

Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего образования
«Тверской государственный университет»
Русское Ботаническое Общество



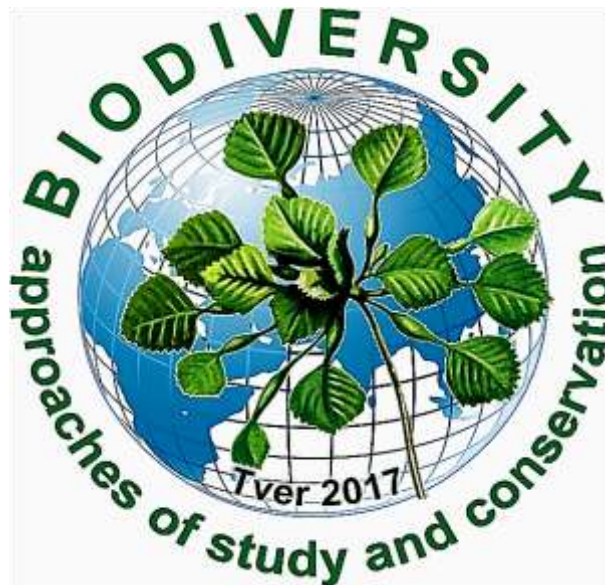
БИОРАЗНООБРАЗИЕ: ПОДХОДЫ К ИЗУЧЕНИЮ И СОХРАНЕНИЮ

**Материалы
Международной научной конференции,
посвященной 100-летию кафедры ботаники
Тверского государственного университета
(г. Тверь, 8–11 ноября 2017 г.)**

ТВЕРЬ 2017



Tver State University
Russian Botanical Society



BIODIVERSITY:

APPROACHES OF STUDY AND CONSERVATION

Proceedings
of the International Scientific Conference
dedicated to 100th anniversary
of the Department of Botany, Tver State University
(Tver, November 8-11, 2017)

TVER 2017

УДК 574(082)
ББК 28.0я43
Б 63

Б 63 БИОРАЗНООБРАЗИЕ: ПОДХОДЫ К ИЗУЧЕНИЮ И СОХРАНЕНИЮ: материалы Международной научной конференции, посвященной 100-летию кафедры ботаники Тверского государственного университета (г. Тверь, 8–11 ноября 2017 г.) / отв. ред. А.А. Нотов. – Тверь: Твер. гос. ун-т, 2017. – 438 с.

ISBN 978-5-7609-1271-8

Рассмотрены современные подходы к изучению биоразнообразия. Приведены материалы о ботанико-географическом анализе разных компонентов флоры, структурном разнообразии растений и лишайников. Обсуждается проблема сохранения биоразнообразия, подходы к анализу инвазионных видов.

Предназначено для научных работников, ботаников, флористов, специалистов по рациональному природопользованию, студентов биологических специальностей, может представлять интерес для учителей средних школ, любителей природы.

BIODIVERSITY: APPROACHES OF STUDY AND CONSERVATION: Proceedings of the International Scientific Conference dedicated to 100th anniversary of the Department of Botany of Tver State University (Tver, 8–11 November 2017) / Edited by A.A. Notov.– Tver: Tver State Univ. Press, 2017. – 438 p.

Proceedings review current approaches to biodiversity research. The book covers issues of research in phylogeography including botanical and geographical analysis of the different components of flora, structural diversity of plants and lichens and methodology of morphological research. It also discusses conservation of biodiversity, approaches to research of biology of invasive species as a threat to regional biodiversity.

This book is aimed for researchers, professionals in botany, floristics, environmental management, students in biological disciplines. It might be of interest to, highschoolteachers and amateur biologists and naturalists.

УДК 574(082)
ББК 28.0я43

*Организация и проведение конференции, издание сборника материалов
поддержано грантом Российского Фонда Фундаментальных Исследований
(проект № 17-04-20575-2)*

ISBN 978-5-7609-1271-8

© Коллектив авторов, 2017
© Тверской государственной университет, 2017

Содержание

| | |
|--|----|
| ПРЕДИСЛОВИЕ | 10 |
| ИНВАЗИОННЫЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ НА АНТАРКТИЧЕСКОМ КОНТИНЕНТЕ | |
| М.П. Андреев В.И. Дорофеев, Л.Е. Курбатова | 11 |
| АНОМАЛИИ ГЕНЕРАТИВНОЙ СФЕРЫ У МОНОПОДИАЛЬНО-РОЗЕТОЧНЫХ РАСТЕНИЙ | |
| Е.А. Андреева, Г.И. Жуков, А.И. Кузнецова, А.Н. Доброхотова, У.А. Сенченко..... | 14 |
| РАСТИТЕЛЬНОСТЬ КРУПНЫХ ОЗЁР ЮГО-ЗАПАДНОГО НЕЧЕРНОЗЕМЬЯ РОССИИ (В ПРЕДЕЛАХ БРЯНСКОЙ ОБЛАСТИ) | |
| Л.Н. Анищенко, Е.А. Петракова, Ю.А. Ворочай..... | 17 |
| ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННЫЕ ОТНОШЕНИЯ ПРИ РАЗВИТИИ ПОБЕГОВЫХ СИСТЕМ ДЕРЕВЬЕВ УМЕРЕННОЙ ЗОНЫ | |
| И.С. Антонова, В.А. Барт | 21 |
| РОД <i>BRYORIA</i> BRODO & D. HAWKSW. В МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ | |
| Е.А. Аристархова, Е.Г. Сулова..... | 25 |
| ПОТЕНЦИАЛЬНАЯ И РЕАЛЬНАЯ СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ВИДОВ <i>RHODODENDRON</i> : СОСТОЯНИЕ ГЕНЕРАТИВНЫХ ПОЧЕК ОТ ИХ ЗАЛОЖЕНИЯ ДО ЦВЕТЕНИЯ | |
| А.А. Бабро, И.И. Шамров | 28 |
| НОВЫЕ ПОДХОДЫ К МОДЕЛИРОВАНИЮ РАЗВИТИЯ ПОБЕГОВЫХ СИСТЕМ ДЕРЕВЬЕВ УМЕРЕННОЙ ЗОНЫ | |
| В.А. Барт, И.С. Антонова | 31 |
| ПРОБЛЕМЫ ИЗУЧЕНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ЗЕЛЕННЫХ МОНАД НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ РОССИИ | |
| О.Н. Болдина, А.А. Луговая | 32 |
| ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ПАМЯТНИКА ПРИРОДЫ «БОЛОТО АНТОНОВСКОЕ» | |
| Е.А. Борисова, А.А. Курганов, М.П. Шилов, Д.А. Мишагина | 36 |
| ВИДОВОЕ БОГАТСТВО ТРАВЯНИСТЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ ПРИ РАЗНЫХ РЕЖИМАХ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ (НА ПРИМЕРЕ ЦЕНТРАЛЬНО-ЛЕСНОГО ЗАПОВЕДНИКА) | |
| В.П. Бородулина, О.В. Чередниченко..... | 40 |
| РЕИНТРОДУКЦИЯ РАСТЕНИЙ – ПЕРСПЕКТИВНЫЙ СПОСОБ СОХРАНЕНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ | |
| В.П. Викторов, Е.В. Черняева, П.В. Левченко..... | 43 |
| НЕКОТОРЫЕ ПРОЯВЛЕНИЯ ВНУТРИОРГАНИЗМЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ В РОДЕ <i>SAMPANULA</i> | |
| В.П. Викторов, Н.Г. Куранова..... | 47 |
| АЛГОРИТМЫ РАЗВИТИЯ ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА (НА ПРИМЕРЕ ВИДОВ РОДА <i>EUPHORBIA</i>) | |
| Г.Ю. Виноградова | 51 |
| СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЧУЖЕРОДНЫХ ФРАКЦИЙ ФЛОР ЖЕЛЕЗНЫХ ДОРОГ МОСКВЫ И ТВЕРИ | |
| Ю.К. Виноградова, А.А. Нотов, <u>В.Д. Бочкин</u> , А.В. Баринов | 55 |
| К ЭМБРИОЛОГИИ ПОДСОЛНЕЧНИКА: РАННИЕ ЭТАПЫ ФОРМИРОВАНИЯ РЕПРОДУКТИВНЫХ СТРУКТУР У ДИКИХ ВИДОВ ПОДСОЛНЕЧНИКА <i>HELIANTHUS CILIARIS</i> И <i>H. TUBEROSUS</i> (ASTERACEAE) | |
| О.Н. Воронова, А.А. Бабро | 60 |
| ТЕМНОХВОЙНЫЕ ЛЕСА ЗАПАДНОГО СКЛОНА ЮЖНОГО УРАЛА (ВЫСОТНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ, ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ) | |
| Ю.П. Горичев..... | 64 |
| ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА КАК ФАКТОР ДИНАМИКИ БИОРАЗНООБРАЗИЯ | |
| Е.А. Григорьева, <u>К.Р. де Фрейтас</u> | 68 |
| НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ АНАЛИЗА БИОРАЗНООБРАЗИЯ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «ЮГЫД ВА» | |
| Ю.В. Гуловских, Н.Ю. Егорова, Т.Л. Егошина, Н.И. Катаргина | 72 |
| THE INVASIVE SPECIES OF THE ROMENSKO-POLTAVSKY GEOBOTANICAL DISTRICT AND STAROBILSK GRASS-MEADOW STEPPE (UKRAINE) | |
| Т.С. Dvirna, О.О. Kucher..... | 76 |
| АНАТОМИЯ И ДИАГНОСТИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ ПЛОДОВ <i>LEONURUS CARDIACA</i> L. И ИХ СОХРАННОСТЬ В УСЛОВИЯХ КОЛЛЕКЦИОННОГО ХРАНЕНИЯ | |
| А.Г. Девятков, Е.Ю. Бабаева, А.С. Обозная | 78 |

| | |
|--|-----|
| ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ МХИ ПОСЕЛКА КОАШВА (МУРМАНСКАЯ ОБЛАСТЬ, ХИБИНСКИЕ ГОРЫ) | |
| Т.П. Другова | 81 |
| ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ РУКОКРЫЛЫХ ТВЕРСКОГО ВЕРХНЕВОЛЖЬЯ | |
| А.А.Емельянова, Е.А. Христенко | 85 |
| ПОЛЕВИЦА СВЕТЛАЯ (<i>AGROSTIS DILUTA</i> KURCZ.) В ПОЙМЕННЫХ ЛУГАХ ДОЛИНЫ СРЕДНЕЙ ЛЕНЫ | |
| Н.Н. Егорова | 90 |
| РЕЗУЛЬТАТЫ 48-ЛЕТНЕГО МОНИТОРИНГА РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПОЙМЕННЫХ ЛУГОВ В МОНОГРАФИЯХ | |
| И.М. Ермакова, Н.С. Сугоркина | 93 |
| ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ <i>CYPRIPEDIUM CALCEOLUS</i> L. В РОССИИ | |
| Е.Л. Железная, Р. Гарджуло, М.Ф. Фэй..... | 97 |
| АДВЕНТИВНЫЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ НА ПОДКОРМОЧНЫХ ПЛОЩАДКАХ В НАЦИОНАЛЬНОМ ПАРКЕ «ЗАВИДОВО» | |
| Д.В. Жуков, В.И. Фертиков, В.Ю. Луговская, У.А. Сенченко | 100 |
| КОНЦЕПЦИЯ ПОЛИВАРИАНТНОСТИ РАЗВИТИЯ БИОСИСТЕМ И ПОДХОДЫ К ИЗУЧЕНИЮ И СОХРАНЕНИЮ БИОРАЗНООБРАЗИЯ | |
| Л.А. Жукова, А.А. Нотов | 104 |
| ЗАКОНОМЕРНОСТИ СТРУКТУРНО-РАЗМЕРНЫХ ТРАНСФОРМАЦИЙ БИОСИСТЕМ | |
| Р.М. Зелеев..... | 107 |
| ПАРАМЕТРИЧЕСКИЙ СПОСОБ ВИЗУАЛИЗАЦИИ СТРУКТУРЫ КОНСОРЦИИ И ВОЗМОЖНОСТИ ЕГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ В БИОИНДИКАЦИИ (НА ПРИМЕРЕ <i>BETULA PENDULA</i> ROTH. И <i>TILIA CORDATA</i> MILL.) | |
| Р.М. Зелеев, Н.В. Турмухаметова | 111 |
| ВЛИЯНИЕ ФИТОГЕННОГО ПОЛЯ <i>ARTEMISIA SALSOLOIDES</i> WILLD. (<i>ASTERACEAE</i>) НА ВИДЫ КАЛЬЦЕФИЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ В БАССЕЙНЕ СРЕДНЕГО ДОНА | |
| Т.Е. Зенкина, В.А. Сагалаев | 118 |
| ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ МОРФОЛОГИЯ – КЛЮЧ К ПОНИМАНИЮ ЭЛЕМЕНТОВ РАЗНООБРАЗИЯ ОРГАНИЗМОВ ПРОШЛОГО (НА ПРИМЕРЕ АРХЕОПТЕРИКСА) | |
| А.В. Зиновьев..... | 121 |
| БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ РЕДКИХ РАСТЕНИЙ В ПОЛОСЕ ОТЧУЖДЕНИЯ ЖЕЛЕЗНЫХ ДОРОГ СЕВЕРНОЙ БЕЛАРУСИ | |
| В.В. Ивановский..... | 124 |
| ГЕРБАРИЙ ПСКОВСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА И ЕГО РОЛЬ В ИЗУЧЕНИИ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ | |
| А.В. Истомин, Н.Б. Истомина, О.В. Лихачева, Д.Н. Судницына..... | 127 |
| ИНВАЗИОННЫЕ РАСТЕНИЯ НА РЕГИОНАЛЬНЫХ ОСОБО ОХРАНЯЕМЫХ ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЯХ МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ | |
| Н.Г. Кадетов, Е.Г. Сулова | 131 |
| ИНОРОДНЫЕ ВИДЫ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В ГОРОДСКИХ ЛЕСАХ ТЮМЕНИ | |
| М.Н. Казанцева, П.А. Казанцев..... | 133 |
| МОНИТОРИНГ ДИНАМИКИ ТРАВЯНО-КУСТАРНИЧКОВОГО ЯРУСА ПОСЛЕ ГИБЕЛИ ДРЕВОСТОЯ В ОЧАГЕ ПОРАЖЕНИЯ КОРОЕДОМ-ТИПОГРАФОМ | |
| А.А. Каплевский, Н.Г. Уланова | 137 |
| ЭКОЛОГИЯ ЦВЕТЕНИЯ <i>SALVIA AUSTRIACA</i> JACQ. (КРАСНАЯ КНИГА РОСТОВСКОЙ ОБЛАСТИ) В УСЛОВИЯХ БОТАНИЧЕСКОГО САДА ЮФУ | |
| Т.А. Карасёва..... | 142 |
| ПРИМЕНЕНИЕ СТРУКТУРЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПРИЗНАКОВ ДЛЯ ОЦЕНКИ СОСТОЯНИЯ ЗЛАКОВ | |
| В.Е. Кардашевская | 145 |
| ОСОБЕННОСТИ РОСТА СОСНЫ РАЗНЫХ КАТЕГОРИЙ ЖИЗНЕННОГО СОСТОЯНИЯ В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ ПРОИЗРАСТАНИЯ | |
| П.Н. Катютин, Н.И. Ставрова, В.В. Горшков | 150 |
| МОНИТОРИНГ ЖИЗНЕННОСТИ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ <i>TULIPA GESNERIANA</i> L. В НИЖНЕМ ПОВОЛЖЬЕ | |
| А.С. Кашин, Н.А. Петрова, И.В. Шилова, А.С. Пархоменко, Е.В. Угольниковы | 153 |
| МОНИТОРИНГ ИСКУССТВЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ <i>TRAPA NATANS</i> L. (<i>TRAPACEAE</i>) В САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ | |
| А.С. Кашин, И.В. Шилова, Н.А. Петрова, Л.В. Куликова | 157 |

| | |
|--|-----|
| ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ ВО ФЛОРЕ ОДЕССЫ | |
| С.Г. Коваленко, Т.В. Васильева, В.В. Немерцалов | 161 |
| НЕКОТОРЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ИЗУЧЕНИЯ ДЕНДРОТРОФНОЙ МИКОБИОТЫ ТЕЛЛЕРМАНОВСКОГО ЛЕСА | |
| Г.Б. Колганихина..... | 165 |
| РАСПРОСТРАНЕНИЕ В РОССИИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА <i>MICAREA</i> FR. | |
| Л.А. Конорева, С.В. Чесноков..... | 169 |
| ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ РАЗНООБРАЗИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ И ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ РАСТЕНИЙ | |
| А.П. Кораблёв, В.Э. Смирнов | 172 |
| ФОРМИРОВАНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ АДАПТИВНОСТИ У КОЛЛЕКЦИОННЫХ ОБРАЗЦОВ <i>LINUM USITATISSIMUM</i> L. РАЗЛИЧНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ В УСЛОВИЯХ СЕВЕРО-ВОСТОКА БЕЛАРУСИ | |
| К.П. Королев..... | 176 |
| ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ФИТОКЛИМАТА ВНУТРИ КРОН <i>QUERCUS PUBESCENS</i> WILLD. И <i>JUNIPERUS EXCELSA</i> VIEB. | |
| С.П. Корсакова, О.А. Ильницкий, А.В. Паштецкий..... | 179 |
| ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ВТОРИЧНОЙ КРОНЫ У НЕКОТОРЫХ АБОРИГЕННЫХ И ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ ГОЛОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ | |
| М.В. Костина, Н.С. Барабанщикова | 183 |
| ОСОБЕННОСТИ БИОГЕОГРАФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ <i>TULIPA GESNERIANA</i> L. В НИЖНЕМ ПОВОЛЖЬЕ И НА ПРИЛЕГАЮЩЕЙ ТЕРРИТОРИИ ПО ДАННЫМ ISSR МАРКИРОВАНИЯ | |
| Т.А. Крицкая, А.С. Кашин, В.А. Данилов..... | 186 |
| ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ТОЧЕЧНЫХ И АМПЛИТУДНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ШКАЛ ДЛЯ СОЗДАНИЯ И ОЦЕНКИ УСПЕХА РАЗВИТИЯ ИСКУССТВЕННЫХ ЦЕНОПОПУЛЯЙ | |
| А.В. Кручонок, Б.Ю. Аношенко, В.В. Титок..... | 190 |
| ДЕЙСТВИЕ ХЛОРИДОВ МЕДИ И НИКЕЛЯ НА НАЧАЛЬНЫЕ ЭТАПЫ ОНТОГЕНЕЗА <i>SPARGANUM EMERSUM</i> RENN. (<i>TYPHACEAE</i>) | |
| Е.Г. Крылова, Е.А. Беляков, А.Г. Лапиров | 193 |
| МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ У ИНВАЗИОННЫХ ВИДОВ <i>AMELANCHIER</i> В ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ | |
| А.Г. Куклина..... | 197 |
| ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ТАКТИКИ <i>BULBOCODIUM VERSICOLOR</i> (KER-GAWL.) SPRENG. НА ВОСТОКЕ АРЕАЛА | |
| Л.В. Куликова, Н.А. Петрова, И.В. Шилова, Т.Б. Решетникова | 201 |
| МИНИАТЮРИЗАЦИЯ ВИДОВ <i>AGROSTIS</i> L. (К ПРОБЛЕМЕ МИНИАТЮРИЗАЦИИ У РАСТЕНИЙ) | |
| Е.И. Курченко, А.А. Хрифонова..... | 204 |
| ДРЕВОВИДНЫЕ ФОРМЫ МОЖЖЕВЕЛЬНИКА ОБЫКНОВЕННОГО В НАЦИОНАЛЬНОМ ПАРКЕ «РУССКИЙ СЕВЕР» | |
| А.А. Кутьев, А.П. Добрынин, Н.Б. Афанасьева..... | 207 |
| СОХРАНЕНИЕ ЛЕКАРСТВЕННЫХ РЕДКИХ И ИСЧЕЗАЮЩИХ ВИДОВ ФЛОРЫ СИБИРИ И ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА В КОЛЛЕКЦИЯХ БОТАНИЧЕСКОГО САДА ВИЛАР | |
| М.А. Кытина, Ю.М. Минязева | 210 |
| СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ РЯДА ОСНОВНЫХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ <i>ISOËTES</i> <i>LACUSTRIS</i> : РЕЗУЛЬТАТЫ ПОЛЕВОГО ИЗУЧЕНИЯ В ОЗЕРАХ ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ | |
| А.Г. Лапиров, Е.А. Беляков | 213 |
| ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ МОХООБРАЗНЫХ КАМЕНИСТЫХ ОБНАЖЕНИЙ НИЖЕГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ | |
| Т.А. Ларина, А.А. Шестакова..... | 217 |
| ПРИРОДООХРАНЯЯ ЦЕННОСТЬ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ПРОЕКТИРУЕМЫХ ООПТ НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ | |
| Н.С. Ликсакова, И.А. Сорокина | 221 |
| ПОЧЕМУ РАЗМЕРЫ РАСТЕНИЙ ТАКЖЕ ВАЖНЫ | |
| М.В. Марков | 224 |
| ДИНАМИКА ТАКСОНОМИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ПОЙМЕННОГО ЛУГА НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «УГРА» ПРИ РАЗНОМ АНТРОПОГЕННОМ ВОЗДЕЙСТВИИ НА ОСНОВЕ ДАННЫХ МНОГОЛЕТНЕГО МОНИТОРИНГА | |
| Ф.А. Маслов, В.Г. Петросян, Е.И. Курченко, И.М. Ермакова, Н.С. Сугоркина | 229 |
| СОСТАВ ПЛЕЙСТОЦЕНОВОЙ МЕГАФАУНЫ ПО НАХОДКАМ В БАССЕЙНЕ РЕКИ ВЯТКИ И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ПАЛЕОГЕОГРАФИЧЕСКОЙ РЕКОНСТРУКЦИИ | |
| В.В. Масютин, И.А. Жуйкова | 233 |

| | |
|---|-----|
| ПРОЛЕПТИЧЕСКОЕ И СИЛЛЕПТИЧЕСКОЕ ВЕТВЛЕНИЕ ПОБЕГОВ У ХВОЙНЫХ Д.Л. Матюхин | 237 |
| ЭТАПЫ ИЗУЧЕНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ГРИБОВ В ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ А.Г. Медведев, С.А. Курочкин..... | 239 |
| КОМПЛЕКСНЫЙ БИОМОНИТОРИНГ ЭКОСИСТЕМ ВЕРХНЕВОЛЖЬЯ КАК КОМПОНЕНТ РЕГИОНАЛЬНОЙ СТРАТЕГИИ СОХРАНЕНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ А.Ф. Мейсурова, А.А. Нотов, Л.В. Зуева, В.А. Нотов, Е.А. Андреева, С.А. Иванова | 243 |
| ОЦЕНКА ФИТОРАЗНООБРАЗИЯ ПРИРОДНЫХ КОМПЛЕКСОВ ЮГО-ВОСТОЧНОГО КРЫМА Л.П. Миронова..... | 246 |
| ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ ЕЛИ СИБИРСКОЙ НА КОЛЬСКОМ ПОЛУОСТРОВЕ А.Е. Мишко, В.В. Горшков, Н.И. Ставрова | 250 |
| СОХРАНЕНИЕ РАЗНООБРАЗИЯ ЛИХЕНОБИОТЫ И ПРОБЛЕМА УРОВНЯ: СООБЩЕСТВО ИЛИ ЛАНДШАФТ? Е.Э. Мучник | 254 |
| ФОРМИРОВАНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ТРАВЯНИСТЫХ ОРНИОРРИЗЫ (RUBIACEAE) В ТРОПИЧЕСКИХ ЛЕСАХ ТАИЛАНДА А.А. Набатов, И.А. Шанцер | 258 |
| АМАНИТАСЕAE В НАЦИОНАЛЬНОМ ПАРКЕ «МАРИЙ ЧОДРА» Ш.З. Нагуманов | 263 |
| ОСОБЕННОСТИ ИНТРОДУКЦИИ ЭХИНАЦЕИ ПУРПУРНОЙ В ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ Н.М. Найда..... | 264 |
| ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГИС ПРИ ОЦЕНКЕ АНТРОПОГЕННОЙ ТРАНСФОРМАЦИИ ЭКОСИСТЕМ И ОПРЕДЕЛЕНИИ КЛЮЧЕВЫХ БОТАНИЧЕСКИХ ТЕРРИТОРИЙ (НА ПРИМЕРЕ ФЕРГАНСКОЙ ДОЛИНЫ) Н.М. Наралиева, Ф.И. Каримов, Н.Ю. Бешко | 267 |
| ГЕОБОТАНИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ СЕВЕРНОЙ КОРЯКИИ (КАМЧАТСКИЙ КРАЙ): НОВЫЕ ПОДХОДЫ В.Ю. Нешатаева, В.Е. Кириченко, В.Ю. Нешатаев..... | 270 |
| ПРОБЛЕМЫ И ПУТИ СОХРАНЕНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ВАЛДАЙСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ В.И. Николаев..... | 275 |
| ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ПОДВОДНЫХ СВЕТОЛОВУШЕК ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ВИДОВОГО СОСТАВА ПРЕСНОВОДНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ Н.Е. Николаева | 278 |
| КОНЦЕПЦИЯ МОДУЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ КАК МЕТОДИЧЕСКАЯ ОСНОВА ФУНДАМЕНТАЛЬНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ БИОРАЗНООБРАЗИЯ А.А. Нотов | 281 |
| ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЕ ПРОЕКТЫ ШКОЛЬНИКОВ КАК СРЕДСТВО ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ВОСПИТАНИЯ..... | 286 |
| В.А. Нотов, Г.П. Королёва, Э.М. Гринёва, Т.А. Иванова, М.Е. Горшкова, А.З. Эргашева, В.П. Холодова, В.С. Буянская, М.А. Ванифатов, Р.А. Садыхов | 286 |
| ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ПОДХОД К ИЗУЧЕНИЮ И ОЦЕНКЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ Г.Н. Огуреева..... | 289 |
| ПОЛИАНДРИЯ И АНДРОМОНОЭЦИЯ: ВЗАИМОСВЯЗЬ МЕРИЗМА ЦВЕТКА И ТИПОВ ПОЛОВОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ В СЕМЕЙСТВЕ ARALIACEAE А.А. Оскольский, Д.Д. Соколов, М.С. Нуралиев | 293 |
| ВСТРЕЧАЕМОСТЬ И ИНВАЗИОННАЯ АКТИВНОСТЬ ВИДОВ РОДА <i>ALCHEMILLA</i> L. ЮЖНО-УРАЛЬСКОГО ЗАПОВЕДНИКА (РЕСПУБЛИКА БАШКОРТОСТАН) Д.В. Пакина, А.В. Чкалов | 296 |
| ИНВАЗИОННЫЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ НА ТЕРРИТОРИИ ООПТ В БРЯНСКОЙ ОБЛАСТИ Н. Н. Панасенко..... | 299 |
| ЗАВИСИМОСТЬ ИНТЕНСИВНОСТИ ФОТОСИНТЕЗА <i>LAURUS NOBILIS</i> L. ОТ ФАКТОРОВ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ (ТВ, I-ФАР, ДВОЗ.), ТЕМПЕРАТУРЫ ЛИСТЬЕВ, ТРАНСПИРАЦИИ И ИХ ИЗМЕНЕНИЕ В ХОДЕ ВЕГЕТАЦИИ В УСЛОВИЯХ ЮБК А.В. Паштецкий, Ю.В. Плугатарь, О.А. Ильницкий, С.П. Корсакова, М.С. Ковалев, А.Т. Гиль..... | 302 |
| РАСТИТЕЛЬНОСТЬ МИНЕРАЛЬНЫХ ОСТРОВОВ СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ЗАПОВЕДНИКА ПОЛИСТОВСКИЙ Е.А. Петрова, О.В. Галанина, Д.А. Вальцев..... | 307 |
| О ЖИЗНЕННОЙ ФОРМЕ ВЬЮНКА ПОЛЕВОГО Л.В. Петухова, Е.Н. Степанова | 309 |

| | |
|---|-----|
| РАЗНООБРАЗИЕ СТРОЕНИЯ И ВЕТВЛЕНИЯ КОРНЕЙ У ОДНОДОЛЬНЫХ | |
| М.Е. Площинская | 312 |
| ВОЗМОЖНОСТЬ ИНВАЗИЙ ПРИ ПОСАДКАХ ДИКОРΟΣОВ В ЕСТЕСТВЕННЫЕ ФИТОЦЕНОЗЫ | |
| Г.А. Полякова, П.Н. Меланхолин | 316 |
| ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ МЕСТООБИТАНИЙ <i>CREPIS SIBIRICA</i> L. | |
| Т.А. Полянская | 319 |
| ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ И ОТНОСИТЕЛЬНОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ ЕЛИ НА ВОСТОКЕ ЕВРОПЫ И В СИБИРИ | |
| П.П. Попов | 323 |
| АДВЕНТИЗАЦИЯ БИОТЫ ЦЕНТРАЛЬНЫХ РАЙОНОВ ЕВРАЗИИ (НА ПРИМЕРЕ ИРКУТСКОЙ ОБЛАСТИ) | |
| В.А. Преловский, Ю.С. Малышев | 327 |
| ОПЫТ ПРИМЕНЕНИЯ ДВУХ МЕТОДИК ОПИСАНИЯ ТРАВЯНО-КУСТАРНИЧКОВОГО ЯРУСА НА ПОСТОЯННЫХ ПРОБНЫХ ПЛОЩАДЯХ В ЕЛЬНИКАХ ЦЕНТРАЛЬНО-ЛЕСНОГО ЗАПОВЕДНИКА | |
| М.Ю. Пукинская, К.В. Щукина, Д.С. Кессель, А.П. Кораблев | 330 |
| ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЭПИФИТНЫХ ЛИШАЙНИКОВ ГОРОДА КАЛИНИНГРАДА | |
| А.В. Пунгин, Д.А. Парфёнова | 334 |
| МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ЗАПРЕТЫ В ЭВОЛЮЦИИ ЦВЕТКА | |
| М.В. Ремизова, Д.Д. Соколов | 339 |
| ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ФЛОРЫ ГОРОХОВЕЦКОГО ОТРОГА | |
| Р.В. Репкин | 343 |
| ПРОГРЕССИРУЮЩИЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ (НА ПРИМЕРЕ КАЛУЖСКОЙ ОБЛАСТИ) – ИЗМЕНЕНИЯ ЗА 100 ЛЕТ | |
| Н.М. Решетникова | 346 |
| БИОГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОРЯДКА CELASTRALES: ЧТО ОН ДАЕТ В ПОНИМАНИИ ФИЛОГАЕНИИ ТАКСОНА? | |
| И.А. Савинов | 350 |
| ПРОБЛЕМЫ СОХРАНЕНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ПРИ ИСКУССТВЕННОМ ВОЗОБНОВЛЕНИИ В СОСНЯКАХ | |
| Н.П. Савиных, О.Н. Пересторонина, С.В. Шабалкина | 353 |
| ФИТОЦЕНОТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ СТЕПНОЙ БИОТЫ ПРИКАСПИЙСКОЙ НИЗМЕННОСТИ (В ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ) | |
| И.Н. Сафронова | 357 |
| ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ОСОБЕЙ СЕМЕННОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ НА РАННИХ ЭТАПАХ ОНТОГЕНЕЗА У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ КАЛИН | |
| А.Н. Сахоненко, Д.Л. Матюхин | 360 |
| ОПЫТ СОВМЕСТНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ МЕТОДОВ КЛАССИФИКАЦИИ Ж. БРАУН-БЛАНКЕ И КАРТОГРАФИРОВАНИЯ НА СЕТОЧНОЙ ОСНОВЕ ДЛЯ ИНВЕНТАРИЗАЦИИ ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ БАССЕЙНА ВЕРХНЕГО ДНЕПРА | |
| Ю.А. Семенищенков | 364 |
| СОВРЕМЕННАЯ ФЛОРИСТИЧЕСКАЯ СВОДКА КАК ВСЕОБЪЕМЛЮЩАЯ ИНВЕНТАРИЗАЦИЯ ФЛОРЫ: КОНЦЕПЦИИ И ПОДХОДЫ (НА ПРИМЕРЕ «ФЛОРЫ УЗБЕКИСТАНА») | |
| А.Н. Сенников, К.Ш. Тожибаев, Ф.О. Хасанов, Н.Ю. Бешко | 367 |
| ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ОСНОВА СОХРАНЕНИЯ БИОЛОГИЧЕСКОГО И ЛАНДШАФТНОГО РАЗНООБРАЗИЯ СУБТРОПИЧЕСКОЙ ЗОНЫ КОЛХИДСКОГО ЛЕСА СЕВЕРНОГО КАВКАЗА | |
| К.П. Скипина | 371 |
| МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЦВЕТКА ПРОСТРЕЛА КИТАЙСКОГО (<i>PULSATILLA CHINENSIS</i> (BUNGE) REGEL) В УСЛОВИЯХ ЮГА ПРИМОРСКОГО КРАЯ | |
| О.В. Сметанина | 374 |
| МОРФОЛОГИЯ И МОРФОГЕНЕЗ ЦВЕТКА <i>MELANOPHYLLA</i> (TORRICELLIACEAE) – ПРЕДСТАВИТЕЛЯ БАЗАЛЬНОЙ ГРАДЫ ПОРЯДКА АРИALES | |
| Д.Д. Соколов, П.В. Карпунина, М.С. Нуралиев, А.А. Оскольский | 378 |
| МОРФОГЕНЕЗ ПАРАФИЛЛИЕВ В РАЗНЫХ ГРУППАХ БОКОПЛОДНЫХ МХОВ | |
| У.Н. Спирина, Т.В. Воронкова, М.С. Игнатов | 379 |
| ВОСПРОИЗВОДСТВО ДУБОВЫХ ЛЕСОВ КАК СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ КОРЕННЫХ БИОЦЕНОЗОВ ЛЕСОСТЕПИ | |
| В.Г. Стороженко, В.В. Чеботарёва, П.А. Чеботарёв | 381 |
| КРИТЕРИИ ПРИРОДООХРАННОЙ ЦЕННОСТИ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ | |
| В.А. Сукристик, О.И. Сумина | 385 |

| | |
|--|-----|
| ЦЕНОПОПУЛЯЦИОННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НЕКОТОРЫХ БОРЕАЛЬНЫХ ВИДОВ ЛЕСНОЙ ЗОНЫ КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ | |
| В.Н. Сулейманова, Н.Ю. Егорова, Т.Л.Егошина | 389 |
| КАРЬЕРЫ КАК МЕСТООБИТАНИЯ РЕДКИХ ВИДОВ МХОВ И ВОПРОСЫ ИХ ОХРАНЫ | |
| В.В. Телеганова | 392 |
| ЭВОЛЮЦИЯ СТРУКТУРНОГО И МИКРОСТРУКТУРНОГО РАЗНООБРАЗИЯ ЦВЕТКА ОРХИДНЫХ | |
| М. Н. Телепова-Тексье, В.Е. Харченко | 396 |
| ЛИШАЙНИКИ В СТРУКТУРЕ СОСНОВО-КУСТАРНИЧКОВО-СФАГНОВО-КЛАДИНОВЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ СЕВЕРА ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ | |
| Т.Ю. Толпышева, Е.А. Шишконокова | 399 |
| SYNTONIC DIVERGENCE OF PLANTS AND ANIMALS | |
| Andrés Torres..... | 402 |
| ОБ ОСОБЕННОСТЯХ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ИНВАЗИОННЫХ ВИДОВ НА ЮГО-ЗАПАДЕ СРЕДНЕРУССКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ | |
| В.К. Тохтарь, А.Ю. Курской | 404 |
| ИНВАЗИОННЫЕ ВИДЫ ВРЕДИТЕЛЕЙ В НИКИТСКОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ | |
| Н.Н.Трикоз..... | 408 |
| ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АТЛАС БАССЕЙНА РЕКИ КЛЯЗЬМА | |
| Т.А. Трифонова, Р.В. Репкин | 410 |
| ОСНОВНЫЕ ТРЕНДЫ ДИНАМИКИ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ПОСЛЕ ПРИРОДНЫХ И АНТРОПОГЕННЫХ «КАТАСТРОФ» В ЕЛЬНИКАХ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ | |
| Н.Г. Уланова | 414 |
| РАССЕЛЕНИЕ КЛЕНА ЯСЕНЕЛИСТНОГО (ACER NEGUNDO L.) В ЕВРОПЕЙСКОЙ ЛЕСОСТЕПИ НА ПРИМЕРЕ НЕКОТОРЫХ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ПУНКТОВ БЕЛГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ И РЕСПУБЛИКИ ТАТАРСТАН | |
| Е.В. Фатьянова, О.В. Лисицына, И.С. Антонова | 418 |
| TAXONOMIC AND ECOLOGICAL NOTES ON <i>AMORPHOPHALLUS</i> SECT. <i>RHAPHIOPHALLUS</i> FROM MAHARASHTRA, INDIA | |
| A. Chaturvedi, J.V. Gadpayale, S.R. Somkuwar | 421 |
| THE ROLE OF REPRODUCTIVE BIOLOGY IN BIODIVERSITY CONSERVATION | |
| S.V.S. Chauhan, Seema Chauhan..... | 423 |
| УЧЕБНО-ОПЫТНЫЕ УЧАСТКИ ПЕДАГОГИЧЕСКИХ ВУЗОВ КАК ОБЪЕКТЫ СОХРАНЕНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ | |
| Е.В. Черняева, В.П. Викторов, С.К. Пятунина, Н.М. Ключникова..... | 424 |
| АКТУАЛЬНОСТЬ ИДЕЙ АРИСТОТЕЛЯ НА СОВРЕМЕННОМ ЭТАПЕ ИЗУЧЕНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ | |
| К.И. Шоренко | 428 |
| ПРЕДВАРИТЕЛЬНАЯ ИНВЕНТАРИЗАЦИЯ ЛИШАЙНИКОВ И БЛИЗКОРОДСТВЕННЫХ ГРИБОВ НЕКОТОРЫХ ООПТ БЕЛАРУСИ | |
| А.П. Яцына..... | 431 |
| АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ АВТОРОВ | 431 |

ПРЕДИСЛОВИЕ

Понятие «биологическое разнообразие» охватывает полный спектр всех аспектов проявления живых объектов. Сложившаяся угроза исчезновения многих элементов живых систем, в первую очередь видов и целых их комплексов может привести также к утрате уникальных структур и процессов на разных уровнях организации. Все это позволяет отнести проблему сохранения биоразнообразия к разряду наиболее значимых глобальных проблем современности. В настоящее время актуальны следующие направления исследований:

1. Новые подходы к изучению биоразнообразия.
2. Биогеографический анализ разных компонентов биоты.
3. Структурное разнообразие и методы его исследования.
4. Подходы к сохранению биоразнообразия.
5. Инвазионные виды как угроза биоразнообразию.

Отмеченные выше вопросы были рассмотрены на Международной научной конференции «БИОРАЗНООБРАЗИЕ: ПОДХОДЫ К ИЗУЧЕНИЮ И СОХРАНЕНИЮ», посвященной 100-летию кафедры ботаники Тверского государственного университета, которая проходила в г. Твери 8–11 ноября 2017 г.

Программа конференции включала пленарные, секционные заседания, стендовые доклады и круглый стол по теме «Экологическое просвещение и проблема сохранения биоразнообразия».

Надеемся, что представленные материалы будут способствовать дальнейшему развитию методической базы подходов, связанных с изучением и сохранением биоразнообразия.

*Председатель программного комитета
д-р биол. наук, профессор А.А. Нотов*

PREFACE

The concept of «biological diversity» covers the full spectrum of all aspects of manifestations of living objects. The current threat of extinction of many elements of living systems (including species and whole species complexes) potentially leads to the loss of unique structures and processes at all hierarchical levels of organization. All of this allows attributing the problem of biodiversity to the category of the most important global issues of our time. The following areas are relevant for research.

1. Current approaches and methods in biodiversity research.
2. Geographical analysis of different components of biota.
3. Structural diversity and methods of morphological research.
4. Conservation of biodiversity.
5. Invasive species as a threat to regional biodiversity.

The above issues were discussed at the International Conference «BIODIVERSITY: APPROACHES TO STUDY AND CONSERVATION», dedicated to the 100th anniversary of the Department of Botany of Tver State University, which was held in the city of Tver, 8–11 November 2017.

The conference program included plenary sessions and symposia, poster presentations and a workshop on problems of biodiversity research and conservation and their relevance to education.

We hope that the material presented in the book will contribute to further development of the methodological framework of approaches related to the study and conservation of biodiversity.

*Chairman of program committee
professor A.A. Notov*

ИНВАЗИОННЫЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ НА АНТАРКТИЧЕСКОМ КОНТИНЕНТЕ

М.П. Андреев, В.И. Дорофеев, Л.Е. Курбатова

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия,
andreevmp@yandex.ru, vdorofeyev@yandex.ru, korablik-l@mail.ru

INVASIVE PLANT SPECIES ON THE ANTARCTIC CONTINENT

M.P. Andreev, V.I. Dorofeyev, L.E. Kurbatova

Инвазионные, или инвазивные виды — это биологические виды, вышедшие в результате деятельности человека за пределы своего естественного распространения и подавляющие аборигенное биоразнообразие.

Флора Антарктиды насчитывает всего два вида нативных сосудистых растений — *Deschampsia antarctica* (сем. Poaceae) и *Colobanthus quitensis* (сем. Caryophyllaceae). Это положение касается лишь самого антарктического континента и области морской Антарктики, то есть части Антарктического полуострова с близлежащими архипелагами и островами, и не относится к Субантарктике, флора которой существенно богаче и насчитывает не только около 70 видов аборигенных сосудистых растений, но и большое число заносных (Александрова, 1976). В континентальной части Антарктики цветковые растения вообще не встречаются.

В последние годы на континенте стали все чаще обнаруживаться растения, не свойственные антарктической флоре. Случаи заноса пока сравнительно редки и отмечаются лишь вблизи антарктических станций, но в последние годы наметилась тенденция, учащения случаев заноса сосудистых растений на Антарктический континент, а вероятность их выживания заметно увеличилась.

Наиболее вероятной причиной такого явления может служить значительно возросший поток посетителей Антарктиды — участников антарктических экспедиций, исследователей, туристов и большим объемом грузов, доставляемых в Антарктику из самых разных уголков мира. Кроме того, в последнее время существенную роль также играют и изменившиеся климатические условия, позволяющие «пришельцам» прорасти на антарктической почве и существовать какое-то время, по крайней мере, в период короткого и холодного антарктического лета.

Наиболее часто заносы отмечаются в районах морской Антарктики, имеющих более мягкий климат. При этом дальнейшего распространения в регионе таких растений, часто достаточно адаптированных к экстремальным климатическим условиям высоких широт, пока не происходит. Однако, проникнуть в регион, перезимовать и образовать небольшие популяции все-таки удастся, пока лишь единичным видам, таким, например, как мятлики — *Poa annua* L. и *P. pratensis* L. (Karpen, Shröeter, 2002; Smith, 2003; Olech, Chwedoezewska, 2008; Peter et al., 2008), но, как правило, и они и некоторые другие виды из числа заносных более одного сезона не выживают (Smith, 1984; 2003). Обычно эти растения проходят лишь первые этапы вегетации, и если даже они не уничтожались людьми, то им все равно не удавалось пережить суровую антарктическую зиму.

К 2011 году - началу наших исследований, уже было известно несколько видов инвазивных сосудистых растений из семейств: Caryophyllaceae, Chenopodiaceae, Cyperaceae, Fabaceae, Poaceae и Polygonaceae.

За время четырех летних сезонов 2011-2012, 2012-2013, 2013-2014 и 2014-2015 гг., то есть в период работы 57, 58, 59 и 60 Российских антарктических экспедиций на территориях российских станций «Прогресс» и «Новолазаревская», расположенных на континенте, были отмечены многочисленные случаи заноса в общей сложности 9 видов сосудистых растений. Два вида растений были отмечены в последние годы на станции «Беллинсгаузен».

Ниже приведены краткие характеристики сосудистых растений, обнаруженных в Антарктиде в окрестностях российских станций (Андреев и др., 2015). Некоторые определения сделаны по фотографиям.

Сем. Brassicaceae (Cruciferae) — Крестоцветные.

Rorippa palustris (L.) Bess. — Жерушник болотный. Циркумбореальный сорно-прибрежный вид арктических и умеренных широт. Один из самых широко распространенных однолетников умеренных широт Северного полушария. Данный вид расселяется достаточно далеко на юг, вплоть до Южной Америки и Австралии. Его растения производят большое количество очень мелких семян, зародыши которых богаты жирами и углеводами, что очевидно помогает им перезимовывать даже в достаточно суровых условиях. В экстремальных условиях вид может менять свой статус однолетника. Судя по гербарному образцу, да и по времени его фиксации обнаруженный экземпляр развивался 2 года. При этом первый год вегетации 2013/14 г. он завершил стадией цветения, а во второй 2014/15 г. — не только продолжил увеличивать свою биомассу, но и продолжил цветение и начал формировать плоды. Собран в Восточной Антарктиде: Земля Принцессы Елизаветы, Берег Ингрид Кристенсен, Холмы Ларсеманна, территория станции Прогресс, нижняя часть склона восточной экспозиции, 69 23' 30" ю.ш. и 76 23' 90" в.д., 30 м над уровнем моря, 9.02.2015. Собрал К.М. Андреев (LE).

Сем. Caryophyllaceae — Гвоздичные.

Stellaria media (L.) Vill. — Звездчатка средняя, мокрица. Субциркумбореальный сорный вид умеренных и тропических широт, широко распространенный по всему земному шару. В Антарктиде обнаруженное растение развилось до стадии бутонизации и сформировало заметное количество цветков. Российская научная станция Прогресс (Hughes, Convey, 2012). Прогресс, 2013–2014.

Сем. Chenopodiaceae — Маревые.

Atriplex patula L. — Лебеда раскидистая. Циркумбореальный прибрежно-сорный вид умеренных широт. Прогресс, 2011–2012 г.

Chenopodium album L. — Марь белая. Циркумбореальный прибрежно-сорный вид аркто-умеренно-тропических широт. Российская научная станция Новолазаревская, 2012–2013 г. (LE).

Chenopodium rubrum L. — Марь красная. Циркумбореальный прибрежно-сорный вид умеренных широт. Широко распространенный на северо-западе России вид. Прогресс (Hughes, Convey, 2012).

Chenopodium sp. — Марь. Прогресс, 2011–2012 г.

Сем. Fabaceae — Бобовые.

Pisum sativum L. — Горох посевной. Мейтри (Индия), 2005–2006 г. (Dutta et al., 2007). Российская научная станция Беллинсгаузен, 2005–2006 г.

Сем. Poaceae — Злаковые.

Alopecurus geniculatus L. — Лисохвост коленчатый. Евро-североамериканский вид умеренных широт. В условиях северо-запада России является прибрежно-болотно-луговым. Прогресс (Hughes, Convey, 2012).

Poa sp. — Мятлик или *Alopecurus* sp. — Лисохвост. Прогресс, 2006–2007.

Puccinellia distans (Jacq.) Parl. — Бескильница расставленная. Евро-западноазиатский вид умеренных широт, занесенный во многие страны обоих полушарий. Прогресс (Hughes, Convey, 2012).

Сем. Polygonaceae — Гречишные.

Rumex pulcher L. — Щавель красивый. Американский вид, широко распространенный как заносное растение в странах Западной Европы. Прогресс (Hughes, Convey, 2012).

Сем. Plantaginaceae — Подорожниковые.

Plantago major L. — Подорожник большой. Циркумбореальный, плюризональный сорно-прибрежно-луговой вид. Новолазаревская, 2012–2013 г. (LE).

В континентальной Антарктике заметного потепления климата в настоящее время не наблюдается. Метеорологические данные, полученные с сайта Подпрограммы «Изучение и исследование Антарктики», Арктического и антарктического научно-исследовательского института (<http://www.aari.aq>), свидетельствуют о том, что климатические показатели тех летних месяцев, когда на станциях прорастали «растения-пришельцы» (декабрь, январь, февраль), существенно не отличались от средних многолетних и от показателей предыдущих лет. Правда, в районе станции Новолазаревская зафиксирована небольшая тенденция к повышению температуры воздуха, но в районе станции Прогресс, наоборот, — к понижению (<http://www.aari.aq>).

По всей видимости, случаи появления заносных сосудистых растений в береговых оазисах антарктического континента скорее обусловлены возрастающей интенсивностью посещения этих мест людьми. А поскольку эта интенсивность с каждым годом возрастает, они будут повторяться и, возможно, учащаться. Думается, что опасность таких «пришельцев» для местной антарктической флоры пока не особенно велика. Почти во всех известных нам случаях их появления «пришельцам» не удавалось закрепиться на занятых плацдармах и удержать их более одного вегетационного сезона. Они либо погибали, не перенеся суровые антарктические осень и зиму, либо были собраны обитателями антарктических станций «на память». В тех редких случаях, когда растению удавалось перезимовать, увеличения популяции и расселения вида на новые участки не происходило.

Список литературы

- Андреев М.П., Курбатова Л.Е., Дорофеев В.И., Иванов А.Ю. Заносные растения на российских антарктических научных станциях // Проблемы Арктики и Антарктики. 2015. № 4 (106). С. 45-54.
- Александрова В.Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л.: Наука, 1976. 189 с.
- Hughes K.A., Convey P. Determining the native/non-native status of newly discovered terrestrial and freshwater species in Antarctica – Current knowledge, methodology and management action // Journal of Environmental Management. 2012. Vol. 93. P. 52-66.
- Kappen L., Schröeter B. 18 Plants and lichens in the Antarctic, their way of life and their relevance to soil formation // Beyer L., Bolter M. (eds.) Geocology of Antarctic ice-free coastal landscapes / Ecological Studies. 2002. Vol. 154. Berlin: Springer-Verlag, P. 327-374.
- Olech M.A., Chwedożewska K.J. Population growth of alien species *Poa annua* L. at the vicinity of H. Arctowski station (South Shetland Is) // SCAR/IASC IPY Open Science Conference, St. Petersburg, Russia, July 8–11, 2008. P. 214-215.
- Peter H.-U., Büßer C., Mustafa O., Pfeiffer S. Risk assessment for the Fildes Peninsula and Ardley Island, and development of management plans for their designation as Specially Protected or Specially Managed Areas. Research Report // Texte. 2008. Bd. 20. 344 p.
- Smith R.I.L. Terrestrial plant biology of the Sub-Antarctic and Antarctic // Laws R. M. (ed.) Antarctic ecology. 1984. Vol. 1. London: Academic press. P. 61-162.
- Smith R.I.L. The enigma of *Colobanthus quitensis* and *Deschampsia antarctica* in Antarctica // Huiskes A.H.L., Gieskes W.W.C., Rozema J., Schorno R.M.L., van der Vies S.M., Wolff W.J. (eds.) Antarctic biology in a global context. 2003. Leiden: Backhuys Publishers. P. 234-239.

АНОМАЛИИ ГЕНЕРАТИВНОЙ СФЕРЫ У МОНОПОДИАЛЬНО-РОЗЕТОЧНЫХ РАСТЕНИЙ

Е.А. Андреева, Г.И. Жуков, А.И. Кузнецова, А.Н. Доброхотова, У.А. Сенченко
Тверской государственной университет, Тверь, Россия, *el-an72@yandex.ru*

THE ANOMALIES IN GENERATIVE STRUCTURES OF MONOPODIAL ROSETTE-FORMING PLANTS

E.A. Andreeva, G.I. Zhukov, A.I. Kuznetsova, A.N. Dobrokhotova U.A. Senchenko

Моноподиально-розеточная архитектурная модель широко распространена в разных семействах покрытосеменных (Серебрякова, Петухова, 1978; Богомолова, 1985, 2000; Серебрякова, 1987; Тихомиров и др., 1995; Notov, Kusnetzova, 2004; Notov, Andreeva, 2016 и др.). У растений, представляющих эту модель, побеги четко дифференцированы на два типа. Вегетативные побеги розеточные, многолетние, нарастают моноподиально, генеративные – удлиненные, моноциклические представлены пазушными цветоносами (Серебрякова, Петухова, 1978). Вегетативные побеги образуют короткое корневище или звенья каудекса. Встречаются различные варианты модели (Серебрякова, 1987). Спектр аномальных структур генеративной сферы моноподиально-розеточных растений характеризуется определенной спецификой (Андреева, Нотов, 2008; Нотов, Андреева, 2013).

