмечено ранее, представляет богатый питательными веществами субстрат для многих микроорганизмов (Hignite, 1966; Prosser, 1977). Он является энергетической основой для копротрофных сообществ грибов, миксомицетов, бактерий, простейших, беспозвоночных, в комплексе образующих экосистему, отвечающую определению Тэнсли (Tansley, 1935).

Наиболее заметным, массовым и важным компонентом копротрофных экосистем являются аскомицеты, образующие перитеции. Все пиреномицеты образуют плодовые тела — перитеции — с шейкой или без нее, с выводным отверстием или без такового, но с упорядоченным расположением сумок. Собственно *Ryrenotusetes* s. str. имеют унитипикатные сумки. Однако представители локулоаскомицетов, образующие плодовые тела также в виде перитециев, имеют битунипикатные сумки. Внешне достаточно сходные виды тех и других могут развиваться на помете животных, поэтому для краткости и удобства мы будем называть эту группу аскомицетов перитециоидными.

Подавляющая часть видов, относимая к группе копротрофов, развивается на помете различных животных. Однако некоторые виды одних и тех же в целом копротрофных родов способны развиваться также и на других, некопробных субстратах, таких, как почва, подстилка, растительные остатки. Таким образом, эта экологическая группа грибов неоднородна по степени копротрофности. Ларсен (Larsen, 1971) выделила среди них 3 группы: 1) облигатные эндокопротрофы — прорастание спор которых происходит только после прохождения пищеварительного тракта животного; 2) факультативные эндокопротрофы — споры которых способны прорастать сразу после образования; 3) эктоко-протрофы — споры которых теряют жизнеспособность в пищеварительном тракте, но виды этой группы прекрасно развиваются на помете животных, попадая на него извне. Наиболее обычные виды дискомицетов и перитециоидных аскомицетов, вероятно, являются облигатными эндокопротрофами. Помет животных в таком случае — единственный возможный для развития субстрат. Облигатный характер связи эндокопротрофов с субстратом представляется исторически сложившимся явлением и обеспечивается комплексом экологически обусловленных адаптаций (Прохоров, 1986).

В процессе многолетней работы с дискомицетами собраны многочисленные образцы помета (копромы) различных животных из более чем 300 географических пунктов по всей территории бывшего СССР (Прохоров, 1993). Споры копротрофных грибов, как было установлено при инкубировании фрагмента образца из гербария Московского университета (MW), собранного в 1920 г., способны сохранять жизнеспособность в течение по меньшей мере 70 лет (Прохоров, 1989). Поэтому материал, собранный 20–25 лет назад, вполне может быть использован для исследования копротрофных сумчатых грибов.

Нами обработан 51 образец помета 21 животного из 2 классов и 9 отрядов (включая помет 4 видов птиц), собранный на территории европейской части России — от Кандалакшского р-на Мурманской обл. до Краснодарского края. Для выявления плодовых тел использован стандартный метод инкубирования во влажных камерах. Образцы копром помещали в чашки Петри на влажную фильтровальную бумагу и инкубировали при комнатной температуре и естественном освещении в течение 40–50 дней. В этой работе также использованы данные, полученные В.П. Прохоровым в процессе обработки копротрофных дискомицетов в 1987–1991 гг.

Материал для исследования собран и любезно предоставлен коллегами из разных учебных и научных заведений, а также авторами: В.П. Прохоровым — Псковская обл., Пустошкинский

р-н, окрестности г. Алоль и Московская обл., Одинцовский р-н, Звенигородская биостанция МГУ и студенткой каф. микологии и альгологии биологического ф-та МГУ Н.Л. Арменской — Ставропольский край, окрестности г. Кисловодска.

Звездочкой (*) в аннотированном списке отмечены новые для России виды. Кроме того, в статье в аннотированном списке обнаруженных видов для краткости указаны только названия животных и опущены слова "на помете", так как характер субстрата отражен в названии статьи.

Для определения видов использованы определители и ключи: Richardson, Watling (1968); Mirza, Cain (1969); Кириленко (1978); Ahmed, Cain (1972); Lundquist (1972); Rudnicka-Jezierska (1982); Bell (1983). Использована система аскомицетов, предложенная Корфом (Korf, 1981).

Класс *Euascomycetes*
Порядок *Microascales*
Семейство *Microascaceae*

**Kernia nitida* (Sacc.) Nieuwland — Калмыкия, в 5 км к югу от пос. Черноземельск, сайгак — 07.06 1999; Ставропольский край, г. Кисловодск, голубь — 16.08 1999; район Кисловодска, совхоз "Ессентукский", гусь — 22.08 1999.

Порядок *Sphaeriales*
Семейство *Selinaceae*

**Selinia pulchra* (Wint.) Sacc. — Краснодарский край, окрестности г. Сочи, с. Молдовка, корова, лошадь — 04.07 1987 и 10.07 1987; Липецкая обл., Задонский р-н, пастбище, овца — 09.10 1987.

Семейство *Melanoporaceae*

**Chaetomium bostrychodes* Zopf — Московская обл., Звенигородская биостанция МГУ (далее ЗБС), рябчик — 28.06 1985; Ставропольский край, район г. Кисловодска, совхоз "Ессентукский", гусь — 22.08 1999; ЗБС, мышь — 18.01 2000.

Chaetomium cohlioides Palliser — ЗБС, корова — 11.06.1987; ЗБС, пищуха, бурундук — 27.09 1987; Одинцовский р-н, окрестности ст. Жаворонки Белорусской ж.-д., заяц — 03.04 1988; г. Москва, Воробьевы горы, биологический ф-т МГУ, крыса — 06.11 1987; Брянская обл., г. Клинцы, овца — 01—02.09 1987; Курская обл., Центрально-Черноземный биосферный гос. природный заповедник им. проф. В.В. Алешина (далее ЦЧЗ), участок Стрелецкий, лиса — 27.10 1999.

**Chaetomium elatum* Kunze : Fr. — ЗБС, кабан — 06.09 1982.

**Chaetomium murorum* Corda — ЗБС, кабан — 06.09 1982; корова — 11.06 1984; рябчик — 08.05 1987; г. Москва, Воробьевы горы, биологический ф-т МГУ, крыса — 06.11 1987.

Chaetomium spirale Zopf — ЗБС, рябчик — 28.06 1985; мышь — 18.01 2000.

Chaetomium subaffine Serg. — ЗБС, заяц, лось — 02.04 1982; кабан — 06.09 1982; корова — 11.06 1984; рябчик — 28.06 1985 и 08.05 1987; бурундук, пищуха — 27.09 1987; Истринский р-н, берег Истрин-

ского водохранилища, корова — 08.07 1987; Брянская обл., г. Клинцы, овца — 01—02.09 1987; Ростовская обл., Нижнекундрючинское охотохозяйство, олень пятнистый — 23.10 1987, Октябрьский р-н, ковыльно-злаковая степь, лошадь — 09.09 1987; Краснодарский край, Кавказский гос. заповедник (далее КГЗ), 1600 м над ур. моря, зубр, олень — 18.08 1990; Калмыкия, в 20 км к югу от пос. Черноземельск, заяц-толай — 29.05 1999.

Chaetomium tenuissimum Serg. — Псковская обл., Пустошкинский р-н, окрестности г. Алоль, заяц, лось — 12.08 1981; Калмыкия, в 20 км к западу от пос. Черноземельск, заяц-толай — 25.05 1999; ЦЧЗ, участок Зоринский, кабан — 27.10 1999.

**Chaetomium unisporum* Auersw. et Müller — г. Москва, Воробьевы горы, биологический ф-т МГУ, крыса — 06.11 1987.

Семейство *Sordariaceae*

**Arniium hirtum* (Hans.) Lundquist — ЗБС, заяц — 07.08 1981.

**Arniium inaequilaterale* (Cain) Lundquist — Мурманская обл., Беломорская биостанция МГУ (далее ББС), кабан — 25.05 1982; ЗБС, заяц — 07.08 1981.

**Cercophora coprophila* (Fr.) Lundquist — ЗБС, заяц — 07.08 1981.

**Cercophora gossypina* Lundquist — ЗБС, заяц — 09.08 1981.

**Coniochaeta discospora* (Auersw. ex Niessle) Cain — ЗБС, лошадь — 27.07 1983; Краснодарский край, с. Верхне-Веселое, корова — 05.07 1987; ББС — заяц — 10.07 1988; ЦЧЗ, участок Зоринский, корова — 27.10 1999.

**Coniochaeta tetraspora* Cain — ББС, рябчик — 25.06 1980.

**Fimitariella rabenhorstii* (Niessl) Lundquist — ББС, лось — 10.08 1986.

**Podospora aloides* Fuckel — ЗБС, корова, лось — 11.07 1982; г. Москва, Воробьевы горы, цирк, лошадь — 18.04 1984; зоопарк, слон — 11.01 1988; Краснодарский край, ст. Черниговская, корова — 7.08 1987; ЦЧЗ, участок Зоринский, корова — 27.10 1999.

**Podospora anserina* (Ces.) Niessl — ЗБС, корова — 11.07 1983.

**Podospora appendiculata* (Auersw.) Niessl — ЗБС, заяц — 11.07 1983.

**Podospora australis* (Speg.) Ahmed et Cain — Ставропольский край, окрестности г. Кисловодска, оз. Старое, корова — 30.07 1999; ЦЧЗ, участок Зоринский, корова — 27.10 1999.

**Podospora curvula* (de Bary) Niessl — ЗБС, корова — 18.07 1983, 11.06 1984; Краснодарский край, окрестности г. Сочи, корова — 10.07 1987; Брянская обл., г. Клинцы, кабра, лошадь — 01.09 1987; г. Москва, зоопарк, зубр, слон — 11.01 1988; Ставропольский край, окрестности г. Кисловодска, Старое оз., лошадь — 29.07 1999; корова — 30.07 1999,

пос. Нарзанный, корова — 17.08 1999; ЦЧЗ, участок Зоринский, корова — 27.10 1999.

**Podospora dakotensis* (Griff.) Mirza et Cain — Псковская обл., Пустошкинский р-н, окрестности д. Алоль, овца — 12.08 1981.

**Podospora decipiens* (de Bary) Niessl — Московская обл., д. Юдино у ст. Пионерская Белорусской ж.-д., корова — сентябрь 1920 г. (MW); ЗБС, корова — 11.07 1983; Брянская обл., г. Клинцы, лошадь — 01.19 1987; ББС, заяц — 10.07 1988; Ставропольский край, окрестности г. Кисловодска, пос. Нарзанный, на помете козы, у сан. "Пикет", корова — 17.08 1999; ЦЧЗ, участок Зоринский, корова — 27.10 1999.

**Podospora ellisiana* (Griff.) Mirza et Cain — ЗБС, лошадь — 07.08 1983.

**Podospora fimiseda* (Ces. et de Not.) Niessl — ЗБС, корова, лось, лошадь — 06.06 1987; г. Москва, Воробьевы горы, цирк, лошадь — 20.04 1984; Ставропольский край, окрестности г. Кисловодска, пос. Нарзанный, корова — 17.08 1999.

**Podospora pauciseta* (Ces.) Trav. — Московская обл., дер. Юдино у ст. Пионерская Белорусской ж.-д., корова — сентябрь 1920 г. (MW); Псковская обл., Пустошкинский р-н, окрестности д. Алоль, овца, лось — 12.08 1981; ЗБС, корова — 18.07 1983; Краснодарский край, ст-ца Мылашевская, кролик — 07.08 1987; Ростовская обл., Октябрьский р-н, ковыльно-злаковая степь, лошадь — 09.09 1987; Брянская обл., г. Клинцы, овца — 01—02.09 1987; Ставропольский край, окрестности г. Кисловодска, оз. Старое, корова — 30.07 1999, лошадь — 29.07 1999, пос. Нарзанный, у сан. "Пикет", коза, корова — 17.08 1999; ЦЧЗ, участок Зоринский, корова — 27.10 1999.

**Podospora pleiospora* (Winter) Niessl — Ростовская обл., Нижнекундрючинское охотовхозяйство, олень — 23.10 1987.

**Podospora setosa* (Wint.) Niessl — ЗБС, заяц — 07.08 1983; ЦЧЗ, участок Зоринский, косуля — 27.10 1999.

**Podospora tarvisina* (Sacc.) Mirza et Cain — ЗБС, заяц — 18.07 1983.

**Podospora tetraspora* Winter — ББС, заяц — август 1986 г.

**Podospora vesticola* (Berk. et Br.) Mirza et Cain — ЗБС, заяц, лось — 13.08 1981; Ярославская обл., Гаврилов-Ямский р-н, дер. Цибань, лошадь — 24.07 1987; Краснодарский край, с. Черешня (г. Сочи), корова — 05.07 1987, с. Молдовка — 10.07 1987.

Sordaria fimicola (Rob.) Ces. et de Not. — Псковская обл., Пустошкинский р-н, д. Алоль, лось, овца — 12.08 1981; ЗБС МГУ, кабан — 06.09 1982; лошадь, — 07.08 1983; Брянская обл., г. Клинцы, корова, лошадь — 01.09 1987; лось — 11.04 1988; Воронежская обл., учлесхоз Воронежского пед ин-та, олень — 10.03 1987; окрестности г. Ярославля,

овца — 16.07 1987; КГЗ, 1600 м над ур. моря, олень — 18.08 1990.