Наличие морфогенетических программ, которые определяют формирование разных типов побегов, обуславливает широкое распространение аномальных структур, образующихся в результате «наложения» (комбинации) двух алгоритмов развития. При этом формируются побеги, сочетающие в разной степени признаки вегетативных и генеративных, которые иногда называют побегами переходного типа (Черноброва, Петухова, 1991). На побегах, выполняющих генеративную функцию, появляются листья, похожие на листья вегетативных розеточных побегов. В основании цветоносов могут формироваться придаточные корни. Возможно образование озимых моноциклических генеративных побегов. Отмечены случаи формирования вегетативной почки в области цветоноса, из которой может образовываться розеточный побег. Вегетативные побеги в целом или их основания могут стать удлиненными.

Генеративные побеги с некоторыми признаками вегетативных встречаются у представителей разных семейств. Розеточные и похожие на них листья отмечены на таких побегах у видов родов *Alchemilla* L., *Geum* L. Выявлено образование ассимилирующих листьев на безлистных цветоносах. У *Carex digitata* L. отмечены профиллы с хорошо развитой листовой пластинкой, у *Plantago major* L. описана разновидность (var. *phyllostachya* Wallr.), с удлиненными листовидными прицветниками. Формирование придаточных корней в основании аномальных цветоносов отмечено у видов рода *Alchemilla*, *Geum*, *Betonica officinalis* L., *Succisa pratensis* Moench, *Polygonum bistorta* L. Образование вегетативных почек в области цветоноса происходит очень редко (виды рода *Alchemilla*, *Geum*) (Notov, Kusnetzova, 2004; Notov, Andreeva, 2016). Однако на основе цветоносов с вегетативными почками, которые становятся почками возобновления, образовались оригинальные варианты моноподиально-розеточной модели и вивипарные формы. Метаморфизированными цветоносами являются столоны *Potentilla anserina* L., *P. reptans* L. (Серебрякова, 1987; Павлова, 1983). У *Alchemilla pentaphyllea* L. на цветоносах регулярно образуются 1–2 почки возобновления, которые после полегания цветоноса дают начало розеточным побегам (Notov, Kusnetzova, 2004). Вивипарные соцветия формируются у *Polygonum viviparum* L.

В условиях культуры в Ботаническом саду МГУ мы наблюдали у *Alchemilla*

alpina L. цветоносы, развивающиеся по озимому моноциклическому типу (Нотов, Андреева, 2013). В отличие от типичных моноциклических цветоносов они имели большее число узлов до терминального цветка (12–15 при норме 5–6). В конце вегетационного сезона цветоносы полегали. На нижних узлах формировались эфемерные придаточные корни. Оси с цветками разворачивались весной следующего года. При образовании нетипичных вегетативных побегов первый, реже следующие элементарные побеги имеют удлиненные междоузлия. Придаточные корни иногда эфемерны. У *Alchemilla alpina* отмечены вегетативные побеги с двумя – тремя удлиненными элементарными. Описаны случаи образования на них нормальных пазушных цветоносов и развития боковых полурозеточных вегетативных побегов.

Различные варианты повреждения верхушечной почки могут способствовать увеличению частоты встречаемости аномалий. У *Geum rivale* при этом формируются разные генеративные побеги с пролиферациями, особенно в случаях, когда цветоносы образуются из почек, расположенных на границе вегетативной и генеративной зон. При систематизации вариантов таких аномальных побегов предложен подход, базирующийся на представлениях о гомеозисе и гомеозисных структурах (Sattler, 1988, 1994; Notov, 2015). Преобразования могут затрагивать разные уровни и элементы системы побегов (вегетативные и генеративные побеги, цветки, отдельные элементы цветков) (Андреева, Нотов, 2008; Нотов, Андреева, 2013; Notov, Andreeva, 2016). Кроме случаев полного гомеозиса (цветонос на цветоножке цветка, плодолистики, лепестки, тычинки на пролиферирующей оси цветка, плодолистики в области венчика), обнаружены различные варианты неполного гомеозиса (структуры в разной степени сочетающие признаки листьев срединной формации, листочков подчашья, чашелистиков, лепестков и чашелистиков, тычинок и лепестков). На разных уровнях боковых побегов комбинируются признаки элементов цветоноса и скелетных осей (Андреева, Нотов, 2008; Нотов, Андреева, 2013).

Проведен анализ характера расположения аномальных цветков в тирсах *Alchemilla monticola* Oriz (Нотов, Андреева, 2007). Сложные комбинированные типы аномалий и варианты с глубоким изменением структуры цветка (листовидная структура на месте терминального цветка, пролиферирующие цветки) чаще встречаются на 1–2-м порядках ветвления (Нотов, Глазунова, 1994). На данном уровне более вероятно нарушение типичных гормональных градиентов, играющих существенную роль в дифференциации разных типов побегов у моноподиально-розеточных растений. Увеличение частоты встречаемости аномальных цветков на высоких порядках ветвления цветоносов манжеток связано с возрастанием доли трехчленных цветков и более частым изменением структуры элементов у четырехчленных цветков на этих уровнях. Отмечено отсутствие двух- и трехчленных цветков на первом порядке ветвления цветоносов *Alchemilla monticola* и очень низкая частота их встречаемости на 2-м и 3-м порядках. Наблюдается увеличение частоты встречаемости двух- и трехчленных цветков на более высоких порядках ветвления. Максимальные частоты зарегистрированы на 11–12-м порядках (Нотов, Андреева, 2007, 2013). Пятичленные цветки чаще всего встречаются на 1-м порядке ветвления, на более высоких порядках их частота уменьшается. Только на 1–2-м порядках ветвления обнаружены шести- и семичленные цветки. Аналогичное распределение аномальных цветков отмечено у *Potentilla erecta* (L.) Rausch. Описанный характер расположения цветков с разным строением околоцветника, по-видимому, обусловлен постепенным уменьшением морфогенетической активности и общего размера флорального апекса на более высоких порядках ветвления в многочленных монохазильных и дихазильных

группах. Возрастает вероятность увеличения числа зачатков на низких порядках ветвления и уменьшения их числа на высоких порядках ветвления.

Таким образом, многие аномальные варианты генеративных структур моноподиально-розеточных растений связаны с «наложением» морфогенетических алгоритмов двух основных типов побегов, характерных для этой архитектурной модели. В этой связи увеличивается частота встречаемости гомеозисных структур. Распределение аномальных цветков с разным числом элементов в пазушных многоцветковых цветоносах зависит от порядка ветвления осей.

Список литературы

- Андреева Е.А., Нотов А.А. Гомеозисные варианты аномальных структур генеративной сферы *Geum rivale* L. // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2008. Вып. 10. №31 (91). С. 143-146.
- Богомоллова Т.В. Сравнительно-морфологический анализ жизненных форм некоторых видов рода *Viola* L. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1985. 16 с.
- Богомоллова Т.В. О формировании систем надземных побегов у некоторых представителей рода *Viola* L. // Морфология специализированных побегов многолетних травянистых растений. Сыктывкар, 2000. С. 44-45.
- Нотов А.А., Андреева Е.А. Аномалии генеративных структур у моноподиально-розеточных розоцветных (Rosaceae: Rosoideae): Монография. Тверь: ТвГУ, 2013. 198 с.
- Нотов А.А., Андреева Е.А. Особенности расположения аномальных цветков на цветоносах *Alchemilla monticola* Opiz // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2007. Вып. 6. № 22 (50). С. 205-216.
- Нотов А.А., Глазунова К.П. Опыт разработки классификации аномальных вариантов цветка и цветоноса среднерусских манжеток // Флора и растительность Тверской области. Тверь: ТвГУ, 1994. С. 45-63.
- Павлова Н.Р. Вегетативная подвижность некоторых моноподиальных лапчаток (*Potentilla* L., Rosaceae) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88. Вып. 3. С. 70-81.
- Серебрякова Т.И. О вариантах моделей побегообразования у многолетних трав // Морфогенез и ритм развития высших растений. М.: МГПИ, 1987. С. 3-19.
- Серебрякова Т.И., Петухова Л.В. «Архитектурная модель» и жизненные формы некоторых травянистых розоцветных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 3. Вып. 6. С. 51-65.
- Тихомиров В.Н., Нотов А.А., Петухова Л.В., Глазунова К.П. Род Манжетка // Биологическая флора Московской области. Вып. 10. М.: Аргус, 1995. С. 83-119.
- Черноброва О.Б., Петухова Л.В. Особые случаи бокового ветвления моноподиально-розеточных растений // Флора и растительность южной тайги. Тверь: ТвГУ, 1991. С. 96-99.
- Notov A.A., Andreeva E.A. Monopodial rosette-forming Rosaceae – a model for teratological research // International Journal of Plant Reproductive Biology. 2016. Vol. 8. № 1. P. 34-45.
- Notov A.A. Homeosis and reliability of reproductive systems in modular organisms // Biology Bulletin. 2015. Vol. 42. № 3. P. 196-205.
- Notov A.A., Kusnetzova T.V. Architectural units, axiality and their taxonomic implications in Alchemillinae // Wulfenia. 2004. Vol. 11. P. 85-130.
- Sattler R. Homeosis in plants // Am. J. Bot. 1988. Vol. 75. P. 1606-1617.
- Sattler R. Homology, homeosis, and process morphology in Plants // Homology: The Hierarchical Basis of Comparative Biology Copyright / Ed. B.K. Hall. New York: Academic Press. 1994. P. 423-475.

**РАСТИТЕЛЬНОСТЬ КРУПНЫХ ОЗЁР ЮГО-ЗАПАДНОГО НЕЧЕРНОЗЕМЬЯ
РОССИИ (В ПРЕДЕЛАХ БРЯНСКОЙ ОБЛАСТИ)**

Л.Н. Анищенко, Е.А. Петракова, Ю.А. Ворочай

Брянский государственный университет им. акад. И.Г. Петровского, Брянск, Россия,
eco_egf@mail.ru

**ON THE VEGETATION OF LARGE LAKES OF SOUTHWESTERN
NON-CHERNOZEMIE OF RUSSIA
(IN THE LIMITS OF BRYANSK REGION)**

L.N. Anishchenko, E.A. Petrakova, Ju.A. Vorochayi

Брянская область (юго-западное Нечерноземье РФ) достаточно обеспечена поверхностными водами: с самой значительной густотой речной сети в ЦФО (2868 рек бассейна Днепра, Оки), 29 водохранилищами, 49 крупными озёрами. Большая часть озёр – пойменные, расположенные в долинах рек Десны и Ипути, озёра надпойменных ландшафтов в основном карстовые. Среди 49 крупных озёр первых четыре места по площади водного зеркала занимают Кожаны (182 га), Большой Жерон (87 га), Заломенье (35 га), Солька (30 га), составляющие каркас обширных водно-болотных комплексов области, в том числе и биосферного резервата Неруссо-Деснянское Полесье (Природные ресурсы и окружающая среда ..., 2007). Исследование крупных озёрных комплексов позволяет установить компоненты биологического разнообразия растительного покрова, динамические явления, происходящие при сукцессионных процессах, сделать прогноз в отношении развития растительности и провести биомониторинг. Цель работы – представить данные о фитоценоотическом разнообразии крупнейших озёр (на примере Брянской области).

Разнообразие водных растительных сообществ устанавливались в ходе детального маршрутного обследования озёр, были применены методики экологического профилирования на трансектах, геоботанических описаний по Ж. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964). Границы ценозов на местности выделяли по физиономическому и экологическому принципу. Названия синтаксонов соответствует кодексу фитосоциологической номенклатуры, выверены в соответствии с новыми методическими сводками (Weber et al., 2000; Vegetace České republiky ..., 2011). В синоптических таблицах синтаксонов растительности классы постоянства видов указаны по шкале: I – вид присутствует в 1-20% описаний, II – в 21-40%, III – в 41-60%, IV – в 61-80%, V – в 81-100% (Braun-Blanquet, 1964). Схемы распределения растительных сообществ и экологические ряды в озёрах составлялись на основе карт района исследований по В.Г. Папченкову (2001) (Папченков, 2001). Определяли степень зарастания озёр, устанавливая классы: 1 класс – не заросшие или почти не заросшие с площадью зарослей менее 1 % от площади акватории; 2 класс – очень слабо заросшие – 1-5 %; 3 класс – слабо заросшие – 6-10 %; 4 класс – умеренно заросшие – 11-25 %; 5 класс – значительно заросшие – 26-40 %; 6 класс – сильно заросшие – 41-65 %; 7 класс – очень сильно заросшие – 66-95 %; 8 класс – сплошь заросшие – 96-100 % (Папченков, 2001). Номенклатура видов сосудистых растений указана по работе С.К. Черепанова (1995) (Черепанов, 1995).

Биоразнообразие водной растительности, зарегистрированной для 15 крупнейших озёр, представлено 2 классами, 3 порядками, 6 союзами и 13 ассоциациями, которые можно рассматривать как фоновые (Любимов и др., 2008; Анищенко, Буховец, 2009).

Продромус синтаксонов водной растительности крупнейших озёр юго-западного
Нечерноземья РФ

Класс *Lemnetea* de Bolós et Masclans 1955

Порядок *Lemnetalia minoris* de Bolós et Masclans 1955

Союз *Lemnion minoris* de Bolós et Masclans 1955

Ассоциация *Lemnetum minoris* von Soó 1927

Ассоциация *Lemno-Spirodeletum polyrhizae* W. Koch 1954

Союз *Lemnion trisulcae* den Hartog et Segal 1964

Ассоциация *Lemnetum trisulcae* den Hartog 1963

Союз *Hydrocharition morsus-ranae* (Passarge 1964) Westhoff et den Held 1969

Ассоциация *Hydrocharitetum morsus-ranae* van Langendonck 1935

Ассоциация *Stratiotetum aloidis* Miljan 1933

Порядок *Utricularietalia* den Hartog et Segal 1964

Союз *Utricularion vulgaris* Passarge 1964

Ассоциация *Lemno-Utricularietum vulgaris* Soó 1948

Класс *Potametea* Klika in Klika et Novák 1941

Порядок *Potametalia pectinati* Koch 1926 em. Oberd. 1957

Союз *Potamion pectinati* Miljan 1933

Ассоциация *Potametum crispum* von Soó 1927

Ассоциация *Potametum natantis* Hild 1959

Ассоциация *Elodeetum canadensis* Nedelcu 1967

Союз *Nymphaeion albae* Oberdorfer 1957

Ассоциация *Nymphaetum candidae* Miljan 1958

Ассоциация *Potameto-Nupharetum lutei* Müll. et Görs 1960

Ассоциация *Trapetum natantis* Kárpáti 1963

Ассоциация *Potamo natantis-Polygonetum natantis* Knapp et Stoffers 1962

Сводные синоптические таблицы синтаксонов характеризуют особенности ценозов водной растительности (табл. 1, 2).

Таблица 1

Сводная синоптическая таблица класса *Lemnetea* de Bolós et Masclans 1955

| Синтаксоны | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
|---------------------------------|------------------|-----------------|-----------------|------------------|------------------|-----------------|
| | Д.в. ассоциаций | | | | | |
| <i>Lemna minor</i> | V ^{5*} | V ¹ | V ⁺ | IV ³ | IV ⁺ | V ⁺ |
| <i>Spirodela polyrhiza</i> | III ¹ | V ⁵ | IV ⁺ | IV ² | IV ¹ | IV ⁺ |
| <i>Lemna trisulca</i> | II ^r | V ⁺ | V ⁵ | . | IV ² | V ¹ |
| <i>Hydrocharis morsus-ranae</i> | IV ⁺ | V ⁺ | IV ⁺ | V ⁵ | . | IV ⁺ |
| <i>Stratiotes aloides</i> | III ^r | . | . | III ² | V ⁵ | . |
| <i>Utricularia vulgaris</i> | . | II ⁺ | . | . | III ⁺ | V ⁴ |
| <i>Potamogeton pectinatus</i> | . | . | . | . | . | . |
| <i>Ceratophyllum demersum</i> | . | II ⁺ | . | . | IV ⁺ | . |
| | Прочие виды | | | | | |
| <i>Equisetum fluviatile</i> | I | . | . | . | II | . |
| <i>Calla palustris</i> | I | . | . | . | I | . |
| <i>Rorippa amphibia</i> | I | . | . | . | I | . |

Примечание.* Обилие вида по комбинированной шкале Ж. Браун-Бланке: «+» – особи разрежены и порывают до 1 % площадки; «1» – особи многочисленны, но покрывают менее 5% площадки или довольно разрежены, но с такой же величиной покрытия; «2» – покрытие 5-25% покрытия; «3» – покрытие 25-50%; «4» – «» – покрытие 50-75%; «5» – более 75 % площадки. Синтаксоны: 1 Ассоциация *Lemnetum minoris*; 2 Ассоциация *Lemno-Spirodeletum polyrhizae*; 3 Ассоциация *Lemnetum trisulcae*; 4 Ассоциация *Hydrocharitetum morsus-ranae*; 5 Ассоциация *Stratiotetum aloidis*; 6 Ассоциация *Lemno-Utricularietum vulgaris*.

Таблица 2

Сводная синоптическая таблица класса *Potametea* Klika in Klika et Novak 1941

| Синтаксоны | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
|---------------------------------|---|------------------|------------------|------------------|------------------|-----------------|------------------|
| | Д.в. ассоциаций | | | | | | |
| <i>Potamogeton crispus</i> | V ^{4*} | . | . | . | . | . | . |
| <i>Polygonum amphibium</i> | . | V ³ | . | . | . | . | . |
| <i>Nymphaea candida</i> | . | . | V ³ | . | . | . | . |
| <i>Potamogeton natans</i> | . | IV ² | V ³ | V ⁴ | V ⁴ | . | . |
| <i>Nuphar lutea</i> | . | . | V ² | . | V ² | II ¹ | . |
| <i>Elodea canadensis</i> | . | . | III ² | . | III ² | IV ⁴ | . |
| <i>Trapa natans</i> | . | . | . | . | . | . | IV ³ |
| <i>Lemna minor</i> | . | . | . | . | . | . | II ³ |
| <i>Sagittaria natans</i> | . | . | . | . | . | . | II ¹ |
| | Д. в. класса <i>Phragmiti</i> – <i>Magnocaricetea</i> | | | | | | |
| <i>Alisma plantago-aquatica</i> | . | II ¹ | II ⁺ | . | II ¹ | . | . |
| <i>Glyceria fluitans</i> | . | . | II ² | . | . | . | . |
| <i>Equisetum fluviatile</i> | . | III ³ | III ² | III ³ | . | . | III ² |
| <i>Sparganium erectum</i> | . | I ⁺ | . | I ⁺ | . | . | II ⁺ |
| <i>Eleocharis palustris</i> | I ¹ | . | I ⁺ | . | . | . | II ¹ |
| | Д. в. класса <i>Lemnetea</i> | | | | | | |
| <i>Spirodela polyrhiza</i> | . | . | . | . | . | II ² | III ² |
| <i>Lemna trisulca</i> | . | . | . | . | . | II ¹ | I ² |
| <i>Ceratophyllum demersum</i> | . | . | . | . | . | II ⁺ | . |
| <i>Utricularia vulgaris</i> | . | . | . | . | . | II ⁺ | . |
| | Прочие виды | | | | | | |
| <i>Butomus umbellatus</i> | . | . | . | I ⁺ | . | . | I ⁺ |
| <i>Scirpus lacustris</i> | I ⁺ | . | I ⁺ | . | . | . | II ¹ |
| <i>Rorippa amphibia</i> | I ⁺ | . | . | . | . | . | . |

Примечание.* Обозначения обилия как и в таблице 1. Синтаксоны: 1 Ассоциация *Potameteum crispum*; 2 Ассоциация *Potamo natantis-Polygonetum natantis*; 3 Ассоциация *Nymphaeetum candidae*; 4 Ассоциация *Potameteum natantis*; 5 Ассоциация *Potameto-Nupharetum lutei*; 6 Ассоциация *Elodeetum canadensis*; 7 Ассоциация *Trapetum natantis*.

В растительном покрове озёр зарегистрировано четыре редких ассоциации с *Trapa natans* L., *Nymphaea candida* J. Presl и *Salvinia natans* (L.) All. За три года исследований в водораздельных озёрах отмечено расселение сообществ ассоциации *Salvinio natantis-Spirodeletum polyrhizae* Slavnić 1956 (класс *Lemnetea*). Реликт *Salvinia natans* расселяется по местообитаниям, защищённых от ветра мелководий с глубинами от 0,45 до 0,8 м. Это редкие в Нечерноземье ценозы термофильной растительности, проективное покрытие сальвинии плавающей – от 35 до 85 %.

Для крупных водоёмов со значительной глубиной характерны общие схемы зарастания: комбинирование прибрежного и прибрежно-фрагментарного зарастания (рис).

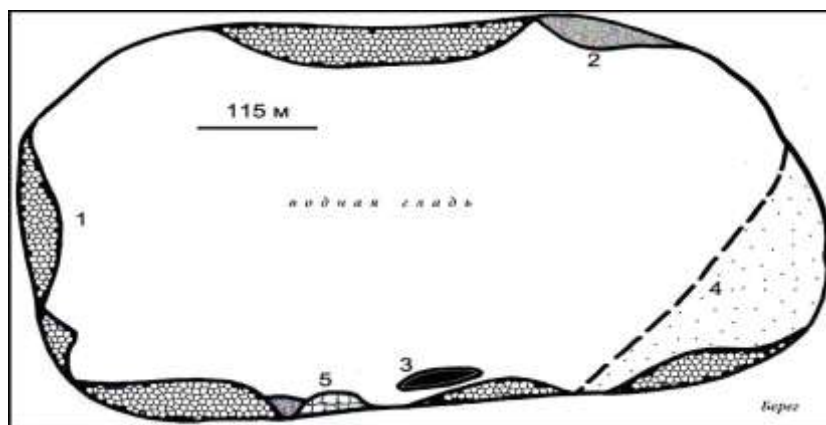


Рисунок. Схема зарастания оз. Малый Жерон (2012 г.):

1 сообщества из *Phragmites australis* 2 сообщества из *Typha latifolia* и *Scirpus lacustris* L.

3 сообщества из *Sagittaria natans* Pall. 4 сообщества прикреплённых гидрофитов (*Nymphaea candida*, *Nuphar lutea*, *Potamogeton natans*) 5 сообщества из *Glyceria fluitans*.

Степень зарастания (класс зарастания) четырнадцати крупнейших озёр различна и определяется, в первую очередь, возрастом водоёмов (сукцессионной стадией). Озеро Средний Жерон (Трубчевский район) перестало существовать как водоём и превратилось в низинное болото, поэтому оно не рассматривалось. Для озера Бол. Жерон (Трубчевский район) отмечена высокая степень зарастания макрофитами, особенно группы плейстофитов: 8 класс зарастания, с наименьшим ценотическим разнообразием водной растительности, с максимальной чистой первичной продукцией. Также выявлены 7 класс зарастания – оз. Кожаны (Красногоский район), 6 класс – Шумовец (Навлинский район), Вьюнки (Клинцовский район), Званное (Навлинский район), 5 класс – Солька (Трубчевский район), Боровень (Навлинский район), Святое (Дятьковский район), Святое (Жуковский район), Заломенье (Клинцовский район), 4 класс зарастания отмечен для озёр: Мал. Жерон (Трубчевский район), Круглое (Брянский район), Святое (Погарский район), Бездонное (Жуковский район).

Список литературы

- Анищенко Л.Н., Буховец Т.Н. Флора и растительность настоящих водных макрофитов водоемов и водотоков Юго-Западного Нечерноземья России. Брянск: Изд-во «Курсив», 2009. 202 с.
- Любимов В.Б., Анищенко Л.Н., Максимов С.В. К изучению биоразнообразия памятника природы «Озеро Солька» (Неруссо-Деснянское Полесье) // Вестник Саратовского госагроуниверситета им. Н.И. Вавилова. № 3. 2008. Саратов, 2008. С. 31-34.
- Папченков В. Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. 200 с.
- Природные ресурсы и окружающая среда субъектов Российской Федерации. Центральный Федеральный округ: Брянская область / Н. Г. Рыбальский, А. Г. Митюкова Е. Д. Самотесов. М.: НИА – Природа, 2007. 1144 с.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.
- Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. 3. Aufl. Wien; Т.-У, 1964. 865 S.
- Chytrý M. (ed.). Vegetace České republiky. 3. Vodní a mokřadní vegetace. Praha: Academia, 2011. 827 s.
- Weber H. E., Moravec J., Theourillat D.-P. International Code of Phytosociological nomenclature. 3rd additional // J. Veget. Sci. 2000. Vol. 11. №5. P. 739-768.

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННЫЕ ОТНОШЕНИЯ ПРИ РАЗВИТИИ ПОБЕГОВЫХ СИСТЕМ ДЕРЕВЬЕВ УМЕРЕННОЙ ЗОНЫ

И.С. Антонова, В.А. Барт

Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия,
ulmaceae@mail.ru

SPATIAL-TEMPORAL RELATIONSHIP IN DEVELOPMENT OF THE SHOOTS SYSTEMS OF TREES OF TEMPERATE ZONE.

I.S. Antonova, V.A. Bart

Предлагаемая нами ранее система иерархического строения кроны древесного растения (Антонова, Азова, 1999; Антонова и др., 2012) включает в себя систему крон многоствольного дерева, крону, ветвь от ствола, эпсион, двулетнюю побеговую систему (ДПС), побег и метамер. При переходе от одного уровня иерархии к другому существенную роль играет принцип отражений (Барт, 2003). Многозначная система прообразов при отражении позволяет параметрически описать множественность всевозможных вариантов единиц кроны разных уровней. При реконструкции архитектуры кроны важным атрибутом отражений становится согласованность пространственных и временных характеристик (диапазонов) таких единиц. Часто избыток пространства прообраза реализуется как избыток времени образа, и наоборот.

Получены новые данные о количестве листовых зачатков в почках родов *Ulmus* L., *Fraxinus* L., *Quercus* L., *Acer* L., *Tilia* L. Как правило, подсчет листовых органов ведется только по зеленым листьям – листьям срединной формации. Сопоставление заложения и развития пазушных почек показало, что количество листовых органов на побегах этих деревьев значительно больше, чем принято считать. Это имеет большое значение для понимания временной структуры ДПС.

Пространственно-временной аспект развития побега дерева и травянистого растения серьезно отличаются друг от друга. В первом случае реализация плана такого развития во времени занимает несколько лет, осваивая определенное пространство на основе эффекта одревеснения. Это делает форму как ДПС, так и всего дерева более структурированной. Количественные и качественные свойства почки дерева являются очень важным элементом всего процесса (Barthelemy, Caraglio, 2007).

Исследование строения ДПС древесных растений умеренной зоны показало, что развитие каждой ДПС состоит из четырех основных этапов. 1) Формирование материнского побега, который может продолжаться с июля по май или с августа по июль, в зависимости от того, когда и как долго формируется почка, и как быстро происходит разворачивание побега весной; если у побега продолжается формирование листовых органов летом или начинается формирование второго периода роста, то время его формирования может продолжаться до начала августа. 2) Заложение почек и подготовка боковых побегов на материнском, которые связаны с типом ДПС. 3) Реализация определенного типа ДПС завершаются на второй год жизни побега. 4) Основной период времени, за который ДПС выполняет свои функции. Этот период заканчивается частичным или полным отмиранием. Полным отмиранием заканчивается жизнь мелких побеговых систем (ДПС «заполнения», часть «основных» ДПС). У «ростовых» и «сверхростовых» систем осевые побеги и наиболее крупные побеги существуют столько же, сколько живет ветвь, основой которой они являются (Антонова, Барт, 2016б; рис. 1).

Как показывают многолетние исследования у *A. negundo* побег (средней длины) с данным количеством листьев и общей длиной может превратиться в три варианта ДПС: он может стать слабой «ростовой», хорошо развитой «основной» системой и

«вертолетом» (Антонова, Барт, 2016б). Появление «вертолетов» явление редкое, происходящее на мощном направлении роста, нередко в составе оси после одной или двух мощных «ростовых» или «сверхростовой» ДПС. «Вертолетом» мы называем ДПС, у которого боковые побеги в количестве 4-6 равны или превышают длиной материнский. Биологический смысл появления такой побеговой системы – мощный и одномоментный (за один вегетационный сезон) захват бокового пространства вокруг материнского побега. Именно такие побеговые системы возникают на верхушке дерева *A. negundo*, когда от монодоминантного роста оси дерева вверх растение переходит к формированию округлой кроны. При этом осевое направление роста затухает и продолжается короткими слабоветвящимися побеговыми системами. В случае появления «вертолетов» на боковых осях их мощность значительно меньше, а затухание выражено не так явно.

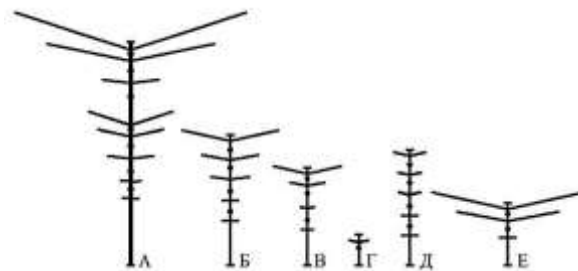


Рис. 1. Схемы геометрических контуров ДПС рода *Acer L.*: «сверхростовая» (А), «ростовая» (Б), «основная» (В), «заполняющая» (Г), «узкоконтурная» (Д), «вертолет» (Е).

С точки зрения длительности жизни дерева в его кроне можно противопоставить две разные и наиболее устойчивые во времени части: скелет кроны и кружево кроны, ранее называемая ткань кроны (Антонова и др., 2012). Скелетом мы называем малочисленную группу ДПС ствола и длительно живущих частей боковых осей низких порядков ветвления. Кружево кроны состоит из большого количества мелких ДПС высоких порядков и заполняет устойчивую во времени ограниченную область пространства – периферию кроны.

Обе части дерева формируются в виргинильной стадии и стадии G1 и начинают разрушаться в синильной стадии.

При этом скелет кроны устойчив как во времени, так и в пространстве. Кружево кроны устойчиво во времени, но (локально) постоянно меняется в пространстве. Кружево кроны у каждого вида дерева обладает устойчивым аутентичным рисунком (Антонова и др., 2012). Его создают «заполняющие» и «основные» ДПС.

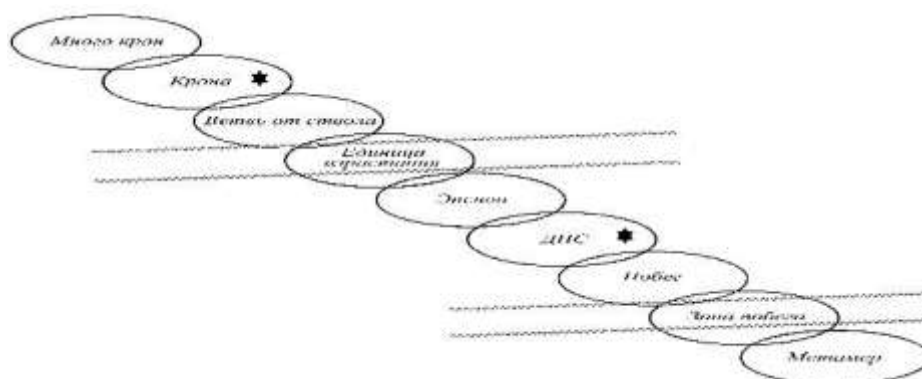


Рис. 2. Иерархия единиц строения кроны. Звездочки соответствуют пространственным (основным) единицам, волнистые линии – временным.

Как правило, «вертолеты» надолго остаются в скелете кроны. В иерархической схеме на рисунке 2 при появлении «вертолета» в кроне дерева управление происходит на уровне ветви от ствола, то есть на более высоком, чем, например, при формировании следующих друг за другом цепи побегов в осях высоких порядков. Этим она существенно отличается от ДПС других типов.

«Сверхростовые» ДПС появляются не на всяком дереве *A. negundo* и в небольшом количестве. По возрастному состоянию их появление связано с *Virg* возрастным состоянием или с состоянием G1, а также как результат раневого роста при повреждении кроны. Главной особенностью «сверхростовых» ДПС является наличие двух или нескольких периодов роста материнского побега, что приводит к его большой длине. Крупные боковые побеги располагаются только в конце последнего периода роста. Такие ДПС всегда образуют основу скелета дерева, и в схеме рисунка 2 их формированием управляет уровень всей кроны.

В управлении формированием побеговых систем одного уровня другим уровнем даже через ступень иерархии, особенно четко проявляется мультимасштабность побеговых систем (Антонова и др., 2012).

На рисунке 3 представлены пять зон сформированной ростовой ДПС. В нижней части побега (зона I) вместо почек присутствуют только мелкие бугорки, затем в зоне быстрого увеличения длин междоузлий (II) закладываются только крайне мелкие (впоследствии – спящие) почки.

В зоне III, самой большой по протяженности, развиваются короткие боковые побеги. В зоне IV развивается одна или две пары средних боковых побегов, а в зоне V – максимально длинные. Нисходящая часть кривой несет основную часть боковых побегов.

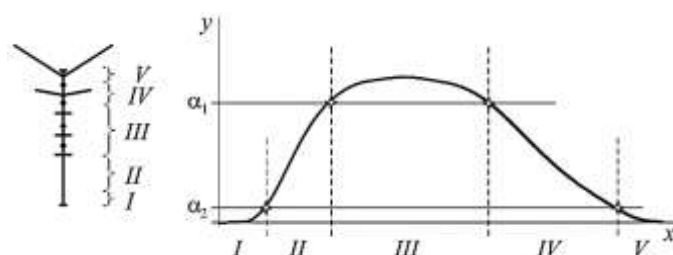


Рис. 3. Схема зон ростовой ДПС и диаграмма длин междоузлий ее материнского побега; ось x соответствует номеру узла на нем, а ось y – длине междоузлия.

На рисунке 3 шкала y длин междоузлий геометрической прогрессией разбивается на отрезки реальной и латентной стадий роста побега, следующие друг за другом. Для материнских побегов, наиболее развитых ДПС нижняя граница первого латентного интервала достаточно высока. На рисунке схематично изображены нижние границы первых латентных интервалов «основной» (α_1) и «заполняющей» (α_2) ДПС. В первом случае зона II сразу переходит в IV, а во втором – зона I сразу переходит в V. При этом выявляется огромное разнообразие форм «заполняющих» ДПС, которое нивелируется их малыми размерами. Таким образом, различные типы ДПС оказываются недоразвившимися ДПС «ростового» типа.

Формирование «узкоконтурных» ДПС и «вертолетов» также связано с элиминацией определенных зон материнского побега на первом этапе развития ДПС. Также превращение части листовых зачатков в чешуеобразные органы у широколиственных пород деревьев позволило им продвинуться с коротким вегетационным сезоном.

Развитие побеговых комплексов представляет собой пространственно-временное явление. Сокращение или полное удаление («обрезка») отрезков времени приводит к выигрышу пространства и наоборот. Кроме примера трансформации ДПС, приведенного выше, можно наблюдать похожие эффекты, связанные с израстанием ветви от ствола и формирования кроны в целом.

Существенным является вопрос о сходстве типов ДПС, развивающихся в кроне. Иначе говоря, какие качества ДПС являются менее изменчивыми. У отдельно стоящего дерева легче выделить ДПС определенного типа, такие ДПС более полночленны и полноценны. У дерева в лесном сообществе этап реализации ДПС на второй год часто имеет подавление развития боковых побегов, что затрудняет выявление ее геометрического контура. Например, соседство с боковыми ветвями собственного или соседнего дерева может привести к полноценному развитию боковых побегов только с одной стороны или частичному их недоразвитию. Таким оказывается большинство ДПС на лесном дереве. Однако принадлежность к одному типу ДПС не теряется.

Это явление подобно образованию кристаллов в природе. Кристаллические структуры бериллов встречаются значительно чаще изумрудов ювелирного качества.

Исследование поддержано грантом РФФИ, проект № 16-04-01617.

Список литературы

- Антонова И.С., Барт В.А.* К вопросу о зональности побега на примере побегов *Acer negundo L.* // Вестник ТвГУ. Серия: Биология и экология. 2015. №4. С. 143-159.
- Антонова И.С., Барт В.А.* К вопросу морфологии крон некоторых деревьев умеренной зоны и их математического описания // Сб. мат. юбил. международн. науч. конф. «Роль ботанических садов в сохранении и мониторинге биоразнообразия Кавказа». Сухум, 2016а.С. 42-45.
- Антонова И.С., Барт В.А.* Анализ метрических характеристик двулетних побеговых систем *Acer negundo L.* в молодом генеративном состоянии // Вестник ТвГУ. Серия: Биология и экология, 2016б. №4. С. 151-159.
- Антонова И.С., Фатьянова Е. В., Зайцева Ю.В., Гниловская А.А.* Мультимасштабность побеговых систем некоторых деревьев умеренной зоны (разнообразие, классификация, терминология) // Актуальные проблемы современной биоморфологии, Киров, 2012. С. 390-402.
- Антонова И.С., Фатьянова Е.В.* О системе иерархических уровней строения кроны деревьев умеренной зоны // Бот. журн. 2016. Т.101, №.6. С.628-649.
- Барт А.Г.* Анализ медико-биологических систем. Метод частично обратных функций. СПб.: СПбГУ, 2003. 280 с.
- Гацук Л.Е.* Растительный организм: опыт построения иерархической системы его структурно-биологических единиц // Современные подходы к описанию структуры растения. Киров. 2008. С. 27-47.
- Гацук Л.Е.* Унитарные и модулярные живые существа: к истории развития концепции // Вестник ТвГУ. сер. «Биология и экология», 2008. № 9. С. 29-41.
- Гетманец И.А.* Подходы к анализу биоморф видов рода *Salix* (на примере ив Южного Урала) // Современные подходы к описанию структуры растения. Киров. 2008. С. 106-115.
- Паутов А.А.* строение сформированных удлиненных и укороченных годичных побегов у древесных растений // Бот. журн., 1987, т. 72, №12, С.1631-1636.
- Савиных Н.П.* Развитие научных направлений И.Г. Серебрякова в настоящее время // Труды 9-й Международной конференции по экологической морфологии растений, посвященной памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. т1. под ред. В.П. Викторова. 2014. М.: МПГУ. С. 17-25.
- Серебряков И.Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 391 с.
- Barthelemy D, Caraglio Y.* Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // Ann. Bot. 2007. № 99. P. 375-407.

РОД *BRYORIA BRODO & D. HAWKSW.* В МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Е.А. Аристархова¹, Е.Г. Суслова²

¹Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия,
kattariss@yandex.ru,

²Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия,
lena_susl@mail.ru

GENUS *BRYORIA BRODO & D. HAWKSW.* IN MOSCOW REGION

Е.А. Aristarkhova, E.G. Suslova

Для территории Московской области указано до шести видов лишайников рода *Bryoria* (Brodo): *Bryoria fuscescens* (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw. (syn. *B. subcana* (Nyl. ex Stizenb.) Brodo et D. Hawksw.), *B. capillaris* (Ach.) Brodo et D. Hawksw.), *B. nadvornikiana* (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw.), *B. osteola* (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw.), *B. implexa* (Hoffm.) Brodo et D. Hawksw.), *B. simplicior* (Vain.) Brodo et D. Hawksw.) и *B. fremontii* (Tuck.) Brodo et D. Hawksw. (Урбанавичюс, 2010).

В рамках работ некоммерческого Природоохранного фонда «Верховье» ведется активная работа по обновлению существующего перечня редких охраняемых в области видов лишайников. Представители р. *Bryoria* ранее не были включены в Красную книгу Московской области (далее – МО) (2008), лишь в 2016 г. несколько видов бриорий занесли в Список охраняемых таксонов МО (О внесении изменений..., 2016). В ряде публикаций (Суслова и др., 2017) имеются предложения о включении в новое издание Красной книги МО и других видов этого рода.

К настоящему времени накоплены сведения о находках разных видов бриорий в Подмосковье, которые, помимо координат, включают в себя подробное описание фитоценозов, субстрата, где лишайник был обнаружен и его обилие на площадке (или конкретном участке субстрата).

Распространение в области этих эпифитных кустистых лишайников в значительной степени часто лимитировано такими факторами, как загрязнение и сухость воздуха, нарушенность лесных и лесо-болотных экосистем в местах, потенциально пригодных для обитания и расселения лишайников (Мучник и др., 2011).

Лишайники рода *Bryoria* распространены по территории Подмосковья неравномерно (рис. 1): большинство находок видов сконцентрировано на западе, северо-западе и севере региона, т.е. в Смоленской, Московской и Верхне-Волжской физико-географическим провинциям (Анненская и др., 1997), Лотошинско-Талдомскому и Можайско-Загорскому геоботаническим округам (Петров, 1968). Их произрастание здесь связано с наименее нарушенными участками лесов, в основном коренных сообществ субнеморальных ельников на плакорах и по понижениям, а также их производных вариантов (мелколиственно-хвойных и хвойно-мелколиственных лесов), лесными верховыми и переходными болотами (часто с их окраинами).

Максимальное число находок отмечено на наиболее обследованных участках Подмосковья (2010-2016 гг.), в пределах особо охраняемых природных территорий (ООПТ). Как было выявлено ранее (Суслова и др., 2017), бриории в основном произрастают на елях (более 70% находок), нередко в качестве субстрата также выступает береза (около 15%), реже – прочие мелколиственные породы (ольха черная, ива козья – по 1 %), а также сосна (6 %) и лиственница (2%), пара видов бриории были обнаружены на липе и пихте. Таким образом, на хвойных породах деревьев встречается

около 80% всех находок редких лишайников, 18% произрастают на мелколиственных (из них более $\frac{3}{4}$ – на березе) и лишь около 2% бриорий было обнаружено на поверхности стволов и ветвей широколиственных пород (липе).

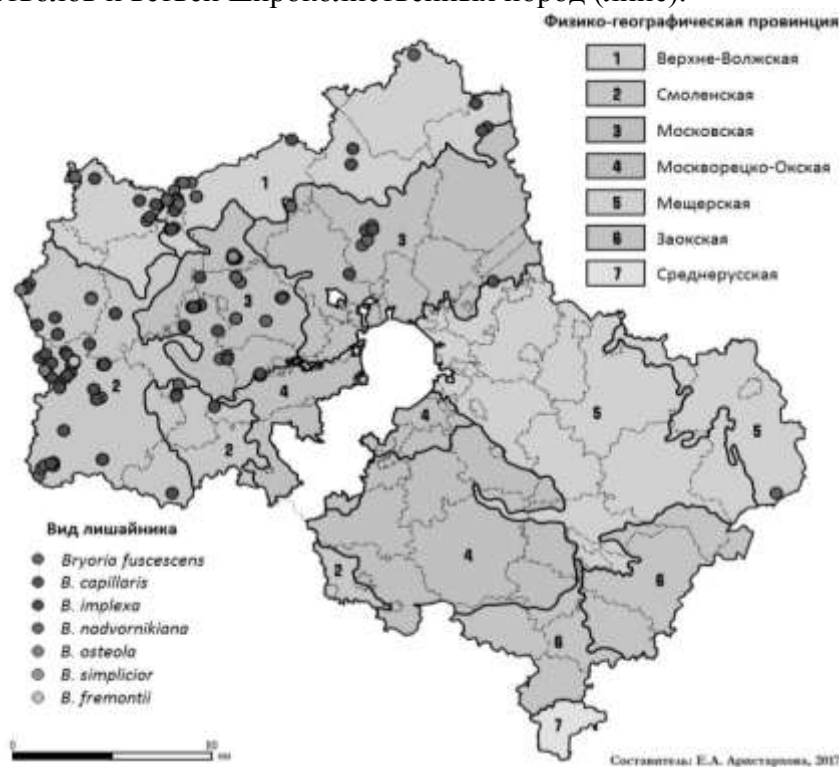


Рис. 1. Распространение лишайников рода *Bryoria* по территории Подмосковья

Самым распространенным видом в МО является *B. fuscescens*, который в отличие других видов был обнаружен не только в районах северо-запада МО, но также в юго-восточной части Мещерской физико-географической провинции на верховом сосновом с березой кустарничковом болоте. Этот вид бриории встречался не только в естественных старовозрастных лесах, но также в трансформированных лесокультурах, поврежденных короедом-типографом. Анализ сведений о находках бриории буроватой показал, что и бореальные, и субнеморальные еловые, и смешанные леса с елью практически в равной степени могут выступать в качестве подходящих для произрастания лишайника местообитаний. Это такие лесные субформации, как: влажнотравные зеленомошные, хвощево-кисличные с примесью неморальных видов (копытень, зеленчук желтый) и кислично-зеленчуковые субнеморальные, и старовозрастные еловые с примесью широколиственных и мелколиственных пород. Встречается нередко также в ельниках мертвопокровных и старых лесокультурах ели. Высока доля находок в мелколиственно-еловых, чаще березово-еловых лесах и ельниках с участием березы и осины (39% находок от общей доли лесов с доминированием ели). Эти лишайники обнаружены в сосново-еловых лесах и субнеморальных ельниках (по 12% находок от общей доли лесов с доминированием ели). Таким образом, около 63% находок связано с фитоценозами, в которых одной из основных лесообразующих пород выступает ель.

Нельзя также не обратить внимание, что бриория буроватая часто встречается в лесах речных долин и по берегам крупных водохранилищ (Можайское, Озернинское, Верхнерузское, Истринское и др.), что отвечает потребностям экологии вида и его тяготению к территориям с высоким увлажнением воздуха, которое обеспечивается особым режимом циркуляции водяного пара вблизи крупных водных объектов (явление формирования особого микроклимата).

Несколько реже встречается *B. capillaris*. Этот вид отмечен в тех же провинциях, что и бриория буроватая, за исключением Москворецко-Окской провинции. Хотя наибольшее число находок *B. capillaries* отмечено на крайнем западе МО, лишайник распространен по всей северной и северо-западной территории Подмосковья, а также в восточной части области в Щелковском районе. Большинство находок было в ельниках субнеморального типа, сырых и заболоченных лесах с елью и березой, по окраинам верховых и переходных болот.

До половины всех находок бриории волосовидной отмечено в формациях с доминированием ели (49%). Мелколиственно-еловые леса и ельники с примесью березы, осины и ивы козьей наиболее часто служат местообитаниями для этого вида бриории (до 36% находок от доли лесов с доминированием ели. Часто вид был отмечен в еловых лесах на сырых прогалинах и опушках (27%) и в ельниках по окраинам болот (14%). Часть находок связана с лесокультурами ели и ели с лиственницей (13 %). Большинство находок бриории волосовидной было в субнеморальных ельниках (до 30%), зато лишайник не удалось обнаружить в мертвопокровных ельниках и еловых лесах, пройденных короедом-типографом, а также в березняках.

B. implexa по числу находок заметно уступает *B. fuscescens* и *B. capillaries* и заметно тяготеет к западной окраине области, в том числе был отмечен в долине р. Протвы (Наро-Фоминский район) у южной границы МО. Чаше всего *B. implexa* распространена в еловых и березово-еловых субнеморальных лесах, на верховых и переходных болотах с сосной, елью и березой.

Чаше всего бриория переплетенная обнаруживается в еловых лесах (38% находок) и на верховых и переходных болотах с сосной, елью и березой (35%). Еловые формации, где были встречены лишайники, представлены в основном субнеморальными группами (50%), вторично-производные березово-еловые леса содержат до 30% находок (от доли лесов с доминированием ели), чуть меньше – сосново-еловые чернично-зеленомошные субформации (20%). В мелколиственных лесах (березняках) встречается около 8% от общего числа находок, в три раза больше доля лишайников, обнаруженных в смешанных елово-мелколиственных (елово-березовых) лесах (19%).

Остальные четыре вида р. *Bryoria* представлены в Подмосковье лишь несколькими находками или были найдены только в одной единственной точке. Например, *B. nadvornikiana* указана только в публикации А. Нотова (2010) для северной окраины МО (Госкомплекс «Завидово», на границе Клинского и Лотошинского районов. *B. osteola* была найдена лишь в двух точках на западной окраине МО в Смоленской физико-географической провинции вдоль западных границ Шаховского и Можайского районов (Толпышева и др., 2017) во влажных березово-осиново-еловых лесах на ели и осине. *B. simplicior* обнаружена лишь на юге Клинского района в осиново-берёзово-еловом влажнотравном лесу в долине ручья на ели и стволе березы.

Наконец, наиболее редкий, вероятно, исчезнувший с территории МО вид бриории – *B. fremontii* (последняя находка сделана Л.Г. Бязровым в 1995 г. в старовозрастных лесокультурах лиственницы, сосны и ели Порецкого лесничества) мог быть занесен случайно вместе с посадочным материалом. Поиски этого лишайника в радиусе предположительного местоположения находки пока результатов не дали, но поиски стоит продолжить.

Список литературы

Анненская Г. Н., Жучкова В.К., Калинина В.Р., Мамай И.И., Низовцев В.А., Хрусталева М.А., Цесельчук Ю.Н. Ландшафты Московской области и их современное состояние. Смоленск: СГУ, 1997. 296 с.

Бязров Л.Г. Видовое разнообразие лишайников Москвы // Бюллетень Московского общества

испытателей природы. Отдел. биол. Т. 101. № 3. 1996. С. 68-77.
Мучник Е.Э., Инсарова И.Д., Казакова М.В. Учебный определитель лишайников Средней России. Учебно-методическое пособие. Рязань, Ряз. гос. ун-т, 2011. 360 с.
Нотов А.А. Национальный парк «Завидово». Сосудистые растения, мохообразные, лишайники. Отв. ред. В.И. Фертиков. Федер. служба охраны Рос. Федерации, Гос. комплекс «Завидово», Твер. гос. ун-т. М.: Деловой мир, 2010. 367 с.
Петров В.В. Новая схема геоботанического районирования Московской области // Вестник МГУ № 5, сер. Биол., 1968. С. 44-50.
Сулова Е.Г., Толышева Т.Ю., Русанов А.В., Румянцев В.Ю. Современное распространение некоторых редких и охраняемых лишайников в Московской области / Экосистемы: экология и динамика, Т. 1, 2017. № 1. С. 93-118. (<http://www.ecosystemsdynamic.ru>)
Толышева Т.Ю., Сулова Е.Г., Румянцев В.Ю. Виды рода *Bryoria* особо охраняемых природных территорий Московской области. Труды Карельского научного центра РАН № 4. 2017. С. 72-80.
Урбанавичюс Г.П. Список видов лишенофлоры России. СПб., 2010. 194 с.

**ПОТЕНЦИАЛЬНАЯ И РЕАЛЬНАЯ
СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ВИДОВ *RHODODENDRON*:
СОСТОЯНИЕ ГЕНЕРАТИВНЫХ ПОЧЕК ОТ ИХ ЗАЛОЖЕНИЯ ДО ЦВЕТЕНИЯ**

А.А. Бабро, И.И. Шамров

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия,
ABabro@binran.ru

**POTENTIAL AND REAL SEED PRODUCTIVITY OF *RHODODENDRON* SPECIES:
GENERATIVE BUDS STATE
FROM THEIR INITIATION TO FLOWERING**

A.A. Babro, I.I. Shamrov

Rhododendron schlippenbachii Maxim. и *R. luteum* Sweet (*Ericaceae*) – ресурсные виды, ценные декоративные растения, интродуцированные в Санкт-Петербурге. *R. schlippenbachii* включен в Красную книгу России как вид, численность которого сокращается (Приказ МПР РФ, 2005). Успешная интродукция и активное использование в озеленении могут спасти растение от исчезновения. Примером этого является *Cotoneaster lucidus* Schltr. (*Rosaceae*), повсеместно встречающийся в городских зеленых насаждениях.