**Sordaria lappae* Poteb. — окрестности г. Ярославля, косуля — 24.07 1987; Краснодарский край, с. Черешня (г. Сочи), корова — 05.07 1987; Ростовская обл., Нижнекундрючинское охотовхозяйство, олень — 23.10 1987; Московская обл., окрестности ст. Жаворонки Белорусской ж.-д., заяц — 03.04 1988; Краснодарский край, КГЗ, 1600 м над ур. моря, олень — 18.08 1990; Ставропольский край, г. Кисловодск, Старое оз., лошадь — 29.07 1999.

Sordaria macrospora Auersw. — Калмыкия, в 20 км к западу от пос. Черноземельск, заяц-толай — 29.05 1999; Ставропольский край, окрестности г. Кисловодска, лошадь — 29.07 1999.

**Strattonia insignis* (Hans.) Lundquist — ЗБС, заяц — 07.08 1983.

Семейство *Sphaeriaceae*

**Hypocopra equorum* (Fuckel) Niessl — Калмыкия, в 20 км к западу от пос. Черноземельск, заяц-толай — 25.05 1999.

**Hypocopra merdaria* Fr. — ББС, кабан — 15.08 1986.

Класс *Loculoascomycetes*

Порядок *Pleosporales*

Семейство *Pleosporaceae*

**Sporormia insignis* (Niessl) Ahmed et Cain — ЗБС, заяц — 09.08 1983.

**Sporormiella bipartita* (Cain) Ahmed et Cain — ЗБС, лошадь — 18.07 1983; Краснодарский край, Калининский р-н, хутор Дальний, лошадь — 22.07 1987.

**Sporormiella cylindrospora* Ahmed et Cain — ЗБС, заяц — 07.08 1983.

**Sporormiella cymatomera* Ahmed et Cain — ЗБС, рябчик — 28.06 1985.

**Sporormiella intermedia* (Auersw.) Ahmed et Cain — г. Воронеж (ферма), корова — 09.07 1987; Краснодарский край, ст-ца Черниговская, корова — 07.08 1987, корова — 04.07 1987; Брянская обл., г. Клинцы, корова — 01.09 1987; Липецкая обл., Задонский р-н, заповедник "Галичья гора", кролик — 09.10 1987; Ростовская обл., Нижнекундрючинское охотовхозяйство, олень — 23.10 1987; Калмыкия, в 20 км. к западу от пос. Черноземельск, заяц-толай — 07.06 1999; ЦЧЗ, участок Зоринский, корова — 27.10 1999.

**Sporormiella leporina* (Niessl) Ahmed et Cain — ББС, глухарь — 03.07 1980; ЗБС, заяц, лось — 18.07 1983.

**Sporormiella longispora* (Cain) Ahmed et Cain — ЗБС, кабан — 07.08 1983.

**Sporormiella minima* (Auersw.) Ahmed et Cain — Московская обл., дер. Юдино у ст. Пионерская Белорусской ж.-д., корова — сентябрь 1920 г. (MW); ЗБС, заяц, корова — 07.08 1983; Псковская обл., Пустошкинский р-н, окрестности дер. Алоль, ов-

ца — 12.08 1981; г. Воронеж (ферма), корова — 09.07 1987, коза — 10.03 1987; Краснодарский край, ст.-ца Мышастовская, кролик — 07.08 1987; Брянская обл., г. Клинцы, лошадь — 01.19 1987; Калмыкия, в 20 км к западу от пос. Черноземельск, заяц-толай — 29.05 1999; в 5 км к югу от пос. Черноземельск, сайгак — 07.06 1999; Ставропольский край, окрестности г. Кисловодска, лошадь — 13.10 1999, оз. Старое, лошадь — 29.07 1999 и корова — 30.07 1999, у сан. "Пикет", коза — 17.08 1999; ЦЧЗ, участок Зоринский, косуля — 27.10 1999.

**Sporormiella septenaria* Ahmed et Cain — ЗБС, корова — 11.07 1982.

**Sporormiella systemospora* Ahmed et Cain — ЗБС, заяц — 07.08 1983.

**Sporormiella teretispora* Ahmed et Cain — ЦЧЗ, участок Зоринский, корова — 27.10 1999.

**Sporormiella trogospora* Ahmed et Cain — Ростовская обл., Нижнекундрючинское охотовхозяйство, олень — 23.10 1987; КГЗ, 1600 м над ур. моря, олень — 18.08 1990.

**Sporormiella vexans* (Auersw.) Ahmed et Cain — ЗБС, лошадь — 07.07 1983.

**Trichodelitschia bisporula* (Crouan) Munk — ЗБС, заяц — 18.07 1983; Калмыкия, в 20 км к западу от пос. Черноземельск, заяц-толай — 25.05 1999.

Перитециоидные аскомицеты составляют обязательную часть копротрофных экосистем. Они представляют, как правило, следующее после представителей сем. *Micoraceae* звено копротрофной сукцессии. В лабораторных условиях на влажных копромах их развитие начинается через 7—10 дней с начала их инкубирования и продолжается 30—40 дней. Перитециоидные аскомицеты начинают появляться, как правило, раньше плодовых тел дискомицетов, но большую часть периода инкубирования копромы развиваются одновременно с дискомицетами.

На одной копроме обычно совместно появляются плодовые тела 2—3, а иногда большего числа видов одного или разных родов перитециоидных аскомицетов. Одними из первых появляются плодовые тела видов родов *Chaetomium*, *Sporormiella*, *Podospora* и *Sordaria*. В течение периода инкубирования на копромах образуются новые плодовые тела уже появившихся видов, а также видов новых родов. Наиболее активное образование плодовых тел наблюдается с 15-го по 25-й день инкубирования копром.

В результате проведенных исследований было выявлено 52 вида, относящихся к 14 родам. Впервые для микрофлоры России зарегистрированы представители 10 родов, среди которых *Arnium* — 2, *Cercophora* — 2, *Hypococpha* — 2, *Fimitariella* — 1, *Podospora* — 15, *Selinia* — 1, *Sporormia* — 1, *Sporormiella* — 12, *Strattonia* — 1, *Trichodelitschia* — 1 вид. Отмечено 43 ранее не известных в России вида копротрофных перитециоидных аскомицетов.

Наиболее высокой частотой встречаемости (т.е. обилием плодовых тел и развитием на копромах разных видов животных) характеризуются виды рода *Chaetomium* — 8 видов, из которых 3 впервые отмечены для России. Следующими по частоте встречаемости были виды родов *Podospora* — 15, *Sporormiella* — 12 и *Sordaria* — 3 вида.

Число видов, формирующихся на копроме одного вида животного, существенно варьирует. Наибольшее число видов отмечено на копромах животных отряда зайцеобразных (*Lagomorpha*) — заяц-беляк, заяц-русак, заяц-толай и кролик. На копромах этих животных обнаружено 26 видов перитециоидных аскомицетов. С пометом коровы был связан 21 вид, лошади — 16 и лося — 9 видов. На копромах остальных животных число видов было значительно меньшим и варьировало от 1 до 7 видов.

Анализ возможной приуроченности к животному видов копротрофных дискомицетов, проведенный по результатам инкубирования более 2000 образцов копром 114 видов животных, показал некоторую степень предпочтительной связи отдельных родов копротрофных грибов с животными, принадлежащими к одному семейству, что, вероятно, определяется особенностями пищеварительной системы и характером используемого корма (Прохоров, 1992). Однако и в этом случае разнообразие и частота встречаемости видов были более высокими на копромах коровы, лошади, лося, но не зайцев. Исследование грибных сообществ копром зайцеобразных и жвачных животных, проведенное Wicklow et al. (1980), также показало доминирующее развитие перитециоидных аскомицетов на копромах животных отряда зайцеобразных. Результаты наших наблюдений еще недостаточны для конкретных и определенных заключений, так как для этого необходимо значительно более многочисленное количество как образцов копром, так и видов животных с разным типом пищеварительной системы.

Принимая во внимание известные сведения по копротрофным дискомицетам, можно предположить, что связь перитециоидных аскомицетов с копромами определенного животного зависит от степени облигатности копротрофного развития видов, как это было отмечено Ларсен (Larsen, 1971). Так, виды родов *Chaetomium*, *Podospora*, *Sordaria*, *Sporormiella* не являются облигатными копротрофными аскомицетами. Они часто развиваются в подстилке и их можно выделить из образцов почвы, бумаги и растительных остатков (Guarro, 1983). Однако они составляют обязательную часть любой копротрофной экосистемы.

Авторы искренне благодарны за сбор и предоставление использованных в работе образцов сотрудникам биологического факультета МГУ Е.Д. Вальтер, Ю.В. Малеевой, К.Л. Тарасову (на Беломорской биостанции МГУ), В.Г. Онищенко (в Кавказ-

ском заповеднике); К.Л. Тарасову и О.В. Анисимовой (в Центрально-Черноземном биосферном государственном природном заповеднике им. проф. В.В. Алексина); Н.Д. Пояркову (в Калмыкии), сотрудникам Ярославского университета Н.Ю. Косаревой (в Ярославской обл.), НИИ лесной генетики и селекции Л.В. Шириной (в Воронежской обл.), заповедника "Галичья

гора" Л.А. Сарычевой (в заповеднике "Галичья гора"), сотрудникам Краснодарского ВНИИ защиты растений В.В. Черевко, Н.И. Гринько и бывшему студенту каф. микологии и альгологии Ю.С. Громову (в Краснодарском крае).

Работа проведена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 97-04-48749 и 99-04-49076).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кириленко Т.С.* Определитель почвенных сумчатых грибов. Киев, 1978. 263 с.
- Прохоров В.П.* Экологические аспекты копротрофных аскомицетов//Микол. и фитопатол. 1986. Т. 20, № 5. С. 435—439.
- Прохоров В.П.* Копротрофные дискомицеты Звенигородской биостанции МГУ (сем. *Ascobolaceae*) // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16, биол., 1987. № 1. С. 41—51.
- Прохоров В.В.* Обнаружение *Pseudascozonus racemosporus* в СССР и сохранение жизнеспособности аскоспор копротрофных грибов // Вестн. Моск. ун-та. 1989. Сер. 16., биол., № 4. С. 33—36.
- Прохоров В.П.* Новый вид рода *Ascobolus* (*Ascobolaceae* : *Pezizales*) // Микол. и фитопатол. 1990. Т. 24, № 5. С. 404—407.
- Прохоров В.П.* Копротрофные дискомицеты СССР // Новости сист. низш. раст. 1993а. Т. 29. С. 51—58.
- Прохоров В.П.* Копротрофные дискомицеты Байкальского региона // Микол. и фитопатол. 1993б. Т. 27, № 4. С. 48—51.
- Ячевский А.А.* Определитель грибов. Т. I. СПб., 1913. 934 с.
- Ahmed S.I., Cain R.F.* Revision of the genera *Sporormia* and *Sporormiella* // Can. J. Bot. 1972. Vol. 50. P. 419—477.
- Bell Ann. Dung fungi. An illustrated guide to coprophilous fungi in New Zealand / Victoria Univ. Press. 1983. 88 p.
- Guarro J.* Hóngos coprýófilos aislados en Cataluña. Ascomycetes // An. Jard. Bot. Madrid 1983. Vol. 3, N 2. P. 229—245.
- Hungate R.E.* The rumen and its microbs. 1966. New York. 538 p.
- Korf R.W.G.* British Ascomycetes. 1981. J. Cramer. Vaduz. 585 p.
- Larsen K.* Danish endocoprophilous fungi and their sequence of occurrence // Bot. Tidsskrift. 1971. Vol. 66, N 1—2. P. 1—32.
- Lundquist N.* Nordic *Sordariaceae* s. lat. // Symbolae botanicae Upsalienses. 1972. Vol. 20. P. 374.
- Mirza J.H., Cain R.F.* Revision of the genus *Podospora*//Can. J. Bot. 1969. Vol. 47. P. 1999—2048.
- Prokhorov V.* Coprophilous Pyrenomycetes from Eastern Baltic Region / In: "Fungi and Lichenes in the Baltic Region". Abstr. 12th Intern. Conf. Vilnius. 1993a. P. 120.
- Prokhorov V.* Coexistence of apothecial and perithecial fungi on dung / In: "Fungi and Lichenes in the Baltic Region". Abstr. 12th Intern. Conf. Vilnius. 1993b. P. 121.
- Prokhorov V., Raitviir A.* New and interesting species of *Ascobolus* and *Saccobolus* in the USSR // Crypt. Bot. 1991. Vol. 2/3. P. 205—213.
- Prosser C.L.* Comparative animal physiology. Philadelphia, London. 1977. 888 p.
- Richardson M., Watling R.* Keys to fungi on dung // Bull. Brit. mycol. Soc. 1968. Vol. 2, P. 18—43.
- Rudnicka-Jezińska W.* Czuprynkowe (*Chaetomiales*) / In: Grzyby. T. XII. 1982. Warszawa-Kraków. S. 66—214.
- Tansley A.G.* The use and abuse of vegetational concepts and therm. // Ecology. 1935. Vol. 16, N 2. P. 284—307.