В настоящее время *R. schlippenbachii* и *R. luteum* успешно выращиваются в Ботаническом саду БИН РАН в открытом грунте. В последние годы ежегодно обильно цветут растения *R. schlippenbachii*, в том числе выращенные из семян местной репродукции.

Определение потенциальной и реальной семенной продуктивности растений представляет интерес как при изучении их эмбриологии и репродуктивной биологии, так и при решении практических задач, когда необходимо увеличить урожай семян. При этом важно установить этапы в развитии семязачатка и семени, во время которых наблюдается существенное снижение продуктивности, а также основные причины, приводящие к этому. Тогда становится возможной разработка агротехнических мероприятий, позволяющих снизить потери урожая.

У рододендронов открытого грунта весь период от закладки семязачатков до созревания семян можно условно разделить на периоды, во время которых возможно установить потерю продуктивности:

1. при закладке репродуктивных структур – возникают нарушения в строении семязачатков, приводящие к их стерильности или гибели;
2. в период зимнего покоя – повреждение бутонов низкими температурами;
3. ранней весной – повреждение бутонов в результате значительных суточных колебаний температуры;
4. в период цветения – повреждение цветков весенними заморозками;
5. в период опыления – отсутствие или недостаточное количество пыльцы или агентов ее переноса;
6. при прорастании пыльцы и оплодотворении – нарушение этих процессов, в том числе наличие явлений самонесовместимости или несовместимости растений;
7. в период эмбрио- и эндоспермогенеза и созревания семян – разнообразные нарушения в процессе развития.

Нами проводятся исследования потенциальной и реальной семенной продуктивности *R. schlippenbachii* и *R. luteum* при выращивании в Ботаническом саду БИН РАН. Для эмбриологических исследований использовался также материал, собранный в Ботаническом саду Санкт-Петербургского Государственного Лесотехнического университета им.С.М.Кирова (СПбГЛТУ).

В процессе изучения женских репродуктивных структур данных видов не было выявлено значительных нарушений при их закладке и начальных этапах развития. У обоих видов иногда наблюдалось недоразвитие одной или двух плацент. Учитывая значительное варьирование количества семязачатков на плаценте у данных видов и небольшое количество завязей с подобными нарушениями, можно сделать заключение, что они не оказывают существенного влияния на общее количество семязачатков, определяющее потенциальную семенную продуктивность.

У *R. schlippenbachii* при переходе в состояние зимнего покоя наблюдались семязачатки на стадии от формирования функциональной мегаспоры до 2-ядерного зародышевого мешка, а у *R. luteum* – на стадии мегаспороцита перед мейозом (Шамров, Бабро, 2009). Исследования, касающиеся особенностей вступления в период покоя и его прохождения семязачатками на разных стадиях развития, пока не проводились.

Проводился учет сохранности генеративных почек к моменту цветения. При этом учитывались потери продуктивности как в зимний, так и весенний (до распускания почек) периоды. Следует отметить, что повреждение почек весенними заморозками происходит редко, и в период проведения настоящего исследования не наблюдалось.

Однако значительное понижение температуры воздуха в сочетании с осадками в виде мокрого снега и града, как это наблюдалось в 1999 году в дендрарии СПбГЛТУ, способно полностью уничтожить бутоны и цветки *R. schlippenbachii*.

У четырнадцати растений *R. schlippenbachii* были полностью подсчитаны живые (раскрывшиеся, хотя бы с одним живым бутонем или цветком) и погибшие генеративные почки. В подсчет не включали почки, собранные ранее для микроскопических исследований.

В соцветиях, развивающихся из перезимовавших почек, было подсчитано количество живых и погибших бутонов. В зафиксированных почках поврежденные бутоны обнаруживаются, обычно начиная с февраля-марта. Они хорошо заметны, так как в отличие от остальных бутонов, для которых на этой стадии характерна светло-зеленая окраска, имеют коричневый цвет. Возможно, повреждение бутонов происходит из-за значительных суточных колебаний температуры, однако точно установить причину повреждения и гибели бутонов необходимо в процессе эмбриологических исследований.

Погибшие бутоны обычно длительное время не опадают и могут быть

обнаружены в течение длительного времени после раскрытия почек. К моменту цветения такие бутоны, как правило, полностью или частично усыхают, имеют темно-коричневую или черную окраску и размеры, характерные для бутона в нераскрывшейся почке, или иногда немного увеличенные. Иногда встречаются бутоны меньшего размера, если их повреждение произошло на ранних стадиях развития. Доля сохранившихся бутонов в процентах подсчитывалось относительно количества всех бутонов из живых почек (без учета бутонов из погибших почек).

У растений *R. luteum*, отличающихся более крупными размерами, сохранность почек и бутонов подсчитывали на отдельных ветвях.

У взрослых, хорошо развитых растений *R. schlippenbachii* (5 шт.) сохранилось достаточно большое количество почек – от 80 до 95% и бутонов – от 83 до 99,7%. Это обеспечило обильное цветение таких растений.

У растений, имеющих небольшие размеры или изначально заложивших мало генеративных почек (от 9 до 39), показатель доли выживших почек сильно варьировал (11-91%) и из-за небольшого количества данных носил во многом случайный характер. Следует отметить, что эти растения (7 шт.) имели такой же возраст и происхождение (посев семян из мест естественного произрастания в 1990 г.), как и несколько крупных экземпляров с большим количеством хорошо перезимовавших почек. Возможно, это связано с индивидуальной изменчивостью растений как по темпам роста и развития, так и по устойчивости к комплексу условий данного пункта интродукции. Среди данной группы были и растения, не сформировавшие генеративных почек, поэтому они в исследование не включались. Доля сохранившихся бутонов у этой группы растений варьировала и составляла 39-80%.

Два экземпляра *R. schlippenbachii* одинакового возраста и происхождения, несмотря на крупные размеры и большое количество заложившихся почек, имели невысокие показатели сохранности почек (52 и 14%) и бутонов (67 и 40%). Тем не менее, в абсолютных единицах это составило достаточно большое количество (54 и 76 почек и 148 и 123 цветка соответственно), у одного из растений наблюдалось плодоношение. Эти растения имели угнетенный вид, были частично затенены.

У растений *R. luteum* в настоящем исследовании погибших генеративных почек не наблюдалось. Однако такие почки встречаются, но в значительно меньшем количестве, чем у *R. schlippenbachii*. Возможно, это связано с большим количеством бутонов в почке у *R. luteum* и меньшей вероятностью гибели всех их сразу, или с особенностями сезонных ритмов развития этих видов.

Сохранность бутонов в почках *R. luteum* оказалась достаточно высокой и составила 79-99% (на одной из ветвей – 50%), что в целом близко соответствующему показателю у *R. schlippenbachii*. Следует отметить, что все растения *R. luteum* взрослые, крупные, длительное время выращиваются на постоянном месте. Сохранившиеся почки и бутоны, как правило, обеспечивают их ежегодное обильное цветение.

Анализ результатов показал, что сохранность почек и бутонов у взрослых крупных растений обоих видов удовлетворительная, обеспечивает обильное цветение и в основном зависит от жизненного состояния растения.

Для получения более точных результатов и практически значимых выводов необходимо наблюдение за сохранностью почек и бутонов исследуемых видов в течение ряда лет. Одной из задач является также получение и сопоставление данных о потере продуктивности на различных этапах репродуктивного цикла. В настоящее время исследование продолжается.

Работа выполнена по плановой теме лаборатории эмбриологии и репродуктивной биологии в рамках Госзадания: Биология развития, принципы репродукции, универсальность путей морфогенеза и переключение программ развития, резервы и отказы как основа системы надежности в онтогенезе и эволюции, № госрегистрации 01201255606.

Список литературы

Злобин Ю.А. Потенциальная семенная продуктивность // Эмбриология цветковых растений: терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции / Ред. Т.Б. Батыгина. СПб: Мир и семья, 2000. С. 258-260.

Злобин Ю.А. Реальная семенная продуктивность // Эмбриология цветковых растений: терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции / Ред. Т.Б. Батыгина. СПб: Мир и семья, 2000. С. 260-262.

Приказ МПР РФ от 25 октября 2005 г. N 289 "Об утверждении перечней (списков) объектов растительного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации и исключенных из Красной книги Российской Федерации (по состоянию на 1 июня 2005 г.)" (Зарегистрировано в Минюсте РФ 29.11.2005 № 7211)

Шамров И.И., Бабро А.А. Развитие и строение гинцея и семязачатка у *Rhododendron schlippenbachii* и *R. luteum* (Ericaceae) // Бот. журн. 2009. Т. 94. № 1. С. 58-74

НОВЫЕ ПОДХОДЫ К МОДЕЛИРОВАНИЮ РАЗВИТИЯ ПОБЕГОВЫХ СИСТЕМ ДЕРЕВЬЕВ УМЕРЕННОЙ ЗОНЫ

В.А. Барт, И.С. Антонова

Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия,
vbartvit@mail.ru

THE NEW APPROACHES FOR MODELLING OF THE SHOOTS SYSTEMS DEVELOPMENT IN TREES FROM TEMPERATE CLIMATE ZONE

V.A. Bart, I.S. Antonova

Обобщенное обращение матрицы (прямоугольной таблицы чисел) широко применяется в многомерных процедурах статистики (например, Себер, 1980). При этом как правило используются только чисто утилитарный вариант обращения, так называемые псевдообратные матрицы, не имеющие параметров, что исключает возможность статистической интерпретации всей процедуры.

Метод реконструкции двулетней побеговой системы (ДПС) или любой другой структурной единицы кроны основан на двойном обобщенном обращении матрицы (прямоугольной таблицы) A , составленной из морфометрических характеристик данной ДПС. Такая матрица строится на основе реально наблюдаемых метрических (морфологических) признаков ДПС. Такими признаками могут быть, например, длины междоузлий материнского побега, длины боковых побегов, углы ответвления боковых побегов и др. При этом шаг двойного обращения матрицы A соответствует формированию модели ДПС, которая строится по двойной обобщенно обратной матрице A^{-} . Параметры однократного обобщенного обращения матрицы A , необходимые для получения матрицы A^{-} , учитывают «внутренние» (генетические, программные и т.п.) характеристики дерева на соответствующем пространственно-временном этапе ее формирования. Поэтому обобщенная обратная матрица A^{-} , формируемая при однократном обращении, может интерпретироваться как носитель программной информации, передаваемой моделируемой ДПС и определяющей ее форму.

Для построения частично обратных матриц A^{-} и A^{-} для структурных матриц ДПС была написана компьютерная программа DIGMA на языке VBA (Microsoft Office, 2003). Для алгоритма построения были модифицированы рекурсивные формулы (Барт, Щербакова, 2005), а также коэффициент гамма (Барт и др., 2003) в качестве меры близости матриц образа и модели.

Для апробации модели были выбраны две однотипных ДПС клена *Acer negundo*. Матрицы А и В (табл. 1) были построены по длинам междоузлий материнского побега (средние столбцы матриц) и длинам боковых побегов (крайние столбцы).

Таблица 1

$$A = \begin{vmatrix} 10 & 24 & 17 \\ 0 & 40 & 5 \\ 0 & 24 & 2 \\ 0 & 11 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \end{vmatrix}; \quad B = \begin{vmatrix} 15 & 25 & 4 \\ 0 & 40 & 5 \\ 0 & 25 & 2 \\ 0 & 12 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \end{vmatrix}; \quad A^{-1} = B^{-1} = \begin{vmatrix} 15 & 25 & 4 \\ 0 & 40 & 5 \\ 0 & 25 & 2 \\ 0 & 12 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \end{vmatrix}$$

В предварительном морфологическом исследовании (Антонова, Гниловская, 2013) по было установлено, что длина боковых побегов ДПС слабо связана с количеством листьев на них. В связи с этим в качестве координат векторов альфа и бета параметров двойного обобщенного обращения матрицы А были выбраны числа листьев на соответствующих строкам матриц боковых побегов.

Коэффициент γ всегда меньше единицы и равен ей только при полном совпадении матриц модели и образа. Полученный результат:

$$\gamma = 1 - \frac{\|\tilde{\mathbf{B}} - \mathbf{A}\|}{\|\mathbf{B} - \mathbf{A}\|} \approx 0.97$$

означает неплохое согласование модели и образа. Это говорит, прежде всего, о том, что выбранные параметры обращения «улавливают» различия между выбранными ДПС.

Исследование поддержано грантом РФФИ, проект № 16-04-01617.

Список литературы

- Антонова И.С., Гниловская А.А. Побеговые системы кроны *Acer negundo* L. (Aceraceae) в разных возрастных состояниях // Бот. журн. 2013. Т. 98. № 1. С. 53-68.
- Барт А.Г. Анализ медико-биологических систем. Метод частично обратных функций. СПб.: СПбГУ, 2003. 280 с.
- Барт А.Г., Щербаклова И.С. Рекуррентные соотношения для частично обратных матриц. // Вестник СПбУ. Сер.1. 2005. Вып. 2. С. 3-10.
- Себер Дж. Линейный регрессионный анализ. М.: Мир, 1980. 456 с.
- Bart A.G., Scherbakova I.S., Kozhanov V.M., Bart V.A. Neuronal Trees Modeling by Method of Partially Inverse Matrices // Proceeding of the Fifth Workshop on Simulation, St.-Petersburg. 2005. P. 119-124.

ПРОБЛЕМЫ ИЗУЧЕНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ЗЕЛЕННЫХ МОНАД НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ РОССИИ

О.Н. Болдина¹, А.А. Луговая²

¹Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия,
olgab1999@mail.ru,

²Академическая гимназия имени Д.К. Фаддеева, Санкт-Петербург, Россия,
arabella-2009@yandex.ru

CHALLENGES OF STUDYING THE GREEN MONAD BIODIVERSITY IN NORTH- WEST OF RUSSIA

O.N. Boldina, A.A. Lugovaya,

Хламидомонады или водоросли семейства *Chlamydomonadaceae* в Северо-западном районе России в последние 60 лет изучались крайне фрагментарно, и, как правило, только в рамках флористических исследований в Ленинградской, Псковской

или Новгородской областях. Несмотря на то, что хламидомонады распространены в почвах и пресных водоемах практически повсеместно (Ettl, 1983), часто образуют заметные глазу скопления, существует только одна специальная сводка по хламидомонадам СССР, включающая *Chlamydomonas* Ленинградской области (Ваулина и др., 1959). Существенный вклад имеют также флористические работы Л. М. Зауера (1956) и О. Я. Чаплыгиной (1996). С середины 90-х и до 2012 г. в Ленинградской области дальнейшего изучения этой группы не проводилось. Хламидомонады Псковской и Новгородской областей также исследованы слабо и только в рамках флористических работ. В целом, имеющиеся на сегодняшний день данные по зеленым мотыльковым водорослям (см. табл.) не в полной мере отражают их биоразнообразие на Северо-западе России.

Для решения проблемы слабой изученности хламидомонад на Северо-западе России достаточно расширить сборы живого материала в каждой из областей Северо-запада и наладить обмен живыми культурами между исследователями.

Необходимость получения свежего материала и новых сборов водорослей объясняется и тем, что прежняя классификация зеленых мотыльковых водорослей основанная только на светооптических методах, вступает в противоречие с данными трансмиссионной электронной микроскопии и молекулярной филогении (построенной на изучении последовательностей рибосомальных генов ядра, некодирующих последовательностей ДНК и генов органелл - большой субъединицы РДФ-карбоксилазы и пр.) и нуждается в ревизии с применением всех современных методов.

На сегодняшний день разрешение проблемы адекватной идентификации видов связано с получением альгологически чистых культур хламидомонад и дальнейшим их изучением, в частности, методами молекулярной филогении. В этом случае необходим ресурс для создания региональных коллекций и центров для выполнения работ по молекулярной тематике, а также взаимодействие исследователей, владеющих специальными современными методиками.

В начале наших исследований (в 2012 г.), столкнувшись с задачей регионального изучения хламидомонад, мы не обладали всеми необходимыми ресурсами. Поэтому по мере продвижения нашей работы мы вынуждены были обращаться к помощи российских (А.А. Гончаров, Е.С. Гусев, Е.И. Мальцев) и зарубежных (Т.И. Михайлюк, Э.Н. Демченко, Т.М. Дариенко, Т. Pröschold) специалистов, которых мы искренне благодарим за содействие.

Положительным моментом стартового этапа нашей работы была возможность проверить на практике ранее сформулированную концепцию типов ультраструктуры клеточных органелл, отработанные в рамках системного подхода к изучению более 30 видов хламидомонад из авторитетных мировых коллекций. Одним из наиболее важных ультраструктурных признаков оказался тип строения пиреноида (Болдина, 2011). Нами было показано, что многие штаммы, относимые к одному виду, не имеют существенных различий ультраструктуры клеток. Кроме того, была выявлена корреляция тонкого строения клетки у видов хламидомонад и их положения на молекулярно-филогенетических деревьях.

В качестве первоочередной задачи по выявлению видов хламидомонад было решено изучить массовые разрастания водорослей на почве и в эфемерных водоемах преимущественно в Ленинградской области. Для Новгородской области анализировали только несколько разрастаний.

Идентификация перечисленных 7 видов проводилась на основе интегративного подхода. Анализировали строение всех компонентов клеток на светооптическом и электронно-микроскопическом уровнях, а также с помощью секвенирования таксономически значимых участков ДНК.

Таблица

Хламидомонады в почвах и водоемах Санкт-Петербурга, Ленинградской Псковской и Новгородской областей

| № | Наименование таксона | Источник | ЛО | НО | ПС |
|----|--|--|----|----|----|
| 1 | <i>Chlamydomonas asymmetrica</i> Korshikov | Болдина, 2016 | + | | |
| 2 | <i>C. atactogama</i> var. <i>ceylanica</i> E. C. T. Holsinger | Дрозденко, Михалап, 2016 | | | + |
| 3 | <i>C. debaryana</i> Goroschankin | Болдина, 2016 | + | | |
| 4 | <i>C. elliptica</i> Korshikov | Чаплыгина, 1996 | + | | |
| 5 | <i>C. eustigma</i> Ettl | Чаплыгина, 1996 | + | | |
| 6 | <i>C. globosa</i> Snow | Зауер, 1956; Ваулина и др., 1959; Судницина, 2012 | + | | + |
| 7 | <i>C. gloeogama</i> Korshikov | Чаплыгина, 1996 | + | | |
| | <i>C. gloeogama</i> Korshikov f. <i>humicola</i> Hollerb. | Голлербах, 1936; Ваулина и др., 1959 | + | | |
| 8 | <i>C. intermedia</i> Chodat | Зауер, 1956; Ваулина и др., 1959 | + | | |
| 9 | <i>C. matvienkoae</i> Ettl | Рундина, 2006 | + | | |
| 10 | <i>C. moewusii</i> Gerloff | Болдина, 2016 | + | | |
| 11 | <i>C. mutabilis</i> Gerloff | Чаплыгина, 1996 | + | | |
| 12 | <i>C. noctigama</i> Korshikov | Болдина, 2016 | + | | |
| 13 | <i>C. nasuta</i> Korshikov | Болдина, 2016 | + | | |
| 14 | <i>C. oblongella</i> Lund | Зауер, 1956; Ваулина и др., 1959 | + | | |
| 15 | <i>C. pertusa</i> Chodat | Дрозденко, Михалап, 2016 | | | + |
| 16 | <i>C. peterfii</i> Gerloff | Зауер, 1956; Ваулина и др., 1959 | + | | |
| 17 | <i>C. proboscigera</i> (Korshikov) var. <i>conferta</i> Ettl | Рундина, 2006 | | + | |
| 18 | <i>C. regularis</i> Korshikov | Чаплыгина, 1996 | + | | |
| 19 | <i>C. reinhardtii</i> P. A. Dang. | Рундина, 2006; Судницина, 2012 | + | | + |
| 20 | <i>C. snowia</i> Printz | Зауер, 1956; Ваулина и др., 1959 | + | | |
| 21 | <i>Chlamydomonas</i> sp. | Зауер, 1956 | + | | |
| 22 | <i>Chloromonas augustae</i> (Skuja) Pröschold et al. (=Chlamydomonas augustae Skuja) | Чаплыгина, 1996 | + | | |
| 23 | <i>C. chlorococcoides</i> (Ettl et Schwarz) Matsuzaki et al. (=Chlamydomonas chlorococcoides Ettl et Schwarz) | Чаплыгина, 1996 | + | | |
| 24 | <i>C. reticulata</i> (Goroschankin) Gobi (=Chloromonas palmelloides Broady) | Чаплыгина, 1996 | + | | |
| 25 | <i>C. typhlos</i> (Gerloff) Matsuzaki et al. (=Chlamydomonas typhlos Gerloff) | Болдина, 2017 | | + | |
| 26 | <i>C. variabilis</i> (P. A. Dang) Wille (=Chlamydomonas variabilis Dangeard) | Чаплыгина, 1996 | + | | |
| 27 | <i>Dangeardinia pseudopertusa</i> (Ettl) Nakada (=Chlamydomonas pseudopertusa Ettl) | Рундина, 2006 | + | | |
| 28 | <i>Microglena globulifera</i> (Korshikov) Demchenko et al. (=Chlamydomonas monadina var. globulifera Korshikov) | Судницина, 2012 | | | + |
| 29 | <i>M. monadina</i> Ehrenb. emend. Demchenko et al. (=Chlamydomonas monadina (Ehrenb.) F. Stein. =Chlamydomonas sphaerica O. V. Troitsk.) | Troitskaya, 1923; Рундина, 2006; Судницина, 2012 | + | | + |
| 30 | <i>M. cf. opisthopyren</i> (Skuja) Demchenko et al. (=Chlamydomonas opisthopyren Skuja =Chlamydomonas pseudomacrostigma Péterfi) | Болдина, 2016 | + | | |
| 31 | <i>Sphaerellopsis gelatinosa</i> (Korshikov) Gerloff (=Chlamydomonas gelatinosa Korshikov) | Чаплыгина, 1996 | + | | |

Примечание. ЛО – Ленинградская область, НО – Новгородская область, ПО – Псковская область.

Высокая внутривидовая изменчивость, касающаяся формы и размеров клеток, дополнительных характеристик хлоропласта и числа пиреноидов, состава клеточных включений и др., выявляемая на светооптическом уровне, не позволила нам однозначно идентифицировать выделенные хламидомонады даже в культуре. Среди рассмотренных видов штаммы *C. asymmetrica* демонстрировали наибольшую изменчивость на агаровых средах Kuhl и Elmann. Исследование этих же штаммов *C. asymmetrica* в трансмиссионном электронном микроскопе, наоборот, показало однородность ультраструктурных признаков и, в дальнейшем, было поддержано анализом 18S рРНК (Дариенко, Михайлюк, Pröschold, устн. сообщ.).

Для остальных проанализированных нами штаммов были выявлены специфические комбинации ультраструктурных признаков (особенностей строения клеточной оболочки, организации тилакоидов в хлоропласте и пиреноиде, строения стигмы и др.), которые наряду со светооптическими морфологическими данными позволили отнести их к другим 6 видам. Для каждого из идентифицированных нами 7 видов ультраструктурные особенности клеток полностью соответствуют таким же характеристикам для этих же видов из мировых коллекций водорослей (SAG, CCAP, CALU, ACKU). Ввиду отсутствия у нас налаженного метода анализа маркирующих последовательностей ДНК, эти результаты были подтверждены для *C. debaryana* с наиболее часто встречающейся у хламидомонад комбинацией ультраструктурных признаков (Гончаров, устн. сообщ.) и частично для *C. typhlos*.

Таким образом, на примере стартового изучения массово развивающихся хламидомонад мы смогли показать, что ультраструктурные особенности строения клеток у зеленых монад (наряду с морфологическими признаками) могут быть ключевым моментом в идентификации видов, в то время как использование только световой микроскопии не всегда позволяет решить вопрос о видовой принадлежности. Кроме того, следует учитывать ультраструктурные характеристики клеток при построении и проверке имеющихся филогенетических деревьев.

Список литературы

- Болдина О.Н. Принципы классификации пиреноидов у зеленых монад. Водоросли: таксономия, экология и использование в мониторинге. Екатеринбург: УрО РАН, 2011. С. 34-41.
- Болдина О.Н. Хламидомонады (Chlamydomonadaceae) Санкт-Петербурга и Ленинградской области: состояние изученности и новые находки // Новости сист. низш. раст. 2016. Т. 50. С. 5-22.
- Болдина О.Н. Цитологическое исследование штамма *Chloromonas typhlos* (Chlamydomonadaceae, Chlorophyta) выделенного из массовых скоплений на Северо-Западе России // Новости сист. низш. раст. 2017. Т. 51. (в печати).
- Ваулина Э.Н., Дорогостайская Е.В., Новичкова Л.Н., Сдобникова Н.В. Материалы к познанию почвенных хламидомонад СССР. Тр. БИН АН СССР. 1959. Т. 2. № 12. С. 18-35.
- Дрозденко Т.В., Михалач С.Г. Видовой состав фитопланктона дельты реки Великой в летний период 2015 г // Вестник ПсковГУ. 2016. № 8. С. 3-10.
- Зауер Л.М. К познанию водорослей растительных ассоциаций Ленинградской области. Тр. Ботан. ин-та АН СССР. 1956. Т. 2, № 10. С. 33-174.
- Рундина Л.А. Отдел Chlorophyta. Водоросли, вызывающие «цветение» водоемов Северо-Запада России. М.: 2006. С. 219–291.
- Судницина Д.Н. Альгофлора водоемов Псковской области. Псков, ООО «Логос Плюс». 224 с.
- Чаплыгина О.Я. Почвенные водоросли Нижне-Свирского заповедника. Новости сист. низш. раст. 1996. Т. 31. С. 53-57.
- Ettl H. Chlorophyta I (Phytomonadina). Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd 9. Stuttgart: 1983. 807 S.

**ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ПАМЯТНИКА ПРИРОДЫ
«БОЛОТО АНТОНОВСКОЕ»**

Е.А. Борисова¹, А.А. Курганов¹, М.П. Шилов², Д.А. Мишагина¹

¹Ивановский государственный университет, Иваново, Россия,
floraea@mail.ru; 07011991_anton@mail.ru; botik73@gmail.com

²Ивановская государственная сельскохозяйственная академия, Иваново, Россия,
mpshilov40@mail.ru

**FLORA AND VEGETATION OF NATURAL MONUMENT
«SWAMP ANTONOVSKOE»**

E.A. Borisova, A.A. Kurganov, M.P. Shilov, D.A. Mishagina

В Ивановской области выявлено 1487 болот площадью более 1 га каждое (Торфяные..., 1972). Вместе с заболоченными землями они занимают 1500 км², или 7,3 % территории области. 60 болотных комплексов признаны особо охраняемыми природными территориями (ООПТ) регионального или местного значения.

Болото Антоновское (Антоново, Шолоховское) – одно из крупных болот нашего региона, его площадь составляет 408 га. Оно расположено на территории 2 муниципальных районов, в 1,5 км восточнее д. Вязовка, в 1,2 км юго-восточнее д. Лежаково, 0,5 км севернее д. Шолохово (Палехский район), в 0,5 км северо-восточнее бывшей д. Дегтярново (Родниковский район). Оно находится в заметном понижении рельефа, в долинах небольших рек Соньбы и Парши. Исследования данного болота проводились в 1949 г. Текстильторфпроектом, изучались показатели торфа (зольность, средняя влажность, степень разложения и др.). Максимальная мощность торфяного пласта – 4 м, средняя – 1,3 м, торф, в основном слабокальцинированный (Торфяные..., 1972). В 1952–54 гг. данное болото частично разрабатывалось карьерным способом на удобрение. В 1979 г. оно было признано памятником природы (Решение Ивановского облисполкома от 06.08.1979 г. № 12/5).

В июле-августе 2014 г. в рамках программы «Ведение региональной Красной книги» традиционным маршрутно-рекогносцировочным методом была обследована западная часть болота со стороны бывшей д. Дегтярново. Исследования сопровождались составлением флористических списков, фотосъёмкой и сбором растений в гербарий, наиболее интересные сборы переданы в гербарии МГУ им. Ломоносова (MW), большая часть сборов хранится в ИвГУ (IVGU) и ИГСХА. Также были учтены данные М.П. Шилова, который проводил исследования болота в 1993 г.

Болото относится к низинному типу, оно сильно обводнено, на отдельных участках пересекается ручьями, местами представляет труднопроходимые чёрноольховые топи и заболоченные травянистые сообщества с высоко кочковатым микрорельефом. К болоту прилегают сырые низинные луга.

Растительность. На болоте представлены лесные, кустарниковые и травянистые участки в различных сочетаниях. Среди лесов по площади преобладают березняки, реже встречаются хвойно-мелколиственные леса, черноольховники, ельники и осинники распространены фрагментарно. Ниже приводим краткие описания растительных сообществ.

Березняк травянистый с елью высокой, сосной обыкновенной и ольхой чёрной. В подлеске встречаются *Frangula alnus*, *Viburnum opulus*, *Rosa majalis*. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового покрова составляет 70 %, в его составе преобладают *Calamagrostis epigeios* и *C. canescens*, *Ajuga reptans*, *Thysselinum palustre*, встречаются *Phleum pratense*, *Poa pratensis*, *Deschampsia cespitosa*, *Succisa pratensis*, *Filipendula ulmaria*, *Geum rivale*, реже – *Equisetum arvense* и *E. pratense*, *Carex pallescens*, *Potentilla erecta*, *Galium*

palustre, *Coronaria flos-cuculi*, *Ranunculus acris*, *Mentha arvensis*.

Березняк вейниковый. В подлеске – *Salix aurita*, *Rosa majalis*, *Viburnum opulus*. В травяно-кустарничковом покрове доминируют *Calamagrostis canescens*, *Deschampsia cespitosa*, встречаются *Carex cespitosa*, *Filipendula ulmaria*. В данном типе леса встречена *Pyrola chlorantha* и *Platanthera bifolia*, а в понижении – *Carex riparia*.

Березняк высокотравный с ивой пепельной и рябиной обыкновенной в подлеске. В травяном покрове преобладают *Phragmites australis* и осоки (*Carex nigra*, *C. vesicaria*, *C. rostrata*, *C. leporina*), *Equisetum fluviatile*, *Filipendula ulmaria*, группами встречаются *Geum rivale*, *Naumburgia thyrsoflora*, *Galium palustre*, *Lathyrus pratensis* и другие.

Березняк травянистый с елью высокой. В подлеске встречаются *Ribes nigrum*, *Frangula alnus* и *Rosa majalis*. В травяном покрове отмечены *Poa palustris*, *Paris quadrifolia*, *Majanthemum bifolium*, *Impatiens noli-tangere*, *Cirsium heterophyllum*, *Solanum dulcamara* и другие, из редких видов – *Cystopteris fragilis*, *Dryopteris expansa* и *Circaea alpina*.

Березняки с ортилией однобокой и *головучником* Линнея, *березняки таволговые* и *разреженные березняки тростниковые* встречаются фрагментарно.

Черноольховник травянистый с берёзой белой, местами с ольхой серой. Древостой разреженный (сомкнутость крон – 0,6), в подлеске встречаются *Frangula alnus*, *Padus avium*, *Viburnum opulus*, *Ribes nigrum*. В травяном покрове распространены *Filipendula ulmaria*, *Cicuta virosa*, *Equisetum fluviatile*, *Lycopus europaeus*, *Viola epipsila*, *Rumex aquaticus*, *Menyanthes trifoliata*, *Caltha palustris*, *Comarum palustre*, *Calla palustris*, *Scutellaria galericulata*, из редких видов – *Poa remota*.

Черноольховники щитовниково-рогозовые с сабельником болотным, *черноольховники тростниковые* с берёзой белой и *черноольховники* со смородиной чёрной и крушиной ломкой встречаются небольшими участками среди березняков.

Ельники приурочены к краям болотного массива и имеют вид полос. Описаны ельник мёртво-покровный (сомкнутость крон 0,8) и ельник с участием берёзы травянистый. Подлесок в них редкий (*Sorbus aucuparia*, *Rubus idaeus*, *Frangula alnus*). В травяном покрове (проективное покрытие – 45%) встречаются *Briza media*, *Agrostis canina*, *Viola canina*, *Equisetum palustre*, *Rubus saxatilis*, *Urtica dioica*, *Dryopteris carthusiana*, *Luzula pilosa*, *Ranunculus acris*, *Fragaria vesca*, *Solidago virgaurea* и другие.

Кустарниковые участки представлены зарослями ив (*Salix aurita*, *S. cinerea*, *S. myrsinifolia*, *S. phylicifolia*, *S. pentandra*), *Frangula alnus*, *Viburnum opulus*, *Ribes nigrum* и *Rubus idaeus*. Здесь редко встречается *Salix lapponum*.

Травяные сообщества представлены высокотравными группировками с господством *Phragmites australis*, *Filipendula ulmaria*, *Typha latifolia* в разных процентных соотношениях. Часто встречаются сплошные заросли *Filipendula ulmaria*, участки с доминированием *Equisetum fluviatile* с участием *Ranunculus lingua*, группы с преобладанием *Valeriana officinalis* и *Comarum palustre*, реже – *Cirsium palustre*, *Lythrum salicaria* и *Thysselinum palustre*.

Отмечены сообщества с господством осок (*Carex rostrata*, *C. acuta*, *C. vesicaria*, реже *C. vulpina*), в них встречаются *Eriophorum angustifolium*, *Angelica sylvestris*, *Viola epipsila* и *V. palustris*.

На болоте расположено несколько небольших мелководных водоёмов площадью 20–50 м². В составе макрофитов в них отмечены *Hydrocharis morsus-ranae*, *Potamogeton natans*, *Utricularia vulgaris* и *U. intermedia*, *Nuphar lutea*, *Lemna minor*, *Spirodela polyrhiza* и *Eloдея канадская*, редко по краям встречается *Hippuris vulgaris*.

Флора. В целом во флоре ООПТ «Болото Антоновское» отмечено 180 видов сосудистых растений, относящихся к 4 отделам, 6 классам, 58 семействам и 121 роду. В число ведущих семейств флоры входят *Gramineae*, представленное 17 видами,

Cyperaceae – 15, *Compositae* и *Rosaceae* – по 11 видов каждое. Крупными родами являются *Carex* – 13 видов, *Salix* – 7, *Ranunculus* – 5, *Equisetum*, *Stellaria*, *Cirsium* – по 4 вида каждый. В целом показатели систематической структуры типичны для низинных болот бореальных областей. Среди особенностей отметим группу редких видов. Всего здесь был отмечен 21 редкий для флоры области вид, 3 из которых включены в региональную Красную книгу (2010). Ниже приводим список найденных редких видов с краткими комментариями; виды, включённые в Красную книгу, отмечены знаком *.

**Ophioglossum vulgatum* L., небольшая (площадь 10 м²) плотная группа хорошо развитых, высоких (до 25 см высотой), спороносящих и ювенильных экземпляров была найдена по краю болотного комплекса, в ельнике с участием берёзы пушистой, ольхи чёрной, среди *Calamagrostis epigeios*, *Deschampsia cespitosa*, *Phleum pratense*, *Succisa pratensis*, *Poa pratensis*, *Equisetum pratense*, *Achillea millefolium*, *Carex pallescens* и др. Листовая часть вайи на некоторых растениях была сильно повреждена насекомыми. Вид редко встречается на территории области, известно 7 местонахождений. В 2015 г. группы вида были обнаружены в заволжской части Кинешемского района (Борисова и др., 2016).

Cystopteris fragilis (L.) Bernh., отмечена группа особей в черноольховнике берёзовом, среди валежника у старых пней. В области вид встречается спорадически, преимущественно, в крупных лесных массивах, по склонам оврагов.

Dryopteris expansa (C. Presl) Fraser-Jenkins et Gerny, найдена большая группа, там же, где и *Cystopteris fragilis*. Вид встречается изредка, известен в 7 районах.

Poa remota Forsell., обнаружены единичные экземпляры в черноольховнике высокотравном, вместе с *Phragmites australis* и *Calamagrostis canescens*. Известен только из 4 районов (Ильинский, Приволжский, Фурмановский и Родниковский), везде встречается редко, не образует крупных популяций.

Carex riparia Curt., небольшая группа (площадь 5 м²) обнаружена в березняке высокотравном. Редкий неморальный вид, достоверно известный из 4 районов (Приволжский, Вичугский, Южский, Тейковский). Занесён в Красную книгу Костромской области (2009).

**Salix lapponum* L., небольшие группы были найдены среди зарослей *Phragmites australis*, *Comarum palustre*, *Calla palustris*, *Thysselinum palustre*, *Menyanthes trifoliata*. В Ивановской области вид приурочен к крупным болотам и заболоченным берегам озёр. В 2014 г. Крупные популяции вида были найдены на болоте Русиновское Лухского района (Борисова и др., 2015).

Salix phylicifolia L., растёт одиночно и небольшими группами по окраинам болотного массива, иногда в местах выхода воды на поверхность, где обычен *Equisetum fluviatile*. В области встречается изредка.

**Pyrola chlorantha* Swartz, несколько вегетативных экземпляров найдено в березняке травянистом в переходном участке западной части болота на лесной подстилке, вместе с *Carex cespitosa*, *Viola epipsila*, *Calamagrostis canescens*, *Filipendula ulmaria*, *Lathyrus pratensis*, *Deschampsia cespitosa*, *Platanthera bifolia*.

Hippuris vulgaris L., отмечен в хвощёво-высокотравном сообществе с выходом воды на поверхность и по берегам небольших водоёмов в пойме р. Соньбы. В области известны немногочисленные местонахождения, крупные популяции формирует по берегам озера Большое Рассолово (Борисова и др., 2013) и в пойме р. Лух в пос. Лух (Борисова, 2016).

Utricularia intermedia Haune., найдены небольшие группы вегетативных особей в мочажинах вместе с хвостником.

Кроме того, на болоте были отмечены и другие редкие виды, нуждающиеся в охране, например, *Juniperus communis*, *Convallaria majalis*, *Platanthera bifolia*, *Dactylorhiza fuchsii*, *Polygonum bistorta*, *Stellaria longifolia*, *Trollius europaeus*,

Ranunculus lingua, *Circaea alpina*, *Polemonium caeruleum*, *Linnaea borealis* (Редкие..., 2015).

Несмотря на нарушения данного болотного массива в связи с добычей торфа и близость его к населённым пунктам, в составе флоры практически отсутствуют заносные виды, что значительно повышает его репрезентативность. Всего были найдены группы 4 адвентивных видов (*Elodea canadensis*, *Malus domestica*, *Galeopsis bifida*, *Cirsium arvense*).

Болото отличается разнообразием фитоценозов, участием редких видов сосудистых растений. Флористические исследования необходимо продолжить, обследовать часть массива со стороны д. Шолохово Палехского района, которая осталась слабо изученной. Специальному мониторингу подлежат динамика видового состава лесных и травянистых сообществ, состояние популяций редких видов растений, а также процессы распространения заносных видов и внедрение их в природные экосистемы.

Болото Антоновское имеет большое водоохранное, ресурсоохранное и научно-просветительское значение. Здесь сформированы крупные запасы торфа, встречаются заросли лекарственных растений, обитают ценные промысловые животные. Оно перспективно для организации экологического туризма, проведения учебных занятий и научных экспедиций. В планируемой экологической сети Ивановской области это болото относится к ядрам второго порядка.

Список литературы

- Борисова Е.А. Флора поселка Лух Ивановской области // Самарский научный вестник. 2016. № 1 (14). С. 14-18.
- Борисова Е.А., Шилов М.П., Щербаков А.В., Курганов А.А. Флора озер Савинского района Ивановской области // Бюллетень Брянского отделения Русского ботанического общества. 2013. № 2 (2). С. 20-27.
- Борисова Е.А., Курганов А.А., Голубева М.А. Флористические находки в заволжской части Кинешемского района Ивановской области // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2016. Т. X. № 1. С. 171-173.
- Борисова Е.А., Курганов А.А., Мишагина Д.А. Болото Русиновское в системе ООПТ Ивановской области // Научные труды Национального парка «Хвалынский». Вып. 7. Материалы II Всерос. научно-практич. конф. Саратов-Хвалынский: Амирит, 2015. С. 72-76.
- Красная книга Ивановской области. Т. 2: Растения и грибы / В.А. Исаев, Е.А. Борисова, М.А. Голубева и др. / под ред. В.А. Исаева. Иваново: ПресСто, 2010. 192 с.
- Красная книга Костромской области. Кострома, 2009. 387 с.
- Редкие растения и грибы: Материалы по ведению Красной книги Ивановской области / Е.А. Борисова, М.П. Шилов, М.А. Голубева, А.И. Сорокин, А.А. Курганов, Л.Ю. Минеева / под ред. Е.А. Борисовой. Иваново: Кириллица, 2015. 144 с.
- Торфяные месторождения Ивановской области. М., 1972. 506 с.

**ВИДОВОЕ БОГАТСТВО ТРАВЯНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ ПРИ РАЗНЫХ
РЕЖИМАХ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ
(НА ПРИМЕРЕ ЦЕНТРАЛЬНО-ЛЕСНОГО ЗАПОВЕДНИКА)**

В. П. Бородулина¹, О. В. Чередниченко²

Московский Государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия,
¹valentinka_bo@mail.ru, ²gentiana07@yandex.ru

**SPECIES RICHNESS OF GRASSLANDS UNDER DIFFERENT REGIMES
OF USAGE (ON EXAMPLES OF CENTRAL FOREST NATURE RESERVE)**

V.P. Borodulina, O.V. Cherednichenko

Введение. Луга являются уникальными сообществами, обладающими высоким биоразнообразием. Кроме того, эти сообщества выполняют многие важные экосистемные функции, и служат местообитаниями для редких видов растений и животных (Dengler et al., 2014). Луга лесной зоны формируются и поддерживаются за счет деятельности человека. В XX веке, как в Европе, так и в России, в связи с изменением системы землепользования, значительные их площади были заброшены и начали зарастать древесно-кустарниковой растительностью (Dengler et al., 2014). Поэтому в настоящее время луговые сообщества и их биоразнообразие находятся под угрозой. В условиях заповедного режима луга так же являются уязвимыми, их площади сокращаются, что может привести к исчезновению этих ценных сообществ в обозримое время. Цель нашей работы – оценить биоразнообразие травяных сообществ Центрально-Лесного заповедника в условиях заповедного режима и при хозяйственном использовании.

Материалы и методы. Работа была проведена на территории Центрально-Лесного Государственного Природного Биосферного заповедника (Тверская область). Объектом исследования стала травяная растительность (луга и рудеральные сообщества) как в условиях заповедного режима, так и хозяйственного использования. Травяные сообщества занимают менее 1% от всей территории заповедника. В его ядре луга встречаются на небольших участках, на местах бывших поселений, которые были заброшены 25-60 лет назад. В охранной зоне луга занимают значительные территории вокруг нежилых и ныне существующих деревень. Большая их часть заброшена, остальные являются сенокосами и пастбищами.

В основу работы было положено 209 геоботанических описаний травяной растительности, выполненных в 2013-2014 гг. на территории заповедника и его охранной зоны. Редкие и охраняемые виды приведены согласно Красной книге РФ (2008) и Красной книге Тверской области (2002). Инвазионные виды даны по Черной книге Тверской области (Виноградова и др., 2011)

Выделение типов сообществ осуществлено при помощи кластерного анализа, методом гибкой беты в программном пакете PC-ORD v.6. (McCune, Mefford, 2011). Для выявления диагностических видов выделенных типов проведен анализ индикаторных видов с расчетом коэффициента ϕ (Tichý, Chytrý, 2006)), значимость которого оценивали с использованием теста рандомизации в программном пакете PC-ORD v.6. Биоразнообразие оценивали с помощью индекса Шеннона, рассчитанного для каждой площадки в программе PAST (Hammer et al., 2001). Тест Краскела–Уоллиса использовали для сравнения в разных типах сообществ следующих параметров: видовая насыщенность, индекс Шеннона, высота травостоя. Особенное внимание мы уделили участию редких (охраняемых) и чужеродных (инвазионных и культурных) видов в разных типах травяных сообществ.

Результаты и обсуждение. На основании кластерного анализа мы выделили 4

типа травяных сообществ, хорошо различимых физиономически, топологически и экологически:

1. Используемые мезофитные луга представляют собой низкотравные разнотравно-злаковые сообщества. Диагностические виды: *Potentilla anserina*, *Leontodon autumnalis*, *Taraxacum officinale*, *Plantago major*, *Cynosurus cristatus* и др. Видовое богатство: 175 видов. Описаны в охранной зоне заповедника, занимают выровненные участки и верхние части пологих склонов. Находятся под сенокосно-пастбищным использованием.

2. Заброшенные мезофитные луга (злаково-разнотравные). Диагностические виды: *Viola canina*, *Trollius europaeus*, *Acetosa pratensis*, *Hieracium umbellatum*, *Potentilla erecta* и др. Видовое богатство: 176 видов. Описаны преимущественно в ядре заповедника в сходных с первым типом местообитаниях. Сообщества представлены сенокосами, заброшенными более 30 лет назад.

3. Таволговые высокотравные сообщества. Диагностические виды: *Filipendula ulmaria*, *Viola palustris*, *Galium palustre*, *Crepis paludosa*, *Cirsium palustre* и др. Видовое богатство: 145 видов. Занимают переувлажненные участки в понижениях рельефа и по днищам временных водотоков. Описаны, как в ядре, так и в охранной зоне заповедника, возможно, на месте бывших сенокосов.

4. Рудеральные высокотравные сообщества. Диагностические виды (*Anthriscus sylvestris*, *Dactylis glomerata*, *Cirsium arvense*, *Urtica dioica*, *Chamaenerion angustifolium*) являются также и доминантами. Видовое богатство: 153 вида. Описаны как в ядре, так и в охранной зоне заповедника. Сформировались на месте деревенских построек, садов и огородов. В некоторых случаях поддерживаются роющей деятельностью кабанов.

В выделенных типах сообществ значительно различается высота травостоя (табл. 1). На используемых мезофитных лугах травостой был значительно ниже, чем в таволговых и рудеральных сообществах. Рудеральные сообщества имели наибольшую высоту травостоя. В то же время, заброшенные мезофитные луга по этому параметру значительно не отличались от используемых лугов и таволговых сообществ.

Таблица 1

Медианные значения рассмотренных параметров в выделенных типах сообществ (буквенные индексы указывают на значимость различий; 1- используемые мезофитные луга; 2 - заброшенные мезофитные луга; 3 - таволговые высокотравные сообщества; 4 - рудеральные высокотравные сообщества)

| Параметры | Типы травяных сообществ | | | |
|-----------------------------------|-------------------------|------------------|------------------|------------------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 |
| Высота травостоя, см | 60 ^A | 75 ^{AB} | 95 ^B | 140 ^C |
| Число видов на 100 м ² | 47 ^{AB} | 48 ^A | 39 ^B | 27 ^C |
| Индекс Шеннона | 3,6 ^{AB} | 3,7 ^A | 3,4 ^B | 3,0 ^C |

В травяных сообществах Центрально-Лесного заповедника мы обнаружили 273 вида сосудистых растений из 163 родов и 50 семейств, что составляет 46,1% от флоры всего заповедника (592 вида) (Конечная, 2012) и 17,3% от флоры Тверской области (1579 видов) (Нотов, 2005).

Видовое богатство на используемых и заброшенных разнотравно-злаковых лугах (175 и 176 видов) выше по сравнению с таволговыми и рудеральными высокотравными сообществами (145 и 153 вида). При этом видовое богатство на используемых и заброшенных лугах сопоставимо.

Сравнение видового состава выделенных типов травяных сообществ показало, что заброшенные мезофитные луга имеют высокие коэффициенты сходства, как с используемыми мезофитными лугами, так и неиспользуемыми высокотравными сообществами – таволговыми и рудеральными (табл. 2). В то время как, коэффициент

сходства используемых лугов с высокотравными сообществами ниже. Таким образом, заброшенные мезофитные луга занимают промежуточное положение по видовому составу между используемыми лугами и неиспользуемыми высокотравными сообществами.

Таблица 2

Коэффициенты сходства видового состава Серенсена-Чекановского для выделенных типов травяных сообществ (1- используемые разнотравно-злаковые луга; 2 - заброшенные разнотравно-злаковые луга; 3 - таволговые высокотравные сообщества; 4 - рудеральные высокотравные сообщества)

| | 1 | 2 | 3 | 4 |
|---|---|------|------|------|
| 1 | | 0.73 | 0.64 | 0.60 |
| 2 | | | 0.73 | 0.75 |
| 3 | | | | 0.65 |
| 4 | | | | |

Видовая насыщенность и видовое разнообразие на используемых и заброшенных мезофитных лугах не имеют значимых различий (табл. 1). Максимальные значения этих параметров отмечены на заброшенных мезофитных лугах, и они значимо отличаются от рудеральных и таволговых высокотравных сообществ. В рудеральных сообществах наблюдаются самые низкие значения видовой насыщенности и разнообразия, что связано с доминированием высокорослых видов. Максимальная видовая насыщенность на 100 м² (65) была отмечена на заброшенных мезофитных лугах, минимальная (9) – в рудеральных высокотравных сообществах.

В выделенных типах сообществ обнаружено 16 чужеродных видов, относящихся к двум группам: инвазионные, включенные в Черную книгу Тверской области (Виноградова и др., 2011) и культивируемые. Больше всего чужеродных видов отмечено на заброшенных мезофитных лугах (10 видов: 6 инвазионных, 4 культивируемых). На используемых мезофитных лугах мы обнаружили 7 видов (5 инвазионных, 2 культивируемых). При этом встречаемость чужеродных видов здесь была выше, чем в других типах. В высокотравных рудеральных сообществах отмечено 3 инвазионных вида и 1 культивируемый, в то время как в таволговых – чужеродных видов не было выявлено.

Нами были отмечены 4 охраняемых вида, один из которых, *Dactylorhiza baltica* (*D. longifolia*), включен в Красную книгу РФ (2008), и три (*Salix phylicifolia*, *Coeloglossum viride*, *Gymnadenia conopsea*) – в Красную книгу Тверской области (2002). Все охраняемые виды приурочены к заброшенным местообитаниям. На заброшенных мезофитных лугах обнаружены три охраняемых вида из семейства Орхидных (*Gymnadenia conopsea*, *Coeloglossum viride*, *Dactylorhiza baltica*), в то время как в таволговых сообществах отмечен только один вид ивы (*Salix phylicifolia*).

Заключение. В ходе исследования были выявлены 4 типа травяных сообществ, которые различаются по флористическому составу, экологическим особенностям, способу и истории использования. Флора травяных сообществ заповедника включает около 40% всей флоры заповедника и 4 редких вида, для которых данные местообитания являются наиболее подходящими. Таким образом, травяная растительность заповедника характеризуется значительным флористическим, экологическим и фитоценотическим разнообразием.

С одной стороны, разнотравно-злаковые луга можно рассматривать как сравнительно стабильные экосистемы. Находясь 25 лет и более без хозяйственного использования, они всё еще сохраняют основные черты лугов. С другой стороны, площади их уменьшаются, изменяется видовой состав, что обусловлено

сукцессионными процессами. Поэтому, необходимы специальные мероприятия для сохранения наиболее ценных участков лугов на территории заповедника, исчезновение которых приведёт к существенным потерям биоразнообразия.

Список литературы

- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Нотов А.А.* Черная книга флоры Тверской области: чужеродные виды растений в экосистемах Тверского региона. М.: КМК, 2011. 292 с.
- Грохлина Т.И., Ханина Л.Г.* О компьютерной обработке геоботанических описаний по экологическим шкалам // Математическое моделирование в экологии: материалы Четвертой Национальной научной конференции с международным участием (18-22 мая 2015 г). 2015. С. 63-64.
- Конечная Г.Ю.* Сосудистые растения Центрально-Лесного заповедника (Аннотированный список видов) / Под ред. Л.И. Крупкиной. - М.: Изд. Комиссии РАН по сохранению биологического разнообразия, 2012. 75 с.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / Под ред. Камелина В.Р., Бардунова Л.В., Новикова В.С. М.: КМК, 2008. 855 с.
- Красная книга Тверской области. Тверь: Вече Твери, АНТЭК, 2002. 256 с.
- Нотов А. А.* Материалы к флоре Тверской области. Ч.1. Высшие растения. Тверь: ООО «Изд-во ГЕРС», 2005. 214 с.
- Dengler J., Janišová M., Török P., Wellstein C.* Biodiversity of Palearctic grasslands: a synthesis // Agriculture, Ecosystems & Environment. № 182. P. 1-14.
- Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P.D.* PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. № 4(1). 9 p.
- McCune B., Mefford M. J.* PC-ORD Multivariate Analysis of Ecological Data, Version 6. MjM Software Design. Oregon: Gleneden Beach, 2011. 28 p.
- Tichý L., Chytrý M.* Statistical determination of diagnostic species for site groups of unequal size // Journal of Vegetation Science. № 17. P. 809-818.