Поступила в редакцию
20.03.01

Биологический ф-т МГУ,
кафедра микологии и альгологии
119899, Москва, Воробьевы горы

COPROPHILOUS PERITHECIOIDES ASCOMYCETES FROM EUROPEAN PART OF RUSSIA

V.P. Prokhorov, N.L. Armenskaya

Summary

There is the first investigation on biodiversity of coprophilous perithecioid ascomycetes at Russia. The dung specimens of the cow, elk, horse, rat, hare and hare-tolai, rabbit, mouse, pika, hazel-grouse, capercaille, goose, pigeon, boar, saiga, deer, sheep, goat, roe deer, bison and elephant (from zoological gardens) were incubated in Petri dishes by wet chambers method. The dung specimens were collected from various geographical localities of European part of Russia which are distributed from Murmansk district to the North Caucasus. Totally 52 species from 14 genera were identified. The species of 10 genera, i.e. *Arnium* — 2, *Cercophora* — 2, *Hypocopra* — 2, *Fimitariella* — 1, *Podospora* — 15, *Selinia* — 1, *Sporormia* — 1, *Sporormiella* — 11, *Strattonia* — 1, *Trichodelitschia* — 1 and 43 new species at the first time were registered at Russia.

УДК 581

ЗИМНЕЕ ЦВЕТЕНИЕ ПРИРОДНЫХ РАСТЕНИЙ ЮЖНОГО БЕРЕГА КРЫМА

B.N. Голубев

Для естественной растительности стран Средиземноморья весьма характерным является зимнее цветение некоторых видов растений (Гребнер, 1914; Алексин, 1950; Грацианский, 1971; и др.), обусловленное наличием мягкой и теплой зимы с обильными, по преимуществу жидкими осадками (Rikli, 1912). Из средиземноморских зимнецветущих видов можно назвать *Daphne lae. eola* L., *Medicago arborea* L., *Rosmarinus officinalis* L., *Viburnum tinus* L., которые сохраняют ритм зимнего цветения и на Южном берегу Крыма (Голубева, 1969), будучи здесь интродукциями.

Сведения о зимнецветущих видах реликтовой средиземноморской растительности Южного берега Крыма единичны (Радзивил, 1906; Вульф, 1925), весьма неполны, а подчас и не вполне корректны. Так, период цветения для *Ruscus ponticus*¹ и *R. hypoglossum*, — этих типичных зимнецветущих видов, — в “Определителе высших растений Крыма” (1972) указан соответственно II—IV и IV—V, что расходится с их реальным периодом цветения.

Наши фенологические исследования растений Южного берега ведутся с 1965 г. по настоящее время главным образом в земляничниково-высокоможжевелово-пушистодубовых лесах на мысе Мартыян, примыкающем к Никитскому саду с востока, заповедованном в 1973 г., а также в дубово-можжевеловых лесах над дер. Никитой. Природные условия и особенности растительности заповедника “Мыс Мартыян” и нижнего горного пояса Никитского хребта описаны в ряде работ (Кочкин и др., 1976; Ларина, 1976; Бажов, 1979; Голубев, 1989).

Решающее влияние на специфику климата Южного берега оказывает его географическое положение на параллели 45° с.ш., существование Крымских гор, идущих тремя грядами с юго-запада на северо-восток, защищающих от холодных северных ветров, незамерзающего Черного моря, глубокого у самых берегов, ослабляющего похолодание воздуха осенью и зимой, сдерживающего быстрое прогревание воздуха весной. Климат рассматриваемого региона субтропический средиземноморский, засушливый, жаркий, но не знойный, с умеренно теплой зимой (Бажов, 1979). Средняя годовая температура воздуха на территории заповедника “Мыс Мартыян” 12–13,6°, средняя температура воздуха

самого теплого месяца — июля 22,5–24,0°, самого холодного — февраля +2,5–4,0°. В холодные месяцы (январь, февраль) среднесуточная температура воздуха бывает выше 0° в течение 23–25 дней, ниже 0° опускается лишь 6–7 дней. Самая низкая температура воздуха только однажды доходила до –15° (1950 г.). Среднегодовое количество осадков 577 мм, количество зимних осадков более чем вдвое превышает сумму летних. Снег зимой выпадает почти ежегодно, но лежит недолго, не более 10 дней, быстро сходит, лишь в 1929 г. он продержался 40 дней. С мая по сентябрь выпадает 30% годовой суммы осадков, а в течение четырех холодных месяцев (декабрь–март) — 44%. Максимум осадков наблюдается в январе, минимум — в августе. В многолетнем ряду происходят непрерывные колебания метеорологических показателей по годам.

К зимнецветущим растениям мы относим такие, которые хотя бы не менее одной декады цветут в любом из трех зимних месяцев: декабре, январе и феврале, при этом не исключается возможность их цветения и в другое время года, в разные сроки. Принимая во внимание данное определение, среди зимнецветущих видов природной растительности Южного берега Крыма следует выделять по крайней мере три эколого-биологические группы: 1) собственно зимнецветущие, период цветения которых обнимает все три зимних месяца, кроме того, может включать в себя часть летне-осеннего и весенне-летнего периодов; 2) раннезимнецветущие, обычно начинающие цвети в разные сроки летнего или осеннего периодов и при благоприятных температурных условиях ноября–декабря способные продолжать цветение в раннезимний период, завершающие его в декабре или первых числах января; 3) средне-позднезимнецветущие, начало цветения которых приходится на разные сроки января и февраля в зависимости от степени благоприятствования погодных условий для цветения, эти растения могут продолжать цветение весной или еще какую-то часть лета.

Надо сразу же оговориться, что зимнее цветение не означает непрерывного функционирования цветков в течение того или иного промежутка зимы. Во время заморозков и снежного покрова,

¹ Латинские названия растений приводятся по С.К. Черепанову (1981).

естественно, функционирование цветков прерывается, даже возможно отмирание раскрывшихся цветков под влиянием указанных воздействий, но после минования заморозков и схода снежного покрова распускаются новые бутоны (сережки и т.д.), и цветение продолжается, но возможно и продление цветения цветков, сохранившихся живыми.