РЕИНТРОДУКЦИЯ РАСТЕНИЙ – ПЕРСПЕКТИВНЫЙ СПОСОБ СОХРАНЕНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ

В.П. Викторов, Е.В. Черняева, П.В. Левченко

Московский педагогический государственный университет, Москва, Россия
vpviktorov@mail.ru, katinsad@gmail.com, leopacha@mail.ru

REINTRODUCTION OF PLANTS IS A PROMISING METHOD FOR THE CONSERVATION OF BIODIVERSITY

V.P. Victorov, E.V. Chernjaeva, P.V. Levchenko

Конвенция ООН по биоразнообразию (Convention on Biological Diversity), принятая в 1992 г., определяет меры по сохранению и рациональному использованию мирового биоразнообразия. Она включает научно-исследовательскую работу в различных областях (систематика, флористика, экология, генетика и др.), проведение практических мероприятий по сохранению видов *in situ* и *ex situ*, а также другие виды деятельности (образование и просвещение, обмен информацией и др.).

Работы по созданию искусственных популяций видов в природных биотопах проводятся довольно широко уже не одно десятилетие (Тихонова, Беловодова, 2002). Их называли по-разному: реинтродукция, реставрация, репатриация, реакклиматизация, натурализация, интродукция и даже реституция (Лукс, 1981). *Реинтродукция* - создание искусственных популяций вида в природных биотопах его ареала. *Репатриация*, в

отличие от реинтродукции, предполагает создание искусственных популяций в тех местах, где он ранее произрастал. *Реставрация* предполагает восстановление численности угасающих популяций. *Интродукция* заключается в переносе видов (живых растений или их диаспор) из природы в культуру. *Реакклиматизация* - искусственное возвращение в какую то местность ранее исчезнувшего там вида

Многолетние экспериментальные работы по репатриации печеночницы благородной, прострела раскрытого, медуницы узколистной проводились Г.П. Рысиной (1984). Они показали, что успех работы возможен только в тех случаях, когда фитоценоз не претерпел необратимых изменений, в противном случае они просто нецелесообразны.

Накоплен большой опыт по реставрации малочисленных популяций, главным образом, по хозяйственно-ценным видам, некоторые из них весьма декоративны и входят в Красные книги (жень-шень, диоскорея и др.). Мероприятия по оптимизации условий их существования связаны с улучшением светового и водного режима, внесению удобрений, периодичности заготовок, посеву семян и др.

Создание искусственных популяций в природных биотипах проводится и путем посева семян. Основные недостатки этого способа связаны с низкой всхожесть семян и высоким процентом гибели молодых растений, главным образом, из-за высокой конкуренции (Карписонова, Трапидо, 1980). Так же следует отметить малоперспективность создания искусственных популяций путем переноса растений из природы в другие местообитания.

Пересадка взрослых растений из природных популяций весьма трудоемка и наблюдается невысокий процент приживаемости в их новом местообитании (особенно у стержнекорневых видов). Они могут быть оправданы только в случае угрозы гибели природной популяции при проведении строительства, разработке полезных ископаемых и др. Однако имеется целый ряд успешных примеров (Тихонова, Беловодова, 2002).

Наиболее оптимальны работы по реинтродукции с использованием материала, взятого из природных популяций и размноженного в питомнике. Ограниченный сбор семян в популяциях практически не наносит вреда, не уничтожает и даже не ослабляет природную популяцию. Работы подобного рода достаточно многочисленны. В.Л. Тихонова(1985) отмечала, что при создании искусственных популяций очень важным являются методические подходы: происхождение исходного материала, подбор биотипов для будущей популяции, генетические аспекты и др.

Особо следует отметить работы по созданию моделей природных фитоценозов. Прежде всего, необходимо отметить классические работы проводимые Центральном сибирском ботаническом саду и Ставропольском ботаническом саду (Тихонова, Беловодова, 2002). Следует отметить последние эксперименты по изучению динамики участков альпийских сообществ, пересаженных в новые экологические условия (Кипкеев, 2017).

Интересные результаты получены при создании искусственных популяций дикорастущих охраняемых и хозяйственно-полезных видов в агрофитоценозах с целью их оптимизации; на территориях антропогенно нарушенных природных биотипов (открытые разработки полезных ископаемых, отвалы переработанной породы и др.); при биологической рекультивацией земель, пострадавших от хозяйственной деятельности человека.

Антропогенное воздействие на природные фитоценозы особенно сильно проявляется в условиях мегаполисов и их окрестностях: происходит сокращение численности многих особо уязвимых видов (орхидные, грушанковые и др.). Господствующими становятся виды с наименьшими синэкологическими связями и наибольшей автономностью (манжетки, ястребинки, одуванчик, мятлик и др.), широкое

распространение получают сорные виды. Работы по изучению растительности и оптимизации городской экологии проводятся во многих городах Российской Федерации и за рубежом.

Специалистами разрабатываются способы, помогающие выживанию растений в городских условиях. Для городских газонов ведут отбор дикорастущих видов и форм, устойчивых к загрязнению воздуха и почвы. Под пологом деревьев в городских насаждениях часто исчезает напочвенный покров, что приводит к постепенной гибели фитоценоза. Для его восстановления подбираются устойчивые виды. В последнее время в связи проблемой создания устойчивых растительных группировок, особенно в крупных городах, возобновился интерес к изучению фитогенных полей растений (Черняева, Викторов, 2016). Моделирование конкурентных отношений между растениями в искусственных насаждениях может повысить их устойчивость. Решающее значение во взаимодействии растений придают фитогенным полям и возможно, аллелопатии (Черняева, Викторов, 2014а,б).

С 1985 по 1989 г. нами проводилась экспериментальная работа по реинтродукции редких и охраняемых растений (многие виды входят в региональные Красные книги, в том числе в "Красную книгу Московской области"). За этот период создано свыше 160 искусственных популяций в Москве и Подмосковье. Для создания искусственных популяций подбирали оптимальные для каждого конкретного вида экологические и фитоценотические условия. За популяциями ухода не проводили (Тихонова, 1995; Викторов и др., 2014).

На первом этапе проводился поиск и изучение природных популяций. По отдельным видам нами было привлечено около 15 популяций в Московской области. В каждой популяции проводили геоботаническое описание, что позволяло по экологическим шкалам установить требовательность видов к освещенности, влажности и богатству почвы. Кроме того, отбирался почвенный образец. В популяциях определяли площадь, относительную (поскольку выкопку растений не производили) численность и структуру. Изучение возрастного спектра популяций по общепринятым методикам приводит либо к полной гибели исследуемой популяции или в значительной степени к ее ослаблению. Это необходимо помнить, особенно когда проводится изучение особо редких видов. Биометрические измерения генеративных побегов средневозрастных генеративных растений позволяли оценить степень внутривидовой изменчивости видов и позволяли в дальнейшем оценивать состояние растений в искусственных популяциях и при выращивании на питомнике. У ряда видов определяли реальную семенную продуктивность (Тихонова и др., 1989).

В изученных природных популяциях собирали семена с 30 - 50 растений. В лабораторных условиях проводили изучение морфологии семян и особенностей прорастания.

Особенности интродукции каждого вида проводили в питомниках с разными экологическими условиями (по освещенности, степени увлажнения, богатству, составу и кислотности почв).

Для создания искусственных популяций использовали материал, предварительно размноженный в питомниках с оптимальными для вида условиями. Нами использовались три варианта проведения экспериментов.

1. Осенний посев семян на специально подготовленных площадках (в природных условиях).

2. Растения прегенеративного периода (имматурного или виргинильного возрастного состояния - 3 - 4-х месячные особи).

3. Генеративные (2-3-х летние) растения.

Особь выкапывались в августе — сентябре с небольшим комом земли и

высаживались на заранее подготовленных площадках.

Подготовка почвы также была различной:

- перекопка небольших площадок лопатой;
- перевертывание дернины;
- посадка непосредственно "под лопату", при минимальной нарушению растительной дернины,
- дискование почвы с помощью трактора и тяжелых дисков.

Последний вариант был возможен в один год, когда в Измайловском питомнике был проведен эксперимент по массовому выращиванию растений (по приказу Управления Лесопаркового хозяйства г. Москвы) и высаживанию рассады в Измайловском лесопарке.

В течение 30 лет проводится мониторинг за искусственными популяциями. Многолетний мониторинг позволил выявить наиболее оптимальные технологии создания искусственных популяций.

В настоящее время сохранились и развиваются около 100 из созданных нами 160 популяций. Наибольшее число популяций создано по купальнице европейской, горцу змеиному, луннику оживающему, ирису болотному, гвоздике Фишера, колокольчикам (широколистному, персиколистному, крапиволистному).

Таким образом, работы по созданию искусственных популяций приобрели широкий масштаб и проводятся с разными целями: обогащение природных растительных ресурсов хозяйственно-полезными и декоративными видами, оптимизация растительного покрова агроценозов, улучшение экологической обстановки в городах, сохранение и восстановление генофонда редких и исчезающих видов и др. Численность этих работ в будущем будет только увеличиваться в связи с ухудшающейся экологической обстановкой и усилением непродуманной антропогенной деятельности.

Список литературы

- Викторов В.П., Тихонова В.Л., Ранджиткар Г.К.* Реинтродукция растений как способ сохранения и восстановления биоразнообразия // Труды IX Международной конференции по экологической морфологии растений, посвященной памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых (к 100 летию со дня рождения И.Г. Серебрякова). Т. 1. М.: МПГУ, 2014. С. 122-126.
- Карписонова Р.А., Трапидо И.Л.* Опыт восстановления и обогащения состава травянистых растений в лесопарках Подмосковья // Бюл. Гл. ботан. сада. 1980. Вып. 118. С. 69-75.
- Кипкеев А.М.* Изменение альпийских сообществ после долговременной трансплантации в новые экологические условия: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2017. 25с.
- Лукс Ю.А.* К вопросу о терминологии и методике искусственного переноса растений в природные экосистемы // Ботан. журн. 1981. Т. 66, № 7. С. 1051-1060.
- Рысина Г.П.* Опыт восстановления популяций охраняемых растений в Подмосковье // Бюл. Гл. ботан. сада. 1984. Вып. 133. С. 81-85.
- Тихонова В.Л.* Стратегия мобилизации и сохранения генофонда редких и исчезающих видов растений. Пушино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1985. 34 с.
- Тихонова В.Л., Беловодова Н.Н.* Реинтродукция дикорастущих травянистых растений; состояние проблемы и перспективы // Бюлл. Главн. Бот. сада РАН, 2002. Вып. 183. С. 90-106.
- Тихонова В.Л., Викторов В.П., Беловодова Н.Н.* Перспективы восстановления численности охраняемых видов травянистых растений на примере лесопарков Москвы и Подмосковья // Сохранение и восстановление природно-культурных комплексов Подмосковья. М, 1995. С. 170-174.
- Тихонова В.Л., Викторов В.П., Макеева И.Ю.* Научно-методические рекомендации по размножению охраняемых видов растений рода *Campanula* L. (колокольчик). М., 1989. 68 с.
- Черняева Е.В., Викторов В.П.* Аллелопатический режим фитогенного поля спиреи ниппонской

(*Spiraea nipponica* Maxim.) // Вестник ТГУ. 2014б. Т. 19. Вып. 5. С. 1614-1617.

Черняева Е.В., Викторов В.П. Влияние фитогенных полей *Cornus alba* L и *Physocarpus opulifolius* (L.) Maxim. на состояние напочвенного покрова // Вестник ТГУ. 2014а. Т. 19. Вып. 5. С. 1618-1621.

Черняева Е.В., Викторов В.П. История и современное состояние изучения фитогенных полей // Социально-экологические технологии. 2016. № 1. С. 89-106.

НЕКОТОРЫЕ ПРОЯВЛЕНИЯ ВНУТРИОРГАНИЗМЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ В РОДЕ *CAMPANULA*

В.П. Викторов, Н.Г. Куранова

Московский педагогический государственный университет, Москва, Россия

vpvictorov@mail.ru, nkuranova@inbox.ru

SOME OF INSIDEORGANISMS VARIABILITY IN THE GENUS *CAMPANULA*

V.P. Victorov, N.G. Kuranova

Разнообразные проявления вариабельности одноименных структур в пределах одной особи в работах обычно называют индивидуальной или эндогенной изменчивостью (Мамаев, 1973 и др.). Мы склоны изменчивость на организменном уровне рассматривать как *внутриорганизменную* (Викторов, 2005), выделяя три основных уровня: орган (изменчивость одноосных побегов, корней, цветков, плодов, семян); система органов (изменчивость побеговых и корневых систем); партикула (изменчивость партикул). Для объективной и полной оценки внутриорганизменной изменчивости целесообразно выделять дополнительные уровни: метамер, элементарный побег, годичный побег, монокарпический побег. Следует отметить, что для разных жизненных форм, возможно выделение и других уровней разного ранга. При анализе внутриорганизменной изменчивости также следует учитывать ее формы, не имеющие уровня подчинения: экологическую, возрастную, сезонную, флюктуирующую, половую, посттравматическую.

Работ, посвященных изучению внутриорганизменной изменчивости у травянистых растений, очень мало (Hague, 1883; Викторов, Халипова, 2002). Нередко исследователи часто не учитывают внутриорганизменную изменчивость, что приводит к переоценке амплитуды внутривидовой изменчивости, особенно при таксономическом анализе.

Изучение внутриорганизменной изменчивости, особенно у вегетативно подвижных травянистых растений, вызывает немало трудностей, прежде всего из-за сложности пространственного определения границы организма. Надземные побеги, принадлежащие одной особи, могут находиться на значительном расстоянии друг от друга. Так, у *C. rapunculoides* расстояние между побегами может достигать 1,5 м и более, что определяется как наличием длинных корневищ, так и образованием корневых отпрысков. Одновременно на одной площадке может находиться несколько партикул. Эти особенности видов необходимо учитывать при изучении внутривидовой изменчивости. Для систематиков нередко объектом изучения становится только монокарпический побег, а еще чаще – только его надземная часть.

У большинства видов рода *Campanula* монокарпические побеги не отличаются большим числом одноименных органов. Однако амплитуда внутриорганизменной изменчивости отдельных признаков монокарпических побегов может быть весьма существенной. Традиционно при таксономических исследованиях *Campanula* обращают внимание на разнообразные проявления внутримодульной изменчивости,

например, на изменение размеров и формы листьев от основания к верхушке побега. Варьировать могут практически все параметры листа: длина черешка (от длинночерешковых в основании побега до сидячих в верхней части), форма листовой пластинки (от широкояйцевидных до узколанцетных), основание листовой пластинки (от сердцевидного до клиновидного), форма края (от крупнозубчатого до цельнокрайнего), форма верхушки (от округлой до острой) и т.д. Наиболее ярко гетерофиллия проявляется у *C. rotundifolia*. В основании побега расположены черешковые листья с округлыми листовыми пластинками, которые заметно отличаются от сидячих линейных стеблевых листьев.

Весьма существенно в пределах побега варьируют признаки цветка и плода, имеющие традиционно важное таксономическое значение. Длина венчика *C. rapunculoides* варьирует от 15 до 32 мм, т. е. наблюдается перекрытие по этому признаку (традиционно используемому в определительных ключах) с другим близким видом – *C. bononiensis*. При характеристике *C. rapunculoides* в различных определителях и флорах (Ворошилов, 1966; Маевский, 2006 и др.) обычно указывают только средние значения данного признака – 18-25 мм, что часто приводит к неточности при их идентификации.

Важные закономерности проявления межмодульной изменчивости получены при изучении видов, имеющих многоглавый каудекс или укороченное корневище с несколькими побегами. Анализ таких растений показывает определенную соподчиненность побегов. Как правило, у особи имеется 1 побег (реже 2-3), отличающийся максимальными значениями признаков и обычно максимальной амплитудой их изменчивости. Остальные побеги характеризуются несколько меньшими значениями параметров побега и цветка, а также небольшой амплитудой изменчивости. Так, у одного побега *C. persicifolia* (75 см длины, 27 цветков в соцветии) диаметр цветка варьирует от 19 до 40 мм, а у другого побега (115 см длины, 61 цветок в соцветии) - от 13 до 44 мм.

Таблица 1

Морфологические показатели побегов и цветков закартированных особей *C. persicifolia*

| Признаки | 1 год | | 2 год | | 3 год | |
|---------------------------|-------|----|-------|-----|-------|-----|
| | | | | | | |
| Длина побега, см | 83 | 94 | 77 | 86 | 81 | 90 |
| Длина соцветия, см | 21 | 31 | 20 | 27 | 22 | 27 |
| Число узлов на побеге | 26 | 28 | 22 | 26 | 25 | 26 |
| Число цветков | 9 | 14 | 9 | 13 | 10 | 13 |
| Длина венчика, мм | 30 | 40 | 30 | 35 | 32 | 26 |
| Диаметр венчика, мм | 37 | 47 | 35 | 40 | 40 | 40 |
| Длина лист.пластинки, мм | 70 | 95 | 65 | 97 | 65 | 85 |
| Ширина лист.пластинки, мм | 6 | 7 | 5.5 | 7.5 | 5 | 5.5 |

Проследить проявление конкретных форм внутриорганизменной изменчивости довольно сложно из-за их взаимного наложения, обычно удается зафиксировать только интегрированный результат.

Для выявления влияния погодных условий на внутриорганизменную изменчивость проведены многолетние наблюдения при картировании растений в природных условиях. Показано, что в разные годы происходит только смещение верхушки кривой распределения признаков, а минимальные и максимальные значения меняются незначительно. В табл. 1. приведены данные по некоторым параметрам побегов и цветков.

Вследствие небольших размеров травянистых растений часто затруднительно изучать экологическую форму внутриорганизменной изменчивости. Однако нередко

она довольно ярка. У колокольчиков отмечено проявление закона Заленского, в первую очередь, в изменение анатомической структуры листа на побеге. Так, у *C. latifolia* в верхней части побега формируются листья с хорошо выраженным столбчатым мезофиллом, а в нижней – столбчатый мезофилл практически не выражен. Н. В. Костылева и А. А. Колаковский (2000) отмечают, что на открытых площадках *C. pendula* и *C. hofmanii* могут иметь цветки со свободными пыльниками, а *C. trachelium* и *C. alliariifolia* в тенистых условиях иногда имеют цветки с соединенными пыльниками. Таким образом, слипание тычинок не только связано со стадией развития цветка, но и зависит от экологических условий, т.е. наблюдается проявление не только сезонной (временной), но и экологической формы изменчивости.

Все онтогенетические изменения особи - проявление возрастной формы изменчивости. В многочисленных работах (Судакова, 1983; Шулькина, 1983; Викторов, 2000 и др.) по изучению онтогенеза колокольчиков можно найти немало конкретных данных об изменении качественных и количественных признаков у разных видов. Для таксономических целей обычно используют признаки растений генеративного периода. В молодом генеративном состоянии колокольчики обычно формируют одиночный цветок, значительно меньших размеров, чем в дальнейшем. Верхушечные одиночные цветки молодых генеративных растений *C. latifolia*, *C. persicifolia* и *C. trachelium*, цветущих первый раз, почти в два раза меньше, чем у средневозрастных генеративных растений. Нередко даже диагностически значимые признаки отдельных таксонов в молодом генеративном состоянии не проявляются, а наоборот, указывают на принадлежность к другому таксону. Например, наличие только верхушечного "головчатого" соцветия характерно для всех подвидов *C. glomerata* в молодом генеративном состоянии. Во взрослом генеративном состоянии этот признак проявляется только у *C. glomerata* subsp. *subcapitata* и *C. glomerata* subsp. *caucasica*.

В ходе многолетних наблюдений за развитием *C. persicifolia* и *C. trachelium* на закартированных площадках, отмечены перерывы в цветении у некоторых особей, находящихся в генеративном состоянии. Обычно в предшествующий год эти растения образовывали мощные генеративные побеги с большим числом цветков. По-видимому, интенсивное развитие генеративного побега в один год отрицательно отражалось на формировании почек возобновления. Подобные изменения следует рассматривать как проявление флюктуирующей формы изменчивости.

В диагностике некоторых видов рода *Campanula* часто используются особенности строения пестика: длина пестика (относительно венчика), характер опушения, длина ветвей рыльца и их цвет. Так, например, одним из важных отличительных признаков *C. longistyla* считается очень длинный столбик, превышающий длину венчика. Однако и этот признак оказался в значительной степени изменчив. Длина столбика по мере развития уже раскрывшегося цветка постепенно увеличивается (сезонная изменчивость). По мере развития цветка и формирования плода у многих видов (*C. sibirica*, *C. stevenii*) изменяются размеры зубцов и придатков чашечки, а также форма и размеры завязи. Выше приведенные примеры показывают, что при таксономическом анализе необходимо учитывать проявления сезонной (временной) изменчивости.

Многие представители рода *Campanula* весьма декоративны и нередко обрываются на букеты, некоторые входят в пищевой рацион животных. У многих видов колокольчиков после повреждения верхней части побега происходит отрастание новых побегов из почек, расположенных в основании и в средней части полурозеточного побега. Новые побеги существенно отличаются от поврежденного, как по длине, так и по размерам цветков и плодов. Эти изменения следует рассматривать как посттравматическую форму изменчивости. Согласно

первоописанию, *C. darialica* характеризуется интенсивным ветвлением в основании и большими размерами цветков по сравнению с *C. hohenackeri*. Причиной этого могло быть повреждение главного побега и формирование боковых побегов с "вторичным" цветением. Типовой гербарный экземпляр *C. darialica* действительно отличается интенсивным ветвлением в основании главного побега (главный побег отсутствует), что может быть следствием его повреждения травоядными животными.

Проследить особенности проявления половой формы изменчивости можно у колокольчиков с факультативной клейстогамией (*C. cashmiriana*, *C. canescens*, *C. incanescens*). О наличии клейстогамных цветков у некоторых представителей рода *Campanula* указывал еще С. И. Коржинский (1998). Он отмечал, что клейстогамные цветки *C. incanescens* образуются на особых очень тонких, иногда ветвящихся побегах с редуцированными листьями, отходящих от корневища и надземного побега. Половая изменчивость, характерная для видов с клейстогамными цветками, связана с изменениями в структуре целых побегов и является приспособлением к особым экологическим условиям. Поэтому в данном случае происходит наложение двух форм изменчивости: половой и экологической.

Анализ внутриорганизменной изменчивости в роде *Campanula* показывает, что многие диагностически значимые признаки могут существенно варьировать у одной особи и это необходимо учитывать при таксономических исследованиях.

Список литературы

- Викторов В.П. Внутривидовая и внутриорганизменная изменчивость растений // Ботанические сады как центры сохранения биоразнообразия и рационального использования растительных ресурсов. М., 2005. С. 87-89.
- Викторов В.П. Внутриорганизменная и внутривидовая изменчивость растений (на примере видов рода *Campanula* L. М., 2005. 277 с.
- Викторов В.П. Морфология и основные направления эволюции соцветий в роде *Campanula* (*Campanulaceae*) // Бот. журн. 2000, Т. 85, № 40. С. 80-90.
- Викторов В.П., Халипова Г.И. Внутриорганизменная изменчивость в роде *Campanula* L. // Труды II Международной конференции по анатомии и морфологии растений. СПб., 2002. С. 35.
- Ворошилов В.Н., Скворцов А.К., Тихомиров В.Н. Определитель растений Московской области. М.: Наука, 1966. 367 с.
- Коржинский С.И. О клейстогамии видов *Campanula* // Изв. Импер Акад. Наук. 1898. Т. 9. № 5. С. 425-433.
- Костылева Н.В., Колаковский А.А. Новое в таксономии и биоэкологии гирканского колокольчика (*Campanula odontosepala* Boiss.) // Бюлл. ГБС. 1999. Вып. 177. С. 54-61.
- Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. 10-е изд. М.: КМК, 2006. 600 с.
- Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства *Pinaceae* на Урале). М.: Наука, 1973. 283 с.
- Судакова Е.А. Онтогенетический морфогенез некоторых представителей разных жизненных форм *Campanula* L. в культуре // Изв. Тимир. сельск.акад. 1983. Вып. 3. С. 48-51.
- Шулькина Т.В. Биоморфологический анализ семейства *Campanulaceae* Juss.: Автореф. дисс. ... доктора биол. наук. Л., 1983. 40 с.
- Haque M.S. Phenotypic variabilities in foliar characters on some *Salvia* species // Proc. Indian Nat. Sci.Acad. 1983. Vol. 49. № 5 P. 447-451.

АЛГОРИТМЫ РАЗВИТИЯ ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА (НА ПРИМЕРЕ ВИДОВ РОДА *EUPHORBIA*)

Г.Ю. Виноградова

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия
vinogradova-galina@binran.ru

ALGORITHMS OF EMBRYO SAC DEVELOPMENT (IN *EUPHORBIA* SPECIES FOR EXAMPLE)

G.Yu. Vinogradova

Как известно, покрытосеменные растения характеризуются богатейшим разнообразием женских репродуктивных структур и женского гаметофита, в частности. Варибельность зародышевых мешков проявляется как в структурной организации, так и в типе развития (Maheshwari, 1950; Романов, 1971; Haig, 1990, и др.). В большинстве случаев тип развития зародышевого мешка является таксоноспецифичным признаком и характерен для рода или даже семейства (за исключением крупных семейств Asteraceae, Liliaceae, Orchidaceae, Apiaceae, Solanaceae и некоторых др.). Однако встречаются и рода с большим разнообразием типов женского гаметофита. К их числу относится род *Euphorbia*, у представителей которого наряду с наиболее распространенным моноспорическим Polygonum-типом отмечены биспорический Allium-тип и варианты тетрапорического развития: *Penaea*-, *Fritillaria*-, *Plumbagella*-, *Chrysanthemum parthenium*- и *Chrysanthemum cinerariaefolium*-типы.

Исходя из современных филогенетических данных, все исследованные виды рода *Euphorbia* с би- и тетрапорическими типами развития зародышевого мешка относятся к подроду *Esula* (по системе R. Riina et al., 2013), причем тетрапорические типы сконцентрированы в одной секции *Helioscopia*: *Penaea*-тип обнаружен у *E. procera* и *E. palustis*, *Fritillaria*-тип – у *E. dulcis* и *E. epithymoides*, *Chrysanthemum cinerariaefolium*-тип - у *E. bivonae* и *E. acanthothamnus*; *Plumbagella*-, *Chrysanthemum parthenium*-типы - у *E. epithymoides*. Виды с биспорическим типом развития зародышевого мешка относятся к небольшим (в том числе базальным) секциям: *Lagascae* (*E. lagascae*), *Aphyllis* (*E. mauritanica*), *Patellares* (*E. amygdaloides*, *E. characias*).

Несмотря на значительную варибельность в типе развития и в строении женского гаметофита, морфологическая организация сформированного семязачатка у всех исследованных видов молочаев однотипна: геми-кампилотропный, битегмальный, крассинуцеллярный, с сохраняющейся париетальной тканью, образующей «нуцеллярный клюв», и с массивной эндопахихалазой в базальной части семязачатка.

Что же определяет тип развития зародышевого мешка? Какие факторы обуславливают различный ход мегаспорогенеза? К сожалению, данные вопросы в литературе освещены очень слабо. Интересна точка зрения D. Haig (1990), который предполагал, что развитие женского гаметофита отражает некоторую последовательность экспрессии генов, т.е. представляет собой генетически контролируемый алгоритм, а изменения в «программе» ведут к различным формам развития. Вместе с тем некоторые авторы отмечали важную роль транспорта веществ в процессе мегаспорогенеза, обращая внимание на характер распределения каллозы на клеточной стенке мегаспороцита, а также на его поляризацию и распределение органелл (Rodkiewicz, 1970; Noher de Halac, Harte, 1977; De Boer-De Jeu, 1978). В последнее десятилетие показано влияние генетических и физиологических (градиентное распределение ауксина) факторов на специализацию клеток зрелого женского гаметофита (Pagnussat et al., 2009; Sundaresan, Alandete-Saez, 2010; Tekleyohans

et al., 2017; и др.), что предполагает возможность их действия и на более ранних стадиях, контролируя ход определенных алгоритмов развития зародышевого мешка.

На примере двух видов *Euphorbia*: *E. virgata* и *E. palustris*, относящихся к секциям *Esula* и *Helioscopia* подрода *Esula* и различающихся по типу развития зародышевого мешка (моноспорический Polygonum-тип и тетраспорический Ренаеа-тип соответственно), нами выявлены определенные закономерности в развитии женских репродуктивных структур, что, предположительно, может указывать на ключевые этапы в морфогенезе зародышевого мешка в соответствии с характерным для каждого вида типом его развития.

1. Специфика развития спорогенных клеток. Несмотря на то, что для обоих видов характерен множественный археспорий, после формирования слоя спорогенных клеток (производных от археспориальных), дальнейший ход их развития видоспецифичен. У *E. virgata* спорогенные клетки дополнительно подвергаются 2-3 периклиналильным делениям, образуя массивный спорогенный комплекс, клетки которого переходят к дифференциации в мегаспороциты. У *E. palustris* спорогенные клетки не делятся, увеличиваются в размере и дифференцируются в мегаспороциты.

2. Время перехода к мейозу. Отсутствие дополнительных периклиналильных делений спорогенных клеток у *E. palustris* и быстрая дифференциация мегаспороцитов, возможно, обуславливает их ранний переход к мейозу - еще на стадии примордия семязачатка, до инициации интегументов. В мейоз вступают одновременно все 4 мегаспороцита, которые после 2 мейотических делений, протекающих без цитокинеза, формируют четыре 4-ядерных ценоцита (зародышевых мешка). В дальнейшем лишь один получает преимущественное развитие, хотя остальные сохраняются в «спящем» состоянии и, вероятно, выполняют резервную функцию. У *E. virgata* начало мейоза приурочено к более поздней стадии развития семязачатка – после инициации интегументов и развития париетальной ткани. В многоклеточном спорогенном комплексе потенциями к развитию обладает большинство клеток, которые и приступают к мегаспорогенезу, проходящему по моноспорическому типу (оба деления мейоза сопровождаются цитокинезом), образуя тетрады мегаспор. Однако, в противоположность *E. palustris*, этот процесс идет асинхронно, и в результате в спорогенном комплексе присутствуют мегаспороциты в разных состояниях клеточного цикла, диады и тетрады. Зародышевый мешок развивается, как правило, один – из халазальной клетки тетрады, получившей преимущественное развитие (остальные тетрады дегенерируют).

3. Развитие париетальной ткани. Семязачатки исследованных видов существенно различаются по степени массивности париетальной ткани на стадии мегаспорогенеза и раннего развития зародышевого мешка. У *E. virgata* к завершению мейоза в большинстве мегаспороцитов (стадии тетрад) формируется массивная париетальная ткань (9-10 слоев клеток). У *E. palustris* к окончанию мейоза и образованию 4-ядерных ценоцитов париетальная ткань - относительно небольшая (5-6 слоев клеток).

4. Направленность роста зародышевого мешка и динамика разрушения прилегающих к нему тканей. У *E. virgata* интенсивный рост семязачатка, начинающийся на стадии мегаспорогенеза, приводит к сильному удлинению тетрад. По мере развития верхние клетки функциональной тетрады подвергаются деструкции, а халазальная клетка делится, формируя 2-ядерный зародышевый мешок. Образованные после деления ядра расходятся к полюсам, определяя тем самым биполярную организацию зародышевого мешка. Вместе с растущим семязачатком 2-ядерный зародышевый мешок удлиняется, главным образом, за счет роста в халазальном направлении, чему сопутствует разрушение прилегающих к нему клеток центральных

рядов халазальной части нуцеллуса. Такая же направленность роста наблюдается и на 4-ядерной стадии, при этом деструкции подвергаются и близлежащие слои эндопахихалазы. Лишь на поздней 4-ядерной стадии – переходе к последнему митозу и клеткообразованию начинается рост зародышевого мешка и в апикальном направлении, сопровождающийся активной деструкцией клеток париетальной ткани и сокращением ее массивности до 4-5 слоев. У *E. palustris* после мейоза и формирования 4-ядерных ценоцитов (имеющих преимущественно биполярную организацию – ядра располагаются попарно на полюсах клетки) они длительное время остаются в этом состоянии на фоне интенсивных процессов роста и дифференциации семязачатка. После оформления интегументов и основных структур семязачатка начинается рост одного из ценоцитов. Следует отметить, что 4-ядерная стадия развития зародышевого мешка – наиболее продолжительная и характеризуется сменой вектора роста и полярности клетки. В противоположность *E. virgata*, активный рост гаметофита *E. palustris* сперва происходит в апикальном направлении, что сопровождается разрушением прилегающих слоев париетальной ткани и сокращением их числа до 4-5, сохраняющихся до стадии зрелого зародышевого мешка. При таком характере роста существенно вытягивается микропилярная часть ценоцита, в которую перемещается одно из ядер, три остальные ядра оказываются в центрально-халазальной части, что дает визуальное распределение ядер 1+3 (характерное для большинства тетраспорических типов развития). Далее происходит смена вектора роста – вместе с лизисом клеток базальной части нуцеллуса начинает удлиняться халазальный полюс зародышевого мешка, и в его основание также перемещается одно ядро. 2 остальных ядра оказываются в центральной части, располагаясь в периферическом слое цитоплазмы, друг напротив друга. В результате зародышевый мешок становится тетраполярным: 1 ядро в микропилярной части, 1 – в халазальной и по 1 в центральной части близ боковых стенок. После установления такой полярной организации зародышевый мешок переходит к митотическим делениям и далее к клеткообразованию.

Динамика разрушения прилегающих к зародышевому мешку тканей семязачатка может свидетельствовать о направленности транспорта питательных веществ к развивающемуся гаметофиту. Показательным примером является париетальная ткань, которая, как известно, при своей массивности выполняет аккумулятивную и транспортную функции (Noher de Halac, Harte, 1977). У *E. virgata* массивная париетальная ткань долгое время сохраняется без признаков разрушения и лишь на стадии позднего 4-ядерного зародышевого мешка в ней начинаются процессы лизиса клеток, и она быстро сокращает свой объем до 4-5 слоев, сохраняющихся в сформированном семязачатке. По-видимому, у этого вида на ранних стадиях париетальная ткань больше участвует в накоплении питательных веществ, а основной транспорт веществ к зародышевому мешку происходит со стороны базальной части нуцеллуса (базальный транспорт – Шамров, 2008). У *E. palustris*, наоборот, менее массивная париетальная ткань начинает подвергаться лизису уже на ранних стадиях развития семязачатка, а функцию аккумуляции питательных веществ берет на себя дифференцирующаяся в базальной части эндопахихалаза; такое распределение обуславливает преимущественный апикальный транспорт. По мере развития семязачатка и зародышевого мешка происходит смена функций: париетальная ткань перестает разрушаться и в ней начинаются процессы накопления веществ, а поступление веществ к зародышевому мешку происходит главным образом с халазального конца (базальный транспорт). Данные закономерности в динамике (время и последовательность) разрушения тканей, окружающих развивающийся зародышевый мешок, свидетельствуют о различном соотношении апикального и базального путей

транспорта метаболитов к гаметофиту на различных стадиях его развития у исследованных видов.

Кроме того, разная степень массивности и время разрушения париетальной ткани у исследованных видов, по-видимому, имеет корреляцию с типом развития зародышевого мешка, подтверждая ранее высказанную гипотезу, что развитие женского гаметофита по тетраспорическому типу, т.е. без заложения клеточных стенок в процессе обоих делений мейоза, идет с меньшими энергозатратами на фоне общей интенсификации транспорта веществ и, вероятно, требует меньшего количества питательных веществ для реализации процессов мегаспорогенеза и образования гаметофита (Торшилова и др., 2016).

Таким образом, детальное исследование ранних этапов развития семязачатка и зародышевого мешка у двух видов *Euphorbia* позволило выявить некоторые ключевые факторы, которые могут определять алгоритм того или иного типа развития женского гаметофита.

Работа выполнена при поддержке Российского Фонда фундаментальных исследований (проект № 16-04-01809).

Список литературы

- Романов И.Д. Типы развития зародышевого мешка покрытосеменных растений // Проблемы эмбриологии. Киев: Наукова Думка. 1971. С. 72-112.
- Торшилова А.А., Виноградова Г.Ю., Титова Г.Е. Развитие семязачатка и зародышевого мешка у *Dioscorea caucasica* (*Dioscoreaceae*) // Бот. журн. 2016. Т. 101. № 4. С. 377-396.
- Шамров И.И. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение. М. 2008. 350 с.
- De Boer-De-Jeu M.J. Megasporogenesis. A comparative study of the ultrastructural aspects of megasporogenesis in *Lilium*, *Allium* and *Impatiens* // Meded. Landbouwhogescoll. Wageningen. 1978. Vol. 78. № 16. P. 1-128.
- Haig D. New perspectives on the angiosperm female gametophyte // Bot. Review. 1990. Vol. 56. № 3. P. 236-274.
- Maheshwari P. An introduction to the embryology of angiosperms. N.Y. et al.: McGraw-Hill Book Comp. Inc. 1950. 453 p.
- Noher de Halac I., Harte C. Different patterns of callose wall formation during megasporogenesis in two species of *Oenothera* (*Onagraceae*) // Plant Syst. Evol. 1977. Vol. 127. № 1. P. 23-38.
- Pagnussat G.C., Alandete-Saez M., Bowman J.L., Sundaresan V. Auxin-dependent patterning and gamete specification in the *Arabidopsis* female gametophyte // Science. 2009. Vol. 324. № 5935. P. 1684-1689.
- Riina R., Peirson J.A., Geltman D.V., Molero J., Frajman B., Pahlevani A., Barres L., Morawetz J.J., Salmaki Y., Zarre Sh., Kryukov A., Bruyns P.V., Berry P.E. A worldwide molecular phylogeny and classification of the leafy spurge, *Euphorbia* subgenus *Esula* (*Euphorbiaceae*) // Taxon. 2013. Vol. 62. № 2. P. 316-342.
- Rodkiewicz B. Callose in cell walls during megasporogenesis in angiosperms // Planta. 1970. Vol. 93. № 1. P. 39-47.
- Sundaresan V., Alandete-Saez M. Pattern formation in miniature: the female gametophyte of flowering plants // Development. 2010. Vol. 137. № 2. P. 179-189.
- Tekleyohans D.G., Nakel T., Groß-Hardt R. Patterning the female gametophyte of flowering plants // Plant Physiology. 2017. Vol. 173. № 1. P. 122-129.

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
ЧУЖЕРОДНЫХ ФРАКЦИЙ ФЛОР ЖЕЛЕЗНЫХ ДОРОГ МОСКВЫ И ТВЕРИ**
Ю.К. Виноградова¹, А.А. Нотов², В.Д. Бочкин¹, А.В. Баринов¹

¹Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва, Россия,
gbsad@mail.ru

²Тверской государственной университет, Тверь, Россия,
anotov@mail.ru

**COMPARATIVE CHARACTERISTIC OF THE ALIEN FRACTION
OF RAILROAD'S FLORA WITHIN MOSCOW AND TVER**
Yu.K. Vinogradova, A.A. Notov, V.D. Bochkin, A.V. Barinov

Железнодорожные перевозки являются одним из важнейших векторов расселения чужеродных видов. Обочины железных дорог нередко становятся местообитаниями сорных и инвазионных видов (Нотов, 2009; Майоров и др., 2012 и др.). Этому способствует значительное нарушение природных экосистем вдоль железных дорог. Образуются участки с обнажениями почвы, изменяются световой и водный режимы, уничтожаются аборигенные растения. Трансформированные местообитания облегчают распространение инвазионных видов, которые, как правило, хорошо адаптированы к различным нарушениям. Хотя придорожная зона узкая, экотопы, формирующиеся вдоль нее, могут иметь значительную протяженность. Это позволяет занесенным видам расселяться на большие расстояния, ускоряет их натурализацию. Если дорога пересекает разные растительные сообщества, она становится вектором переноса из одного фитоценоза в другой и благодаря быстрой и активной дисперсии семян способствует инвазиям адвентивных видов в природные сообщества. Таким образом, железные дороги, являясь вектором расселения чужеродных видов, создают потенциальную угрозу биологическому разнообразию. Актуален сравнительный анализ чужеродных видов на крупных транспортных узлах железных дорог для выявления закономерностей ее генезиса формирования адвентивной фракции флоры.

Нами проведен сравнительный анализ чужеродной фракции флоры железных дорог Москвы и Твери. Москва – один из крупнейших в мире железнодорожных узлов. Протяженность железнодорожных путей без учета подъездных путей предприятий и веток, соединяющих железные дороги разных направлений, в старых границах мегаполиса (до 2012 г.) составляет около 300 км. При их включении заметно увеличивается общая протяженность путей. Исследования в Москве проводились несколько раз в течение вегетационного сезона с 1982 по 2016 г. (Бочкин, Виноградова, 2016). В Твери, которая является одной из крупнейших станций функционирующей с 1851 г. железной дороги Москва–Санкт-Петербург, личные наблюдения охватывают период с 1986 по 2016 гг. В обоих городах при анализе железных дорог учтены железнодорожные пути, платформы, станции, прилегающие склоны и кюветы, зоны отчуждения. При составлении списков чужеродной фракции флоры использованы также данные критического просмотра основных гербариев (МНА, MW, LE, TVBG).

Общий список чужеродных видов железных дорог Москвы и Твери включает 649 видов. Из них только около трети всех видов (270) отмечены в обоих городах. В таксономических спектрах выявлены определенные различия по составу семейств. Дифференциальными для Москвы являются 11 семейств, представленных 1–2 видами. Среди них Lemnaceae (1 вид), Iridaceae (1), Moraceae (1), Molluginaceae (1), Fumariaceae (1), Rutaceae (2), Simaroubaceae (1), Zygophyllaceae (1), Plumbaginaceae (1), Asclepiadaceae (1) и Valerianaceae (2 вида). Для «железнодорожной флоры» Твери

дифференциальным является семейство Ulmaceae, представитель которого – *Ulmus pumila* L. на железных дорогах Москвы пока не найден, хотя и выявлен в городе в иных местообитаниях.

Таблица 1

Дифференциальные виды чужеродной фракции флоры железных дорог Москвы и Твери

| Тверь (39) | Москва (216) |
|---|---|
| POACEAE 6:31* | |
| <i>Ceratochloa carinata</i> (Hook. et Arn.) Tutin; <i>Holcus lanatus</i> L.; | <i>Agropyron desertorum</i> (Fisch. ex Link) Schult.; <i>Anisantha rubens</i> (L.) Nevski; <i>Bromus oxyodon</i> Schrenk; <i>B. racemosus</i> L.; <i>B. scoparius</i> L.; <i>B. catharticus</i> Vahl.; |
| <i>Hordeum brevisubulatum</i> (Trin.) Link; | <i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.; <i>Digitaria sanguinalis</i> (L.) Scop.; |
| <i>Phleum arenarium</i> L.; | <i>Echinochloa muricata</i> (Beauv.) Fernald; <i>Elymus novae-angliae</i> (Scribn.) Tzvel.; |
| <i>Phragmites altissimus</i> (Benth.) Nabile; | <i>Elytrigia intermedia</i> (Host) Nevski; <i>Eragrostis albensis</i> H. Scholz; |
| <i>Taeniatherum crinitum</i> (Schreb.) Nevski | <i>Leymus multicaulis</i> (Kar. et Kir.) Tzvel.; <i>L. paboanus</i> (Claus) Pilg.; |
| | <i>L. ramosus</i> (Trin) Tzvel.; <i>Lolium multiflorum</i> Lam. × <i>L. rigidum</i> Gaudin; |
| | <i>L. persicum</i> Boiss. et Hohen.; <i>L. rigidum</i> Gaudin; <i>L. × hybridum</i> Hausskn.; |
| | <i>Phalaris minor</i> Retz.; <i>P. paradoxa</i> L.; <i>Phleum paniculatum</i> Huds.; |
| | <i>Puccinellia nuttaliana</i> (Schult.) Hitchc.; <i>P. tenuissima</i> Litv. ex V. Krecz.; |
| | <i>P. dolicholepis</i> (Krecz.) Pavlov; <i>Secale sylvestre</i> Host; <i>Setaria faberi</i> Herrm.; |
| | <i>Sorghum halepense</i> (L.) Pers.; <i>Stipa capillata</i> L.; <i>S. pennata</i> L.; |
| | <i>Stipagrostis plumosa</i> ; <i>Taeniatherum caput-medusae</i> (L.) Nevski |
| CYPERACEAE 1:3 | |
| <i>Bolboschoenus maritimus</i> (L.) Palla | <i>Bolboschoenus glaucus</i> (Lam.) S. G. Sm.; <i>Carex colchica</i> J. Gay; <i>C. secalina</i> Wahlenb.; |
| LEMNACEAE 0:1 | |
| | <i>Wolffia arrhiza</i> HorkeI ex Wimm. |
| LILIACEAE 0:3 | |
| | <i>Allium fistulosum</i> L.; <i>A. lusitanicum</i> Lam.; <i>Tulipa × hybrida</i> hort. |
| IRIDACEAE 0:1 | |
| | <i>Iris × hybrida</i> hort. |
| SALICACEAE 0:3 | |
| | <i>Populus alba</i> L.; <i>P. × canescens</i> (Ait.) Smith; <i>P. × nevensis</i> P. Bogdanov |
| ULMACEAE 1:0 | |
| <i>Ulmus pumila</i> L. | |
| MORACEAE 0:1 | |
| | <i>Morus alba</i> L. |
| POLYGONACEAE 0:8 | |
| | <i>Polygonum arenarium</i> Waldst. et Kit. s.l.; <i>P. bellardii</i> All.; |
| | <i>P. novoaskanicum</i> Klok.; <i>P. patulum</i> Bieb.; |
| | <i>P. ramosissimum</i> Michx.; <i>Rumex dentatus</i> L.; <i>R. patientia</i> L.; |
| | <i>R. triangulivalvis</i> (Dancer) Rech. fil. |
| CHENOPODIACEAE 4:6 | |
| <i>Atriplex rosea</i> L.; | <i>Chenopodium ficifolium</i> Smith; <i>Corispermum elongatum</i> Bunge; |
| <i>A. sagittata</i> Borkh.; | <i>C. hyssopifolium</i> L.; <i>C. pallasii</i> Steven; <i>Salsola soda</i> L.; |
| <i>Chenopodium bonus-henricus</i> L.; | <i>Suaeda altissima</i> (L.) Pall. |
| <i>C. foliosum</i> Aschers. | |
| AMARANTHACEAE 0:1 | |
| | <i>Amaranthus palmeri</i> S. Wats. |
| MOLLUGINACEAE 0:1 | |
| | <i>Mollugo cerviana</i> (L.) Ser. |
| CARYOPHYLLACEAE 0:4 | |
| | <i>Arenaria longifolia</i> Bieb.; <i>Cerastium dubium</i> (Bastard) Guepin; |
| | <i>C. nemorale</i> Bieb.; <i>Herniaria hirsuta</i> L. |
| RANUNCULACEAE 0:3 | |
| | <i>Consolida orientalis</i> (J. Gay) Schroding; <i>Ranunculus arvensis</i> L.; |
| | <i>R. sardous</i> Crantz |
| PAPAVERACEAE 1:5 | |
| <i>Eschscholzia californica</i> Cham. | <i>Papaver clavatum</i> Boiss. et Hausskn. ex Boiss.; <i>P. commutatum</i> Fisch. et Mey.; |
| | <i>P. pavoninum</i> C.A. Mey.; <i>P. carmeli</i> Feinbr.; <i>Roemeria refracta</i> DC. |
| FUMARIACEAE 0:1 | |
| | <i>Fumaria schleicheri</i> Soy.-Willem. |
| BRASSICACEAE 1:17 | |
| <i>Alyssum desertorum</i> Stapf | <i>Cakile maritima</i> Scop. s. l.; <i>Cardaria pubescens</i> (C. A. Mey.) Jarm.; |
| | <i>Crambe maritima</i> L.; <i>C. orientalis</i> L.; <i>C. tataria</i> Sebeok.; |
| | <i>Cryptospora falcata</i> Kar. et Kir.; |
| | <i>Erysimum leucanthemum</i> (Stephan ex Willd.) B.Fedtsch.; |
| | <i>Hymenolobus procumbens</i> (L.) Fourr.; <i>Lepidium virginicum</i> L.; |

| | |
|---|---|
| | <i>Matthiola bicornis</i> (Sibth. et Smith) DC; <i>Myagrurn perfoliatum</i> L.; <i>Thellungiella pumila</i> (Steph.) V.I. Dorof.; <i>Raphanus</i> × <i>candidus</i> Worosch.; <i>Rapistrum perenne</i> (L.) All.; <i>Sisymbrium irio</i> L.; <i>S. polymorphum</i> (Murr.) Roth.; <i>Strigosella africana</i> (L.) Botsch. |
| | RESEDACEAE 0:1 |
| | <i>Reseda inodora</i> Reicherb. L. |
| | CRASSULACEAE 0:4 |
| | <i>Sedum album</i> L.; <i>S. hispanicum</i> L.; <i>S. sexangulare</i> L.; <i>S. spurium</i> M. Bieb. |
| | HYDRANGEACEAE 1:1 |
| <i>Philadelphus coronarius</i> L. | <i>Philadelphus pubescens</i> Loisel. |
| | ROSACEAE 0:25 |
| | <i>Cerasus pumila</i> (L.) Michx.; <i>Crataegus ambigua</i> C. A. Mey. ex A. Beck.; <i>C. chrysoarpa</i> Ashe; <i>C. douglasii</i> Lindl.; <i>C. jackii</i> Sarg.; <i>C. pinnatifida</i> Bunge; <i>C. rivularis</i> Nutt.; <i>Geum macrophyllum</i> Willd.; <i>Malus mandshurica</i> (Maxim.) Kom.; <i>M. praecox</i> (Pall.) Borkh.; <i>M. × astracanica</i> Dam. - Cours.; <i>M. × robusta</i> (Carrière) Rehder; <i>Padus serotina</i> (Ehrh.) Borkh.; <i>Potentilla chrysantha</i> Trev.; <i>P. multifida</i> L.; <i>P. × angarensis</i> M. Popov; <i>Poterium sanguisorba</i> L.; <i>Prunus fruticosa</i> Pall.; <i>Rosa bifera</i> (Poir.) Pers.; <i>R. caryophyllacea</i> Bess.; <i>R. davurica</i> Pall.; <i>R. subcanina</i> (Christ) Dalla Torre et Sarnth; <i>R. × viarum</i> A. Skvortz.; <i>Rubus ulmifolius</i> Schott; <i>Spiraea × pseudosalicifolia</i> Silverside; |
| | FABACEAE 4:11 |
| <i>Astragalus austriacus</i> Jacq.; <i>Chrysoaspis campestris</i> (Schreb.) Desv.; <i>Lotus angustissimus</i> L.; <i>Robinia pseudoacacia</i> L. | <i>Astragalus mucidus</i> Bunge; <i>Galega officinalis</i> L.; <i>Medicago caerulea</i> Less. ex Ledeb.; <i>Oxytropis pilosa</i> (L.) DC; <i>Sesbania herbacea</i> (Mill.) McVaugh; <i>Trifolium ambiguum</i> Bieb.; <i>T. bonannii</i> C. Presl.; <i>T. incarnatum</i> L.; <i>T. resupinatum</i> L.; <i>Vicia biennis</i> L.; <i>V. grandiflora</i> Scop. |
| | GERANIACEAE 1:1 |
| <i>Geranium collinum</i> Steph. | <i>Erodium hoefftianum</i> C. A. Mey. |
| | RUTACEAE 0:2 |
| | <i>Phellodendron amurense</i> Rupr.; <i>Ptelea trifoliata</i> L. |
| | SIMAROUBACEAE 0:1 |
| | <i>Ailanthus altissima</i> (Mill.) Swingle |
| | EUPHORBIACEAE 2:4 |
| <i>Euphorbia cyparissias</i> L.; <i>Ricinus communis</i> L. | <i>Euphorbia kaleniczenkii</i> Czern.; <i>E. pseudoagraria</i> P. Smirn.; <i>Fluggea suffruticosa</i> (Pallas) Baiton; <i>Mercurialis annua</i> L. |
| | VITACEAE 0:1 |
| | <i>Vitis vinifera</i> L. × <i>V. labrusca</i> L. |
| | MALVACEAE 2:2 |
| <i>Althaea officinalis</i> L.; <i>Anoda cristata</i> (L.) Schlecht. | <i>Abelmoschus moschatus</i> Medicus; <i>Alcea rugosa</i> Alef.; |
| | ZYGOPHYLLACEAE 0:1 |
| | <i>Tribulus terrestris</i> L. |
| | ONAGRACEAE 0:5 |
| | <i>Epilobium lamyi</i> F. Schultz; <i>E. montanum</i> L. × <i>E. adenocaulon</i> Hausskn.; <i>E. roseum</i> Schreb. × <i>E. rubescens</i> Rydb.; <i>Oenothera glazoviana</i> M. Micheli; <i>O. villosa</i> Thunb. × <i>O. rubricaulis</i> Klebahn. |
| | APIACEAE 1:4 |
| <i>Caucalis platycarpus</i> L. | <i>Astrodaucus littoralis</i> (Bieb.) Drude; <i>A. orientalis</i> (L.) Drude; <i>Heracleum asperum</i> (Hoffm.) Bieb.; <i>Laserpitium hispidum</i> Bieb. |
| | PLUMBAGINACEAE 0:1 |
| | <i>Limonium platyphyllum</i> Lincz. |
| | OLEACEAE 0:1 |
| | <i>Ligustrum vulgare</i> L. |
| | ASCLEPIADACEAE 0:1 |
| | <i>Asclepias syriaca</i> L. |
| | BORAGINACEAE 3:4 |
| <i>Amsinckia micrantha</i> Suksd.; <i>Anchusa officinalis</i> L.; <i>Symphytum × uplandicum</i> Nym. | <i>Amsinckia calycina</i> (Moris.) Chater; <i>Echium biebersteinii</i> Lacaíta.; <i>Heterocaryum szovitsianum</i> (Fisch. et Mey.) A. DC.; <i>Onosma tinctoria</i> M. Bieb. |
| | LAMIACEAE 4:12 |
| <i>Mentha × dalmatica</i> Tausch; <i>M. × verticillata</i> L.; <i>M. aquatica</i> L.; <i>Thymus pallasianus</i> H. Br. | <i>Hyssopus officinalis</i> L.; <i>Leonurus glaucescens</i> Bunge; <i>Mentha × wirtgeniana</i> F. Schultz; <i>M. spicata</i> L.; <i>M. × carinthiaca</i> Host; <i>M. × gentilis</i> L.; <i>Nepeta grandiflora</i> Bieb.; <i>Phlomis tuberosa</i> L.; <i>Salvia aethiopsis</i> L.; <i>S. dumetorum</i> Andr. ex Besse; <i>S. reflexa</i> Hornem.; <i>Thymus odoratissimus</i> Mill. |
| | SOLANACEAE 1:4 |
| <i>Physalis pubescens</i> L. | <i>Physalis peruviana</i> L.; <i>Solanum melongena</i> L.; <i>S. triflorum</i> Nutt.; <i>S. villosum</i> Mill. |

| | |
|--|--|
| SCROPHULARIACEAE 0:4 | |
| | <i>Dodartia orientalis</i> L.; <i>Scrophularia scopolii</i> Hoppe ex Pers.; <i>Veronica arguteserrata</i> Regel et Schmalh.; <i>V. austriaca</i> L. |
| PLANTAGINACEAE 0:1 | |
| | <i>Plantago maritima</i> L. |
| VALERIANACEAE 0:2 | |
| | <i>Valeriana sambucifolia</i> Mikan; <i>Valerianella locusta</i> (L.) Laterrade |
| DIPSACACEAE 0:1 | |
| | <i>Cephalaria gigantea</i> (Ledeb.) Borb. |
| CUCURBITACEAE 1:0 | |
| <i>Thladiantha dubia</i> Bunge | |
| ASTERACEAE 5:32 | |
| <i>Ambrosia trifida</i> L.; <i>Artemisia maritima</i> L.; <i>Rudbeckia hirta</i> L.; <i>Solidago</i> × <i>niederederi</i> Khek.; <i>Tripolium vulgare</i> Ness | <i>Acanthocephalus benthamianus</i> Regel et Schmalh.; <i>Achillea micrantha</i> Willd.; <i>A.seidlilii</i> J.Presl et C.Presl.; <i>Anthemis altissima</i> L.; <i>Arctium palladinii</i> (Marc.) Grossh.; <i>Artemisia argyi</i> Level. et Vaniot; <i>A.desertorum</i> Spreng.; <i>A.pontica</i> L.; <i>A.santonica</i> L.; <i>A.selengensis</i> Turcz. ex Bess.; <i>Centaurea iberica</i> Trev. ex Spreng.; <i>C.stoebe</i> L.; <i>C.trichocephala</i> Bieb.; <i>Chamaemelum nobile</i> (L.) All.; <i>Chondrilla brevirostris</i> Fisch. et Mey.; <i>C.juncea</i> L.; <i>Chrysanthemum segetum</i> L.; <i>Crepis rhoeadifolia</i> Bieb.; <i>Echinops ritro</i> L.; <i>Galatella biflora</i> (L.) Nees; <i>Grindelia squarrosa</i> (Pursh) Dun.; <i>Helianthus petiolaris</i> Nutt.; <i>H.strumosus</i> L.; <i>Jurinea cyanoides</i> (L.) Reichenb. s. l.; <i>Lagoseris sancta</i> (L.) K. Maly; <i>Rudbeckia triloba</i> L.; <i>Saussurea amara</i> (L.) DC.; <i>Symphyotrichum novi-belgii</i> (L.) Nesom; <i>S.puniceum</i> (L.) A. et D. Löve; <i>S.× versicolor</i> (Willd.) Neson × <i>S. novi-belgii</i> (L.) Nesom; <i>Tragopogon ruthenicus</i> Bess. ex Krasch. et S. Nikit.; <i>Xanthium sibiricum</i> Patr. ex Widd. |

Примечание. * – показано соотношение числа дифференциальных видов для Твери и Москвы.

Только в Москве отмечено 326 видов, из которых 216 в Твери пока не обнаружены (в том числе и вне железнодорожных путей) и 14 видов, которые в Москве считаются аборигенными, а в Твери отнесены к группе адвентивных видов. На железных дорогах Твери выявлено 39 видов, отсутствующих в Москве, и 15 видов с неясным статусом. *Phragmites altissimus* (Benth.) Nabile рассмотрен как самостоятельный вид, т.к. в Твери именно он в настоящее время активно расселяется.

Более значительный объем чужеродной фракции «железнодорожной флоры» Москвы обусловлен существенными различиями в размерах сравниваемых территорий и в общей протяженности железнодорожных путей, объемах централизованных перевозок. Период детального изучения флоры Москвы многими учеными более продолжительный.

Составлен систематический список дифференциальных видов (табл. 1). Объем семейств принят в соответствии с последним изданием «Флоры средней полосы ...» (Маевский, 2014). Сходство таксономических спектров чужеродных фракций флор железных дорог Москвы и Твери значительное. Двенадцать ведущих семейств общие (Poaceae, Asteraceae, Rosaceae, Brassicaceae, Fabaceae, Chenopodiaceae, Lamiaceae, Apiaceae, Boraginaceae, Solanaceae, Salicaceae, Polygonaceae). Порядок расположения первых семи семейств одинаков: Poaceae — Asteraceae — Rosaceae — Brassicaceae — Fabaceae — Chenopodiaceae — Lamiaceae. Последовательность расположения менее богатых по числу видов семейств в Москве: Polygonaceae — Apiaceae — Boraginaceae — Solanaceae — Salicaceae, а в Твери: Apiaceae — Boraginaceae — Solanaceae — Salicaceae — Polygonaceae. Более высокий ранг семейства Polygonaceae в Москве объясняется, по нашему мнению, более детальной изученностью рода *Polygonum*. Большинство гербарных образцов изучено и определено О.В. Юрцевой.

В обоих городах отмечено абсолютное преобладание терофитов. Однолетние и малолетние растения хорошо адаптированы к нестабильным условиям экотопов, механическим повреждениям, высоким температурам и химическому загрязнению.

В чужеродной фракции «железнодорожной флоры» Москвы в целом больше теплолюбивых и ксерофитных растений. К ним относятся, в частности, и виды дифференциальных семейств: *Wolffia arrhiza*, *Morus alba*, *Mollugo cerviana*, *Fumaria*

schleicheri, *Phellodendron amurense*, *Ptelea trifoliata*, *Ailanthus altissima*, *Tribulus terrestris*, *Limonium platyphyllum*. В Москве отмечено больше эргазиофитов («беженцев» из культуры). Среди них декоративные растения цветников (*Iris* × *hybrida*, *Tulipa* × *hybrida*, *Matthiola bicornis*, *Sedum hispanicum* и др.), виды, культивируемые на огородах (*Valerianella locusta*, *Physalis peruviana*) и в садах (*Malus* × *astracanica*, *Vitis vinifera* L. × *V. labrusca*). Некоторые лекарственные растения на участке Курской железной дороги встречаются около ВИЛАР. Здесь уже более 30 лет удерживается *Asclepias syriaca*, а *Galega officinalis* сформировала заросль площадью около 200 м².

Интересны случаи заноса на железные дороги Москвы и Твери разных видов одного рода, которые в некоторой степени сходны с явлением викаризма. Например, в Твери найдена *Phleum arenarium*, а в Москве – *P. paniculatum*, в Твери – *Taeniatherum crinitum*, а в Москве – *T. caput-medusae*. Подобные «викарирующие» пары выявлены и среди дифференциальных видов других семейств: *Bolboschoenus maritimus* – *B. glaucus* (Cyperaceae), *Philadelphus coronarius* – *P. pubescens* (Hydrangeaceae), *Astragalus austriacus* – *A. mucidus* (Fabaceae), *Amsinckia micrantha* – *A. calycina* (Boraginaceae), *Thymus pallasianus* – *T. odoratissimus* (Lamiaceae), *Physalis pubescens* – *P. peruviana* (Solanaceae), *Rudbeckia hirta* – *R. triloba* (Asteraceae). Нередко в пределах одного семейства выявляется несколько «замещающих» видов. Только для Твери отмечены *Chenopodium bonus-henricus* и *C. foliosum*, а для Москвы – *C. ficifolium* (Chenopodiaceae). В Твери обнаружен *Euphorbia cyparissias*, а в Москве – *Eu. kaleniczenkii* и *Eu. pseudoagraria* (Euphorbiaceae). На железных дорогах Твери зарегистрированы *Mentha* × *dalmatica*, *M.* × *verticillata*, *M. aquatica*, а в Москве – *Mentha* × *wirtgeniana*, *M. spicata*, *M.* × *carinthiaca* и *M.* × *gentilis* (Lamiaceae). Дифференциальным видом железных дорог Твери является *Artemisia maritima*, а Москвы – *A. argyi*, *A. desertorum*, *A. pontica*, *A. santonica*, *A. selengensis* (Asteraceae).

Таким образом, общий список чужеродной фракции флоры железных дорог Москвы и Твери насчитывает 649 видов. Из них только около трети видов (270) отмечены в обоих городах. Дифференциальными для Москвы являются 11 семейств и 216 видов, для Твери – 1 семейство и 39 видов. Выявлено высокое сходство по составу 12 ведущих семейств в таксономических спектрах и по преобладанию терофитов в биоморфологических спектрах. Чужеродная фракция флоры Москвы отличается большим уровнем видового богатства (610 и 324 вида соответственно), более высокой долей теплолюбивых и ксерофитных растений, а также более значительным объемом эргазиофитов. В ряде случаев на железные дороги Москвы и Твери осуществлялся занос разных видов одного рода, что позволяет выявлять в составе дифференциальных видов некоторые аналоги «викариантов».

Работа выполнена в рамках программы фундаментальных научных исследований Государственных Академий наук на 2013–2020 гг. по теме № 0111-2014-0014 «Биологическое разнообразие природной и культурной флоры: фундаментальные и прикладные вопросы изучения и сохранения».

Список литературы

- Бочкин В.Д., Виноградова Ю.К. Характеристика флоры железных дорог г. Москвы // Вестн. Перм. ун-та. Сер. Биология. 2016. № 2. С. 89-95.
- Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. 11-е изд., испр. и доп. М.: КМК, 2014. 635 с.
- Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербаков А.В. Адвентивная флора Москвы и Московской области. М.: КМК, 2012. 536 с.
- Нотов А.А. Адвентивный компонент флоры Тверской области: Динамика состава и структуры. Тверь: ТвГУ, 2009. 473 с.

**К ЭМБРИОЛОГИИ ПОДСОЛНЕЧНИКА: РАННИЕ ЭТАПЫ ФОРМИРОВАНИЯ
РЕПРОДУКТИВНЫХ СТРУКТУР У ДИКИХ ВИДОВ ПОДСОЛНЕЧНИКА
HELIANTHUS CILIARIS И *H. TUBEROSUS* (ASTERACEAE)**

О.Н. Воронова, А.А. Бабро

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия

o_voronova@binran.ru

**SUNFLOWER EMBRYOLOGY: THE EARLY STAGES OF REPRODUCTIVE
STRUCTURES FORMATION AT WILD SPECIES OF SUNFLOWER *HELIANTHUS
CILIARIS* and *H. TUBEROSUS* L. (ASTERACEAE)**

O.N. Voronova, A.A. Babro

Подсолнечник - одна из основных масличных культур России и третья в мировом производстве, но эмбриология, особенно диких представителей этого рода, изучены еще недостаточно.

Дикорастущие виды подсолнечника используются в селекционной работе как источник получения генов устойчивости к болезням и вредителям, для улучшения высокопродуктивных маслических сортов и для выведения декоративных сортов и гибридов. Межвидовая гибридизация активно используется селекционерами, но результаты скрещиваний бывают неоднозначными (Анисимова, Гаврилова, 2012), возможно, что причина в особенностях развития репродуктивных структур.

Материалы и методы. Исследовались два многолетних диких видов подсолнечника *Helianthus tuberosus* L. и *H. ciliaris* DC, которые относятся к разным секциям (*Divaricati* и *Ciliares*) в пределах рода *Helianthus* L. семейства Asteraceae (Schilling, Heiser, 1981) и различаются по размерам, времени цветения и числу хромосом: *H. tuberosus* - $2n=102$, *H. ciliaris* - $2n=68$.

Материал собирался в парке БИН РАН (*H. tuberosus*) и на Кубанской опытной станции ВИРа (*H. ciliaris*). Растения росли в условиях свободного (перекрестного) опыления, без изоляции.

Препараты для световой микроскопии изготавливали по стандартной методике, окрашивали с использованием разных красителей (Камелина и др., 1992; Жинкина, Воронова, 2000) и анализировали на микроскопе Zeiss AxioPlan 2 Imaging в программе AxioVision.

Результаты и обсуждение. Заложение трубчатых цветков проходит сходно для обоих видов.

Примордий семязачатка формируется за счет периклиналильных делений в субэпидермальном слое плаценты. На радиальном срезе он выявляется после формирования основных частей цветка и выглядит как слегка асимметричный бугорок (рис. 1:1-6). Семязачаток по мере развития растет неравномерно, что приводит к его заметному изгибу уже на стадии формирования археспориальных клеток (рис. 1:6-8).

У обоих видов в апикальной части формирующегося семязачатка выявляются несколько субэпидермальных клеток (СЭК) с крупным и хорошо окрашивающимся ядром и цитоплазмой (рис. 1:7, рис. 2:1).

СЭК довольно хорошо заметны на продольном срезе примордия семязачатка на стадии бугорка. Сопоставление продольных и поперечных срезов позволяет говорить о формировании под эпидермисом апикальной части семязачатка своеобразного пула проархеспориальных клеток, которые в дальнейшем претерпевают несколько митотических делений.

последовательных митозов, в то время как клетки расположенные дальше от центра – претерпевают один, редко два митоза.

Путем периклиналиных делений из СЭК формируются инициальная клетка (ИК) и первая базальная клетка (БК1). В результате под эпидермой наблюдаются две-три пары клеток (ИК и под ней БК1), которые располагаются вдоль будущей продольной оси семязчатка (рис. 1:8, рис. 2:2).

ИК, расположенная ближе к центру семязчатка, делится ещё раз периклиналино и откладывает сверху археспориальную клетку (АК), а снизу ещё одну базальную клетку – вторую базальную клетку (БК2). Изредка на поперечных срезах можно видеть две рядом лежащие ИК и, как результат их деления, наблюдать формирование двух АК (рис. 1:9-10, рис. 2:3-4).

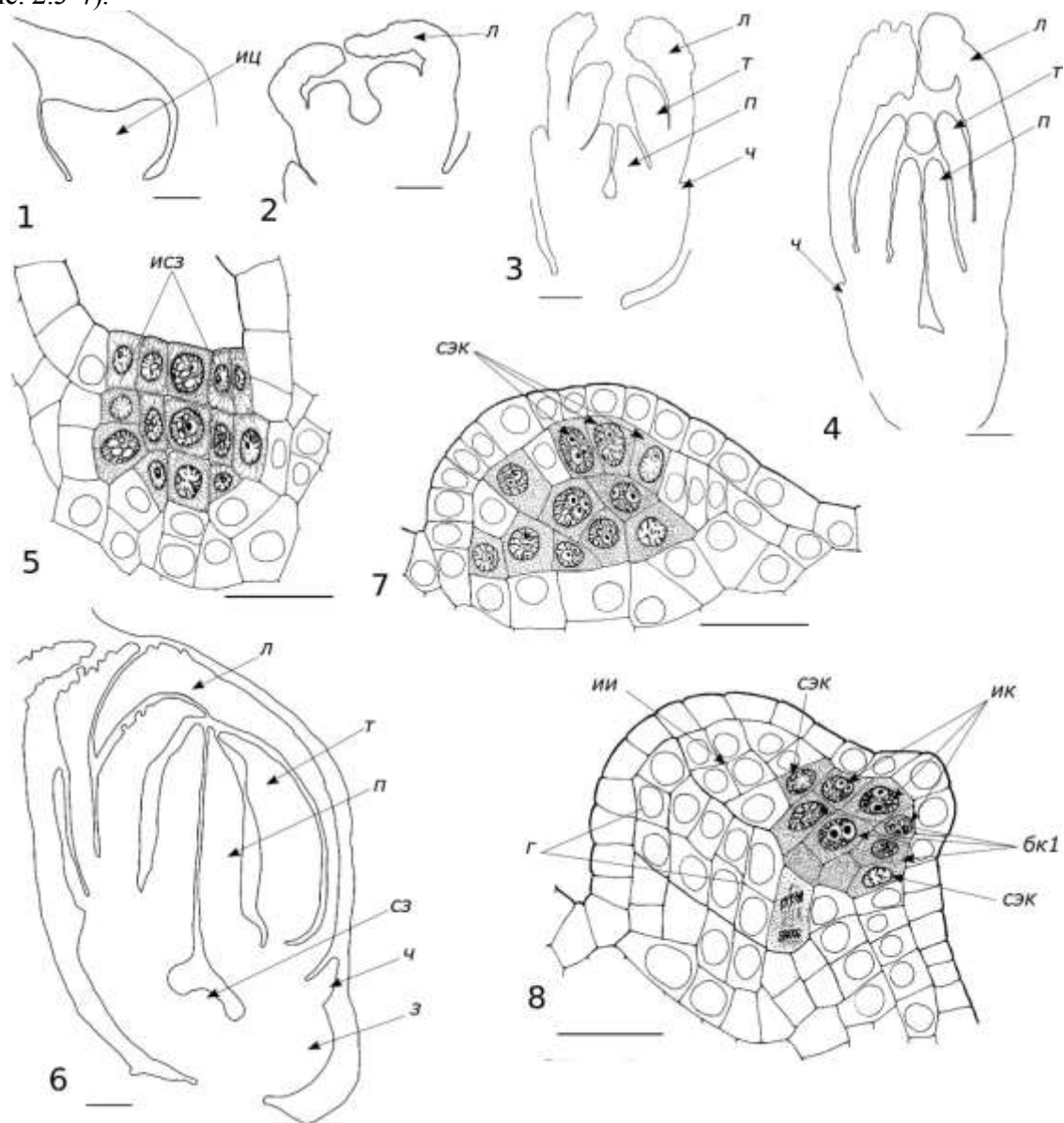


Рис. 1. Формирование трубчатого цветка и ранние стадии развития семязчатка у *Helianthus ciliaris*: 1 – заложение цветочного бугорка, 2 – заложение лепестков и тычиночных бугорков, 3 – обособление пестика и чашелистиков, 4 – сформированный трубчатый цветок в котором начинают обособляться инициальные клетки семязчатка, 5 – центральная часть трубчатого цветка, в котором начинают обособляться инициальные клетки семязчатка (при большем увеличении), 6 – общий вид трубчатого цветка с формирующимся семязчатком, 7 – начало формирования бугорка семязчатка, обособление субэпидермального слоя, 8 – деление субэпидермальной клетки с образованием инициальной и базальной клеток.

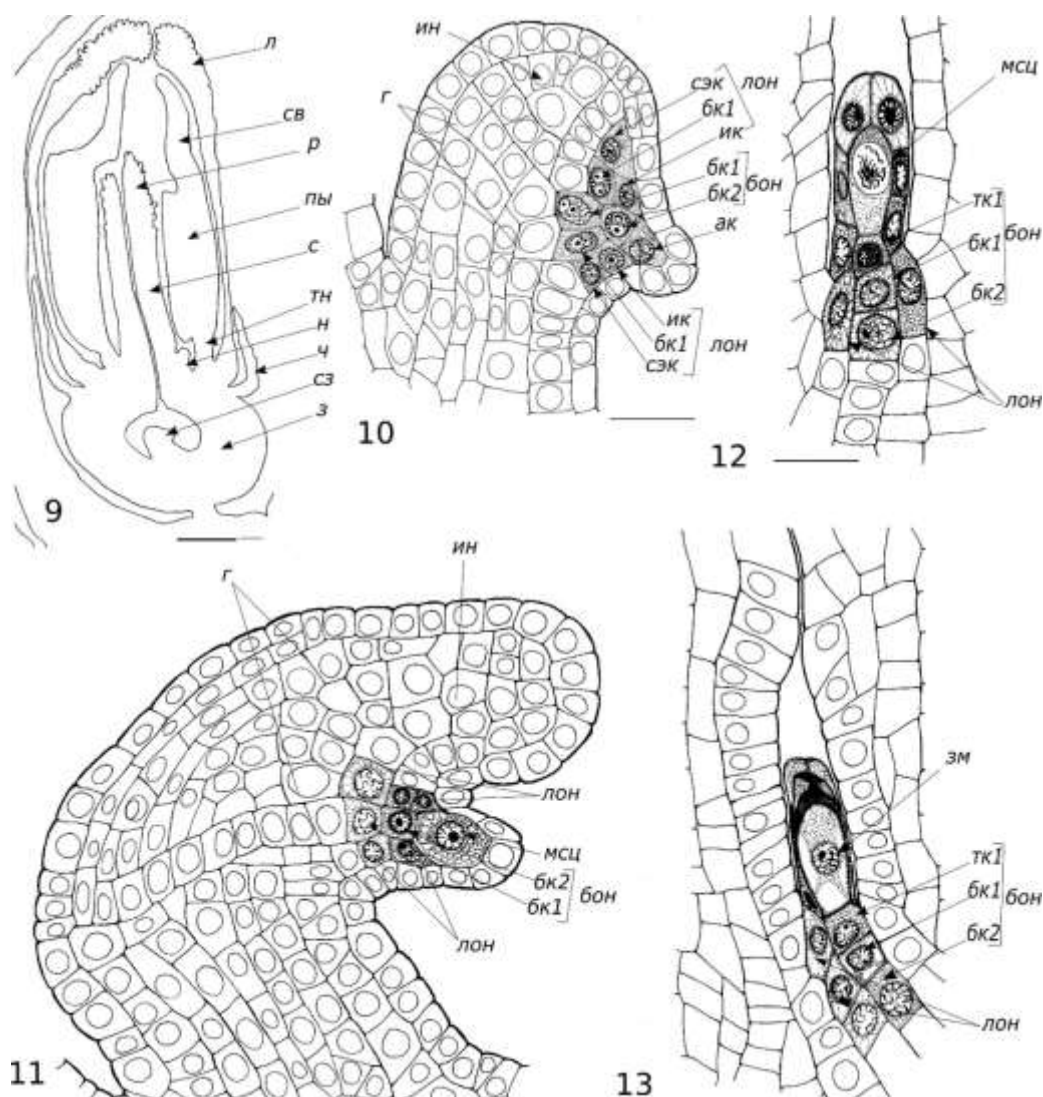


Рис. 1 (продолжение). 9 – трубчатый цветок на стадии заложения археспориальной клетки, 10 - семязачаток с археспориальной клеткой, окруженной не поделившимися инициальными клетками, 11 – семязачаток с формирующимся мегаспороцитом, 12 – мегаспороцит на стадии профазы мейоза, 13 – одноядерный зародышевый мешок и над ними остатки дегенерировавших мегаспор. ак – археспориальная клетка, бк – базальные клетки, бон – базальная область нуцеллуса, г – гипостаза, ик – инициальная клетка, ии – инициаль интегумента, ин – интегумент, лон – латеральная область нуцеллуса, мсц – мегаспороцит, мс – мегаспора, сэк – субэпидермальна клетка, тк – таблитчатая клетка.
Шкала: 1-4, 6, 9 - 50 мкм; 5, 7, 8, 10-13 – 20 мкм.

Клетки, находящиеся ближе к центру этой группы вступают в несколько

Обычно у подсолнечника для диких видов описывают заложение 3-4 АК напрямую без митотических делений (Дзюбенко, 1959; Устинова, 1964; Newcomb, 1973a; Тодерич, 1988, и др.). Отмечалось формирование до 8 АК (Тодерич, 1988), но возможно, под АК автор понимал те клетки, которые рассматриваются нами как ИК или же даже весь пул клеток - ИК вместе с расположенными под ними БК1 и БК2.

АК представляет собой апикальную область нуцеллуса. Клетки, расположенные вокруг АК, формируют латеральную область нуцеллуса, которая существует только на ранних стадиях развития семязачатка.

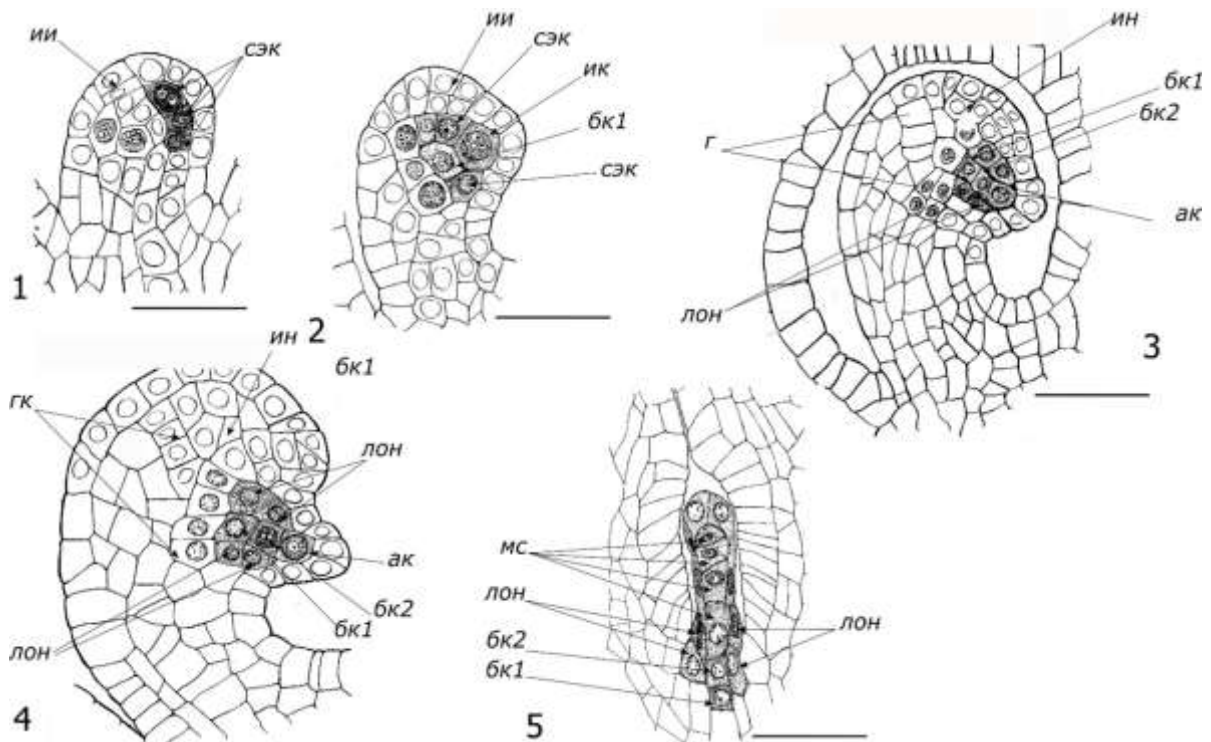


Рис. 2. Ранние стадии развития семязачатка у *Helianthus tuberosus*:

1 – семязачаток с обособляющимися субэпидермальными клетками и инициальными клетками интегумента, 2 – отделение инициальной и базальной клеток в семязачатке, 3 – заложение археспориальной клетки, 4 – формирование интегумента, начало дифференциации археспориальной клетки, 5 – формирование тетрады мегаспор. Шкала – 20 мкм.

Единственный интегумент закладывается в эпидерме семязачатка к моменту формирования ИК. От уровня инициалей интегумента просматривается слой клеток гипостазы, над которыми и располагаются БК (рис. 1: 8,10,11, рис.2: 2-4).

В дальнейшем АК дифференцируется в мегаспороцит (МСЦ).

Вторая клетка базальной области нуцеллуса может претерпевать еще одно митотическое деление. Ранее, для культурного подсолнечника, подобные клетки были названы таблитчатыми клетками (ТК) из-за их характерной формы. У диких видов данные клетки могут не формироваться совсем (рис.2: 5) или иметь не столь выраженную таблитчатую форму (рис. 1: 12-13).

Крупные вакуолизированные БК, а при наличии ТК вместе с ними, формируют базальную область нуцеллуса.

Таким образом, нами обнаружено, что процессы формирования репродуктивных структур и их строение на ранних стадиях развития (до формирования зародышевого мешка) в целом оказались сходны у *H. ciliaris* и *H. tuberosus* и сопоставимы с таковыми у культурного подсолнечника (Voropova, 2013, 2014).

Работа выполнена по плановой теме «Биология развития, тектология, принципы репродукции, универсальность путей морфогенеза и переключение программ развития, резервы и отказы как основа системы надежности в онтогенезе и эволюции» в рамках госзадания.

Список литературы

- Анисимова И.Н., Гаврилова В.А. Теоретические и прикладные аспекты отдаленной гибридизации у подсолнечника // Сельскохозяйств. биол. 2012. Т. 5, С. 88-99.
 Дзюбенко Л.К. Цитоэмбриологічне дослідження жіночої генеративної зони в насінному зачатку соняшника (*Helianthus L.*) // Укр. бот. журн. 1959. Т. 16, № 3. С. 8-19.
 Жинкина Н.А., Воронова О.Н. К методике окраски эмбриологических препаратов // Бот. журн.

2000. Т. 85, № 6. С. 168-171.

Камелина О.П., Проскурина О.Б., Жинкина Н.А. К методике окраски эмбриологических препаратов // Бот. журн. 1992. Т. 77. №4. С. 93-96.

Тодерич К.Н. Эмбриология подсолнечника (*Helianthus annuus*, *H. rigidus* и другие). Дисс. ... канд. биол. наук. 1988. Л. 256 с.

Устинова Е.И. Изменчивость женского гаметофита у подсолнечника (*Helianthus annuus* L.) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1964. Т. 69, № 4. С. 111-117.

Newcomb W. The development of the embryo sac of sunflower *Helianthus annuus* before fertilization // Can. J. Bot. 1973. Vol. 51. P. 863-878.

Newcomb W. The development of the embryo sac of sunflower *Helianthus annuus* after fertilization // Can. J. Bot. 1973. Vol. 51, P. 879-890.

Schilling E.E., Heiser C.B. Infrageneric Classification of *Helianthus* (Compositae)// Taxon. 1981. Vol. 30. № 2. P. 393-403.

Voronova O.N. Development of female reproduction structures and apomixis in some CMS lines of sunflower // Helia. 2013. Vol. 36, № 58. P. 47-60.

Voronova O.N. Chapter 3. Development of female reproductive structures and apomixis in sunflower// Sunflowers: Growth and Development, Environmental Influences and Pests/Diseases / Ed. J.I. Arribas. Nova Publishers. 2014. P. 43-60.

ТЕМНОХВОЙНЫЕ ЛЕСА ЗАПАДНОГО СКЛОНА ЮЖНОГО УРАЛА (ВЫСОТНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ, ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ)

Ю.П. Горичев

Южно-Уральский государственный природный заповедник,
Республика Башкортостан, д. Реветь, Россия,
revet_zapoved@mail.ru

DARK CONIFEROUS FORESTS OF THE WESTERN SLOPE OF THE SOUTH URAL (HEIGHT DIFFERENTIATION, PHYTOCENOTIC FEATURES)

Ju.P. Gorichev

Бореальные темнохвойные леса, образованные *Picea obovata* и *Abies sibirica*, распространены в среднегорьях центральной части Южного Урала, где формируют основной фон растительности, являясь структурным элементом высотной поясности растительности (Крашенинников, 1941; Колесников, 1961; Игошина, 1964; Горчаковский, 1972).

На западном склоне Ю. Урала, охватывающем низкогорья, небольшие массивы темнохвойных лесов распространены в северной части (к северу от 54 параллели). В ботанико-географическом отношении данная территория относится к району широколиственно-темнохвойных лесов (Крашенинников, 1941; Соколова, 1951; Горчаковский, 1972; Горичев, 2015). Западная и южная границы района очерчиваются границей ареала темнохвойных пород (Попов, 1980), восточная граница – границей ареала широколиственных пород (Горчаковский, 1968).

Климатические условия данного района, благодаря разнообразию мезо- и микроклиматов, позволяют активно участвовать в лесообразовательном процессе большому числу лесообразующих видов, в т.ч. темнохвойным (*Picea obovata*, *Abies sibirica*), светлохвойным (*Pinus sylvestris*, *Larix sukazewii*), широколиственным (*Quercus robur*, *Aser platanoides*, *Tilia cordata*, *Ulmus glabra*) и мелколиственным (*Betula pubescens*, *B. pendula*, *Populus tremula*, *Alnus incana*, *Salix caprea*) породам. Коренную растительность района формируют ассоциации широколиственных, смешанных широколиственно-темнохвойных и темнохвойных лесов.

Горный рельеф района обуславливает значительное разнообразие мезо- и микроклиматов, широкий диапазон термических параметров экотопов: сумма температур за вегетационный период – от 1700 до 2300⁰; среднемесячная температура самого теплого месяца от 15 до 20⁰; среднегодовая температура от 1,5 до 3⁰, термический режим экотопов варьирует от умеренного до резко-контрастного (Горичев и др., 2015).

Исследования, проведенные в районе широколиственно-темнохвойных лесов выявили наличие высотной дифференциации зональных формаций темнохвойных и широколиственных лесов (Горичев и др., 2012). Наблюдается приуроченность ассоциаций темнохвойных и широколиственных лесов к определенным высотным уровням. Высотную дифференциацию темнохвойных и широколиственных насаждений можно объяснить действием двух основных факторов.

Первый из них - высотная дифференциация термических параметров экотопов. Она связана с вертикальным градиентом температуры. Нормальное вертикальное распределение температуры (понижение температуры с высотой) периодически нарушается температурными инверсиями, в результате которых, до определенной высоты наблюдается повышение температуры (отрицательный вертикальный градиент). Вследствие часто происходящих температурных инверсий на высоте 400-600 м над ур.м. образуется т.н. «теплый пояс». Вследствие этого, наиболее теплыми экотопами (климатопами) являются вершины и прилегающие верхние части склонов невысоких гор и увалов, а также участки склонов высоких хребтов, расположенных на данных высотах. Наиболее холодными климатопами являются днища горных долин, а также вершины высоких хребтов. Это подтверждено инструментальными исследованиями (Горичев и др., 2015.).

Второй фактор, определяющий высотную дифференциацию - повышенная требовательность широколиственных пород в отношении фактора тепла. В данном районе термический фактор выступает, в качестве лимитирующего фактора для теплолюбивых широколиственных пород. Обладая высокой конкурентноспособностью широколиственные породы при достаточной теплообеспеченности экотопов (сумме температур более 2000⁰) активно участвуют в лесообразовательном процессе, выступая в роли эдификаторов фитоценозов. Наиболее благоприятные микроклиматические условия для развития широколиственных пород и формирования широколиственных насаждений складываются в пределах «теплого пояса». Ниже и выше данного пояса происходит снижение теплообеспеченности и ухудшение термического режима экотопов, вследствие чего, по мере удаления вниз или вверх от теплого пояса роль и участие широколиственных пород снижается, при этом одновременно возрастает роль и участие темнохвойных пород. Вначале формируются смешанные насаждения, а затем, по мере ухудшения микроклиматических условий, они становятся критическими, для широколиственных пород и темнохвойные породы занимают позиции эдификаторов, формируя в наиболее холодных экотопах бореальные насаждения.

Схематично, высотную структуру коренной растительности в районе широколиственно-темнохвойных лесов можно представить в виде 5 высотных ступеней, занимаемых темнохвойными, широколиственными и широколиственно-темнохвойными насаждениями: снизу вверх: темнохвойные – широколиственно-темнохвойные – широколиственные – широколиственно-темнохвойные – темнохвойные. Данная структура в полной мере выражена на высоких хребтах (высотой свыше 750 м), т.е. возвышающихся выше верхней границы распространения температурных инверсий. На менее высоких горах и увалах (высотой менее 600 м), находящихся в пределах инверсионного слоя, схема включает 3 высотных уровня: темнохвойные – широколиственно-темнохвойные – широколиственные насаждения.

Таким образом, на западном склоне Южного Урала бореальные темнохвойные леса образуют 2 высотных топографических комплекса: нижний – долинные леса и верхний – хребтовые леса, разделенные полосами смешанных и неморальных лесов. Долинные темнохвойные леса распространены по горным долинам и депрессиям, занимая днища и нижние части теневых склонов, т.н. контрастно-холодные климатопы (Горичев и др., 2012). Хребтовые темнохвойные леса распространены по гребням и в верхних частях склонов высоких хребтов на высоте 700-900 м над ур.м, занимая т.н. холодные климатопы.

Подобная закономерность высотной дифференциации кедровых лесов описана Б.П.Колесниковым на Дальнем Востоке в горах Сихотэ-Алиня (Колесников, 1956).

Бореальные темнохвойные леса западного склона Ю.Урала характеризуются отсутствием, или незначительной примесью в древесном ярусе широколиственных пород (в основном *Tilia cordata*). Древостои коренных насаждений разновозрастные, III, реже II и I класса бонитета, относительная полнота насаждений 0,6-0,8, сумма площадей сечений - 26-35 м²/га, запас древесины – 300-400 м³/га (Горичев и др., 2012). В составе древостоя и в возобновлении обычно преобладает *Abies sibirica*, лишь в некоторых, т.н. приручьевых типах леса доминирует *Picea obovata*. Верхний ярус древостоя формируют темнохвойные породы с примесью *Betula pubescens* и *Populus tremula*, нижний ярус - тонкомерные молодые деревья темнохвойных пород с единичными деревьями широколиственных пород (в основном *Tilia cordata*, редко *Aser platanoides*). В насаждениях, нарушенных рубками или пожарами присутствует *Pinus sylvestris*. Темнохвойные породы участвуют в возобновлении, плотность крупного подроста *Abies sibirica* и *Picea obovata* составляет соответственно 0,3-2,7 и 0,1-1,1 тыс. шт./га; плотность мелкого подроста - соответственно 0,8-1,6 и 0,2-2,2 тыс. шт./га (Давыдычев и др., 2011). Иногда присутствует редкий подрост широколиственных пород – крупный подрост *Aser platanoides*, единичный мелкий подрост *Quercus robur*. В условно-коренных насаждениях плотность подроста выше. Разреженный подлесок формируют *Sorbus aucuparia*, *Padus avium*, *Rubus idaeus*, *Lonicera xylosteum*, *Viburnum opulus*, *Daphne mezereum*, *Salix caprea*. В кустарничково-травянистом ярусе обычны таежные кустарнички (*Vaccinium myrtillus*), бореальное мелкотравье (*Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Pyrola minor*, *P. rotundifolia*, *Cerastium pauciflorum*, *Linnaea borealis*, *Lycopodium annotinum*), высокотравье (*Dryopteris assimilis*, *Athyrium filix-femina*, *Phegopteris connectilis*, *Aconogonon alpinum*, *Calamagrostis obtusata*, *C.arundinacea*, *Rubus saxatilis*, *Aconitum lycoctonum*, *Equisetum sylvaticum*, *Veratrum lobelianum*), присутствуют некоторые виды неморального комплекса (*Asarum europaeum*, *Lathyrus vernus*, *Milium effusum*, *Melica nutans*, *Stellaria holostea*, *S. nemorum*, *Aegopodium podagraria*). Обычно выражен моховой ярус (проективное покрытие до 30%), который формируют типичные таежные зеленые мхи (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum scoparium*, *Ptilium crista-castrensis*), а также *Hylocomiastrum umbratum*, *Rhytidiadelphys subpinatum*, *Plagiomnium cuspidatum*.

Согласно эколого-флористической классификации (Мартыненко и др., 2008) темнохвойные леса западного склона Ю.Урала относятся к классам Vaccinio-Piceetea Br.-Bl. in Br.-Bl., Siss. et Vlieger 1939, (порядок *Piceetalia excelsae* Pawłowski, Sokołowski et Wallisch 1928, союз *Piceion excelsae* Pawłowski, Sokołowski et Wallisch 1928) и Quercu-Fagetea Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937 (порядок *Abietetalia sibiricae* (Ermakov in Ermakov et al. 2000) Ermakov 2006, союз *Aconito septentrionalis-Piceion obovatae* Solomeshch, Grigoriev, Khaziahmetov, Baisheva ex hoc loco).

Хребтовые темнохвойные леса. Характерными признаками этих лесов являются пониженная полнота (сомкнутость) древостоя, высокое обилие видов высокотравья (*Aconogonon alpinum* и др.) в кустарничково-травянистом ярусе. Исследованные

коренные насаждения холодных климатопов отнесены к 3 типам: пихто-ельник тарано-черничный, пихто-ельник зеленомошно-травяной, пихто-ельник высокотравно-хвощовый. Они занимают эдафотопы, различающиеся условиями почвенно-грунтового увлажнения. Пихто-ельники тарано-черничные занимают вершины и гребни высоких хребтов, возвышающиеся выше 750 м над ур.м. с периодически сухими почвами. Пихто-ельники зеленомошно-травяные и пихто-ельники высокотравно-хвощовые занимают пологие верхние части склонов горных хребтов с соответственно свежими и влажными почвами.

Долинные темнохвойные леса. Отличаются от хребтовых темнохвойных лесов более высоким бонитетом (II-I класс), большей полнотой (0,7-0,9), примесью *Pinus sylvestris* в условно-коренных типах насаждений, более активным возобновлением темнохвойных пород, широким распространением зеленомошных синузий с *Linnaea borealis*. Исследованные коренные насаждения отнесены к 2 типам насаждений: пихто-ельник чернично-зеленомошный, и пихто-ельник с сосной кислично-разнотравный. Занимаемые ими эдафотопы, различаются условиями инсоляции и почвенно-грунтового увлажнения. Пихто-ельники чернично-зеленомошные занимают покатые и крутые нижние части инсолируемых склонов с периодически сухими почвами, пихто-ельники кислично-разнотравные – пологие нижние части теневых склонов со свежими почвами.

Список литературы

- Горичев Ю.П., Давыдычев А.Н., Алибаев Ф.Х., Кулагин А.Ю. Широколиственно-темнохвойные леса Южного Урала: пространственная дифференциация, фитоценоотические особенности и естественное возобновление. Уфа: Гилем, 2012. 176 с.
- Горичев Ю. П., Давыдычев А.Н., Юсупов И.Р., Кулагин А.Ю. Микроклиматические параметры основных климатопов района широколиственно-темнохвойных лесов Южного Урала // Эколого-географические проблемы регионов России. Самара: СГСПУ, 2016. С.93-99.
- Горичев Ю.П. О ботанико-географическом районировании Южного Урала // Известия Самарского научного центра РАН. 2015. Т. 17. №5. С.107-110.
- Горчаковский П.Л. Растения европейских широколиственных лесов на восточном пределе их ареала // Труды ин-та экологии растений и животных Уральского филиала АН СССР. Вып.59. Свердловск, 1968. 207 с.
- Горчаковский П.Л. Широколиственные леса и их место в растительном покрове Южного Урала. М.: Наука, 1972. 146 с.
- Давыдычев А.Н., Горичев Ю.П., Кулагин А.Ю., Сулейманов Р.Р. Лесовозобновительные процессы под пологом древостоя в широколиственно-темнохвойных лесах Южного Урала // Лесоведение. 2011. № 1. С. 39-48.
- Игошина К.Н. Растительность Урала // Труды Ботанич. ин-та им. В.Л.Комарова АН СССР. 1964. Сер.3. Вып.16. С. 83-230.
- Колесников Б.П. Кедровые леса Дальнего Востока // Труды Дальневосточного филиала АН СССР. 1956. 261 с.
- Колесников Б.П. Очерк растительности Челябинской области в связи с ее геоботаническим районированием // Флора и лесная растительность Ильменского государственного заповедника. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1961. С. 105-129.
- Крашенинников И.М. Основные зональные типы растительности и главнейшие растительные ассоциации Башкирской АССР // Природные ресурсы Башкирской АССР. М.: Изд-во АН СССР, 1941. С.19-94.
- Мартыненко В.Б., Широких П.С, Мулдашев А.А. Синтаксономия лесной растительности // Флора и растительность Южно-Уральского государственного природного заповедника. Уфа: Гилем, 2008. С.124-240.
- Попов Г.В. Леса Башкирии. Уфа: Башкирское кн. изд-во, 1980. 144 с.
- Соколова Л.А. Основные черты растительности западного склона (северной части) Южного Урала // Тр. Ботанич. ин-та им. В.Л.Комарова АН СССР. 1951. Серия 3. Л., Вып.7. С.134-180.

ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА КАК ФАКТОР ДИНАМИКИ БИОРАЗНООБРАЗИЯ

Е.А. Григорьева¹, К.Р. де Фрейтас²

¹Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, Биробиджан,
Россия *eagrigor@yandex.ru*

²Университет Окленда, Новая Зеландия

CLIMATE CHANGE AS FACTOR IN THE DYNAMICS OF BIODIVERSITY

Е.А. Grigorieva, C.R. de Freitas

Пространственная структура и динамика биоразнообразия живых объектов любого уровня организации в значительной степени зависят от параметров абиотической среды и климатических характеристик (Woodward, 1987). В настоящее время в связи с быстрой трансформацией природных комплексов особое значение для прогнозирования динамики биоразнообразия и разработки подходов к его сохранению приобретает детальный анализ климатических факторов (Retuerto, Carballeira, 2004; Морозова, 2011; Porter et al., 2013; Сергиенко, Константинов, 2016).

Цель работы: оценить перспективность метода анализа чувствительности природных экосистем к климатическим изменениям. Задачи: выявить прогнозируемую динамику теплообеспеченности территории, проанализировать возможную реакцию экосистем на потепление, отметить регионы с повышенной уязвимостью к климатическим колебаниям.

Для анализа и оценки теплообеспеченности использовался индекс градусо-дни GDD, который представляет собой условную единицу превышения средней суточной температуры над заданным минимумом. В качестве пороговых температур брались 0 и 5 °C как показатели теплообеспеченности безморозного и вегетационного периода, соответственно. В соответствии с методикой среднесуточная температура рассчитывалась как среднеарифметическое значение минимальной и максимальной за сутки температур, измеренных по специальным термометрам (Gordon, Bootsma, 1993; Matzarakis et al., 2007; Grigorieva et al., 2010).

Влияние меняющихся климатических условий на теплообеспеченность оценивалось по изменениям сумм градусо-дней GDD0 и GDD5 простым прибавлением +1, +2 и +3 °C к минимальной и максимальной температурам воздуха, т.е. с допущением о стационарности анализируемых процессов и неизменности во времени их дисперсии и автокорреляции (Hennessy, Pittock, 1995), хотя в реальности эти явления могут быть гораздо сложнее. Для анализа возможных изменений предлагается рассчитывать индекс чувствительности термических ресурсов экосистем GDDSI как отношение реальных величин к моделируемым, в процентах. Например, для GDD0 и сценария потепления +3 °C индекс чувствительности рассчитывается по формуле: $GDD0SI_{+3} = GDD0_{+3} / GDD0 \times 100$, где GDD0 – сумма градусо-дней выше 0 °C за изучаемый период. Для визуализации прогнозируемого перераспределения теплообеспеченности создаются прогнозные карты, отображающие возможные изменения при различных сценариях потепления.

В качестве модельных регионов были выбраны юг Дальнего Востока, расположенный в зоне умеренного муссонного климата, и европейская территория России (ЕТР). Существенной особенностью климата на юге Дальнего Востока является экстремальная межсезонная динамика температурного режима с годовой амплитудой температур 45-50 °C, что соответствует континентальности Средней Сибири, на

которую накладывається действие сменяющих друг друга зимнего и летнего муссонов. Для европейской части России характерен умеренно-континентальный климат.

Рассмотрены следующие природные зоны ЕТР – северная, средняя и южная тайга, смешанные и широколиственные леса (Жильцова, Анисимов, 2013). С севера они ограничены областью распространения многолетней мерзлоты, на юге переходят в степную зону. На юге Дальнего Востока – это горная тайга с вкраплениями всех перечисленных выше характерных для европейской России природных зон (Жильцова, Анисимов, 2013). Ещё одно важное отличие заключается в наличии многолетней мерзлоты почти на всей рассматриваемой территории, кроме её южной части в Приморье, в Еврейской автономной области и на юге Хабаровского края. Значительное влияние Азиатского континента и Тихого океана проявляются в существенно более южном расположении границ рассматриваемых зон на юге Дальнего Востока по сравнению с ЕТР.

Расчёты пространственной динамики термических свойств климата и их изменений проведены для 140 гидрометеостанций (ГМС) на европейской территории и для 50 ГМС на дальневосточной. Использовались ежедневные данные по максимальной и минимальной суточной температуре воздуха за период с 1966 по 2015 гг., размещенные на сайте ФГБУ «ВНИИГМИ-МЦД» www.meteo.ru. Выявление границ перехода температуры через пороговые пределы 0 и 5 °С выполнялось в соответствии с методикой, описанной Л.С. Кельчевской (1971).