К собственно зимнецветущим стоит отнести лишь три растущих на Южном берегу иглицы: *Ruscus hypoglossum*, *R. hyrcanus*, *R. ponticus*. По приуроченности цветения к сезонам года (астрономическим) *R. ponticus* является осенне-зимне-весеннецветущим, *R. hypoglossum* — среднеосенне-зимне-весеннецветущим, *R. hyrcanus* — позднеосенне-зимне-средневесеннецветущим (Голубев, 1996). Их можно еще назвать облигатными собственно зимнецветущими. Однако к этой категории целесообразно также относить факультативные собственно зимнецветущие, которые цветут в течение всех трех зимних месяцев только в отдельные годы с особо благоприятными термальными условиями зимой. К аборигенным видам этой подгруппы относятся *Arabis caucasica*, *Corylus avellana*, *Galanthus plicatus*, *Euphorbia rigida*, *Taraxacum officinale*. Из сорных и одичавших культурных растений этой подгруппы на нарушенных местообитаниях встречаются *Calendula persica*, *Capsella bursa-pastoris*, *Senecio vulgaris*, *Stellaria media*, *Veronica persica*, *Amygdalus communis*, *Prunus cerasifera*, *P. spinosa*. Очень редко при особо благоприятных погодных условиях осени и зимы по типу факультативных собственно зимнецветущих развиваются *Clypeola jonthlaspi*, *Erodium cicutarium*, *Erophila praecox*, *Lamium purpureum*, *Mercurialis annua*, *Orlaya kochii*, *Scandix pecten-veneris*, *Solanum zelenetzkii*, что наблюдалось зимой 1996/97 г., отчасти — 1997/98 г. Многие из этих видов в годы с более холодными зимами являются весеннецветущими.

Довольно многочисленна, хотя и непостоянна в различные по метеорологическим условиям годы группа раннезимнецветущих растений, особенно хорошо представленная в годы с мягкой безморозной осенью. Из аборигенных видов природной растительности Южного берега к этой группе принадлежат зацветающие в конце августа — сентябре *Bellis sylvestris*, *Taraxacum hypernum*, а также разнообразные длительноцветущие виды, обычно летне-осеннего цветения, или же виды весенне-среднелетнего цветения, переходящие в позднелетне-осенний период к вторичному цветению: *Aster salignus*, *Ballota nigra*, *Calamintha nepeta*, *Centaurea diffusa*, *Cichorium intybus*, *Daucus carota*, *Diplotaxis tenuifolia*, *Galinsoga parviflora*, *Helminthia echinoides*, *Inula conyzoides*, *Kentranthus ruber*, *Malva erecta*, *Parietaria officinalis*, *Picris rigidula*, *Seseli dichotomum*, *Sonchus oleraceus*, *Anthemis subtinctoria*, *Centaurea sterilis*, *Coronilla emeroides*, *Helianthemum grandiflorum*, *Lapsana*

intermedia, *Leontodon asperus*, *Melandrium album*, *Melilotus officinalis*, *Pimpinella lithophila*, *Polygala major*, *Psoralea bituminosa*, *Senecio cineraria*, *Teucrium chamaedrys*. По этому типу в иные годы развиваются и некоторые виды из предыдущей группы: *Clypeola jonthlaspi*, *Erodium cicutarium*, *Erophila praecox*, *Lamium purpureum*, *Mercurialis annua*, *Scandix pecten-veneris*, *Solanum zelenetzkii*. Раннезимнее цветение у них возникает вследствие того, что после теплой осени и частично теплого декабря вдруг наступают заморозки, тогда их генеративные побеги повреждаются и они обычно уже не зацветают в последующие зимние месяцы, а возвращаются к свойственному им нормальному ритму развития — весеннему цветению или более позднему, как у *Mercurialis annua*, *Solanum zelenetzkii*. Прекращением цветения на заморозки в декабре реагируют и другие перечисленные выше растения этой группы.

Также богата видами и группа средне-позднезимнецветущих растений: *Cornus mas*, *Crocus angustifolius*, *Ficaria calthifolia*, *Fraxinus oxycarpa*, *Muscaris neglectum*, *Ulmus scabra*; по этому типу происходит развитие целого ряда видов из предыдущих групп в условиях положительных температур воздуха в январе и феврале: *Amygdalus communis*, *Arabis caucasica*, *Clypeola jonthlaspi*, *Corylus avellana*, *Erophila praecox*, *Euphorbia rigida*, *Galanthus plicatus*, *Holosteum umbellatum*, *Lamium purpureum*, *Prunus cerasifera*, *Stellaria media*, *Veronica didyma*, *V. hederifolia*.

Проведенный эколого-биологический анализ позволяет заключить, что наиболее типической и экологически полнее всего выраженной является группа собственно зимнецветущих облигатных — видов иглицы со средиземноморскими ареалами, которая в отдельные годы пополняется за счет весеннецветущих видов, смещающих сроки зацветания на более ранние — на декабрь. Группа раннезимнецветущих видов формируется из осеннецветущих, при благоприятных условиях начала зимы продолжающих цветение и в декабре, а также за счет длительно летне-осеннецветущих видов с продлением цветения на декабрь. Группа средне-позднезимнецветущих растений складывается из весеннецветущих видов, при благоприятных условиях января и февраля переносящих зацветание на разные сроки этих двух зимних месяцев.

Установленные факты зимнего цветения многочисленных растений являются дополнительными аргументами в пользу признания средиземноморского характера растительности Южного берега Крыма. Значительная вариабельность состава зимнецветущих видов по годам многолетнего ряда вскрывает специфическую эколого-биологическую природу данного ландшафтного фрагмента Средизем-

номорья, заключающегося в непрерывных колебаниях ее то в сторону природы примыкающих более северных, то более южных регионов.

Эта закономерность представляет определенный интерес для интродукционной практики в пределах Южного берега Крыма и других подобных ему по природно-климатическим условиям районов. Она свидетельствует о перспективности интродукции на Южный берег зимнецветущих видов из субтропических стран: Восточной Азии, Средиземноморья, Северной Америки. Такой вывод находится в пол-