Для ЕТР сумма градусо-дней безморозного периода GDD0 увеличивается от 1500 на севере до 3100–3200 °С; изолинии равных значений проходят практически параллельно широте с небольшим сдвигом к северу (уменьшение величин) в предгорьях Урала. На Дальнем Востоке GDD0 изменяется в том же диапазоне, но изолинии повторяют рельеф местности и очертание береговой линии, проходя с северо-востока на юго-запад и увеличиваясь по мере удаления от океана. Величины GDD0 максимальны для континентальных районов в южной части изучаемой территории; заметное влияние Тихого океана выражается в том, что на побережье Японского и Охотского морей эти величины почти в два раза меньше. Пространственное распределение GDD5 в целом сходно с GDD0 для обоих регионов. Значение GDD5 изменяется почти в три раза в диапазоне от 700 ° до более чем 2100 °С. На дальневосточной территории самые холодные области находятся в горной местности и на северо-западе.

Расчёт чувствительности к климатическим изменениям показал, что индекс GDDSI меняется нелинейно при изменении пороговой температуры и моделируемого потепления. На европейской части GDDSI для базовой температуры 0 °С меняется от 7 до 13 % для +1 °С; от 13 до 25 % для +2 °С; и от 20 до 40 % для сценария +3 °С. Значения чувствительности при пороговой температуре 5 °С несколько выше: от 8–16 до 16–40 и 25–60 % для моделируемых сценариев +1, +2, +3 °С, соответственно. На Дальнем Востоке величины и диапазон изменения чувствительности практически такой же; небольшое отличие отмечается только для сценария +2 °С, где значения GDDSI колеблются в больших, по сравнению с европейской территорией, пределах: 5–27 и 6–40 % для GDD0 и GDD5, соответственно. В целом, чувствительность к изменениям зависит больше от пороговой температуры, чем от сценария потепления, показывая большие величины для более высоких пороговых температур.

Интересно отметить понижение GDDSI при сценарии +2 °С по сравнению с +1 °С, отмечаемое только для южной континентальной части дальневосточной территории, например, в Тимирязевском и Дальнереченске. Это явление можно объяснить фактом превышения дневной температурой верхнего порога +30 °С в условиях жаркого лета. За исключением этих случаев, как правило, большие значения

чувствительности выявлены для более высоких пороговых температур и сценариев потепления.

В целом и теплообеспеченность, и чувствительность термических ресурсов зависят от географической широты местности, высоты над уровнем моря и близости к побережью, что проявляется ярче на Дальнем Востоке. На континентальных станциях GDDSI зависит больше от высоты местности, чем от широты. Для морских ГМС зависимость от широты местности выражена сильнее: чем севернее, тем чувствительность для обоих рассматриваемых порогов выше.

В соответствии с полученными результатами созданы карты GDDSI, представляющие наглядно пространственно-временную структуру индекса чувствительности в зависимости от рельефа и близости к морскому побережью.

Таким образом, для рассматриваемых регионов надо отметить заметное пространственно-временное колебание чувствительности тепловых ресурсов с существенным увеличением с севера на юг. В большинстве случаев по мере потепления чувствительность возрастает незначительно; но чем выше пороговая температура и чем больше GDD, тем выше восприимчивость к повышению температур.

Предложенный метод оценки чувствительности к климатическим изменениям позволяет выявлять, как при колебаниях температуры меняется теплообеспеченность, и определять величину и локализацию воздействия. Разные территории по-разному реагируют на повышение температуры. Для регионов с одинаковыми тепловыми ресурсами эффект каждого градуса потепления выше там, где ниже как сама величина GDD, так и стандартное отклонение. Эти выводы отличаются от полученных Hennessy & Pittock (1995). Согласно их результатам, чувствительность к повышению температуры больше там, где средняя температура выше, а стандартное отклонение ниже, и чем теплее регион, тем выше чувствительность к потеплению при одинаковом стандартном отклонении.

Разработанный метод может быть использован для моделирования потенциальной динамики зональности растительного покрова и основных параметров биоразнообразия. Ранее Е. Л. Жильцова и О. А. Анисимов (2013) для анализа отклика зональных биомов на ожидаемые изменения климата провели исследование, направленное на оценку возможного смещения их границ. Эмпирико-статистическое моделирование зональности растительного покрова при условии увеличения температуры на величину около +2 °С позволило прогнозировать заметное изменение биомов России, смещение их границ в северном направлении, исчезновение в дальнейшем зоны тундры, преобразование структуры высотной поясности. В целом при этом сценарии потепления авторами к середине 21 в. прогнозируется трансформация экосистем бореальной зоны в ЕТР на 60–70 % и на Дальнем Востоке – на 50–60 % (Жильцова, Анисимов, 2013).

По данным Д. Г. Замолодчикова (2011), для ЕТР уже установлено смещение южной границы лесов к северу с сокращением площадей ели и дуба. В темнохвойных лесах возрастает роль березы, осины и ольхи серой. В восточно-европейских тундрах расширяется область распространения кустарниковой растительности, в особенности ивняков и ерниковых сообществ.

По данным В. Г. Сергиенко и А. В. Константинова (2016), при увеличении температуры на 0,7–1 °С ожидается некоторое сокращение ареалов северных видов и увеличение видового богатства южных видов. Например, возможно повышение видового разнообразия южной тайги на 20–35 % за счёт неморальных видов и древесных пород в результате их проникновения на север. Прогнозируется уменьшение распространения ели вблизи южной границы хвойно-широколиственных лесов и усиление роли широколиственных пород (дуб, липа, граб, бук). В связи с

трансформацией растительных зон и перераспределением высотных поясов на Дальнем Востоке прогнозируются сокращение области распространения и биоразнообразия горно-тундровой растительности (Сергиенко, Константинов, 2016).

Изменения климата оказывают влияние и на общие характеристики экосистем. Например, А. Н. Золотокрылиным и Т. Б. Титковой (2010) показано, что биологическая продуктивность лесостепных, степных и полупустынных районов испытывает заметное влияние изменений температуры июля и осадков. Выявлено также, что увеличение биомассы и фотосинтетической активности с большой вероятностью потери целостности и активности всего биома являются следствием увеличения теплообеспеченности и раннего наступления периода вегетации (Титкова, Виноградова, 2015).

Стоит упомянуть и о положительном влиянии наблюдаемых и будущих климатических изменений. Например, высказывается мнение, что потепление климата и смещение на север границ основных растительных биомов могут привести к благоприятному воздействию на продуктивность лесов средней и северной тайги, к увеличению лесистости северной тайги (Жильцова, Анисимов, 2013). Однако положительная оценка увеличения продуктивности растительных сообществ без учёта динамики биоразнообразия не вполне корректна (Титкова, Виноградова, 2015).

Очевидно, что полная оценка воздействия изменения экологических факторов на экосистемы должна включать исследование роли других климатических и экологических переменных, таких как количество осадков (Золотокрылин, Титкова, 2010; Морозова, 2011; Жильцова, Анисимов, 2013), дефицит влажности почвы и испарение (Retuerto, Carballeira, 2004; Морозова, 2011), солнечная радиация, состояние многолетнемерзлых пород (Жильцова, Анисимов, 2013), содержание углекислого газа (Reich, 2009) и азота (Porter et al., 2013). Например, анализ сочетанного воздействия потепления и изменения количества азота на динамику наземных экосистем в США показал упрощение их структуры и снижение биоразнообразия (Porter et al., 2013).

Предлагаемый нами метод изучения чувствительности экосистем к климатическим изменениям является одновременно простым и универсальным. Сравнительная оценка моделируемых процессов для юга Дальнего Востока и ЕТР и данные прогностических расчетов свидетельствует о возможном изменении границ растительных зон и основных параметров биоразнообразия. Полученные сведения дают возможность оценивать уязвимость территории к колебаниям климата и анализировать возможные изменения в экосистемах. Результаты важны для разработки стратегических проектов по снижению последствий трансформации природных систем, Реализация таких программ обеспечит своевременную адаптацию различных секторов экономики, в первую очередь сельского и лесного хозяйства.

Этот метод может стать основой для нового подхода к комплексному моделированию и прогнозированию глобальных природных процессов с учетом климатического аспекта динамики биоразнообразия. Его применение позволит достигнуть нового качественного уровня понимания механизмов преобразования экосистем и имеет большое значение для развития фундаментальных и прикладных исследований в биологии и экологии.

Авторы выражают благодарность д.б.н., проф. А.А. Нотову за критическое прочтение рукописи, ценные советы и замечания.

Список литературы

Жильцова Е.Л., Анисимов О.А. Эмпирико-статистическое моделирование растительной зональности в условиях изменения климата на территории России // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 2013. Т. 25. С. 360-374.

- Замолодчиков Д.Г.* Оценка климатогенных изменений разнообразия древесных пород по данным учета лесного фонда // *Успехи современной биологии*. 2011. Т. 131. № 4. С. 382-392.
- Золотокрылин А.Н., Титкова Т.Б.* Климатообусловленная динамика лесостепной, степной и полупустынной растительности России и Казахстана // *Известия РАН. Серия географическая*. 2010. № 2. С. 40-48.
- Кельчевская Л.С.* Методы обработки наблюдений в агроклиматологии. Л.: Гидрометеорологическое издательство, 1971. 216 с.
- Морозова О.В.* Пространственные тренды таксономического богатства флоры сосудистых растений // *Биосфера*. 2011. Т. 3, № 2. С. 190-207.
- Сергиенко В.Г., Константинов А.В.* Прогноз влияния изменения климата на разнообразие природных экосистем и видов флористических и фаунистических комплексов биоты России // *Труды СПб НИИ лесного хозяйства*. 2016. № 2. С. 29-44.
- Титкова Т.Б., Виноградова В.В.* Отклик растительности на изменение климатических условий в бореальных и субарктических ландшафтах в начале XXI века // *Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса*. 2015. Т. 12. № 3. С. 75-86.
- Gordon R., Bootsma A.* Analyses of growing degree-days for agriculture in Atlantic Canada // *Clim Res*. 1993. Vol. 3. P. 169-176.
- Grigorieva E.A., Matzarakis A., de Freitas C.R.* Analysis of growing degree-days as a climate impact indicator in a region with extreme annual air temperature amplitude // *Clim Res*. 2010. Vol. 42. P. 143-154.
- Hennessy K.J., Pittock A.B.* Greenhouse warming and threshold temperature events in Victoria, Australia // *Int J Climatol*. 1995. Vol. 15. P. 611-612.
- Matzarakis A., Ivanova D., Balafoutis C., Makrogiannis T.* Climatology of growing degree days in Greece // *Clim Res*. 2007. Vol. 34. P. 233-240.
- Porter E.M., Bowman W.D., Clark C.M., et al.* Interactive effects of anthropogenic nitrogen enrichment and climate change on terrestrial and aquatic biodiversity // *Biogeochemistry*. 2013. Vol. 114. P. 93-120.
- Reich P.B.* Elevated CO₂ reduces losses of plant diversity caused by nitrogen deposition // *Science*. 2009. Vol. 326(5958). P. 1399-1402.
- Retuerto R., Carballeira A.* Estimating plant responses to climate by direct gradient analysis and geographic distribution analysis // *Plant Ecology*. 2004. Vol. 170(2). P. 185-202.
- Woodward F.I.* Climate and plant distribution. London: Cambridge University Press, 1987.

НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ АНАЛИЗА БИОРАЗНООБРАЗИЯ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «ЮГЫД ВА»

Ю.В. Гудовских^{1,2}, Н.Ю. Егорова¹, Т.Л. Егошина^{1,2}, Н.И. Катаргина²

¹ВНИИОЗ им. проф. Б.М. Житкова, Киров, Россия,
etl@inbox.ru

²Вятская государственная сельскохозяйственная академия, Киров, Россия,
etl@inbox.ru

SOME RESULTS ON BIODIVERSITY ANALYSES IN "YUGYD VA" NATIONAL PARK

Yu.V. Gudovskih, N.Yu. Egorova, T.L. Egoshina, N.I. Katargina

Одной из важнейших задач современности является сохранение биологического разнообразия уникальных и эталонных ландшафтов и экосистем.

Формирование и расширение площадей особо охраняемых природных территорий (ООПТ) является важнейшим экологическим фактором, так как служит основным механизмом поддержания стабильного существования редких видов (Дёгтева, Полетаева, Пыстина, 2011; Егошина, Савинцева, Гудовских, 2014). С увеличением размеров ООПТ усиливается их природоохранный эффект. Поэтому расширение территории национального парка (НП) «Югид Ва» - одна из задач,

рекомендованных мониторинговой Миссией Центра всемирного наследия и Международного союза охраны природы (МСОП), по решению Комитета Всемирного наследия на объект Всемирного наследия ЮНЕСКО «Девственные леса Коми» (2010).

Комплексное экологическое обследование территорий, в настоящее время включенных в состав НП «Югыд Ва», было проведено в 2013 г. (Гудовских и др., 2013).

Согласно принятому в России ботанико-географическому районированию (Исаченко, Лавренко, 1980), большая часть территории уральского Припечорья относится к Урало-Западносибирской провинции Евразийской хвойно-лесной (таежной) области; темнохвойные и смешанные лиственно-темно-хвойные леса равнинной ландшафтной зоны входят в состав Североευропейской провинции.

Растительность исследуемой территории разнообразна, имеет выраженную вертикальную зональность и представлена таежными и горными лесами, горными тундрами.

Следует отметить, что лесная растительность НП является типичной для северной подзоны и характеризуется небольшим разнообразием лесобразующих пород, замедленным ростом и невысокой продуктивностью древостоев. Основными причинами замедленного роста и низкой продуктивности насаждений являются климатические условия и низкое естественное плодородие почв (Якушев, Фомичева, 2006).

Ельники являются основной формацией темнохвойных лесов присоединяемых объектов. Они занимают водораздельные пространства, увалистую полосу Приуралья и склоны Уральских гор, долины таежных рек. В травяно-кустарничковом ярусе еловых фитоценозов отмечено около 20 видов сосудистых растений. Для всех исследованных типов еловых лесов характерно наличие мохового яруса из зеленых, сфагновых мхов и печеночников.

На исследуемой территории наиболее представлены зеленомошные и травяно-зеленомошные еловые леса, которые приурочены к увалам (пармам - склоны горных хребтов Пеле-Ньер, Тима-из, Мирон-Вань-Ньер, Тандёр и возвышенности Ыджид-Парма), склонам речных долин (р. М. Емель, Оселок). Основной породой лесных фитоценозов является ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.), как примесь присутствует береза пушистая (*Betula pubescens* Ehrh.) и сосна сибирская (кедр) (*Pinus sibirica* L.). Сомкнутость крон древостоя составляет 0,5-0,6. Не высокая сомкнутость крон древостоев, характерная для этих лесных экосистем, определяет мозаичное строение их нижних ярусов. Подлесок выражен слабо, образован отдельными растениями рябины (*Sorbus aucuparia* L., *S. sibirica* Hedl.) и можжевельника (*Juniperus communis* L.), реже – шиповником иглистым (*Rosa acicularis* Lindl.), жимолостью Палласа (*Lonicera pallasii* Ledeb.). Видовой состав травяно-кустарничкового яруса водораздельных лесов включает около 20 видов растений. Доминируют кустарнички: черника (*Vaccinium myrtillus* L.), брусника (*V. vitis-idaea* L.), голубика (*V. uliginosum* L.), водяника черная (*Empetrum nigrum* L.); из травянистых растений наиболее обычны золотая розга (*Solidago virgaurea* L.), ожика волосистая (*Luzula pilosa* (L.) Willd), мятлик лесной (*Poa silvicola* Gruss. Roshev.).

Мохово-лишайниковый покров хорошо развит и сформирован зелеными мхами: доминируют *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp., *Polytrichum commune* Hedw. На участках с повышенным увлажнением преобладают сфагновые мхи (*Sphagnum girgensohnii* Russ., *S. angustifolium* (Russ. ex Russ.) C. Jens., *S. cuspidatum* Ehrh. ex Hoffm.).

К нижней части склонов водораздельных хребтов приурочены еловые леса травяного типа. Для них характерно преобладание в травостое высокотравья: борца северного (*Aconitum septentrionale* Koelle), вейника пурпурного (*Calamagrostis purpurea* (Trin.) Trin.), герани лесной (*Geranium sylvaticum* L.), кульбабы осенней (*Leontodon autumnalis* L.), из злаков распространены вейник незамечаемый (*C. neglecta* (Ehrh.) Gaertn., кострец безостый (*Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub), овсяница альпийская

(*Festuca alpine* L.) и др. На наиболее открытых территориях с мшистым или травяным покрытием единично произрастает прострел раскрытый (*Pulsatilla patens* (L.) Mill.), включенный в Красную книгу Республики Коми (2009).

В травяно-кустарничковом ярусе наряду с обычными черникой и голубикой встречаются и виды северных представителей семейства орхидных, например, гудайера ползучая (*Goodyera repens* (L.) R. Br.).

На низинных участках, заболоченных водораздельных пространствах растут темнохвойные долгомошные и сфагновые леса. В предгорной части преобладают зеленомошные, лишайниково-зеленомошные, чернично-зеленомошные леса, в горно-лесном поясе – кустарничково-зеленомошные.

Так, в ельнике чернично-зеленомошном (нижняя часть долины реки Седью) доминантными видами являются хвощ полевой (*Equisetum arvense* L.), вейник пурпурный, астрагал арктический (*Astragalus alpinus* L. (Bunge) Hult.), дудники лекарственный (*Archangelica officinalis* (Moench) Hoffm) и лесной (*Angelica sylvestris* L.).

Лесные фитоценозы перемежаются с верховыми пушицево-кустарничково-сфагновыми болотами, с влажным сфагнумом, нередко встречается клюква. Древостой представлен единичными карликовыми берёзами (*Betula nana* L.). Доминирующие виды, в основном, из семейства осоковых: пушица многоколосковая (*Eriophorum angustifolium* Honck.) и влагалищная (*E. vaginatum* L.), осока чёрная (*Carex nigra* (L.) Reichard), осока шаровидная (*C. globularis* L.).

На болотах и болотистых участках произрастают голубика, водяника чёрная, княженика (*Rubus arcticus* L.), клюква обыкновенная (*Oxycoccus palustris* Pers.).

В средней части хребтов распространено кедрово-еловое с примесью березы лишайниковое редколесье с черникой, водяникой и карликовой березой. Разреженный древостой из ели и кедра достигает в высоту 2,5 м при обхвате стволов 20 см. Подлесок густой из карликовой березы. Кустарниковую растительность формируют ива лапландская (*Salix lapponum* L.) и шиповник иглистый. В травяно-кустарничковом ярусе преобладает черника, голубика, брусника, водяника черная, арктоус альпийская (*Arctous alpina* (L.) Niedz.).

В мохово-лишайниковом покрове преобладают лишайники родов *Cladonia* Hill ex P. Browne, *Flavocetraria* Karnefelt et A. Thell, *Alectoria* Ach., *Polytrichum* Hedw., а также *P. schreberi*, *H. splendens*, *H. pyrenaicum* (Spruce) Lindb.

На верхней границе леса распространены ельники, в которых обычны береза карликовая, представители р. ив, арктоус альпийская, в самых высоких точках – горные тундры и курумники с преобладанием в покрове березы карликовой, немногочисленных видов сосудистых растений, таких как горец змеинный (*Polygonum bistorta* L.), чемерица Лобеля (*Veratrum lobelianum* Bernh.).

Своеобразный тип растительности формируется на участках бечевников удаленных от уреза воды – разнотравные луга (кровохлебково-злаковый пойменный луг). Видами, слагающими травяной покров, являются лук-скорода (*Allium choenoprasum* L.), вейник пурпурный, кострец безостый, василистник малый (*Thalictrum minus* L.), борец северный, таволга вязолистная (*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.) и др.

Ближе к реке, на каменистых берегах реки Щугор распространены белокопытник холодный (*Petasites frigidus* (L.) Fries), незабудка болотная (*Myosotis palustris* (L.) Lam.), белозор болотный (*Parnassia palustris* L.), очанка финская (*Euphrasia fennica* Kihlm.). Единично встречается астра альпийская (*Aster alpinus* L.);

На хорошо увлажнённых, задернованных берегах реки Седью можно встретить иван-чай (кипрей) узколистый (*Chamerion angustifolium* (L.) Holub), подмаренник цепкий (*Galium aparine* L.), иву филиколистую (*S. phylicifolia* L.) и др. Единично

встречается пион уклоняющийся (*Paeonia anomala* L.), включенный в Красную книгу Республики Коми (2009).

Исследуемые фитоценозы отличаются высоким уровнем биоразнообразия.

По результатам рекогносцировочного обследования во флоре исследуемых территорий выявлено 227 видов растений из 52 семейств. В это общее число видов входят как аборигенные виды растений, так и адвентивные.

Основу флоры составляют покрытосеменные, причем двудольных в 2,6 раза больше, чем однодольных. Подобное соотношение численности классов близко к показателям, полученным для таежной зоны Республики Коми (Мартыненко, 1996).

Видовое разнообразие голосеменных невелико, однако некоторые из них (*Picea obovata*, *Abies sibirica* Ledeb., *Larix sibirica* Ledeb., *Pinus sylvestris* L.) определяют облик ландшафтов территории (Мартыненко, Грудев, 2008).

В систематической структуре флоры преобладают семейства *Poaceae* (*Gramineae*) Barnhart (30), *Rosaceae* Juss. (13), *Asteraceae* Dumort (26), *Cyperaceae* Juss. (12), *Ranunculaceae* Juss. (10).

На долю моновидовых семейств - *Alismataceae* Vent. – Частуховые, сем. *Potamogetonaceae* Dumort. – Рдестовые, сем. *Scheuchzeriaceae* Rudolphi – Шейхцериевые, сем. *Melanthiaceae* Batsch — Мелянтовые, *Alliaceae* Agardh — Луковые, сем. *Paeoniaceae* Rudolphi – Пионовые, сем. *Droseraceae* Salisb. — Росянковые и др. приходится 17 видов.

Во флоре присоединяемых территорий выявлено 17 видов, занесенных в Красную книгу Республики Коми (2009) – сосна сибирская, пион уклоняющийся, родиола розовая (*Rhodiola rosea* L.), кипрей даурский (*Epilobium davuricum* Fisch.ex Hornem), астра альпийская, прострел раскрытый, кострец Пампелла (*B. pumpelliana* (Scribn.) Holub), бодяк девясилевидный (*Cirsium helenioides* (L.) Hill), девясил иволистный (*Inula salicina* L.), душица обыкновенная (*Origanum vulgare* L.), ветреница пермская (*Anemonastrum biarmiense* (Juz.) Holub., вздутоплодник мохнатый (*Phlojodicarpus villosus* Turcz), полынь северная (*Artemisia borealis* Pall.), многорядник копьевидный (*Polystichum lonchitis* (L) Roth.), полынь шелковистая (*A. sericea* Web.), кипрей горный (*E. montanum* L.), телиптерис болотный (*Thelypteris palustris* Schott), среди которых 3 вида Красной книги России: сосна сибирская, родиола розовая, астра альпийская.

В целом флора присоединяемых участков носит смешанный характер и несет в себе элементы европейской и азиатской флоры с преобладанием бореальной, арктической и голарктической.

Список литературы

- Гудовских Ю.В., Егорова Н.Ю., Егошина Т.Л., Катаргина Н.И., Ковригина Т.А., Лугинина Е.А., Ляпунов А.Н., Оботнин С.И., Пережогина М.С., Сулейманова В.Н., Тужаров Е.С. Экологическое обследование территорий, планируемых для присоединения к национальному парку «Югыд Ва» // Актуальные проблемы региональной экологии и биодиагностика живых систем: мат-лы XI Всерос/ науч.-практ. конф-и – выставки инновационных экологических проектов с международным участием. Киров: изд-во ООО «Веси», 2013. С. 429-432.
- Гудовских Ю.В., Егошина Т.Л., Савинцева Л. С. Материалы первичного обследования растительности и флоры на проектируемой ООПТ «Юрибейский» (Тазовский район ЯНАО) // Тобольск научный – 2014: мат-лы XI Всероссийской с международным участием науч.-практ. конф-и. Тобольск, 2014. С. 61-65.
- Дегтева С.В., Полетаева И.И., Пыстина Т.Н. Роль системы особо охраняемых природных территорий Республики Коми в сохранении редких видов // Известия Коми НЦ УрО РАН. 2011. №4 (8). С.35-41.

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

Мартынченко В.А. Флора северной и средней подзон тайги Европейского Северо-Востока: Автореф. дис. ...докт. биол. наук. Екатеринбург, 1996. 31с.

Красная книга Республики Коми. Сыктывкар, 2009. 72 с.

THE INVASIVE SPECIES OF THE ROMENSKO-POLTAVSKY GEOBOTANICAL DISTRICT AND STAROBILSK GRASS-MEADOW STEPPE (UKRAINE)

T.S. Dvirna, O.O. Kucher

M.G. Kholodny Institute of Botany of the National Academy of Sciences of Ukraine,
Kiev, Ukraine, dvirna_t@ukr.net, kucher.oksana29@gmail.com

One of the most actual and serious threat to biodiversity is biological invasion. The problem of distribution and naturalization invasive species is especially important in Ukraine.

The invasive species of the Romensko-Poltavsky Geobotanical District (R-PGD, central Ukraine) and Starobilsk grass-meadow steppe (SGMS, south-eastern Ukraine) (fig. 1.) are analyzed.

For the territory of the R-PGD the group of invasive species from the total number of alien species of plants are 3 % (8 invasive and 2 potentially invasive) (Dvirna, 2015; Двiрна, 2015), for SGMS – 7,4 % (28 invasive, 6 from them are transformers) (Kucher, 2015; Kucher, 2016).



Fig. 1. The location of the Romensko-Poltavsky Geobotanical District and Starobilsk grass-meadow steppe in Ukraine

Table 1

The invasive species of the Romensko-Poltavsky Geobotanical District and Starobilsk grass-meadow steppe

| Status of species | Species of the R-PGD | Species of the SGMS | Status of species |
|----------------------|--|---|-------------------|
| invasive | <i>Acer negundo</i> L. | | transformer |
| – | – | <i>Ailanthus altissima</i> (Mill.) Swingle | invasive |
| – | – | <i>Amaranthus blitoides</i> S. Watson | invasive |
| invasive | | <i>Amaranthus retroflexus</i> L. | transformer |
| invasive | | <i>Ambrosia artemisiifolia</i> L. | transformer |
| – | – | <i>Amorpha fruticosa</i> L. | transformer |
| potentially invasive | <i>Asclepias syriaca</i> L. | – | – |
| – | – | <i>Bidens frondosa</i> L. | invasive |
| – | – | <i>Bromus squarrosa</i> L. | invasive |
| – | – | <i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medic. | invasive |
| – | – | <i>Cardaria draba</i> (L.) Desv. | invasive |
| – | – | <i>Centaurea diffusa</i> Lam. | invasive |
| – | – | <i>Cichorium intybus</i> L. | invasive |
| – | – | <i>Conium maculatum</i> L. | invasive |
| invasive | | <i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronq. | invasive |
| – | – | <i>Diplotaxis tenuifolia</i> (L.) DC. | invasive |
| – | – | <i>Echinochloa crusgalli</i> (L.) P.Beauv. | invasive |
| – | – | <i>Elaeagnus angustifolia</i> L. | invasive |
| – | – | <i>Galinsoga parviflora</i> Cav. | invasive |
| – | – | <i>Grindelia squarrosa</i> (Pursh) Dunal | transformer |
| invasive | | <i>Iva xanthiifolia</i> (Nutt.) Fresen | invasive |
| potentially invasive | <i>Parthenocissus quinquefolia</i> (L.) Planch | – | – |
| invasive | <i>Portulaca oleraceae</i> L. | – | – |
| – | – | <i>Robinia pseudoacacia</i> L. | invasive |
| – | – | <i>Salix fragilis</i> L. | invasive |
| invasive | | <i>Setaria glauca</i> (L.) P. Beauv | invasive |
| invasive | <i>Solidago canadensis</i> L. | – | – |
| – | – | <i>Sonchus oleraceus</i> L. | – |
| – | – | <i>Ulmus pumila</i> L. | transformer |
| – | – | <i>Vicia villosa</i> Roth | invasive |
| – | – | <i>Xanthium albinum</i> (Widder.) H. Scholz | invasive |

Acer negundo, *Amaranthus retroflexus*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Conyza canadensis*, *Cyclachaena xantifolia*, *Portulaca oleracea*, *Setaria glauca* are common for research regions. Bioecological analysis are conducted and maps of distribution are composed. The most of such species are kenophytes; with North American origin; agrio-epoecophyte; xenophyte; with continuous type of space structure; they occur in the different types of biotopes (I Cultivated agricultural biotopes, I2 Ruderal grass biotopes, I5 Ornamental artificial grasslands, D Water-logged biotopes (bogs, fens and water-fringe vegetation)). These species are characterized by high levels of I-Rank = 78–100. The success these species provided by high viability and fecundity, wide ecological amplitude and rate of distribution.

References

- Dvirna T.S.* Distribution of selected invasive plant species in the Romensko-Poltavsky Geobotanical District (Ukraine) // Biodiv. Res. Conserv. 2015. V. 40. P. 37-47.
- Kucher O.O.* Transformer species in the flora of the Staobilsk grass-meadow steppe (Ukraine) // Biodiv. Res. Conserv. 2015. V. 40. P. 49-58.
- Двірна Т.С.* Адвентивна фракція флори Роменсько-Полтавського геоботанічного округу та її інвазійний потенціал: Автореф. дис. ...канд. біол. наук. К. 2015. 18 с.
- Kucher O.O.* Invasive species in the flora of the Starobilsk grass-meadow steppe (Ukraine) // Environ. & Socio-economic studies. 2015. V. 3. № 2. P. 11-22.

АНАТОМИЯ И ДИАГНОСТИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ ПЛОДОВ *LEONURUS CARDIACA* L. И ИХ СОХРАННОСТЬ В УСЛОВИЯХ КОЛЛЕКЦИОННОГО ХРАНЕНИЯ

А.Г. Девятков¹, Е.Ю. Бабаева², А.С. Обозная²

¹Биологический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия,
adeviatov@yandex.ru

²Аграрно-технологический институт РУДН, Москва, Россия,
babaevaelena@mail.ru

ANATOMY AND DIAGNOSTIC TRAITS OF FRUITS OF *LEONURUS CARDIACA* L. AND ITS STABILITY BY STORAGE IN COLLECTIONS

A.G. Devyatov, E.Yu. Babaeva, A.S. Obosnaya

Перикарпий губоцветных имеет сложную структуру и несет ряд важных диагностических признаков, характерных для подсемейств, триб и родов. Изучение признаков плодов и семян не всегда возможно на свежем, только что собранном, а также зафиксированном по правилам микротехники материале. Очень часто приходится пользоваться коллекционным материалом, хранившимся много лет в воздушно сухих условиях.

Цель настоящей работы – исследование стабильности структуры и состава перикарпия и семени плода пустырника сердечного *Leonurus cardiaca* L. при коллекционном хранении. В рамках этой цели были поставлены следующие задачи:

1) определить, насколько стабильны физико-оптические свойства клеточных оболочек при длительном хранении;

2) определить, насколько клеточные оболочки и содержимое клеток сохраняют способность к основным микрохимическим реакциям.

По литературным данным, плоды пустырника обладают довольно богатой структурой перикарпия с выраженными слоями, эндоспермом с запасными питательными веществами. Пустырник сердечный является производящим растением для получения фармакопейного лекарственного растительного сырья (ЛРС) «трава пустырника». Заготовка цветущей надземной части растения в дикой флоре не обеспечивает получения ЛРС, соответствующего требованиям нормативной документации. Поэтому пустырник сердечный начали выращивать с середины XX века. Плоды его являются посевным материалом. Неиспользованный страховой фонд может быть перспективным ЛРС, т.к. в плодах содержится жирное масло (Шабес, Морозова, 2010).

Легко доступен как свежий, так и коллекционный, долго хранившийся материал. Кроме того, плоды пустырника сохраняют жизнеспособность до 9 лет (Терехин, Вандышев, 2008), что предполагает наличие механических и химических защитных структур и увеличивает своеобразие анатомического строения. По данным литературы, перикарпий губоцветных четко разделяется на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий. Экзокарпий образован крупными клетками, вытянутыми в радиальном направлении. Мезокарпий имеет паренхимный и склеренхимный слой. Мощность склеренхимного слоя, строение его оболочек и наличие кристаллов имеют диагностическое значение. Для *Leonurus* отмечался мощный склеренхимный слой. Эндокарпий, как правило, представлен одним слоем клеток, сохраняющихся в разной степени. Семенная кожура в зрелых плодах обычно состоит из одного сохранившегося слоя клеток. Эндосперм в подсемействе Lamioideae представляет собой тонкий слой, окружающий зародыш (Шабес, Морозова, 2010). Запасные вещества в эндосперме и зародыше представлены главным образом белками и липидами (Камелина, 2009).

Были исследованы прошлогодние плоды пустырника, собранные в ФГБНУ ВИЛАР, а также полученные в 1947 году (ВИЛАР РАСХН) и хранившиеся в коллекции плодов и семян кафедры высших растений Биологического факультета МГУ.

Был определен вес 1000 плодов обеих партий в 2 повторностях в соответствии с Межгосударственным стандартом ГОСТ 12042-80.

Плоды были подготовлены к анатомическому исследованию по методике, принятой для исследования сухого материала (Справочник...): размочены в смеси спирта, воды и глицерина в соотношении 1:1:1 и порезаны опасной бритвой от руки. Для исследования оптических свойств клеточных оболочек и внутриклеточных структур было проведено исследование в проходящем поляризованном свете при скрещенных осях поляризатора и анализатора.

Для оценки распределения продуктов окисления дубильных веществ - флобафенов срезы исследовали без окрашивания, т.к. флобафены имеют собственную бурую окраску. Кроме того, были проведены следующие микрохимические реакции:

1) для определения кислотности клеточных структур проведена окраска индикатором крезиловым фиолетовым;

2) для определения локализации лигнина была сделана реакция на одревеснение со спиртовым раствором флороглюцина и хлороводородной кислотой;

3) была проведена проба на наличие крахмала с раствором йода в йодистом калии;

4) для определения распределения белков была выполнена ксантопротеиновая реакция с азотной кислотой;

5) для определения локализации жиров и других неполярных веществ была проведена реакция с раствором судана-III.

Для определения выхода липидного комплекса плоды измельчали до размера частиц, проходящих сквозь сито с отверстиями размером 0,5 мм. Навеску обрабатывали n-гексаном марки «Ч» при нагревании на водяной бане с обратным холодильником. Гексановый экстракт фильтровали через бумажный складчатый фильтр. Определение содержания липидного комплекса проводили гравиметрическим методом в пересчете на воздушно-сухое сырье.

Результаты исследования. Вес 1000 плодов из коллекции составил 0,884 г, а вес свежесобранных плодов 0,960 г, что находится в пределах, обозначенных в литературе для этого вида от 0,75 до 1 г (Доброхотов, 1961; Алексеева и др., 1962; Фисюнов, 1984; Терехин, Вандышев, 2008).

На поперечных срезах плодов виден перикарпий, эндосперм и зародыш. Спермодерма представлена одним слоем частично разрушенных клеток.

В перикарпии можно выделить три зоны - экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий. Экзокарпий свежих плодов и плодов из коллекции состоит из крупных частично разрушенных пустых клеток с остатками кутикулы на поверхности. Оболочки их имеют светло-бурую флобафеновую окраску. В мезокарпии выделяются три слоя: наружный, состоящий из мелких сплюснутых клеток, слой идиобластов с крупными кристаллами, и склеренхимный, состоящий из одного слоя клеток с сильно утолщенными оболочками. Эндокарпий состоит из одного слоя клеток с сильно утолщенными внутренними периклинальными стенками. Для этого слоя характерна интенсивная бурая окраска.

Эндосперм представлен изодиаметрическими клетками, в протоплазме которых заметно большое количество гранул и масляных капель.

Зародыш четко разделяется на семядоли и гипокотиль и составлен изодиаметрическими или слегка вытянутыми вдоль продольной его оси клетками. В эндосперме и зародыше флобафеновая окраска отсутствует.

Топографическое строение свежих плодов и коллекционного материала совпадало.

Оптические свойства клеточных оболочек

Оболочки пустых клеток экзокарпия оптически изотропны, некоторая анизотропность наблюдается на наружных периклинальных стенках. Оболочки наружного слоя мезокарпия оптически анизотропны, при скрещенных осях поляризатора и анализатора наблюдается их свечение. Кристаллы, содержащиеся в идиобластах, и клеточные оболочки склеренхимного слоя имеют сильно выраженную анизотропность и, соответственно, ярко светятся. Клеточные стенки эндосперма обладают слабо выраженной анизотропностью. Содержимое этих клеток оптически изотропно, свечения, характерного для крахмальных зерен, не наблюдается. Клеточные стенки и содержимое клеток зародыша оптически изотропны. Результаты, полученные на свежих и коллекционных плодах, идентичны.

Кислотность клеточных структур

Оболочки клеток экзокарпия, наружного слоя мезокарпия, оболочки и содержимое клеток эндосперма и зародыша окрашивались крезильным фиолетовым в различные оттенки лилового и фиолетового цветов и, следовательно, имели нейтральную или слабощелочную реакцию. Оболочки клеток склеренхимного слоя мезокарпия имели кислую реакцию, характерную для лигнифицированных структур, и окрашивались в голубой цвет.

Результаты микрохимических реакций

Реакция с раствором флороглюцина и соляной кислотой показала одревеснение клеточных оболочек склеренхимного слоя мезокарпия. Оболочки и содержимое клеток абсорбировали йод, приобретая бурую окраску разной интенсивности, но характерной реакции с йодом на крахмал не наблюдалось. При ксантопротеиновой реакции оболочки клеток экзокарпия не окрасились, клетки наружного слоя мезокарпия, эндосперма и зародыша приобрели светло-желтую окраску, а склеренхимный слой окрасился в интенсивно желтый цвет. Реакция с суданом III окрасила остатки кутикулы, оболочки клеток наружного слоя мезокарпия, а также многочисленные капли масла в эндосперме и зародыше. Отдельные масляные капли наблюдались в клетках экзокарпия, но мы полагаем, что они попали туда из эндосперма или зародыша. Многочисленные мелкие капли мы наблюдали также вокруг срезов. Мы не отметили заметной разницы в микрохимических реакциях свежих и коллекционных плодов, за исключением реакции на жиры, которая у коллекционного материала выглядела значительно слабее.

Изучено содержание липидного комплекса: плодах урожая 2016 г. его содержание составило 44,69%, а в коллекционных плодах 5,85%.

Обсуждение результатов. Наши результаты подтвердили литературные данные об общей структуре эремов пустытника, а также сведения о характере запасных питательных веществ.

Сравнение массы свежих и долго хранившихся плодов показало, что этот признак долгое время остается в пределах, характерных для данного вида.

Исследование в поляризованном свете дает возможность судить о наличии упорядоченных структур, обладающих двойным лучепреломлением. В анатомии растений это вторичные клеточные оболочки, в которых фибриллы целлюлозы расположены параллельно друг другу, в отличие от первичных, где они наслаиваются друг на друга беспорядочно, кристаллы, а также крахмальные зерна. Наше исследование показало отсутствие вторичных оболочек в экзокарпии, за исключением отдельных участков наружных стенок, их наличие в наружном и внутреннем слоях мезокарпия и эндосперма.

Белки и особенно жиры являются менее стойкими веществами, чем крахмал, и длительное сохранение стабильного химического состава, и, как следствие,

жизнеспособности обусловило развитие разнообразных защитных структур перикарпия. Судя по состоянию клеток экзокарпия (отсутствие вторичных оболочек, содержимого, частичное разрушение), в зрелых плодах они либо ограниченно функциональны, либо уже осуществили свои функции в процессе развития плода. Строение клеток мезокарпия и разнообразие их химического состава позволяет предположить высокую степень защиты живого содержимого плода. Если склеренхимный слой осуществляет главным образом механическую защиту, то неполярные вещества в клетках наружного слоя мезокарпия, а также флобафены, в большом количестве содержащиеся в эндокарпии, обеспечивают защиту и правильный водный обмен с окружающей средой.

Наши результаты показали, что в случае небольших, долго сохраняющих жизнеспособность диаспор исследование коллекционного материала дает подробное представление об их анатомической структуре, качественные реакции на основные типы химических веществ также дают достоверные результаты.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 15-29-02508).

Список литературы

Алексеева Л.Д., Алешкина А.Я., Щипунова Л.А. Пустырник пятилопастный // Атлас лекарственных растений СССР / Гл. ред. акад. Н.В. Цицин. М., Гос. изд-во медицинской литературы, 1962. С. 468-469.

ГОСТ 12042-80. Семена сельскохозяйственных культур. Методы определения массы 1000 семян.

Доброхотов В.Н. Семена сорных растений М.: Сельхозиздат, 1961. 414 с.

Камелина О.П. Систематическая эмбриология цветковых растений. Двудольные. Барнаул: АРТИКА, 2009. 501 с.

Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы / Р. П. Барыкина, Т. Д. Веселова, А. Г. Девятков, Х. Х. Джалилова, Г. М. Ильина, Н. В. Чубатова. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2004. 312 с.

Терехин А.А., Вандышев В.В. Технология возделывания лекарственных растений: Учеб. пособие. М.: РУДН, 2008. 201 с.

Фисюнов А.В. Сорные растения М.: Колос, 1984. 320 с.

Шабес Л.К., Морозова А.А. Сем. Lamiaceae // Сравнительная анатомия семян. Т. 7: Двудольные. Lamiidae, Asteridae. СПб.: Наука, 2010. С. 334-343.

ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ МХИ ПОСЕЛКА КОАШВА (МУРМАНСКАЯ ОБЛАСТЬ, ХИБИНСКИЕ ГОРЫ)

Т.П. Другова

Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н.А. Аврорина

Кольского НЦ РАН, Кировск, Россия

darktanya@mail.ru

MOSSES OF KOASHVA SETTLEMENT (MURMANSK PROVINCE, Khibiny Mountains)

T.P. Drugova

Поселок Коашва (67°39'21" с.ш., 34°04'56" в.д.) находится в 32 км от города Кировск и получил свое название по близлежащей горе. Он возник в 1977 году как поселение геологов. Поселок расположен на равнине у подножия юго-восточных склонов Хибинских гор в долине реки Вуоннемйок недалеко от крупного озера

Умбозера. Рядом с Коашвой функционирует Восточный рудник и сравнительно недалеко находится АНОФ 3. Территориально Коашва относится к центральному климатическому району, который характеризуется резко континентальным климатом (Яковлев, 1961). Среднегодовое количество осадков от 800 до 1000 мм рт. столба. Среднегодовая температура воздуха – 2⁰С (Экологический атлас..., 1999). Почвы района работ в основном подзолистые.

Поселок расположен в Ловозерско-Хибинском флористическом районе и находится в окружении северотаежных лесов с преобладанием *Picea obovata* Ledeb. и *Betula pubescens* Ehrh., в основном зеленомошных (Раменская, 1983). Местами встречаются елово-березовые и сосново-березовые леса лишайниково-зеленомошные и лишайниковые. Большинство лесов довольно сильно заболочено. Помимо заболоченных лесов имеются и открытые низинные болота с кустарничками, осоками и гипновыми мхами, по окраинам заросшие елями и соснами. Участки березовых лесов, а также разнотравные луговины встречаются в долине реки Вуоннемйок. Вблизи поселка находится небольшое озерко.

Сборы мхов в поселке были сделаны в июле 2010 года. Обследована как территория самого поселка, так и прилегающих к нему лесов и болот в пределах 1 км от окраинных строений. Собрано и определено около 100 образцов мхов. Определение видов осуществлялось традиционным сравнительным анатомо-морфологическим методом с использованием отечественных и зарубежных руководств. Образцы хранятся в гербарии ПАБСИ (КРАВГ). Объем и номенклатурные особенности в статье даны в соответствии со списком мхов Восточной Европы и Северной Азии (*Ignatov et al.*, 2006).

Аннотированный список мхов поселка Коашва насчитывает 54 вида с указанием типов местообитаний и субстратов и наличия спорофитов (S+). Для редких на территории поселка мхов этикетки цитируются полностью. В списке виды приведены в алфавитном порядке.

Аннотированный список мхов

Andreaea rupestris Hedw. S+: сосново-березовые леса, на камнях.

Aulacomnium palustre (Hedw.) Schwägr.: разнотравные и злаковые луговины, почва.

Barbula convoluta Hedw. S+: рекреационные лужайки, пустыри, постройки и дорожные покрытия, почва, бетон.

Brachythecium salebrosum (F.Weber & D.Mohr) Bruch et al.: берега озера, пустыри, дорожные покрытия, почва, асфальт, бетон.

Bryum argenteum Hedw.: постройки и дорожные покрытия, асфальт, бетон, мелкозем.

Bryum pseudotriquetrum (Hedw.) P.Gaertn., B.Mey. & Scherb.: озерко посреди елово-березового леса кустарничкового на выезде из поселка, берег озерка, на сырой почве у края воды.

Bucklandiella microcarpa (Hedw.) Bednarek-Ochyra & Ochyra: сосново-березовые леса, дорожные покрытия, камни, асфальт.

Calliargon cordifolium (Hedw.) Kindb.: берег озерка посреди елово-березового леса мохово-кустарничкового на выезде из поселка, на сырой почве у края воды; открытое осоково-пушицевое болото, в мочажине.

Calliargon giganteum (Schimp.) Kindb.: берег небольшого озерка среди елово-березового леса мохово-кустарничкового на выезде из поселка, на сырой почве под травой у кромки воды.

Campylium stellatum (Hedw.) C.E.O.Jensen: открытое болото среди елового леса, в мочажине с водой.

Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid. S+: сосново-березовые и елово-березовые леса, постройки, дорожные покрытия, почва, мелкозем, гнилая древесина, комли, камни, бетон, асфальт.

Climacium dendroides (Hedw.) F.Weber & D.Mohr: нижнее течение реки Вуоннемйок вблизи поселка, разнотравная луговина, на почве под травой.

Dicranum flexicaule Brid.: елово-березовый лес кустарничковый, на гнилом березовом пне.

Dicranum majus (Russow) C.E.O.Jensen: елово-березовые леса, берега озера, почва, комли.

Dicranum montanum Hedw.: ельники и елово-березовые леса, гнилая древесина.

Dicranum polysetum Sw.: елово-березовые леса, разнотравные и злаковые, почва.

Dicranum scoparium Hedw.: открытые, окаймленные елями болота, елово-березовые леса, почва, кочки, зарастающие кострища.

Didymodon fallax (Hedw.) R.H.Zander S+: рекреационные лужайки, дорожные покрытия, почва, асфальт, бетон.

Ditrichum flexicaule (Schwägr.) Hampe: асфальтированная площадка у заброшенного дома

Ditrichum lineare (Sw.) Lindb.: оголенная каменистая почва вдоль тропы, идущей по елово-березовому мохово-лишайниковому лесу.

Drepanocladus polygamus (Bruch et al.) Hedenäs: открытое низинное болото, окаймленное елями, на сырой почве у кромки ручейка.

Hygrohypnella ochracea (Turner ex Wilson) Ignatov & Ignatova: низовья реки Вуоннемйок вблизи поселка, на камнях в русле.

Hymenoloma crispulum (Hedw.) Ochyra S+: сосново-березовые леса, дорожные покрытия, камни, асфальт.

Hylocomium splendens (Hedw.) Bruch et al.: ельники, елово-березовые леса, разнотравные и злаковые луговины, почва, гнилая древесина, комли, корневые вывороты.

Leptobryum pyriforme (Hedw.) Wilson: вытоптанная рекреационная лужайка у жилого дома, на увлажненной уплотненной почве.

Niphotrichum canescens (Hedw.) Bednarek-Ochyra & Ochyra: елово-березовые, сосново-березовые леса, дорожные покрытия, тропы, почва, асфальт.

Oligotrichum hercynicum (Hedw.) Lam. & DC.: оголенная каменистая почва вдоль тропы, идущей по елово-березовому мохово-лишайниковому лесу.

Philonotis fontana (Hedw.) Brid.: открытое низинное болото, окаймленное елями, в мочажине с водой.

Plagiomnium ellipticum (Brid.) T.J.Korp.: берег небольшого озера среди елово-березового леса мохово-кустарничкового на выезде из поселка, на сырой почве под травой у кромки воды.

Plagiothecium curvifolium Schlieph. ex Limpr.: ельник кустарничковый, в основании гнилого пня.

Plagiothecium denticulatum (Hedw.) Bruch et al. S+: ельник кустарничковый, в затененной пещерке, на почве.

Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt.: открытые низинные болота, ельники, елово-березовые и сосново-березовые леса, тропы, почва, кочки, гнилая древесина.

Pohlia cruda (Hedw.) Lindb. S+: елово-березовые леса, тропы, почва, гнилая древесина.

Pohlia nutans (Hedw.) Lindb.: елово-березовые леса, рекреационные лужайки, почва, гнилая древесина, комли, корневые вывороты.

Polytrichum commune Hedw.: открытые низинные болота, елово-березовые леса, влажные тропы, почва.

Polytrichum juniperinum Hedw. anth., arch.: открытые низинные болота, елово-березовые леса, тропы, грунтовые дороги, кюветы, дорожные покрытия, газоны, почва, мелкозем, гнилая древесина, зарастающие кострища.

Polytrichum piliferum Hedw. S+: тропы, кюветы и обочины дорог, дорожные покрытия, почва, асфальт.

Rhodobryum roseum (Hedw.) Limpr.: злаковая луговина среди елово-березового леса кустарничкового, на почве.

Rhytidiadelphus squarrosus (Hedw.) Warnst.: берег реки Вуоннемйок в нижнем течении вблизи поселка Коашва, разнотравная луговина, на почве под травой.

Sanionia uncinata (Hedw.) Loeske: елово-березовые леса, злаковые луговины, тропы, дорожные покрытия, постройки, почва, мелкозем, гнилая древесина, комли, асфальт, бетон.

Schistidium agassizii Sull. & Lesq. S+: дорожные покрытия, асфальт.

Schistidium apocarpum (Hedw.) Bruch et al.: дорожные покрытия, асфальт.

Schistidium dupretii (Thér.) W.A.Weber S+: постройки, дорожные покрытия, асфальт, бетон.

Schistidium papillosum Culm. S+: дорожные покрытия, асфальт, бетон.

Sciuro-hypnum reflexum (Starke) Ignatov & Huttunen S+: ельники, елово-березовые, сосново-березовые леса, разнотравные луговины, тропы, кюветы, дорожные покрытия, почва, мелкозем, камни, комли, гнилая древесина, бетон, асфальт.

Scorpidium revolvens (Sw. ex anon.) Rubers: озерко посреди елово-березового леса кустарничкового на выезде из поселка, берег озера, на сырой почве у края воды; открытое низинное болото среди елово-березового леса, в мочажине с водой.

Sphagnum angustifolium (C.E.O.Jensen ex Russow) C.E.O.Jensen: открытое низинное болото среди ельника кустарничкового, на почве с водой.

Sphagnum capillifolium (Ehrh.) Hedw.: озерко посреди елово-березового леса кустарничкового на выезде из поселка, берег озера, на сырой почве у края воды; грунтовая дорога среди елово-березового леса кустарничкового, в кювете на почве с *Equisetum* sp. и *Trientalis europaea* L.

Sphagnum girgensohnii Russow: елово-березовый лес кустарничковый, на почве.

Sphagnum lindbergii Schimp.: открытое низинное болото среди елово-березового леса, на кочке.

Sphagnum russowii Warnst.: открытое низинное болото среди елово-березового леса, в мочажине с водой.

Sphagnum squarrosus Crome: открытое низинное осоково-пушицевое болото, в мочажине.

Straminergon stramineum (Dicks. ex Brid.) Hedenäs: открытое низинное осоково-гипновое болото среди елового кустарничкового леса, в мочажине с водой.

Warnstorfia fluitans (Hedw.) Loeske S+: открытое низинное осоково-гипновое болото среди елового кустарничкового леса, в мочажине с водой.

Warnstorfia sarmantosa (Wahlenb.) Hedenäs: открытые низинные болота, окаймленные елями, в мочажинах с водой.