ном соответствии со сделанным нами ранее заключением об использовании эколого-биологических особенностей растений естественных фитоценозов района интродукции для прогноза ее успешности (Голубев, Голубева, 1979) и подтверждается практикой интродукции в Никитском ботаническом саду (Голубева, 1969; Марченко, 1970). Но изложенные в статье материалы имеют и теоретическое значение в обосновании типологических принципов квалификации эколого-географической природы Южного берега Крыма.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алехин В.В. География растений. М., 1950. 420 с.
 Важсов В.И. Целебный климат. Симферополь, 1979. 81 с.
 Вульф Е.В. Материалы по фито-фенологии Южного берега Крыма // Записки Никитского бот. сада. М., 1925. С. 47–62.
 Голубев В.Н. К изучению эколого-биологической структуры растительных сообществ (на примере дубово-можжевеловых лесов Южного берега Крыма) // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 8. С. 1140–1152.
 Голубев В.Н. Биологическая флора Крыма. Ялта, 1996. 86 с.
 Голубев В.Н., Голубева И.В. Об использовании эколого-биологических особенностей растений естественных фитоценозов для прогноза возможностей интродукции // Бюл. Главн. бот. сада АН СССР. 1979. Вып. 114. С. 3–6.
 Голубева И.В. О некоторых биоморфологических особенностях осеннезимне-весеннецветущих деревьев и кустарников // Бюл. Никитского бот. сада. 1969. Вып. 3 (10). С. 8–11.
 Никитский ботанический сад,
 Крым, Ялта
- Грацианский А.Н. Природа Средиземноморья. М., 1971. 512 с.
 Гребнер П. География растений. М., 1914. 423 с.
 Кочкин М.А., Казимирова Р.Н., Молчанов Е.Ф. Почвы заповедника "Мыс Мартъян" // Тр. Никитского бот. сада. Ялта, 1976. Т. 70. С. 26–44.
 Ларина Т.Г. Флора и растительность заповедника "Мыс Мартъян" // Тр. Никитского бот. сада. Ялта, 1976. Т. 70. С. 45–62.
 Марченко Н.Г. Календарь цветения красивоцветущих деревьев и кустарников арборетума Никитского ботанического сада. Ялта, 1970. 33 с.
 Определитель высших растений Крыма. Л., 1972. 551 с.
 Радзивил С. Фенологический обзор // Постановления Ялтинского уездного земского собрания. 1905–1906. С. 6–12.
 Черепанов С.К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.
 Rikli M. Lebenbedingungen und Vtgetationsverhaltnisse der Mittelmeerlander und der atlantischen Inseln. Jena, 1912.

Поступила в редакцию
 23.11.99

WINTER BLOSSOM OF PLANTS ON THE SOUTH COAST OF CRIMEA

V.N. Golubev

Summary

The plants which have even one blossom decade in any winter month (December, January, February) belong to winter-blossom plants. All these plants were divided into actually winter blossom (obligate and optional) early winter blossom, middle-late winter blossom. Different years fluctuation of the content of these groups in the connection with changing of meteorological conditions of different winters has been determined. Facts of winter blossom of many species testily about Medeteranian character of vegetation perspectivity of winter blossom plants from countries Sub-tropical climate to the South Coast of the Crimea has been motivated.

ПОТЕРИ НАУКИ
LOSSES OF SCIENCE

**ПАМЯТИ ЛЬВА ВЛАДИМИРОВИЧА ПОЛЕЖАЕВА
TO THE MEMORY OF LEV VLADIMIROVICH POLEJAEV**



19 ноября 2000 г. на 90-м году жизни скончался известный исследователь в области экспериментальной эмбриологии и регенерации, доктор биологических наук, профессор, академик Академии естественных наук РФ Лев Владимирович Полежаев.

Лев Владимирович Полежаев родился 15 декабря 1910 г. в Москве в семье служащих. В 1929 г. поступил во II Московский медицинский институт. Работа в научном кружке при кафедре общей биологии, руководимой проф. Л.Я. Бляхером, вызвала у Л.В. Полежаева большой интерес к биологии, в результате чего с 3-го курса Медицинского института он перешел на 3-й курс биологического факультета МГУ. Обладая незаурядными способностями, большой целеустремленностью и большим трудолюбием, Л.В. Полежаев досрочно закончил курс университета, получив звание научного работника и преподавателя вузов. С 1932 г. Л.В. Полежаев работал ассистентом на кафедрах общей биологии I и II Московских медицинских институтов и научным сотрудником биологического факультета МГУ. Его учителями и научными руководителями в те годы были профессора Л.Я. Бляхер, М.М. Завадовский, Д.П. Филатов, академик Н.В. Насонов.

С 1936 г. в течение 40 лет научная судьба Л.В. Полежаева была связана с так называемым "Коль-

цовским" институтом, сначала называвшимся "Институт экспериментальной биологии Наркомздрава СССР", далее реорганизованным в "Институт цитологии, гистологии и эмбриологии АН СССР" (где директором был чл.-корр. АН СССР Н.К. Кольцов). Далее институт подвергался новым реорганизациям (с 1948 г. — в Институт морфологии животных им. А.Н. Северцова, где директором стал чл.-корр. АН СССР Г.К. Хрущев, а с 1967 г. — в Институт биологии развития АН СССР им. Н.К. Кольцова, руководимый в те годы академиком АН СССР Б.Л. Асташевым). Л.В. Полежаев начал работать в этом институте в должности старшего научного сотрудника в Лаборатории механики развития организма, руководимой проф. Д.П. Филатовым, в последующем был ученым секретарем этого института, а с 1947 г. стал заведовать лабораторией, называвшейся сначала "Лаборатория проблем регенерации", а далее, вплоть до 1975 г. — "Лаборатория экспериментальной морфологии животных". Свою работу в этом институте Л.В. Полежаев дважды прерывал (с осени 1941 г. до конца 1942 г. служил в эвакогоспитале 3119 в должности начальника Лаборатории клинического анализа; с 1951 по 1954 г. не работал из-за тяжелой болезни).

В 1975 г. Л.В. Полежаев начал работать в Институте общей генетики им. Н.И. Вавилова АН

СССР, где директором в то время был академик АН СССР Н.П. Дубинин. С 1983 г. Л.В. Полежаев — заведующий Лабораторией экспериментальной нейрогенетики этого института, в 1989 г. переведен на должность главного научного сотрудника, с 1992 г. по 19 ноября 2000 г. (день смерти Льва Владимировича) — главный научный сотрудник-консультант.

Научной работой Л.В. Полежаев начал заниматься с 1-го курса института и, будучи студентом, выполнил три свои первые научные работы, опубликованные в 1933 г. В 1936 г. Л.В. Полежаев был утвержден в ученой степени кандидата биологических наук без защиты диссертации, а в 1940 г., т.е. в возрасте 30 лет, защитил диссертацию на соискание ученой степени доктора биологических наук. В январе 1951 г. Льву Владимировичу присвоено звание профессора, в 1990 г. он был избран академиком Академии естественных наук РФ.