Флора мхов поселка Коашва насчитывает 54 вида, что составляет 11,3 % от флоры региона в целом. Это довольно бедная в отношении видового разнообразия флора, что вероятно, обусловлено крайне небольшими размерами Коашвы даже с учетом 1 км зоны вокруг поселка, включенной в исследование. Так, флоры мхов городов Мурманской области по числу видов превышают флору мхов Коашвы в среднем в 2 раза: в городе Полярные Зори отмечено 100 видов, в Апатитах – 110, в

Кировске – 112 видов, в Кандалакше – 128, в Мурманске – 138 (Другова, 2017). Лишь в Мончегорске число видов сопоставимо с таковым для поселка – 60. Равнинный характер территории, небольшие размеры и скудный набор представленных экотопов обуславливают бедность флоры поселка. Вероятно, также сказывается близость крупных промышленных объектов – Восточного рудника и обогатительной фабрики АНОФ 1.

В целом, флору мхов Коашвы можно охарактеризовать как типично бореальную, с большим участием лесных (*Dicranum* spp., *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Plagiothecium* spp.) и болотных (*Sphagnum* spp., *Warnstorfia* spp., *Straminergon stramineum*, *Scorpidium revolvens*) видов. Из интересных находок стоит отметить неоднократное обнаружение вида *Schistidium agassizii* на зарастающих мхами асфальтированных площадках, видимо, довольно редко посещаемых. Этот горный вид обычно растет в регионе на скалах и камнях в руслах и на берегах водоемов, поскольку предпочитает постоянно увлажняемые экотопы (Шляков, Константинова, 1982). По-видимому, в условиях урбанизированных территорий этот мох способен существовать в местах с нерегулярным увлажнением и присутствием кальция в субстрате.

Работа частично выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 17-44-510841).

Список литературы

- Другова Т.П. Сравнительный анализ бриофлор городов Мурманской области // Труды Карельского научного центра РАН. 2017. С. 32-49.
- Раменская М.Л. Анализ флоры Мурманской области. Ленинград «Наука». 1983. 216 с.
- Шляков Р.Н., Константинова Н.А. Конспект флоры мохообразных Мурманской области. Апатиты. 1982. 227 с.
- Экологический атлас Мурманской области. Москва-Апатиты. 1999. 48 с.
- Яковлев Б.А. Климат Мурманской области. Мурманск. 1961. 99 с.
- Ignatov M. S., Afonina O.M., Ignatova E.A. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // *Arctoa*. 2006. Vol. 15. P. 1-130.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ РУКОКРЫЛЫХ ТВЕРСКОГО ВЕРХНЕВОЛЖЬЯ А.А. Емельянова, Е.А. Христенко

Тверской государственной университет, Тверь, Россия,
allema@mail.ru

ECOLOGICAL STRUCTURE OF THE CHIROPTERAN COMMUNITY IN THE UPPER VOLGA REGION A.A. Emelyanova, E.A. Khristenko

Несмотря на совершенствование методик изучения летучих мышей и растущий в последние десятилетия интерес к данной группе животных, до сих пор малоизученными являются многие аспекты, например, распространение и экология видов в пределах отдельных географических территорий. Предварительные сведения о видовом разнообразии и экологии летучих мышей в Тверском регионе приурочены к середине XX и началу XXI вв. (Строганов, 1936; Юргенсон, Юргенсон, 1951; Шапошников и др., 1959; Глушкова, Крускоп, 2007; Викторов и др., 2010 и др.). Последние исследования, проводимые в рамках iBats программы – международной

программы глобального мониторинга распространения летучих мышей – позволили уточнить список видов рукокрылых Тверского Верхневолжья и определить особенности локализации их в пространстве (Емельянова, Христенко, 2013; Емельянова и др., 2014, 2016).

Для характеристики экологической структуры сообществ рукокрылых в летних местообитаниях использовались данные, полученные методами маршрутного (2010–2015 гг) и стационарного эхолокационного мониторинга (июль 2014–2015 гг.). Метод маршрутного акустического мониторинга разработан хироптерологами Лондонского института зоологии Университетского колледжа Лондона (Institute of Zoology, Zoological Society of London) и Британской организации по защите летучих мышей (Bat Conservation Trust), и наши исследования проводились согласно данной методике (Russ et al., 2003, 2005; Jones et al., 2013). В период 2010–2015 гг. было проложено 16 маршрутов в 16 административных районах Тверской области (из 36 районов). Всего было сделано 78 повторов маршрутов, общая длина которых составила 3135 км, записано около 129 часов аудиозаписи.

Таблица 1

Места проведения отлова и стационарного ультразвукового мониторинга рукокрылых

| Дата | Локалитет | Координаты | |
|------------|--|------------|-----------|
| | | широта | долгота |
| 10.06.11 | Окрестности дер. Ферязкино Калининского р-на | 56°26'58" | 35°45'44" |
| 24.06.14 | р. Тюшинка Бологовского р-на | 57°59'27" | 34°9'23" |
| 28.06.14 | р. Тюшинка Бологовского р-на | 57°59'27" | 34°9'23" |
| 09.07.14 + | р. Тюшинка Бологовского р-на | 57°59'27" | 34°9'23" |
| 13.07.14 + | дер. Ригодищи Бологовского р-на | 57°59'24" | 34°12'44" |
| 24.07.14 + | р. Кемка Бологовского р-на | 57°59'46" | 34°16'10" |
| 13.08.15 + | р. Тюшинка Бологовского р-на | 57°59'27" | 34°9'23" |
| 14.07.15 + | р. Кемка Бологовского р-на | 57°59'46" | 34°16'10" |
| 18.07.15 + | Окрестности р. Коломенка Бологовского р-на | 57°56'35" | 34°3'38" |
| 21.07.15 + | р. Кемка Бологовского р-на | 57°59'46" | 34°16'10" |
| 23.07.15 + | Окрестности р. Коломенка Бологовского р-на | 57°56'35" | 34°3'38" |
| 29.07.15 + | р. Кемка Бологовского р-на | 57°59'46" | 34°16'10" |
| 30.07.15 + | Окрестности р. Коломенка Бологовского р-на | 57°56'35" | 34°3'38" |
| 13.08.15 + | дер. Ригодищи Бологовского р-на | 57°59'24" | 34°12'44" |

Примечание. + – даты отловов, во время которых производилась запись эхолокационных сигналов.

Дополнительно к маршрутному методу в июле 2014 и 2015 гг. был опробован метод стационарного ультразвукового мониторинга, позволяющий, в частности, изучить динамику пространственного распределения и видовые особенности кормовой активности рукокрылых. Bat-детектор устанавливался стационарно и фиксировал все ультразвуковые сигналы летучих мышей, кормившихся поблизости от аппарата. Исследования проводились в каждой точке в течение 2 ночей с 23:00 до 04:00 часов (табл. 1).

Согласно классификации С.В. Крускопа (1996, 1998), основанной на пространственной организации мест охоты, рукокрылых, обитающих в рассматриваемом регионе, можно отнести следующим экологическим группам:

1) Воздушные охотники пересеченных (зашумленных) пространств. Представители данной группы отличаются промежуточными пропорциями крыла, не удлинённой ушной раковиной, относительно быстрым и маневренным полетом. Выделяют следующие подтипы: Pipistrellus-тип – в Тверской области встречаются *Pipistrellus nathusii* и *Pipistrellus pipistrellus*; Eptesicus-тип – *Eptesicus serotinus* и *Eptesicus nilssonii*; Selysius-тип – *Myotis brandtii* и *Myotis mystacinus*; Leuconoe-тип – *Myotis dasycneme* и *Myotis daubentonii*.

2) Охотники на субстрате (собиратели). Обладают расширенными крыльями, удлинённым или средним ростральным отделом черепа, способностью к медленному и маневренному полету, увеличенными ушными раковинами. На территории исследуемого региона встречаются два вида, относящиеся к этой группе: *Myotis nattereri* (представитель Myotis-типа) и *Plecotus auritus* (Plecotus-тип).

3) Охотники открытых пространств. Виды летучих мышей, относящиеся к этой группе, приспособлены к высокоскоростному, но маломаневренному полету, отличаются узкими крыльями с длинной кистевой частью. В Тверской области группа представлена Nyctalus-типом – *Nyctalus noctula*, *Nyctalus leisleri* и *Nyctalus lasiopterus*.

Таблица 2

Экологические группы рукокрылых Тверского Верхневолжья

| Экологическая группа | Тип | Вид | Число зарегистрированных звуковых сигналов | |
|---|------------------|------------------------|--|---------------------------|
| | | | маршрутные исследования | стационарные исследования |
| Воздушные охотники пересеченных пространств | Pipistrellus-тип | <i>P. nathusii</i> | 123 | 39 |
| | | <i>P. pipistrellus</i> | 59 | 20 |
| | Eptesicus-тип | <i>E. nilssonii</i> | 187 | 106 |
| | | <i>E. serotinus</i> | 30 | 3 |
| | | <i>V. murinus</i> | 286 | 37 |
| | Selysius-тип | <i>M. brandtii</i> | 33 | 44 |
| | | <i>M. mystacinus</i> | 0 | 0 |
| | Leuconoe-тип | <i>M. dasycneme</i> | 10 | 7 |
| | | <i>M. daubentonii</i> | 56 | 27 |
| Охотники на субстрате | Myotis-тип | <i>M. nattereri</i> | 9 | 9 |
| | Plecotus-тип | <i>Pl. auritus</i> | 107 | 26 |
| Охотники открытых пространств | Nyctalus-тип | <i>N. lasiopterus</i> | 14 | 0 |
| | | <i>N. leisleri</i> | 23 | 0 |
| | | <i>N. noctula</i> | 541 | 66 |
| Всего | | | 1478 | 384 |

Наибольшее видовое разнообразие в фауне рукокрылых региона характерно для «воздушных охотников пересеченных пространств»: 9 из 14 видов летучих мышей относятся к данной группе. К «охотникам на субстрате» и «охотникам открытых пространств» относятся 2 и 3 вида соответственно (табл. 2).

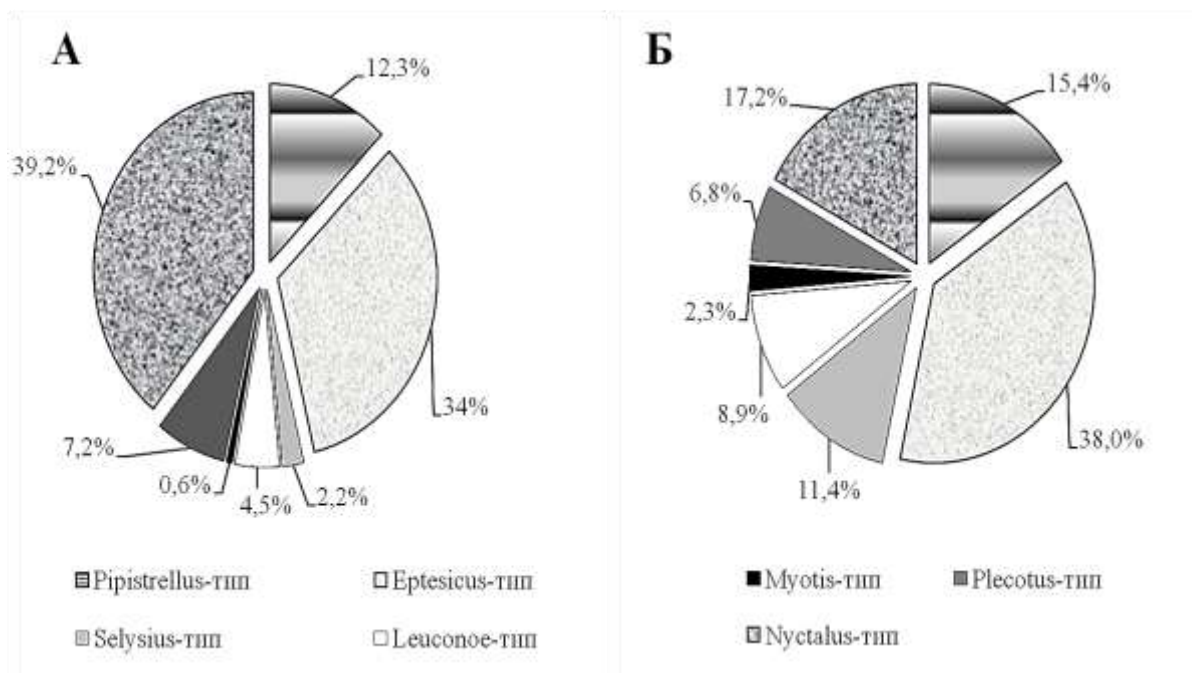


Рис. 1. Процентное соотношение количества зафиксированных ультразвуковых сигналов различных подтипов экологических групп рукокрылых: А – по результатам маршрутного учета (Тверская область, 2010-2015 гг.); Б – по результатам стационарного эхолокационного мониторинга (Тверская область, Бологовский район, июль 2014-2015 гг.)

За шестилетний период маршрутного эхолокационного мониторинга чаще всего фиксировались звуковые сигналы видов рукокрылых, относящихся к следующим подтипам: Nyctalus-тип (39,2% от всех отмеченных кормовых сигналов летучих мышей) и Eptesicus-тип (34%). Несколько реже регистрировались ультразвуковые сигналы видов Pipistrellus-типа (12,3%), Plecotus-типа (7,2%) и Leuconoe-типа (4,5%). Реже всего отмечались: Selysius-тип (2,2%) и Myotis-тип (0,6%) (рис. 1А).

Стационарный ультразвуковой мониторинг позволил уточнить относительное обилие некоторых подтипов рукокрылых, редко фиксируемых на маршрутах ввиду специфики распространения их ультразвуковых сигналов (Dietz et al., 2009) (рис. 1).

Так, относительное обилие видов Eptesicus-типа в Бологовском р-не в июле 2014-2015 гг. оказалось несколько выше, нежели в целом по области. – 38%. Звуковые сигналы летучих мышей, относящихся к подтипам Pipistrellus, Leuconoe, Myotis и Selysius по сравнению с маршрутными исследованиями так же фиксировались чаще – 15,4%, 8,9%, 2,3% и 11,4% соответственно. Показатель относительного обилия у подтипов Nyctalus и Plecotus, напротив, был ниже общерегионального – 17,2% и 6,8% соответственно.

Таким образом, на основании совокупных данных, полученных в ходе маршрутного и стационарного эхолокационного мониторинга, установлено, что для сообществ рукокрылых, обитающих на территории Тверской области, характерно наибольшее относительное обилие представителей подтипов Eptesicus, Selysius и Pipistrellus группы «воздушные охотники пересеченных пространств» и подтипа Nyctalus группы «охотники открытых пространств». В целом суммарная доля видов, кормовая активность которых преимущественно приурочена к лесным ландшафтам и другим «зашумленным» биотопам, значительно превышает таковую видов, охотящихся в открытых биотопах (поля, луга, просеки): 60,8% против 39,2% по результатам маршрутного ультразвукового мониторинга; 82,8% против 17,2% – по результатам стационарного ультразвукового мониторинга.

Список литературы

- Викторов Л.В., Николаев В.И., Виноградов А.А., Емельянова А.А., Кириллов П.И. Позвоночные животные Тверской области: видовой состав и характеристика основных групп: учеб. справочн. пособие. Тверь: ТвГУ, 2010. 32 с.
- Глушкова Ю.В., Крускоп С.В. Рукокрылые (Chiroptera) Тверской области: распространение, статус, охрана. // Труды Центрально-лесного заповедника / ред. Юрцева О.В. Тула, 2007. Вып.4. С. 410-418.
- Емельянова А.А., Христенко Е.А. Метод мобильного акустического ультразвукового мониторинга фауны рукокрылых // Вестн. Оренбургского государственного университета. Оренбург, 2013. №6 (155). С. 149-154.
- Емельянова А.А., Медведев А.Г., Христенко Е.А. Материалы к изучению фауны рукокрылых Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. «Биология и экология». Тверь: ТвГУ, 2014. № 4. С. 67-78.
- Емельянова А.А., Христенко Е.А., Медведев А.Г. Современное состояние изученности рукокрылых в Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. Тверь: ТвГУ, 2016. № 3. С.34-76.
- Крускоп С.В. Эколого-морфологическое исследование сообщества рукокрылых (*Chiroptera*) Подмоскovie // Состояние териофауны в России и ближнем зарубежье (Труды международного совещания 1-3 февраля 1995 г.). Москва, 1996. С. 169-173.
- Крускоп С.В. Эколого-морфологическое разнообразие гладконосых рукокрылых (*Vespertilionidae, Chiroptera*): Автореф. дис... канд. биол. наук. Москва: МГУ им. М. В. Ломоносова, 1998. С. 16–21.
- Строганов С.У. Фауна млекопитающих Валдайской возвышенности // Зоол. журн. 1936. Т. XV. Вып. 1. С.128-142.
- Шапошников Л., Головин О., Сорокин М., Тараканов А. Животный мир Калининской области. Калинин: Калининское книжное изд-во, 1959. 459 с.
- Юргенсон И.А., Юргенсон П.Б. Экологический обзор млекопитающих Центрально-Лесного государственного заповедника и его окрестностей (итоги за 1931-1950 гг.). Неопубликованная рукопись. 1951. С.15, 17–18, 66–67.
- Dietz C., von Helversen O., Nill D. Bats of Britain, Europe and Northwest Africa London: A & C Black Publishers Ltd. 2009. 400 p.
- Jones K.E. Indicator Bats Program: a system for the global acoustic monitoring of bats / K.E. Jones, J.A. Rus., A.-T. Bashta, Z. Bilhari, C. Catto, I. Csósz, A.Gorbachev, P. Györfi, A. Hughes, I. Ivashkiv, N. Koryagina, A. Kurali, S. Langton, A. Collen, G. Margiean, I. Pandourski, S. Parsons, I. Prokofev, A. Szodoray-Paradi, F. Szodoray-Paradi, E. Tilova, C.L. Walters, A. Weatherill, O. Zavarzin // Biodiversity Monitoring and Conservation: Bridging the Gap between Global Commitment and Local Action. Oxford: Wiley-Blackwell. 2013. P. 213-247.
- Russ J.M. Seasonal patterns in activity and habitat use by bats (*Pipistrellus* spp. and *Nyctalus leisleri*) in Northern Ireland determined using a driven transect / J.M. Russ, M. Briffa, W.I. Montgomery // J. Zool. 2003. No. 259. P. 289-299.
- Russ J. The Bats and Roadside Mammals Survey 2005. Final Report on First Year of Study / J. Russ, C. Catto, D. Wembridge. – London: The Bat Conservation Trust and People’s Trust for Endangered Species. 2005.

**ПОЛЕВИЦА СВЕТЛАЯ (*AGROSTIS DILUTA* KURCZ.)
В ПОЙМЕННЫХ ЛУГАХ ДОЛИНЫ СРЕДНЕЙ ЛЕНЫ**

Н.Н. Егорова

Северо-Восточный федеральный университет, Якутск, Россия
egorova_bot@mail.ru

***AGROSTIS DILUTA* KURCZ. IN FLOODPLAIN COMMUNITIES
OF THE MIDDLE LENA VALLEY**

N.N. Egorova

В Центральной Якутии все возрастает хозяйственное использование пойменных лугов в качестве кормовой базы. Для поддержания и сохранения растительных ресурсов необходима оценка состояния биоразнообразия, прежде всего, особей и популяций доминирующих видов растений. Одним из доминантов пойменных лугов Средней Лены является полевица светлая (*Agrostis diluta* Kurcz.) – многолетний злак рыхлокустовой жизненной формы.

Ценопопуляции (ЦП) *Agrostis diluta* изучали на пойменных лугах долины Средней Лены в 2010-2013 гг. Характеристику фитоценотической обстановки ЦП провели по общепринятым геоботаническим методам, экотопическую характеристику – по региональным экологическим шкалам на основании геоботанических описаний (Троева и др., 2010). В качестве показателя влаго- и теплообеспеченности исследованных местообитаний использовали гидротермический коэффициент (ГТК) (Селянинов, 1937). Ценопопуляции изучали по общепринятым популяционно-онтогенетическим методам (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Ценопопуляции растений, 1976; Жукова, 1995). Оценку состояния ЦП провели по виталитету (Злобин, 1989) и классификации «дельта-омега» Л.А. Животовского (2001).

Фитоценотический ареал *Agrostis diluta* узкий и приурочен в основном к пойменным луговым сообществам, в которых вид является доминантом или содоминантом. В долине р. Лена выделено 14 луговых сообществ с участием *Agrostis diluta*. Описаны различные ассоциации: разнотравно-полевицевая, разнотравно-злаковая, разнотравно-подорожничко-полевицевая, разнотравно-злаково-лапчатковая, лапчатково-полевицево-млечниковая и др.

Общее проективное покрытие (ОПП) травостоя в сообществах варьирует от 60 до 100%, причем *Agrostis diluta* доминирует на средней пойме и образует основную массу травостоя с проективным покрытием (ПП) 50-70%, на высокой пойме является содоминантом с проективным покрытием 25-50%. В полевицевых сообществах выявлено 93 вида (из 73 родов и 26 семейств) сосудистых растений. Наиболее крупными по числу видов являются семейства Asteraceae Dumort. (19 видов), Poaceae Barnhart (13 видов), Fabaceae Lindl. (8 видов). Постоянно встречающимися видами во многих сообществах являются *Achillea millefolium* L., *Crepis tectorum* L., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Erigeron acris* L., *Geranium pratense* L., *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link, *Inula britannica* L. Экологический анализ местообитаний показал, что сообщества расположены, в основном, на градиенте влажнолугового увлажнения (ступени 64,4-74,1). По шкале богатства-засоленности почв сообщества с *Agrostis diluta* относятся к диапазону довольно богатых почв (ступени 10,6-12,8). Растительный покров был слабо нарушенным, пастбищная дигрессия равна 3,3-3,9.

В течение четырех лет исследовали 42 ЦП *Agrostis diluta* на среднепойменных и высокопойменных лугах, используемых как пастбищные и сенокосные угодья. В табл. представлены результаты изучения виталитетной и онтогенетической структуры ценопопуляций *Agrostis diluta*. Популяционное изучение показало, что все ЦП

нормальные, полночленные (13,9% ЦП) и неполночленные (86,1%).

Таблица

Характеристика ценопопуляций *Agrostis diluta* в годы исследований

| Характеристики | | Год исследования | | | |
|----------------------------------|----------------|------------------|-------------|-------------|-------------|
| | | 2010 | 2011 | 2012 | 2013 |
| IVC (min-max) | | 0,878-1,168 | 0,828-1,434 | 0,801-1,076 | 0,680-0,940 |
| Тип ЦП по виталитету | Процветающие | 92,9 | 88,9 | 88,9 | 40,0 |
| | Депрессивные | 0 | 11,1 | 11,1 | 50,0 |
| | Равновесные | 7,4 | 0 | 0 | 10,0 |
| Состав онтогенетического спектра | Полночленные | 21,4 | 22,2 | 0 | 0 |
| | Неполночленные | 78,6 | 77,8 | 100 | 100 |
| Тип онтогенетического спектра | Левосторонние | 28,6 | 0 | 0 | 0 |
| | Центрированные | 7,1 | 0 | 0 | 0 |
| | Бимодальные | 14,3 | 44,4 | 0 | 0 |
| | Правосторонние | 50,0 | 55,6 | 100 | 100 |
| Индекс возрастности, Δ (min-max) | | 0,16-0,61 | 0,26-0,69 | 0,47-0,78 | 0,60-0,81 |
| Тип ЦП по «дельта-омега» | Молодые | 28,6 | 33,3 | 0 | 0 |
| | Переходные | 21,4 | 0 | 11,1 | 0 |
| | Зрелые | 35,7 | 0 | 0 | 0 |
| | Стареющая | 14,3 | 55,6 | 88,9 | 70,0 |
| | Старая | 0 | 11,1 | 0 | 30,0 |

В 2010 г. исследовали 14 ЦП *Agrostis diluta*. Большинство ЦП (92,9%) по жизненному состоянию (виталитету) характеризовались как процветающие с высокими значениями индекса IVC (0,979-1,168), одна ЦП оказалась равновесной (IVC = 0,878). В этот год наблюдаются все типы онтогенетического спектра. Наиболее многочисленны ЦП с правосторонними спектрами (50%), для которых характерно превалирование старой генеративной фракции (g3). Для 28,6% ЦП характерны левосторонние спектры с высокими долями прегенеративных особей. Омоложение связано с благоприятным для *Agrostis diluta* вегетационным сезоном предыдущего 2009 г. (обилие осадков, высокий ГТК – 0,8), когда наблюдалась не только высокая семенная продуктивность, но и выход многих угнетенных особей из покоя. По классификации «дельта-омега» преобладали зрелые и молодые ЦП, 35,7 и 28,6% соответственно. Остальные ЦП оказались переходными и стареющими, отсутствовали старые ЦП.

В 2011 г. из 9 исследованных ЦП большинство оказались процветающими с IVC 0,887-1,434, только одна ЦП – депрессивной (IVC = 0,828). В онтогенетическом спектре у 55,6% ЦП характерен устойчивый подъем старой генеративной и постгенеративной

фракций, поэтому они имели правосторонний спектр. Остальная доля приходится на ЦП с бимодальными спектрами, у которых первый максимум может приходиться на любую из онтогенетических групп прегенеративной фракции, второй – на средневозрастные (g2), или старые (g3) генеративные особи. Бимодальные онтогенетические спектры ЦП свидетельствуют о завершении одной волны популяционного потока и начале следующей (Уранов, 1975). Отсутствовали ЦП с левосторонними и центрированными спектрами. По типу «дельта-омега» наиболее многочисленны стареющие ЦП (55,6%), в которых высока доля старых генеративных g3 (35,6-54,7%) и субсенильных ss (20,5-38,0%) особей.

В 2012 г. виталитетный тип всех 9 исследованных ЦП не меняется. Наблюдается старение ЦП: индексы возрастности колеблются в пределах 0,47-0,78, все ЦП имеют правосторонний спектр с резким преобладанием g3 и ss особей. Поэтому большая часть ЦП перешли в стареющий тип. Формирование правостороннего типа спектра, видимо, связано не только с возрастными изменениями ценопопуляций, но и с неблагоприятными погодными условиями 2010-2012 гг. (жаркие и сухие, ГТК=0,5-0,6), когда наблюдалась высокая смертность молодых онтогенетических групп.

В холодный и влажный 2013 г. (ГТК=1,2) увеличивается доля депрессивных ЦП (50%) с низкими значениями IVС (0,680-0,759), но сохраняются ЦП с процветающим типом. В онтогенетических спектрах ЦП высока доля участия особей g3 и ss, прегенеративные особи отсутствуют. Большинство ЦП (70%) сохранили статус стареющих, а 30% ЦП перешли в группу старых, что связано с превышением числа субсенильных особей над генеративными.

Анализ исследованных ценопопуляций *Agrostis diluta* в 2010-2013 гг. показал разнообразие типов ЦП по виталитетной и онтогенетической структуре. Среди 42 ЦП преобладали виталитетные процветающие типы ЦП. Для *Agrostis diluta* выявлены все типы онтогенетического спектра. Во всех изученных ЦП наиболее устойчивой группой являются g3 особи, часто доминирующие. Как многие рыхлокустовые злаки *Agrostis diluta* имеет короткий прегенеративный период и продолжительный период в средневозрастном и старом генеративном состояниях. В связи с этой биологической особенностью можно считать, что характерным спектром *Agrostis diluta* является правосторонний онтогенетический спектр. Следующая группа обычная почти во всех ЦП – группа ss особей. Менее постоянны в онтогенетических спектрах g1 и g2. Левосторонний спектр характерен в благоприятные по влагообеспеченности годы. Проростки появляются в течение вегетационного периода, занимают свободную территорию и приживаются при достаточно высокой влажности почвы и слабом антропогенном воздействии. По классификации «дельта-омега» представлены 5 типов нормальных ЦП – от молодых до старых. Малочисленны типы переходных и старых ЦП (всего по 9,5%), сравнительно одинаково представлены зрелые (11,9%) и молодые (16,7%). Преобладают стареющие ЦП (52,4%), отсутствуют зреющие.

Таким образом, *Agrostis diluta* характеризуется достаточно узкой экологической амплитудой и представлена во влажнолуговых пойменных лугах с довольно богатыми почвами. Наиболее распространенными в условиях Центральной Якутии являются стареющие ценопопуляции *Agrostis diluta* с правосторонними онтогенетическим спектрами.

Список литературы

- Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология/ 2001 № 1. С. 3-7.
- Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. 224 с.

Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценоотических популяций растений. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1989. 146 с.

Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценоотических популяций растений: Учебно-метод. пособие. Казань: Изд-во Казан. университета, 1989. 142 с.

Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 6. М.; Л.: Изд. АН СССР, 1950. С. 7-204.

Селянинов Г.Т. Методика сельскохозяйственной характеристики климата // Мировой агроклиматический справочник. Л.-М.: Гидрометеорологическое издательство, 1937. С. 5-27.

Троева Е.И., Зверев А.А., Королюк А.Ю., Черосов М.М. Экологические шкалы флоры и микобиоты Якутии // Флора Якутии: географический и экологический аспекты. Новосибирск: Наука, 2010. 192 с.

Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7-34.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ермакова И.М. и др. М.: Наука, 1976. 216 с.

РЕЗУЛЬТАТЫ 48-ЛЕТНЕГО МОНИТОРИНГА РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПОЙМЕННЫХ ЛУГОВ В МОНОГРАФИЯХ

И.М. Ермакова, Н.С. Сугоркина

Московский педагогический государственный университет, Москва, Россия
geranium.08@mail.ru

RESULTS 48 YAER MONITORING OF FLOODPLAIN MEADOWS IN MONOGRAPHS

I.M. Ermakova, N.S. Sugorkina

Закончен мониторинг на Залидовских лугах в Калужской области, в Национальном парке «Угра», в пойме р. Угры, притока р. Оки, напротив села Дворцы, длившийся с 1965 по 2012 г., уникальный по продолжительности вообще, продолжительности на пойменных лугах в условиях производственного использования в частности. Мониторинг уникальный по охвату разных местообитаний и огромному собранному материалу, анализируются 3769 полных геоботанических описаний.

Наблюдения проводились в уникальном месте – на не паханных природных пойменных лугах, которых осталось на территории Европейской части России мало, которые в силу своего полуостровного положения, испытывали щадящую нагрузку. Мониторинг проходил на 22-х участках, расположенных в прирусловой и центральной частях поймы, длительность наблюдений была разной от 11-ти до 46-ти лет. На участках за эти годы выполнено 504 полных геоботанических описания.

Подробные результаты мониторинга опубликованы в 4-х частях монографии (Ермакова, Сугоркина, 2016, 2017). Монография состоит из 1044 стр., содержит 228 табл., 52 рис. Списки литературы 1 – 4 частей насчитывают 92, 27, 51 и 264 источника. Вторая монография издана в Англии под редакцией д. б. н. И. В. Татаренко, использован материал по влиянию природных условий на динамику растительности. В книге – 183 стр., 5 рис. 22 табл. и 26 табл. приложений с видовым составом и обилием видов всех постоянных участков мониторинга, климадиаграммы с 1965 по 2010 г., 132 литературных источника (Ermakova, Sugorkina, 2017).

В первой части монографии описывается история изучения лугов, характеристика местоположения и условий местообитания; методы изучения; дана характеристика флоры и растительности в 1965 – 1966 гг. в начале мониторинга; приведены данные по растительности и ее динамике на модельных участках. Во второй

части продолжен анализ динамики растительности модельных участков. Обе части заканчиваются приложениями, включающими видовой состав геоботанических описаний по годам мониторинга с указанием обилия для каждого вида. В третьей части монографии анализируется влияние экологических и антропогенных факторов на динамику растительности модельных участков и подстожий.

В четвертой части рассматриваются изменения в четырех самых распространенных типах растительности по сериям описаний; большая часть посвящена динамике спектров жизненных форм видов при изменении экологических и антропогенных факторов. Представлены результаты экспресс-оценки состояния растительности лугов по видам индикаторам.

Анализ изменений растительности, произошедших на участках, выявил, что растительность постоянно изменяется: меняется обилие и покрытие ценопопуляций (ЦП) видов, их число, выпадают на время или на весь срок наблюдений ЦП одних видов, внедряются другие, меняются число и состав доминирующие виды, изменяются высота и покрытие травостоя. Большинство изменений носят флюктуационный характер. Сукцессионные изменения наступают при перевыпасе, на местах прогона скота, на подстожьях, при резкой смене хозяйственного использования.

Сравнивая полученный материал с участков мониторинга, расположенных в прирусловой и центральной частях поймы при одинаковом хозяйственном использовании, мы обнаружили много различий по экологическим условиям, составу и динамике сообществ. Списки ЦП видов на участках прирусловой части поймы были более богатыми, в составе были представители семейств, специфичных для каждого. Здесь бóльшую роль в сложении сообществ играли бобовые, преобладали по относительному числу видов и покрытию. Списки постоянных видов и доминантов в центральной и прирусловой части поймы имели разный состав. Коэффициенты общности Жаккара между списками видов на участках одной части поймы выше, чем в разных.

Средняя высота основной массы травостоя и проективное покрытие больше на участках в центральной части поймы. Минимальные и максимальные показатели состава и структуры травостоя зафиксированы на участках в разных частях поймы в разные годы.

В центральной части поймы бóльшее разнообразие доминантов и вариантов видовой насыщенности выявлено на гриве среднего уровня. Здесь же были больше высота травостоя, общее проективное покрытие, урожай. Общий список ЦП видов и средняя видовая насыщенность оказались больше на гриве высокого уровня. Все это говорит о влиянии высотного уровня в центральной части поймы на показатели состава и структуры травостоя участков мониторинга. Смена хозяйственного использования приводила во многом к одинаковой реакции сообществ на участках высокого и среднего уровня, но ход изменений был особым. Воздействие погодных условий происходило по-разному.

Влияние нанорельефа от вершины гривы среднего уровня до низа склона и дна глубокого лога проявилось на всех изучаемых показателях. Видовая насыщенность, как и число постоянных видов, уменьшались от верхней части склона лога к вершине гривы, средней и нижней части склона. Разнообразие и среднее число доминантов, становилось меньше от вершины гривы к остальным частям склона (средней, нижней, верхней). Высота генеративных частей травостоя была наибольшей на верхней части склона, затем уменьшилась на вершине гривы, на нижней и средней частях склона. Высота основной массы, наоборот, была максимальной на самом нижнем участке, меньше на верхней части склона, вершине гривы, средней части склона. Динамика количественных показателей по годам и периодам мониторинга имела характер

флюктуаций и происходила на участках по-разному, но после прекращения выпаса высота травостоя и проективное покрытие возросли на всех трех верхних участках.

Влияние погодных условий на растительность пойменного луга и ее динамику трудно вычленить из влияний других факторов. Сильные засухи, половодья оказывают воздействие на видовую насыщенность, высоту и проективное покрытие травостоя по-разному на разных участках и по-разному, как правило, на одном участке в разные годы с засухами и половодьями. Достоверное влияние среднегодовых и месячных температур воздуха и сумм осадков, как и уровня максимальной высоты подъема воды в р. Угре во время паводков, выявлено только в 5,4—12,7 % случаев.

Антропогенные факторы оказывают решающее воздействие на луговые ценозы. Это можно увидеть при сравнении сообществ в сходных экологических условиях, но при разном хозяйственном использовании, а также анализируя динамические процессы в сообществах в разные периоды их хозяйственного использования, особенно при их смене.

При смене сенокосного режима сенокосно-пастбищным возрастает нагрузка на луговые фитоценозы, что было отмечено на 5-ти участках. Увеличения нагрузки приводило в большинстве случаев к уменьшению видовой насыщенности, снижению участия ЦП видов бобовых и разнотравья, числа ЦП постоянных видов, их процента, высоты травостоя. Одновременно возрастала роль злаков, увеличивалось число доминантов.

При смене сенокосно-пастбищного режима сенокосным, пастбищного эпизодически сенокосным или бесхозным происходит снижение нагрузки, что наблюдали на 16-ти участках. При этом возросла роль разнотравья, увеличились число и процент постоянных видов, на вершинах грив высота генеративных частей травостоя, одновременно снизилась роль бобовых и число доминантов. Видовая насыщенность возросла на вершинах грив всюду, кроме одного участка.

При изменении нагрузки происходило изменение списка видов, состава постоянных и доминантных видов. Выявлены виды, часто бывшие постоянными или бывшие доминантами только при одном виде хозяйственного использования. Наблюдения показали, что наиболее благоприятным для сохранения видового разнообразия является сенокосное использование. Прекращение использования пастбищ в первые годы приводит к увеличению биоразнообразия: увеличивается список ЦП видов, видовая насыщенность, число постоянных видов, высота травостоя. Меняются доминанты. В дальнейшем на лугу разрастаются грубые высокорослые виды, происходит снижение биоразнообразия, уменьшение числа горизонтов.

Сильные сукцессионные нарушения лугов обнаружены при установке стогов, после их снятия происходили демулационные процессы, затягивавшиеся на долгие годы. За 24 и 26 лет наблюдений на подстожьях 50 и 3 удалось проследить процессы демулации, формирование травостоя, схожего с окружающим лугом и близкого к исходному.

На материале наблюдений за 185 подстожьями были прослежены сроки, за которые происходило их слияние с окружающим травостоем (от 4-х до 26-ти лет). Оказалось, что ни тип растительности, ни размер подстожий, ни подкладка веток под стог не были определяющими во времени слияния подстожий с окружающим травостоем. Всего за годы мониторинга проанализировано 1570 геоботанических описаний подстожий и столько же смежных участков, в сумме 3140.

Проведенные исследования показали, что современная технология установки и транспортировки стогов наносит хозяйственный ущерб, главным образом вследствие расселения сорняков и ухудшения качества сена. Чтобы уменьшить число

поврежденных установкой стогов участков лугов, рекомендуется ставить стога на специально отведенных местах.

В 4-х самых распространенных типах растительности Залидовских лугов (типы 3, 6, 23, 25) было выполнено 225 геоботанических описаний, проведенных в 4-х сериях в 1965—1966, 1994—1995, 2004—2005, 2010—2011 гг. Эти типы растительности отличаются по местоположению, набору ЦП видов, составу доминантов, визуально. В сообществах в пределах одних типов растительности присутствовали ЦП видов, которых не было в других, некоторые ЦП видов никогда не встречались в других типах растительности. Отличия типов прослеживаются во всех сериях описаний. При анализе растительности по типам выяснились те же закономерности, что при исследовании динамики на постоянных участках.

Длительный мониторинг растительности Залидовских лугов показал, что большинство изменений носит флуктуационный характер. Сильное уменьшение видового разнообразия с 1980 г. связано с резким изменением хозяйственного использования.

Нами проведено изучение жизненных форм (ЖФ) встреченных на лугах видов по литературным источникам (208 источников по 197 видам растений) и собственным исследованиям (163 вида, 200 ЖФ). Выяснилось, что очень часто существуют разные мнения о ЖФ растений одного и того же вида. Это объясняется не столько разными подходами к определению ЖФ, но прежде всего морфологической поливариантностью развития растений. Всего было выделено 37 ЖФ у луговых растений. Для составления спектров ЖФ они были укрупнены до 13.

На спектр ЖФ заметное влияние оказывают ряд конкретных экологических факторов. Обнаружено влияние наличия воды в лугу весной на видовое разнообразие и процентное участие растений ряда ЖФ на нижней и средней частях склона глубокого лога, особенно на нижней части склона. В сухие годы, без воды весной в лугу, было большее видовое разнообразие на обоих участках; возрастала роль стержнекорневых, рыхлокустовых. В мокрые годы, увеличивалось участие короткокорневищных, наземноползучих, в нижней части склона еще и длиннокорневищных и корневищно-кустовых.

В экологическом ряду вершина гривы — средняя часть — нижняя часть склона гривы наблюдалось уменьшение видового разнообразия и богатства ЖФ. Всюду на группу длиннокорневищных видов приходилось около 1/3 суммарного числа видов. По мере снижения положения местообитаний заметно уменьшается участие стержнекорневых и увеличивается участие наземноползучих и корневищно-кустовых.

В пределах экологического ряда по годам меняется видовой состав доминантов, спектр ЖФ доминантов. На эти изменения влияет наличие или отсутствие паводка в данном сезоне, это воздействие тем больше, чем ниже в экологическом ряду расположен участок. В годы застоя воды в лугу на склоне резко увеличивалось проективное покрытие доминантов длиннокорневищной ЖФ и уменьшалось покрытие доминантов корневищно-кустовой ЖФ. На вершине гривы на динамику ЖФ оказывали влияние, как половодья, так и застой воды в соседнем лугу.

В ходе мониторинга выявлены флуктуационные изменения числа ЦП видов и числа ЖФ в спектрах по годам. Однонаправленные изменения и стабильность спектров ЖФ — явления редкие. Меньшее число видов и наименьшее разнообразие спектра ЖФ отмечено на пастбищном участке, наибольшее в условиях сенокосного использования.

Применение метода экспресс-диагностики с помощью балловых шкал для видов-индикаторов (*Rhinanthus minor* L. и *Taraxacum officinale* Wigg.) дало возможность в течение 14 лет (1988 – 2002 гг.) быстро оценивать состояние лугов в ходе маршрутных исследований территории.

В итоге можно сказать, что почти за 50 лет наблюдений Залидовские луга сохранились, сохранили свое биоразнообразие, несмотря на всевозможные воздействия на них. Это говорит об устойчивости природных пойменных лугов.

Список литературы

Ермакова И.М., Сугоркина Н.С. Мониторинг растительности Залидовских лугов Калужской области. Монография. М.: МПГУ, 2016. Ч. 1, 252 с.; Ч. 2, 252 с.; Ч. 3, 240 с., 2017. Ч. 4, 300 с.
Ermakova I.M., Sugorkina N.S. Study of Plant Communities on Zalidovskiye Luga Meadow: The Impact of Natural Factors on Vegetation Dynamics: научное издание. YouCaxton Publications, 2016. 183 p.

ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *CYPRIPEDIUM CALCEOLUS* L. В РОССИИ

Е.Л. Железная¹, Р. Гарджуло², М.Ф. Фэй³

¹Российский университет дружбы народов, ГБУК г. Москвы ГБМТ, Москва, Россия,
Zheleznaya@yandex.ru

^{2,3}Королевские ботанические сады, Лондон, Великобритания,
r.gargiulo@kew.org, *m.fay@kew.org*

POPULATION-GENETIC FEATURES OF *CYPRIPEDIUM CALCEOLUS* L. IN RUSSIA E. Zheleznaya, R. Gargiulo, M. F. Fay

В 2001–2016 г.г. было изучено 19 изолированных и 18 симпатрических ценопопуляций (ЦП) *Cypripedium calceolus*.

Исследования проводились в 2001-2016 гг в Московской области, в 2004-2005 гг - в Брянской области, в 2009 и 2011 гг - на юге Красноярского края, в 2010 и 2013-2014 гг - в Иркутской области и Республике Бурятия, В 2012 г. в Республике Алтай, в 2015 г. - во Владимирской и Амурской областях. Некоторые материалы были предоставлены из Вологодской и Брянской областей нашими коллегами. Также мы взяли несколько образцов из Гербариев (МНА, MW). В популяционно-онтогенетических исследованиях у короткокорневищного вида *C. calceolus* за счетную единицу принимали фитоценологическую счётную единицу или условную особь - надземный побег (Ценопопуляции растений, 1988).

Растения *C. calceolus* могут образовывать как изолированные популяции, так и симпатрические вместе с *C. macranthon* и их межвидовым гибридом *C. ventricosum* - на Урале, юге Сибири и Дальнем Востоке (Аверьянов, 1999).

Численность и площадь, занимаемая популяциями *C. calceolus* разных частях ареала, варьирует от единичных экземпляров на 0,1 м² до 5 тысяч растений на площади 8, 8 га (Zheleznaya, 2015). ЦП находились в разных лесных фитоценозах, как во влажных (окраина болота), так и в более сухих местообитаниях (известняковые склоны). В этих фитоценозах сомкнутость яруса А была 0,3-0,5; сомкнутость яруса В – 0,3 или же ярус В отсутствовал, а травяной ярус был разреженным (ОПП С - 5-60%). Периодические низовые весенние пожары уничтожают растительность из яруса В, а увеличение освещенности способствует активному вегетативному разрастанию этого фитоценологического и экотопического пациента (Заугольнова и др., 1992; Вахрамеева и др., 2014), описанного и для других регионов (Смирнов, 1969; Дементьева, 1985).

Таблица 1

Число мультилокусных генотипов и показатели генетического разнообразия, рассчитанные для популяций *C. Calceolus*

| Местоположение популяции | Полный набор данных | | | | | | При исключении клонов | | |
|--------------------------|---------------------|------------|----------------------|---------------------------|----------------------------|-----------------------|---------------------------|----------------------------|-----------------------|
| | <i>N</i> | <i>MLG</i> | <i>N_A</i> | <i>H_O</i> (SE) | <i>uH_E</i> (SE) | <i>F_{IS}</i> | <i>H_O</i> (SE) | <i>uH_E</i> (SE) | <i>F_{IS}</i> |
| Республика Алтай | 13 | 13 | 4.182 (0.644) | 0.528 (0.073) | 0.559 (0.077) | 0.059 | 0.528 (0.073) | 0.559 (0.077) | 0.059 |
| Амурская обл. | 38 | 37 | 4.273 (0.557) | 0.374 (0.058) | 0.605 (0.032) | 0.343 | 0.374 (0.059) | 0.605 (0.033) | 0.387 |
| Брянская обл. | 5 | 5 | 3.545 (0.340) | 0.673 (0.091) | 0.618 (0.078) | - 0.100 | 0.673 (0.091) | 0.618 (0.078) | - 0.100 |
| Республика Бурятия | 15 | 12 | 3.273 (0.333) | 0.511 (0.062) | 0.538 (0.045) | 0.057 | 0.472 (0.063) | 0.534 (0.054) | 0.119 |
| Иркутская обл. | 58 | 49 | 5.818 (0.749) | 0.586 (0.054) | 0.613 (0.045) | 0.046 | 0.573 (0.050) | 0.616 (0.046) | 0.071 |
| Красноярский край | 34 | 34 | 6.091 (0.814) | 0.641 (0.089) | 0.642 (0.077) | 0.002 | 0.641 (0.089) | 0.642 (0.077) | 0.002 |
| Московская обл. | 17 | 17 | 4.364 (0.491) | 0.545 (0.082) | 0.540 (0.071) | - 0.010 | 0.545 (0.082) | 0.540 (0.071) | - 0.011 |
| Владимирская обл. | 26 | 26 | 5.636 (0.742) | 0.535 (0.051) | 0.644 (0.058) | 0.172 | 0.535 (0.051) | 0.644 (0.058) | 0.172 |
| Вологодская обл. | 17 | 12 | 4.636 (0.560) | 0.684 (0.089) | 0.597 (0.071) | - 0.152 | 0.628 (0.083) | 0.597 (0.072) | - 0.055 |
| Всего | 230 | 212 | | | | | | | |

Примечание. *N*: общее число особей; *MLG*: число мультилокусных генотипов; *N_A*: общее число аллелей (усредненные по локусам); *H_O*: наблюдаемая гетерозиготность; *uH_E*: ожидаемая гетерозиготность; *F_{IS}* коэффициент инбридинга особи.

В большинстве изолированных ЦП *C. calceolus* преобладали взрослые вегетативные и генеративные побеги; среди нецветущих побегов *Cypripedium* в большинстве изученных симпатрических ЦП численно преобладали взрослые вегетативные побеги, что соответствует базовым спектрам этих видов (Татаренко, 1996).

Во всех симпатрических популяциях *Cypripedium*, кроме популяций на хр. Хамар-Дабан (Иркутская обл.), преобладали растения *C. macranthon*, что, видимо, характерно для популяций этих видов в центральной части их ареала в отличие от более западных местообитаний. Семенное возобновление происходит эпизодически, но клоны живут и разрастаются вегетативно десятки - сотни лет. В некоторых случаях, после старческой партикуляции клонов происходит омоложение особей. Лишь в некоторых популяциях происходит активное семенное возобновление.

Однофакторный анализ морфологических параметров генеративных растений методом ANOVA проводился для симпатрических популяций в Байкало-Ленском и Алтайском заповедниках, НП Шушенский бор (юг Красноярского края), на хребте Хамар-Дабан и в Хинганском заповеднике. Растения *C. calceolus* были более крупными в районах с длинным вегетационным периодом: в популяциях в Московской и Амурской областях; в Сибири - в Алтайском заповеднике и в НП Шушенский бор. В Прибайкалье отмечены более мелкие растения.

В Хинганском заповеднике (Амурская область) у озера Клешенское были отмечены 2 цветковые вариации - растения с типичным цветом околоцветника и растения с буроватой губой, составляющие 20,8%. *C. calceolus* с той же нетипичной окраской околоцветника отмечался еще на юге Красноярского края (Железная, не опубликованные данные), в Хабаровском крае, Приморье и на Сахалине (Филиппов, Андропова, 2011; Андропова, 2011). Эти растения могут быть гибридами *C. calceolus* x *C. shanxiense*.

Генетическое разнообразие в популяциях *C. calceolus* оценивалось с использованием одиннадцати ядерных микросателлитов (Minasiewicz & Zpaniecka, 2014; Kahandawala, 2009). Были рассчитаны статистические показатели генетического разнообразия (например, гетерозиготность и разнообразие аллелей) (табл.1). Дифференциация оценивалась с помощью анализа молекулярной дисперсии (AMOVA), расчетов F_{ST} (статистически ожидаемый уровень гетерозиготности в популяции) и структурного анализа. Генетическое разнообразие колебалось от умеренного до высокого. Наибольшее значение наблюдаемой гетерозиготности было зафиксировано в Вологодской области (H_O : 0,684), наименьшее в Амурской области (0,374). Анализ AMOVA показал, что большая часть вариации разделена на индивидуальном уровне, причем общий F_{ST} составил соответственно 0,119 и 0,115, что соответствует малоуровневой дифференциации среди популяций. Структурный анализ показал, что наиболее вероятное количество кластеров было равным двум, один из которых включал только популяции из Иркутской области, Бурятии и Амурской области. В общем анализе, проведенном по нескольким европейским группам популяций, этот кластер сохранялся как отдельный, что указывает на то, что генетическое разнообразие в этих популяциях весьма своеобразно и, вероятно, обусловлено другим послеледниковым путем колонизации.

В целом, низкий / умеренный уровень дифференциации и отсутствие четкой географической картины (кроме кластера, включающего популяции из Иркутской области, Бурятии и Амурской области) показывают, что большая часть генетического разнообразия обусловлена наследственным полиморфизмом, а не недавним и текущим потоком генов. Эти особенности согласуются с сочетанием вегетативного (клонального) и семенного размножения у *C. calceolus* и ограниченным потоком генов в зависимости от наличия или отсутствия опылителей.

Благодарим за предоставленный материал О.И. Евстигнеева (Государственный природный биосферный заповедник «Брянский лес») и А.Б. Чхобадзе (Вологодский государственный университет).

Список литературы

- Аверьянов Л.В. Род башмачок – *Cypripedium* (Orchidaceae) на территории России // Turczaninowia. 1999. Т. 2(2). С. 5-40.
- Андропова Е. В. К вопросу о причинах формирования некачественных семян некоторых орхидных умеренных широт // Охрана и культивирование орхидей. Материалы IX Международной научной конференции. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. С. 16-26.
- Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В. Орхидные России (биология, экология и охрана). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. – 437 с.
- Дементьева С. М. Венерин башмачок (*Cypripedium calceolus* L.) в лесных экосистемах Верхневолжья // Взаимоотношения компонентов биогеоценозов в южной тайге. – Калинин: Калининский государственный университет, 1985. С. 36-46.
- Заугольнова Л.Б., Никитина С.В., Денисова Л.В. Типы функционирования популяций редких видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 3. С. 80-91.

Смирнов А.В. Об изменении позиций некоторых орхидных в лесах Средней Сибири, нарушенных антропогенными факторами // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. 1969. № 8. С. 79-83.

Татаренко И.В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М.: Аргус, 1996. 207 с.

Филиппов Е.Г., Андропова Е.В. Генетическая дифференциация представителей рода *Cypripedium* России по данным изоферментного анализа // Генетика. 2011. Т. 47. № 5. С. 615-623.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 183 с.