Работы Л.В. Полежаева относятся к области экспериментальной эмбриологии и регенерации органов и тканей у развивающихся и взрослых амфибий и млекопитающих. Обладая огромной эрудицией и научной интуицией, смелый и оригинальный экспериментатор, Л.В. Полежаев несколько десятилетий работал на переднем крае исследований по проблемам регенерации. Уже в 30—40-е годы часть работ Л.В. Полежаева была опубликована в европейских научных журналах, благодаря чему он получил международную известность и признание среди эмбриологов и исследователей в области проблем регенерации. Л.В. Полежаев был членом Московского научного общества анатомов, гистологов и эмбриологов и Московского общества испытателей природы. В 1948 г. по представлению известных зарубежных исследователей Лев Владимирович был избран действительным членом Международного института эмбриологии (Уtrecht, Голландия), а в 1965 г. — членом Международного общества биологов развития (Хельсинки, Финляндия). По предложению Американского общества биологов развития в 1972 г. в США были опубликованы две монографии Л.В. Полежаева. В 1989 г. он был избран членом редколлегии международного журнала "Journal of Neural Transplantation and Plasticity", издаваемого в Лондоне.

Параллельно с профессорами А.Н. Студитским и Л.Д. Лиознером Л.В. Полежаев был одним из первых исследователей не только в России, но и в мире, кто в конце 40-х — начале 50-х годов перешел к систематическому изучению регенерационной способности органов и тканей у млекопитающих. Главной задачей Л.В. Полежаева было изучение проблемы утраты регенерационной способности (происходящей в процессах онто- и филогенеза, а также после повреждающих воздействий, в частности ионизирующей радиацией) и попытка восстановления (созданием определенных условий) утра-

ченной регенерационной способности некоторых органов и тканей у амфибий и млекопитающих. Сюда относятся работы по восстановлению регенерационной способности конечности у бесхвостых амфибий, по восстановлению регенерационной способности костей свода черепа, тканей зуба, мышцы сердца у млекопитающих, а также работы по стимуляции физиологической регенерации нервной ткани коры больших полушарий у млекопитающих и некоторые другие работы.

С 1985 г. Л.В. Полежаев занимался трансплантицией ткани мозга у лягушек и крыс. Установлено, что эмбриональная ткань мозга крыс, пересаженная в головной мозг взрослым крысам, перенесшим воздействие гипоксии, вызывающей массовую дистрофию нейронов, приводит к нормализации значительного количества обратимо дистрофированных нейронов.

Лев Владимирович всегда стремился к тому, чтобы результаты его биологических исследований могли быть использованы в медицинской практике. Так, Л.В. Полежаев предложил "Метод деструкции" для изучения возможности восстановления регенерации костей свода черепа, не регенерирующих у ряда видов взрослых млекопитающих (собак, крыс, мышей) и человека. Метод был разработан совместно с сотрудниками лаборатории, руководимой Л.В. Полежаевым. В экспериментах на собаках получено полное замещение дефектов черепа регенерирующей костью, полноценной по анатомическому и гистологическому строению, на площади дефекта до 20 см². Метод испытывался в хирургической клинике (250 операций на людях) и дал положительные результаты. Вместе с сотрудниками своей лаборатории, сотрудниками Института органической химии им. Н.Д. Зелинского АН СССР и Института кардиологии им. А.Л. Мясникова АМН СССР Л.В. Полежаев провел работу под названием "Средство для лечения инфарктов миокарда — метапроперол". Материалы этой работы были признаны Государственным Комитетом СССР по делам изобретений и открытий как изобретение (авторское свидетельство 1022710 от 15 февраля 1983 г.).

Л.В. Полежаевым проведена большая работа в области теории регенерационного процесса и сделан ряд научных обобщений: сформулированы основной закон регенерации, представления о двух фазах регенерационного процесса, об определяющей роли интенсивности деструктивных процессов поврежденного органа в судьбе восстановительного процесса (последует ли регенерация или рубцевание), установлена и сформулирована неизвестная ранее закономерность утраты и восстановления регенерационной способности органов и тканей у животных, в результате чего сформулирована проблема и создано новое направление в изучении процессов регенерации. Государственный комитет СССР по делам изобретений и открытий при-

знал научным открытием материалы, изложенные Л.В. Полежаевым в работе "Закономерность утраты и восстановления регенерационной способности конечностей у позвоночных" (диплом на открытие № 144, 1974 г.).

За 60 с лишним лет научной деятельности Л.В. Полежаевым опубликовано 370 научных работ, в числе которых 9 монографий. Главные работы — экспериментальные и характеризуются новизной и разнообразием. Почти до последних лет своей долгой творческой жизни Лев Владимирович не только постоянно обдумывал, как поставить все новые и новые эксперименты для решения интересующих его проблем, но и сам "работал руками".

Л.В. Полежаев известен и как организатор в области науки. Им было организовано большое количество научных конференций и совещаний по во-

просам регенерации и клеточного деления, по вопросам нейротрансплантации. Под его редакцией опубликовано несколько сборников научных трудов этих конференций и совещаний. Под руководством Л.В. Полежаева выполнено и защищено большое количество диссертаций, опубликовано более 400 научных работ. Исходя из работ Л.В. Полежаева, проводятся научные исследования в ряде отечественных и зарубежных лабораторий.

Л.В. Полежаев работал до последних дней своей жизни, работал потому, что не мыслил себя вне науки.

На протяжении 62 лет верной спутницей Л.В. Полежаева была жена — Ольга Петровна Полежаева. Ей и их дочери, Елене Львовне, наше глубокое соболезнование.

Ученики и сотрудники Л.В. Полежаева

Biological series
Volume 106, Part 4
2001

C O N T E N T S

Fedosenko A.K., Weinberg P.J. The on status of the Pamir argali populations in Tadzhikistan and Kirghizstan	3
Tomkovich P.S. Breeding biology of the Great Knot, <i>Calidris tenuirostris</i>	13
Orlov A.M. Features of spatial and vertical distribution of representatives of the Oregonian ichthyofauna off the Asian coasts	23
Nikitsky N.B., Semenov V.B. To the knowledge of the beetles (<i>Coleoptera</i>) of the Moscow region	38
Koroleva N.E. Syntaxonomical survey of mountain tundra vegetation of Khibin Mountain	50
Baikova E.V. Structure of trichomes in the genus <i>Salvia</i> (<i>Lamiaceae</i>)	58
Maslov A.A. Dynamics of tree stand and understorey in oligotrophic forested bog near Zvenigorod (Moscow region): a conceptual model of processes on decades time scale	71

Scientific communications

Prokhorov V.P., Armenskaya N.L. Coprophilous perithecioides ascomycetes from European part of Russia	78
Golubev V.N. Winter blossom of the south coast of Crimea	83

Losses of science

To the memory of Lev Vladimirovich Polejaev	86
---	----

“Бюл. МОИП. Отд. биол.” 2001. Т. 106. Вып. 3 вышел в свет 14.08.2001