Kahandawala I.M. Genome size evolution and conservation genetics in *Cypripedium* (Orchidaceae). PhD thesis, Birkbeck, University of London. 2009.

Minasiewicz J., Znaniecka J.M. Characterization of 15 novel microsatellite loci for *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) using MiSeq sequencing. Conservation Genetic Resources 6. 2014. P. 527-529.

Zheleznyaya E. Results of a study of *Cypripedium* in several regions of Siberia (Russia) // European Journal of Environmental Sciences. 2015. V. 5. № 2. P.134-141.

АДВЕНТИВНЫЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ НА ПОДКОРМОЧНЫХ ПЛОЩАДКАХ В НАЦИОНАЛЬНОМ ПАРКЕ «ЗАВИДОВО»

Д.В. Жуков¹, В.И. Фертиков¹, В.Ю. Луговская², У.А. Сенченко²

¹Госкомплекс «Завидово» ФСО РФ, Козлово, Россия, maksvet75@rambler.ru

²Тверской государственный университет, Тверь, Россия

ALIEN PLANTS ON THE UNGULATE FEEDING GROUNDS IN THE NATIONAL PARK «ZAVIDOVO»

D.V. Zhukov, V.I. Fertikov, V.Yu. Lugovskaya, U.A. Senchenko

В некоторых национальных парках и заповедниках проводится специальная работа по увеличению численности популяций животных, мероприятия по акклиматизации, интродукции и реинтродукции редких и промысловых видов. Национальный парк «Завидово» занимает особое место среди таких территорий. Деятельность по сохранению и увеличению численности копытных животных является одной из приоритетных задач парка (Дормидонтов, 1969; Фертиков, 1998; Горшков, Кручинин, 2009 и др.). Сформирована система биотехнических мероприятий, направленных на поддержание численности копытных животных (Мануш, 2009), разработке и внедрению эффективных подходов к профилактике болезней и эпизоотий (Стародынова, 1974; Исаев, 1986; Егоров, 1992; Фертиков, Егорова, 2014; Егорова и др., 2009а, б, 2014).

Функционирование подкормочных площадок связано с регулярным привозом фуража и других кормов, с которыми могут заноситься семена адвентивных растений. Среди них могут оказаться инвазионные виды, что представляет реальную угрозу для биоразнообразия уникальных природных комплексов национального парка, в которых встречаются охраняемые виды растений, занесенные в Красную книгу Российской Федерации и региональные Красные книги (Нотов, 2010). При этом уровень трансформации некоторых фитоценозов, расположенных на периферии парка, достаточно высокий. Адвентивная фракция флоры национального парка характеризуется достаточно большим, по сравнению с другими охраняемыми территориями федерального значения, уровнем видового богатства (Нотов и др., 2009). Актуален специальный анализ флоры и растительности подкормочных площадок и

мониторинг динамики адвентивной фракции флоры, выяснение элементов экотопов и растительного покрова, являющихся потенциальными нишами для внедрения адвентивных видов.

Для понимания особенностей функционирования подкормочных площадок важны результаты изучения состава растительных кормов марала, пятнистого оленя, косули, лося и кабана. В национальном парке проведен специальный анализ динамики использования площадок маралами летом и зимой (Макарова, 1969; Шатайло, 2002а, б и др.). Интенсивность посещения подкормочных площадок зависит от численности и состояния отдельных популяций диких копытных животных (Мануш, 2014; Мануш, Кручинин, 2014).

Для выявления механизмов появления и расселения адвентивных и сорных растений изучена структура растительного покрова. Исследования проведены в 2015–2017 гг. в центральной и южной частях национального парка «Завидово» в пределах Сокольского и Александровского лесничеств. Для проведения зонирования территории подкормочных объектов описано 5 модельных площадок: 29 (квартал (кв.) 73), 22 (кв. 56), 184 (кв. 10), 181 (кв. 3), 14 (кв. 6). Каждая из них окружена лесными массивами. Несколько отличается интенсивность их использования. В последние годы она, в целом, снизилась в связи со вспышкой африканской чумы свиней (АЧС). Заращение площадок происходит в соответствии с сезонной динамикой использования – летом не производят кормление маралов. В качестве кормов применяют сенаж и зерно кукурузы.

Описана общая структура растительного покрова приграничных, периферийных и центральных участков подкормочных площадок. Проанализирован видовой состав. Специальное внимание уделяли поиску адвентивных и инвазионных видов.

Для выяснения особенностей процессов зарастания участков с несомкнутым покровом в центральных частях модельных подкормочных площадок сделаны геоботанические описания пробных площадей размером 1×1 м. Более детально анализировали участки с общей полнотой проективного покрытия 80–95%. Описания выполняли по общепринятым методикам (Полевая ..., 1964). Для характеристики обилия использована шкала Браун-Бланке (Воронов, 1973). Выявлен флористический состав.

Для всех изученных модельных подкормочных площадок характерна достаточно четкая обособленность их центральной части от прилегающих лесных массивов. Периферийная зона выражена в разной степени. Она имеет ширину 2–5 м. Нередко в ней представлены ассоциации со значительным участием нитрофильных видов – чаще всего *Urtica dioica* L. Иногда встречаются *Artemisia vulgaris* L., *Carduus crispus* L. В этой части растительный покров сомкнутый.

Растительный покров подкормочных площадок, расположенных в пределах национального парка «Завидово», характеризуется наличием четко выраженных приграничной, периферийной и центральной частей. В центральной части степень сомкнутости травяного покрова различна. На несомкнутых участках преобладают сорные растения, в меньшей степени луговые виды. При образовании травяного яруса с общей проективной полнотой 80–95% формируются злаковые и разнотравно-злаковые ассоциации с участием сорных растений. В качестве доминантов чаще всего выступают *Agrostis capillaris* и *Deschampsia caespitosa*.

В центральной части подкормочных площадок встречаются фрагменты с несомкнутым травяным покровом. Именно они являются экотопами, в которых появляются адвентивные виды. Их размеры больше на интенсивно используемых подкормочных площадках или на объектах, где производилось засыпание этой части песком. На этих фрагментах обнаружены некоторые сорные и луговые растения. Адвентивных и инвазионных растений не выявлено, хотя в качестве дополнительных

кормов применяют зерно кукурузы. Заносу семян сорных и адвентивных растений, прежде всего, способствует использование в качестве кормов кукурузы. Эти предположения подтверждаются и результатами исследований, проведенных нами на территории государственного природного заказника федерального значения «Государственный комплекс «Таруса». Там на подкормочных площадках регулярно появляются некоторые адвентивные растения. Среди них *Ambrosia artemisiifolia* L., *Abutilon theophrasti* Medik., *Atriplex tatarica* L., *Xanthium albinum* (Widd.) N. Scholz, *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen. Группу карантинных сорняков представляет *Ambrosia artemisiifolia*, *Bidens frondosa* L. В южных районах Центральной России она также является инвазионным видом (Виноградова и др., 2010). Прочие адвентивные растения менее активны.

На территории национального парка «Завидово» степень сомкнутости растительного покрова в районе подкормочных площадок, как правило, выше. На зарастающих участках в центральной части подкормочных площадок чаще формируются злаковые или разнотравно-злаковые ассоциации с двумя основными доминантами. Их представляют луговые виды – *Agrostis capillaris*, *Deschampsia caespitosa*. В ряде случаев при активном засыпании площадок песком к ним присоединяются некоторые сорные растения – *Persicaria lapathifolia* (площадка 14), *Chenopodium album* (площадка 184), *Poa annua* (площадки 184, 14). Обилие прочих видов незначительное.

Проявляется некоторое влияние смежных лесных и болотных фитоценозов. Выявлены единичные находки лесных и болотных видов. Среди них *Epilobium palustre* (площадка 181), проросток *Pinus sylvestris* (площадка 29). Прочие сопутствующие виды представляют сорные растения. В их числе *Amaranthus retroflexus*, *Capsella bursa-pastoris*, *Echinochloa crusgalli*, *Polygonum aviculare*, *Solanum nigrum*, *Tripleurospermum perforatum*. Они также распространены на территориях, где сомкнутый покров отсутствует. На этих территориях в перспективе также будут формироваться злаковые и разнотравно-злаковые ассоциации с участием сорных растений.

Состав адвентивных видов, отмеченных на подкормочных площадках в национальном парке «Завидово» такой же, как в заказнике «Таруса». Отмечены *Ambrosia artemisiifolia*, *Abutilon theophrasti*, *Xanthium albinum*. Однако активность этих видов крайне низкая. Пока только единичные находки на наиболее посещаемых площадках в окрестностях Павельцево. Однако в этом районе начинает распространяться инвазионный вид *Bidens frondosa* L. Его заносу способствует близкое расположение Шошинского плёса, на котором активно расселяется этот североамериканский вид, занесенный в Черную книгу Тверской области (Виноградова и др., 2011). Целесообразно проведение специальных мероприятий по борьбе с этим видом.

Таким образом, уровень активности адвентивных видов на подкормочных площадках национального парка «Завидово» пока невысокий, что обусловлено более ограниченным распространением участков с несомкнутым растительным покровом. Особого внимания требует *Bidens frondosa*. Необходим также мониторинг адвентивной фракции в целом.

Список литературы

- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 494 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Нотов А.А. Чёрная книга флоры Тверской области: чужеродные виды растений в экосистемах Тверского региона. М.: КМК, 2011. 279 с.
- Воронов А.Г. Геоботаника. М.: Высшая школа, 1973. 384 с.

- Горшков С.В., Кручинин В.Д.* Динамика численности и современное состояние копытных в национальном парке «Завидово» // Национальный парк «Завидово» 80 лет. Вып. 7. М., 2009. С. 27-35.
- Дормидонтов Р.В.* Опыт и результаты интродукции кабанов в Завидовском заповедно-охотничьем хозяйстве в период 1935–1961 гг. // Тр. Завидов. заповедно-охотничьего хозяйства. Вып. 1. М., 1969. С. 209-407.
- Егорова И.Ю., Селянинов Ю.О., Воронин М.С.* Мониторинг листерий в водной фауне Ивановского водохранилища // Ветеринария. 2009а. № 8. С. 29–31.
- Егорова И.Ю., Воронин М.С.* К вопросу мониторинга листериоза в Шошинском плесе Ивановского водохранилища // Национальный парк «Завидово» 80 лет. Вып. 7. М., 2009б. С. 133-134.
- Егорова И.Ю., Фертиков В.И., Селянинов Ю.О., Воличев А.Н., Шевцов В.М., Воронин М.С.* Мониторинг листерий в популяциях холодно- и теплокровных животных, обитающих на территории центральной России // Национальный парк «Завидово» 85 лет: Природа и Наука. Вып. 10. М.: Кремль-фильм, 2014. С. 359-366.
- Егоров А.Н.* Опыт борьбы с болезнями диких животных и профилактика эпизоотии на охраняемой территории // Болезни и паразиты диких животных. М., 1992. С. 50-56.
- Жуков Д.В., Нотов А.А., Дементьева С.М., Иванова С.А., Зуева Л.В.* Состояние растительного покрова в районе подкормочных площадок на территории национального парка «Завидово» // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2015. № 4. 185-192.
- Исаев В.А.* Особенности ветеринарного обеспечения военно-охотничьих хозяйств // Тр. завидов. заповедн. Вып. 5. М., 1986. С. 177-186.
- Макарова О.А.* Материалы по летнему питанию маралов в Завидовском заповедно-охотничьем хозяйстве // Тр. Завидов. заповедно-охотничьего хоз-ва. Вып. 1. М., 1969. С. 106-116.
- Мануш П.С.* Биотехнические мероприятия для копытных на территории национального парка // Национальный парк «Завидово» 80 лет. Вып. 7. М., 2009. С. 60-62.
- Мануш П.С.* К вопросу интродукции в 2011 году пятнистых оленей и маралов в национальном парке // Национальный парк «Завидово» 85 лет: Природа и Наука. Вып. 10. М.: Кремль-фильм, 2014. С. 169–182.
- Мануш П.С., Кручинин В.Д.* Динамика численности и состояние отдельных популяций диких животных в национальном парке // Национальный парк «Завидово» 85 лет: Природа и Наука. Вып. 10. М.: Кремль-фильм, 2014. С. 57-68.
- Нотов А.А.* Национальный парк «Завидово»: Сосудистые растения, мохообразные, лишайники. М.: Деловой мир, 2010. 432 с.
- Нотов А.А., Павлов А.В., Нотов В.А.* Адвентивная флора национального парка «Завидово» // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2009. Вып. 12. № 6. С. 153-172.
- Полевая геоботаника.* Т. 3 / Под. ред. А.А. Корчагина. М.; Л.: Изд. АН СССР, 1964. 530 с.
- Стародынова А.К.* Болезни лосей, маралов и кабанов в лесных угодьях Калининской и Московской областей // Тр. завидов. научно-опытного заповедника. Вып. 3. М., 1974. С. 147-172.
- Фертиков В.И.* Национальный парк Завидово. М.: Триада, 1998. 72 с.
- Фертиков В.И., Егорова И.Ю.* К вопросу разработки способа дезинфекции подкормочных площадок диких животных в национальных парках и охотничьих хозяйствах центрального региона России от листерионакопительства // Национальный парк «Завидово» 85 лет: Природа и Наука. Вып. 10. М.: Кремль-фильм, 2014. С. 367-374.
- Шатайло Н.Б.* Материалы к составу растительных кормов марала, пятнистого оленя и косули в национальном парке «Завидово» // Материалы Междунар. науч.-практ. конф., 16–18 апр. 2002 г. Покров, 2002а. С. 67-71.
- Шатайло Н.Б.* Некоторые особенности питания лося и кабана в национальном парке «Завидово» // Материалы Междунар. науч.-практ. конф. 16–18 апреля 2002 г. Покров, 2002б. С. 71-74.

КОНЦЕПЦИЯ ПОЛИВАРИАНТНОСТИ РАЗВИТИЯ БИОСИСТЕМ И ПОДХОДЫ К ИЗУЧЕНИЮ И СОХРАНЕНИЮ БИОРАЗНООБРАЗИЯ

Л.А. Жукова¹, А.А. Нотов²

¹Марийский государственный университет, Йошкар-Ола, Россия, *pinus9@mail.ru*

²Тверской государственный университет, Тверь, Россия, *anotov@mail.ru*

THE CONCEPT OF POLYVARIANCE IN BIOSYSTEMS DEVELOPMENT AND APPROACHES TO THE STUDY AND CONSERVATION OF BIODIVERSITY

L.A. Zhukova, A.A. Notov

Феномен биоразнообразия многогранен и неисчерпаем, он охватывает все стороны организации живых систем. Актуально выявление концепций, позволяющих синтезировать представления о разных аспектах биоразнообразия. К их числу принадлежит концепция поливариантности (ПВ) развития. В настоящее время она стала приобретать общеметодологическое значение (Поливариантность ..., 2006; Нотов, Жукова, 2013, 2016 и др.). В этой связи актуален анализ перспектив использования этой концепции применительно к биосистемам разного уровня организации и выяснение её роли в формировании других подходов к изучению и сохранению биоразнообразия.

Концепция ПВ возникла благодаря развитию популяционно-онтогенетического направления (Уранов, 1967, 1975 и др.). Она стала методической основой для изучения многообразия путей онтогенеза в популяциях (Жукова, 1986, 1995; Жукова, Комаров, 1990 и др.). Позднее показана возможность использования её для анализа любых живых и неживых систем (Поливариантность ..., 2006; Нотов, Жукова, 2013 и др.). Однако для биологии эта концепция имеет особое значение. Живые объекты предельно сложно организованы и крайне динамичны. Только выявление всего многообразия путей их развития адекватно отражает специфику жизни биосистем. Концепция ПВ позволяет наиболее полно реализовать системный и диалектический подходы к изучению любых биологических объектов и явлений, т. к. рассматривает их с точки зрения их разнообразия и развития. Только в этом случае можно наиболее адекватно отразить специфику жизни биосистем (Нотов, Жукова, 2013, 2016). Благодаря этому изучение ПВ актуально как для фундаментальных, так и для прикладных исследований в биологии и экологии (Нотов, Жукова, 2013).

Таблица 1

Некоторые типы ПВ развития биосистем разного структурного уровня

| Тип | Организменный | Популяционный | Ценогический |
|-------------------|---|---|--|
| Структурная | морфологическая, анатомическая, размерная | площади ЦП, численности, ОГ структуры | вертикальной структуры ценоза, числа ценопопуляций (ЦП), размещения ЦП |
| Функциональная | физиологическая, биохимическая, фенологическая, темпов развития | фитомассы ЦП, виталитетной структуры ЦП | проективного покрытия, степени затененности (для лесных сообществ) |
| ПВ путей развития | хода онтогенеза, эмбриологическая | модели развития ЦП | модели развития ценоза, площади занимаемой территории |

Становится очевидным, что использование концепции ПВ позволит достигнуть нового качественного уровня в развитии дисциплин, изучающих разные стороны

организации любых биосистем. Среди таких дисциплин фитоценология, популяционная экология, биоморфология, эмбриология и биология развития, геронтология, эволюционная морфология и биология, этология.

В настоящее время предпринимаются попытки выявления и описания основных типов ПВ развития биосистем разного уровня организации. Интересной моделью для интегрированного изучения ПВ на организменном и ценотическом уровне является консорция. Изучение динамики изменения консортивных связей предполагает сопряженный анализ онтогенезов особей разных видов деревьев и всех элементов консорции. Он направлен на выявление механизмов развития компонентов ценотического биоразнообразия более высокого уровня. При этом в поле зрения исследователя оказываются процессы формирования биосистем разных подчиненных уровней, которые в совокупности позволяют проследить этапы формирования самой консорции, выявить специфику организации первичной, формирующейся, зрелой, угасающей консорции, особенности преобразования спектров взаимосвязей. По каждому из уровней есть возможность выявлять ПВ развития, представления о которых становятся основой для междисциплинарного синтеза знаний.

Таблица 2

Некоторые типы экологической ПВ развития биосистем разного структурного уровня

| Организменный | Популяционный | Ценотический |
|--|---------------------------------------|--|
| ПВ экологических характеристик организма | ПВ экологических позиций ЦП в ценозах | ПВ экологических позиций ценоза в разных частях ареала |

Методика анализа формирования консорции разработана на примере *Pinus sylvestris* L. (Жукова и др., 2013; Notov, Zhukova, 2015). Он позволяет соотнести динамику и разнообразие консортивных связей с онтогенезом доминанта консорции. Установлено, у *Pinus sylvestris* видовое богатство лишайников, мхов и печёночников достигает максимального уровня у старых и субсенильных особей и может увеличиваться по сравнению молодым генеративным состоянием более чем в 6 раз (Notov, Zhukova, 2015). В составе зрелой консорции выявлено 67 видов лишайников, 14 видов мхов и 7 видов печёночников.

Начата разработка подходов к созданию универсальной классификации ПВ развития (Нотов, Жукова, 2016). Её наиболее крупные подразделения должны соотноситься с основными аспектами организации. Среди них структура, функционирование, развитие (табл. 1). Экологическая ПВ отражает многообразие внешних связей биосистемы (табл. 2).

Примеры разнообразия ЦП по признакам плотности, возрастности, размерам и положению занимаемой территории можно найти для каждого вида растений, изученного с позиций популяционно-онтогенетического подхода (Уранов, 1975; Ценопопуляции ..., 1976; Жукова, 1995; Онтогенетический ..., 1997–2013; Восточноевропейские ..., 2004; Поливариантность ..., 2006; Нотов, Жукова, 2016 и др.).

Интересные примеры ПВ есть в работах, посвящённых популяционной жизни муравьёв (Сейма, 2008). Колонии муравьёв одного вида заселяют разные типы лесов и строят муравейники разных размеров. Пространственная структура сообществ муравьёв достаточно разнообразна. Среди основных вариантов: 1) простые ассоциации, образующие островной тип поселения; 2) монодоминантные ассоциации со сплошным типом поселений; 3) сетчатый тип поселений. Пространственное распределение семей обусловлено абиотическими факторами среды, а также уровнем кормности окружающих муравейник участков, характером внутривидовых и межвидовых

отношений. Изучение ассоциаций, образующих сплошной тип поселений, позволяет рассматривать компактные совместные поселения как очень примитивные, но вполне сформированные ассоциации. Границы ассоциаций лимитируются неблагоприятными условиями (Сейма, 2008).

Разработка классификаций типов и форм ПВ для объектов надорганизменного уровня требует проведения разноплановых комплексных исследований. С позиции представлений о ПВ внешних связей актуальное дальнейшее изучение паразитизма, симбиоза, фитогенных полей, химеризма. Исследования последних лет подтвердили широкое распространение химеризма в некоторых группах водорослей и морских беспозвоночных животных, его важную роль в обеспечении полиморфизма природных популяций (Santelices et al., 1999; Rinkevich, 2005, 2011). Частота подобных вариантов взаимодействия между особями одного вида зависит от разных факторов.

Экологическая ПВ предполагает анализ многообразия внешних связей биосистем разного уровня с абиотическими факторами среды и с компонентами других живых систем. Для изучения экологической ПВ необходимо использование экологических шкал (Экологические ..., 2010). В связи с отсутствием теории синергизма факторов и эффективных методик сопряженного анализа выявление отдельных характеристик не позволяет получить интегральной картины.

Для большинства ЦП растений диапазон по любому экологическому фактору меняется в значительных пределах. Например, ЦП луговика дернистого могут встречаться как в луговых, так и лесных сообществах, т.е. и при 100% освещённости, и при показателях 60–70%.

В разных географических районах продолжительность жизни брахибластов с хвоинками у *Pinus sylvestris* различна. В Тверской области, в окрестностях озера Селигер, она составляет 3 года, реже – 4–5 лет, а в республике Марий Эл преимущественно 4–5 лет (Жукова и др., 2013).

Стало очевидно, что без понимания специфики популяционной жизни организмов невозможно разработать эффективные мероприятия по сохранению, регулированию численности и темпов и развития их ЦП и сообществ. Представления о ПВ развития биосистем разного уровня должны стать основой для формирования любого подхода к изучению и сохранению биоразнообразия (Нотов, Жукова, 2013). Сведения о ПВ важны также для поиска действенных форм регулирования численности ЦП инвазионных видов.

Таким образом, использование концепции ПВ применительно к биосистемам разного уровня организации, анализу многообразия их внешних связей и механизмов взаимодействия с другими живыми объектами будет способствовать укреплению теоретического фундамента многих биологических и экологических дисциплин, изучающих разные аспекты биоразнообразия. Её использование позволит достигнуть нового качественного уровня в развитии фитоценологии, популяционной экологии, биоморфологии, эмбриологии, геронтологии, эволюционной биологии, этологии. Концепция ПВ может стать основой для междисциплинарного синтеза знаний, базой для формирования основ сопряженного анализа биологических процессов и систем разного уровня. Такой синтез позволит укрепить позиции других подходов к изучению и сохранению биоразнообразия.

Список литературы

- Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность* / Отв. ред. О.В. Смирнова: в 2 кн. М.: Наука, 2004. Кн. 1. 479 с.; Кн. 2. 575 с.
- Жукова Л.А. Поливариантность онтогенеза луговых растений // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М.: МГПИ им. Ленина, 1986. С. 104-114.
- Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: Ланар, 1995. 225 с.

- Жукова Л.А., Комаров А.С. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений // Журн. общ. биологии. 1990. Т. 51, № 4. С. 450-461.
- Жукова Л.А., Нотов А.А., Турмухаметова Н.В., Тетерин И.С. Онтогенез сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Онтогенетический атлас растений. Т. VII. Йошкар-Ола: МарГУ, 2013. С. 26-65.
- Нотов А.А., Жукова Л.А. О роли популяционно-онтогенетического подхода в развитии современной биологии и экологии // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2013. Вып. 32. № 31. С. 293-330.
- Нотов А.А., Жукова Л.А. Поливариантность развития биосистем: основные задачи и направления исследований // Современные концепции экологии биосистем и их роль в решении проблем сохранения природы и природопользования: Материалы Всерос. (с междунар. участием) науч. школы-конф., посвящ. 115-летию со дня рождения А.А. Уранова (г. Пенза, 10–14 мая 2016 г.). Пенза: ПГУ, 2016. С. 148-150.
- Онтогенетический атлас / Отв. ред. Л.А. Жукова. Йошкар-Ола, 1997–2013. Т. 1. 1997. 239 с.; Т. 2. 2000. 267с.; Т. 3. 2002. 279 с. Т. 4. 2004. 239 с.; Т. 5. 2007. 240 с.; Т. 6. 2011. 336 с.; Т. 7. 2013. 362 с.
- Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ. Йошкар-Ола: МарГУ, 2006. 326 с.
- Сейма Ф.А. Структура населения муравьев. Пермь: Перм. гос. ун-т, 2008. 166 с.
- Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7-34.
- Уранов А.А. Онтогенез и возрастной состав популяции // Онтогенез и возрастной состав популяции цветковых растений. М.: Наука, 1967. С. 3–20.
- Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура. М.: Наука, 1976. 217 с.
- Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений. Йошкар-Ола: МарГУ, 2010. 368 с.
- Notov A.A., Zhukova L.A. Epiphytic lichens and bryophytes at different ontogenetic stages of *Pinus sylvestris* // Wulfenia. 2015. Vol. 22. P. 245-260.
- Rinkevich B. Natural chimerism in colonial urochordates evich // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2005. Vol. 322. Iss. 2. P. 93-109.
- Rinkevich B. Quo vadis chimerism? // Chimerism. 2011. Vol. 2. Iss. 1. P. 1-5.
- Santelices B., Correa J.A., Aedo D., Flores V., Hormazábal M., Sánchez P. Convergent biological processes in coalescing Rhodophyta, // J. Phycol. 1999. Vol. 35. № 6. P. 1127-1149.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ СТРУКТУРНО-РАЗМЕРНЫХ ТРАНСФОРМАЦИЙ БИОСИСТЕМ

Р.М. Зелеев

Казанский федеральный университет, Казань, Россия,
zeleewy@rambler.ru

PATTERNS OF STRUCTURAL AND DIMENSIONAL TRANSFORMATIONS OF BIOSYSTEMS

R.M. Zeleev

Понятие «биосистема» является ключевым для понимания сущности жизни, её разнообразия и закономерностей взаимных трансформаций. Содержание этого понятия в разных источниках существенно не совпадает (Левченко, 2004; Савинов, 2006). Нами (Зелеев, 2012) дано следующее его определение: **биосистему** интегрируют и определяют её специфику силы, создающие и поддерживающие биологический круговорот вещества. Наиболее известные типы биосистем - **организм** (особь, индивид), **популяция** (совокупность организмов одного вида) и **экосистема**

(совокупность организмов разных видов в сочетании со специфическими элементами абиотического окружения). Между собой они могут быть связаны идеей **функциональных модулей**. Проиллюстрируем эту связь на примере организма. Базовый функциональный модуль - **метаболический**, определяющий саму возможность существования биосистемы в потоке вещества и энергии. Кроме трофической функции, он включает проявления биосистемы, непосредственно направленные на поддержание биогенного круговорота - экскреция, газообмен, кровообращение, запасание и мобилизация питательных веществ, регуляция биоритмов (анабиоз, фотопериодизм и т.п.). Из этого модуля возникают два других, не сводимых к нему, но также призванных, в конечном счёте, сделать его функционирование более надёжным. Благоприятные условия среды приводят к росту организма, что с некоторых размерных значений делает организм всё менее адаптированным к данной среде в силу масштабного эффекта. Это вынуждает организм вернуться в исходное адаптированное состояние путём, к примеру, деления пополам. Так стремление стабилизировать метаболическую функцию приводит к формированию новой серии адаптаций - **репродуктивный модуль**. Его важные с точки зрения адаптаций параметры – митоз-мейоз, размножение бесполое или половое, гермафродитизм и раздельнополость, разные формы участия в уходе за потомством и др., могут быть представлены в виде крайних точек рефренов (Мейен, 1978). Все они вместе образуют сложный нелинейный рефрен, сопоставимый с метаболическим модулем. При ухудшении условий среды организм переходит к анабиозу (метаболический модуль), либо формирует ещё одну систему адаптаций – **локомоторный модуль**, обеспечивающий смену неподходящей и метаболически-отработанной среды - её фильтрацией, или собственной подвижностью. Состав этого модуля, в выраженном виде свойственного лишь животным, кроме опорно-двигательной системы, включает нервную систему с органами чувств.

Деление систем органов на отдельные модули условно. Известны случаи смены функции и их дублирования разными по происхождению структурами, а в ряде таксонов функции одного модуля выполняются средствами другого. У бактерий, грибов и растений, в отличие от большинства животных, перемещение в пространстве – прорастание - происходит силами метаболического (рост) и репродуктивного (размножение) модулей (Зелеев, 2011а). Выделение функциональных блоков в пределах популяций и экосистем ещё более условно, хотя сами указанные функции должны выполняться.

Переходы между тремя вариантами биосистем связаны с осями функциональных модулей (Зелеев, 2011б, 2012). Так, движение биосистемы по оси репродуктивного модуля - от организма, в ходе размножения, порождает популяцию организмов. Она, в свою очередь, трансформируется в организм более высокого ранга, перемещаясь вдоль оси локомоторного модуля вверх, при этом возвращается по оси репродуктивного модуля на исходную точку, становясь вновь унитарным. Таким путём клеточная популяция перерастает в колонию, а затем, интегрируясь – в организм с тканевой организацией, более крупный и сложный, чем отдельная клетка. Он размножается уже на уровне не отдельных клеток (это будет лишь проявлением его роста), а целого организма благодаря формированию специализированных клеток и тканей. Далее порождается популяция, способная интегрироваться в унитарный сверхорганизм, где прежние организмы становятся лишь структурными модулями, дифференцирующимися функционально. Унитарные сверхорганизмы объединены в популяции, но их последующая интеграция, в силу ряда размерных ограничений (Численко, 1981; Шмидт-Ниельсен, 1987) в условиях Земли, по-видимому, маловероятна.

Другой вариант преобразований – интеграция неродственных организмов на основе тесных ценологических (метаболических) связей. Он порождает, в конечном счёте, симбиотический организм, также, обычно более крупный и сложный. При развитии по оси репродуктивного модуля, интегрирующиеся биосистемы исходно родственны, а функциональные и морфологические различия накапливаются благодаря специализации в рамках вновь возникающей системы. В случае с метаболическим модулем – чем исходно различия больше, тем интеграция вероятнее, а по мере сосуществования растёт сродство, в том числе благодаря «горизонтальному переносу» информации (Кордюм, 1982). Оба варианта преобразований для биосистемы потенциально равновероятны, в конкретных случаях, по-видимому, определяясь экологией. Столь же экологически (в том числе, ценологически), вероятно, детерминирован и обратный процесс – дезинтеграция компонентов системы. Для факультативного симбиоза он обычен и давно известен. По результатам и механизмам к нему близки и многочисленные варианты регрессивного развития (Алёшин, Петров, 2002), но в целом нисходящий путь эволюции изучен значительно хуже.

Изучение систем предполагает выделение таких понятий как «компонент», «элемент» и «подсистема», принципиальные различия между которыми, в литературе часто отсутствуют (Алексеев, Панин, 2005). Между тем, особенности генезиса и функционирования биосистем позволяют сделать эти различия более значимыми и принципиальными. Элемент, как и подсистема – это часть системы, но в отличие от последней, он участвует в её генезисе, но может существовать и независимо. Так, клетка многоклеточного организма – пример элемента, а орган, система органов и ткань – подсистемы, неспособные существовать вне организма и возникающие значительно позже него, в ходе дифференциации клеток. Таким образом, *система*, состоит из *элементов*, образующих её в ходе *интеграции*, а *подсистемы* формируются в ходе *дифференциации* исходно подобных элементов. Возвращаясь к примеру с клеткой, её элементами можно считать митохондрии, рибосомы, тубулиновые комплексы (Маргелис, 1983) и некоторые другие, но не ядро, являющееся подсистемой, и нет смысла искать гомологи ядра среди свободноживущих прокариот (Гончиков, 2010). Понятие «компонент», как семантически нейтральное, удобно использовать в случаях, когда нет уверенности, каким из ранее упомянутых категорий данный объект является.

Чем ниже структурно-размерный ранг биосистем, тем выше степень слияния элементов и выраженность подсистем. Так, организм как система, является совокупностью клеток (элементов системы), столь же заметны в нём органы и ткани (подсистемы). При далеко зашедшей морфо-функциональной специализации в организме границы элементов размываются (пример - формирование синцития). В типичной популяции (система организмов) очевиднее отдельные индивиды (элементы), а выделение подсистем не всегда однозначно и требует усилий. Та же ситуация и в экосистеме (в пределе – в Биосфере): легко выделяются элементы (популяции отдельных видов), а выделение подсистем требует более глубокого анализа. С другой стороны, в строении отдельной клетки выделение отдельных элементов затруднено, а сама его возможность (например, теория симбиогенеза) разделяется не всеми. Можно в качестве элементов рассматривать и биомолекулы, но это уже до-биологический уровень. Основу строения клетки составляют подсистемы, в отдельных функциональных и структурных особенностях которых признаки элементов лишь угадываются.

Таким образом, рост интеграции биосистемы сопровождается слиянием отдельных элементов и появлением подсистем. Чем меньше структурно-размерный ранг биосистемы, тем черты интеграции проявляются резче. Поскольку системы

меньшего структурно-размерного ранга филогенетически древнее, можно сказать, что интеграция – одно из имманентных свойств эволюции систем. Сравнивая разные по масштабам системы, можно мысленно «двигаться» по оси времени: ранние этапы существования мелких биосистем должны содержать черты современных систем более крупных рангов, что может помочь понять их генезис.

Модульные организмы, столь распространённые среди растений и низших животных (Марфенин, 1993), могут быть иллюстрацией процесса слияния элементов и образования подсистем, вроде столонов и т.п. При этом модуль растения – это чаще подсистема (например, лист). У животных модуль – это, как правило, элемент, но с сегментами аннелид или артропод – ситуация, возможно, ближе к растениям. Структурный модуль может быть и элементом, и подсистемой. Требуются критерии выявления конкретного исторического сценария появления модулей у рассматриваемого таксона, но можно допустить неоднократное эквивалентное образование сходных модульных структур в рамках одного таксона, но разными путями. Сложные унитарные животные порождают системы следующего уровня, становясь их элементами (общественные насекомые, стадные позвоночные), используя чаще поведенческие (Зорина и др., 2002), а не морфологические адаптации.

Одним из наиболее чётких критериев и атрибутов живых систем является также их специфическая *форма* (Кузин, 1992), поэтому изучение разнообразия и закономерностей переходов форм организмов многое даёт в понимании законов их эволюции. Перспективны попытки преобразования системы экоморф Ю.Г. Алеева (1986) в форму параметрической таблицы, где конкретный вид организма может занимать некоторый квазиобъём в многомерном пространстве референсов. Известно, что одной из проблем, разрабатываемых А.А. Любищевым (1982), было создание системы организмов, которую он видел, по большей части, в форме параметрических таблиц, что выявляет нереализованные и «запрещённые» по разным причинам состояния биосистем (Коваленко, Попов, 1997; Павлов, 2000).

Ещё один вариант биосистемы – *биологический таксон*, например, *вид* (Зелеев, 2015) – связан с остальными вариантами биосистем, очевидно, через репродуктивный модуль, но это тема отдельной статьи, как и ряд других важных аспектов биосистем, связанных с их онтогенезом (Рэфф, Коффмэн, 1986; Шишкин, 1988; Матрынов, 2011).

Список литературы

- Алеев Ю.Г. Экоморфология. Киев: Наукова думка, 1986. 424 с.
- Алексеев П.В., Панин А.В. Философия: учеб. 3-е изд. М.: Проспект, 2005. 608 с.
- Алёшин В.В., Петров Н.Б. Молекулярные свидетельства регресса в эволюции многоклеточных животных // Журн. общ. биол. 2002. Т. 63, №3. С. 195-208.
- Гончиков Г.Г. Возникновение эукариот: новый сценарий // Журн. общ. биол. 2010. Т. 71. № 4. С. 298-309.
- Зелеев Р.М. Возможности подходов экоморфологии и традиционной систематики в разграничении признаков растений и животных // Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики: материалы международной научной конференции, посвящённой 110-летию А.А. Уранова: в 2 т. Т. 1. Кострома: КГУ им. Н.А. Некрасова. 2011а. С. 275-280.
- Зелеев Р.М. Соразмерность как характеристика развития биосистем. Вариант биологической аксиоматики // Учёные записки Казанского университета. 2011б. Т. 153. Сер. Естественные науки. кн. 2. С. 3-21.
- Зелеев Р.М. Вариант биологической аксиоматики и его возможности в описании биоразнообразия // Учёные записки Казанского университета, 2012. Т. 154. Сер. Естественные науки. кн. 2. С. 8-25.

- Зелеев Р.М. Параметрическая систематика и природа биологического таксона // Современные проблемы эволюции и экологии. Сборник материалов международной конференции. XXIX Любимцевские чтения. Ульяновск: УлГПУ, 2015. С. 27-34.
- Зорина З.А., Полетаева И.И., Резникова Ж.И. Основы этологии и генетики поведения. М.: Изд-во МГУ: Высшая школа, 2002. 383 с.
- Кордюм В.А. Эволюция и биосфера. Киев: Наукова думка, 1982. 264с.
- Коваленко Е.Е., Попов И.Ю. Новый подход к анализу свойств изменчивости // Журн. общ. биол. 1997. Т. 58. № 1. С. 70-83.
- Кузин Б.С. Упадок систематики (1. Система, эволюция, мультимодация) // Природа. 1992. № 5, С. 80-88.
- Левченко В.Ф. Эволюция человека до и после появления человека. СПб: Наука, 2004. 166 с.
- Любимцев А.А. Проблемы формы систематики и эволюции организмов: Сборник статей. М.: Наука, 1982. 278 с.
- Маргелис Л. Роль симбиоза в эволюции клетки. М. Мир, 1983. 352 с.
- Мартынов А.В. Онтогенетическая систематика и новая модель эволюции Bilateria. М.: КМК, 2011. 286 с.
- Марфенин Н.Н. Феномен колониальности. М.: Изд-во МГУ, 1993. 239 с.
- Мейен С.В. Основные аспекты типологии организмов // Журн. общей биологии. 1978, № 4. С. 495-508.
- Павлов В.Я. Периодическая система членистых. М.: ВНИРО, 2000. 186 с.
- Рэфф Р. Эмбрионы, гены и эволюция. М.: Мир, 1986. 404 с.
- Савинов А.Б. Биосистемология (системные основы теории эволюции и экологии). Учебное пособие. Н.Новгород: Изд-во ННГУ. 2006. 205 с.
- Численко Л.Л. Структура фауны и флоры в связи с размерами организмов. М.: Изд-во МГУ, 1981. 208 с.
- Шишкин М.А. Закономерности эволюции онтогенеза // Современная палеонтология. М.: Недра, 1988. Т. 1. С. 169-209.
- Шмидт-Нильсен К. Размеры животных: почему они так важны? М.: Мир, 1987. 259 с.

**ПАРАМЕТРИЧЕСКИЙ СПОСОБ ВИЗУАЛИЗАЦИИ СТРУКТУРЫ
КОНСОРЦИИ И ВОЗМОЖНОСТИ ЕГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ В
БИОИНДИКАЦИИ (НА ПРИМЕРЕ *BETULA PENDULA* ROTH. И *TILIA
CORDATA* MILL.)**

Р.М. Зелеев¹, Н.В. Турмухаметова²

¹Казанский Федеральный Университет, Казань, Россия,
zeleewy@rambler.ru

²Марийский Государственный Университет, Йошкар-Ола, Россия,
bonid@mail.ru

**PARAMETRIC METHOD FOR VISUALIZING OF CONSORTION STRUCTURE
AND IT'S BIOINDICATION ABILITIES (IN EXAMPLE OF *BETULA PENDULA
ROTH.* AND *TILIA CORDATA* MILL.)**
R.M. Zeleev, N.V. Turmuhametova

Структура консорций – важный элемент биоразнообразия. Это требует изучения растения-детерминанта вместе с ценотически-связанными с ним консортами (лишайники, мохообразные, грибы, водоросли и животные) в условиях конкретной

среды. Такой подход к познанию биоразнообразия назван консортивным (Негробов и др., 2000; Notov, Zhukova, 2015). Исследование консорций (Беклемишев, 1951; Раменский, 1952; Работнов, 1974, 1994; Uranov et al., 1975; Harper, 1977; Zhukova, Ermakova, 1985) - основа консорциологии, направления, разрабатываемого в основном в России. Проблема консорций остаётся открытой в виду отсутствия единой теоретической основы для её решения.

Вредителей древесных пород изучают, как правило, в лесах (Воронцов, 1975; Hanks, Denno, 1993; Macfadyen et al., 2009; Мозолевская и др., 1984; Barredo et al., 2014). В городских экосистемах состав древесных насаждений определяется человеком, и комплекс растений расширен в сравнении с естественными экосистемами данной природной зоны. Это меняет разнообразие и численность насекомых-фитофагов (Тарасова и др., 2004; Raupp et al., 2010; Schnitzler et al., 2011; Bennett et al., 2012; Meineke et al., 2013). В лесохозяйственной практике обычно рассматривают типичных вредителей, но работ по всему комплексу членистоногих-консортов растений мало. Впервые на территории Республики Марий Эл проведено синхронное исследование структуры консорций ценопопуляций берёзы повислой (*Betula pendula* Roth) и липы сердцевидной (*Tilia cordata* Mill.) двух биологических возрастов, что имеет индикационное значение. Исследования проводили в 2009-2013 года в подзоне хвойно-широколиственных лесов Республики Марий Эл. Участок № 1 расположен в Мари-Турекском районе, № 2 – Куженерском районе. В г. Йошкар-Ола выбраны участки с разной степенью загрязнения среды промышленно-транспортными выбросами: №3 – особо охраняемая природная территория «Сосновая роща» (зона наименьшего загрязнения), №4 – аллея в одном из жилых микрорайонов (зона слабого загрязнения), №5 – аллея у фармацевтического завода (зона среднего загрязнения).

Детерминантами консорции были деревья *B. pendula* и *T. cordata*: виргинильного (v) и средневозрастного генеративного (g2) онтогенетических состояний (на участках №4 и 5 изучены g2 деревья). На каждом участке выбирали 10-20 особей обоих видов. У виргинильных *B. pendula* и *T. cordata* крона узкопирамидальная. Покровная ткань их ствола у *B. pendula* белеет, утрачивая красноватый оттенок. У средневозрастных (g2) *B. pendula* крона также пирамидальна, но с округлой вершиной, а у *T. cordata* – с острой. Кора грубеет, покрывая ствол на высоту до 1-2 м у *B. pendula* и до половины ствола у *T. cordata* (Диагнозы..., 1989). *B. pendula* - гемизврибионтный вид с более широкими экологическими диапазонами по климатическим и почвенным факторам, чем *T. cordata* – мезобионтный вид (Dorogova et al., 2016).

Членистоногих собирали в нижней и средней частях крон и на стволах стандартными методами: кошения энтомологическим сачком, стряхивания, механического захвата отдельных особей и колоний, использования стволовых и почвенных ловушек (Цуриков, 2003). Сборы вели подекадно, в солнечные дни с конца мая по август - включительно. Ряд фитофагов определяли по характеру повреждений вегетативных и генеративных структур (Гусев, 1984). Относительное обилие дендробионтов рассчитывали по Песенко (1982). Виду присваивали 1 балл (одиночный), при доле особей вида от объёма коллекции 0-2%, 2 балла (редкий) – 2-6%, 3 балла (обычный) – 6-16%, 4 балла (многочисленный) – 16-40%, 5 баллов (массовый) – 40-100%. Видовое сходство оценивали по индексу Чекановского-Сьеренсена (Magurran, 1983):

$$Cs = 2j / (a+b), \text{ где}$$

j – число общих видов на обоих участках, a – число видов на одном участке, b – число видов на другом участке.

Параметрический метод визуализации изучаемых признаков ранее использован в таксономических целях (Зелеев, 2015), что позволило выявить результаты,

незаметные при традиционных подходах. Так, благодаря учёту полярности используемых признаков, можно говорить о потенциальном пространстве вариантов и степени его заполнения, а также о прогнозах дальнейших изменений. Результаты работы отражали в 3-мерном пространстве координат, на осях которого откладывали значения признаков. В качестве первой оси взят признак «характер трофических связей с кормовым растением»: 0 – нефитофаги (инофаги); 1 – полифаги; 2 – олигофаги; 3 – монофаги. Вторая ось – «степень вредоносности»: 0 – нулевая (безвредные); 1 – факультативная; 2 – второстепенная; 3 – первостепенная. Третью ось составил признак «образ жизни»: 1 – открытоживущие, 2 – полускрытоживущие, 3 – скрытоживущие. В каждой из реализованных ячеек полученного пространства отмечали число видов (числитель) и сумму баллов их относительного обилия (знаменатель) в обоих вариантах онтогенетических состояний для двух детерминантов изученных консорций. Результаты оценивали с помощью критерия χ^2 (Sokal, 1995).

В изученных насаждениях *B. pendula* найдено 126 видов Insecta и Arachnida, в насаждениях *T. cordata* – 129 видов соответственно (табл.1).

Структура консорции изученных деревьев включает три центра: первый – фитофаги – растительноядные насекомые и клещи, второй – энтомозоофаги. В смешанные 1, 2 концентры входят пантофаги, во 2, 3 – пауки, зоофаги первого и второго порядков. Выявлены трофические (биотрофические, эккрисотрофические, сапротрофические), топические, форические, фензивные и фабрические связи членистоногих животных с детерминантами консорций. Среди консортов *B. pendula* и *T. cordata* по числу видов доминируют жуки (27% и 30%, соответственно) и пауки. В кронах *B. pendula* обильны растительноядные жуки из семейств Curculionidae, Arionidae, Attelabidae, Chrysomelidae, Elateridae, Scarabaeidae и Staphylinidae. У *T. cordata* добавляются Buprestidae и Mordellidae. Для РМЭ впервые описаны антофилы липы сердцевидной, виды семейств Butyridae, Dascillidae и Nitidulidae, и карпофаги – *Betulapion simile* Kirby, *Kleidocerys resedae* Panzer. Жуки-пыльцееды Dascillidae и Nitidulidae в кронах *B. pendula*, видимо, связаны с детерминантом лишь топически. Сосут листья *B. pendula* и *T. cordata* – представители Homoptera: Aphidoidea, Aphrophoridae, Cicadellidae, Psyllidae, Membracidae и Fulgoridae, а также Hemiptera: Acanthosomatidae, Lygaeidae, Pentatomidae и Miridae. Среди энтомофагов преобладают Aranei и Coccinellidae (Coleoptera). Из пантофагов заметны *Carpocoris fuscispinus* Boheman, *Palomena prasina* L., *Pentatoma rufipes* L., *Pyrrhocoris apterus* L., *Panorpa communis* L., *Formica rufa* L., *Formica truncorum* Fabr., *Vespa vulgaris* L. и другие.

В кронах *B. pendula* и *T. cordata* встречены сходные виды: $C_s = 0,37$. Так, типичные вредители *B. pendula* – *Betulapion simile*, *Kleidocerys resedae* и *Byctiscus betulae* встречены и на *T. cordata*. Большинство выявленных насекомых не входят в списки основных вредителей *B. pendula* и *T. cordata* (Воронцов, 1975; Гусев, 1984; Мозолевская и др., 1984; Тарасов и др., 2004), что возможно, связано с недостаточной изученностью консорций данных детерминантов в нашем регионе. Наиболее сходны списки консортов на *B. pendula* и *T. cordata* одного биологического возраста: $C_s = 0,61–0,83$. В кронах взрослых особей *B. pendula* и *T. cordata* возрастает разнообразие членистоногих консортов в 1,2–2,7 раз в сравнении с молодыми ($P < 0,05$). При разной степени антропогенной нагрузки меняются консортивные связи с видом-детерминантом. Видовой состав консортов *B. pendula* и *T. cordata* в районах и в городе различен ($C_s = 0,38–0,43$). По *B. pendula* разнообразие в лесных насаждениях в 1,20–2,15 раза выше, чем в городских посадках ($P < 0,05$).

Консорты *B. pendula* и *T. cordata* в различных местообитаниях

| Таксоны | Всего видов | Число видов на участках: | | | | | | | |
|-------------|-------------|--------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | | 1 | | 2 | | 3 | | 4 | 5 |
| | | v | g2 | v | g2 | v | g2 | g2 | g2 |
| Dermaptera | 0/1 | 0/0 | 0/0 | 0/1 | 0/1 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 |
| Homoptera | 11/7 | 8/4 | 6/4 | 7/4 | 7/6 | 7/2 | 11/4 | 9/3 | 6/3 |
| Hemiptera | 19/15 | 10/11 | 13/8 | 10/7 | 9/13 | 6/3 | 15/9 | 6/4 | 5/5 |
| Coleoptera | 34/39 | 13/4 | 18/14 | 10/3 | 19/15 | 10/4 | 21/17 | 12/14 | 9/16 |
| Neuroptera | 2/2 | 2/2 | 2/2 | 2/2 | 2/2 | 2/2 | 2/2 | 2/2 | 2/2 |
| Mecoptera | 1/1 | 0/1 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 1/1 | 1/0 | 0/0 |
| Lepidoptera | 9/4 | 5/0 | 5/1 | 3/1 | 4/3 | 1/3 | 6/1 | 2/1 | 2/2 |
| Hymenoptera | 12/20 | 3/8 | 5/9 | 5/3 | 5/8 | 3/5 | 9/10 | 6/7 | 4/6 |
| Diptera | 13/13 | 7/6 | 7/8 | 6/6 | 10/10 | 3/4 | 3/8 | 2/0 | 3/2 |
| Opiliones | 1/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 1/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 | 0/0 |
| Aranei | 22/24 | 4/7 | 5/8 | 9/3 | 9/2 | 1/3 | 3/11 | 3/4 | 1/2 |
| Acarina | 2/3 | 1/1 | 1/2 | 1/1 | 1/1 | 0/0 | 0/0 | 1/0 | 1/3 |
| Всего | 126/129 | 53/44 | 62/56 | 53/31 | 67/61 | 33/24 | 71/65 | 44/35 | 33/31 |

Примечание. В числителе указано количество видов-консортот на *B. pendula*, в знаменателе - на *T. cordata*.

В городских насаждениях *B.pendula* и *T.cordata* увеличено обилие массовых вредителей листьев: тлей, клопов, галлиц и клещей - до 4-5 баллов ($P < 0,05$), но одни зоофаги (Coccinellidae и Chrysopidae) обильны, другие (Hemiptera и Aranei) – нет. Индикационное значение может иметь увеличение доли массовых видов, что заметно при сравнении консорций разного возраста и степени антропогенной нагрузки. В изученных насаждениях *B. pendula* из трофических групп преобладают филлофаги – листогрызущие и сосущие листья, на генеративных деревьях добавляются карпофаги. При среднем загрязнении среды в многочисленных разрывах корки *B. pendula* велико обилие видов-экрисотрофов и отмечены повреждения опасным стволовым вредителем *Scolytus ratzeburgi* Janson, указывающие на ослабление деревьев в ходе ухудшения качества среды. В консорции g2 *T.cordata* в различных экологических условиях доминируют антофилы, в v-консорции – сосущие листья насекомые. В консорциях *B.pendula* и *T. cordata* преобладают полифаги. Доля монофагов Aphidoidea (Homoptera), Cecidomyiidae (Diptera) и Eriophyidae (Acarina) выше при загрязнении промышленно-транспортными выбросами. Эти виды склонны образовывать галлы, заселять внутренние полости на листьях, скручивая их, что также является индикатором загрязнения.

Пример визуализации заполненности консортами параметрического пространства указанных выше признаков представлены на рис. 1 и 2. Размеры и жирность шрифта цифр в ячейках соответствуют степени их заселённости. Заливкой отмечены: на рис. 1 - ячейки, заполняющиеся у генеративных растений, на рис. 2 – ячейки, отличающие консорции генеративных растений участков 4 и 5.

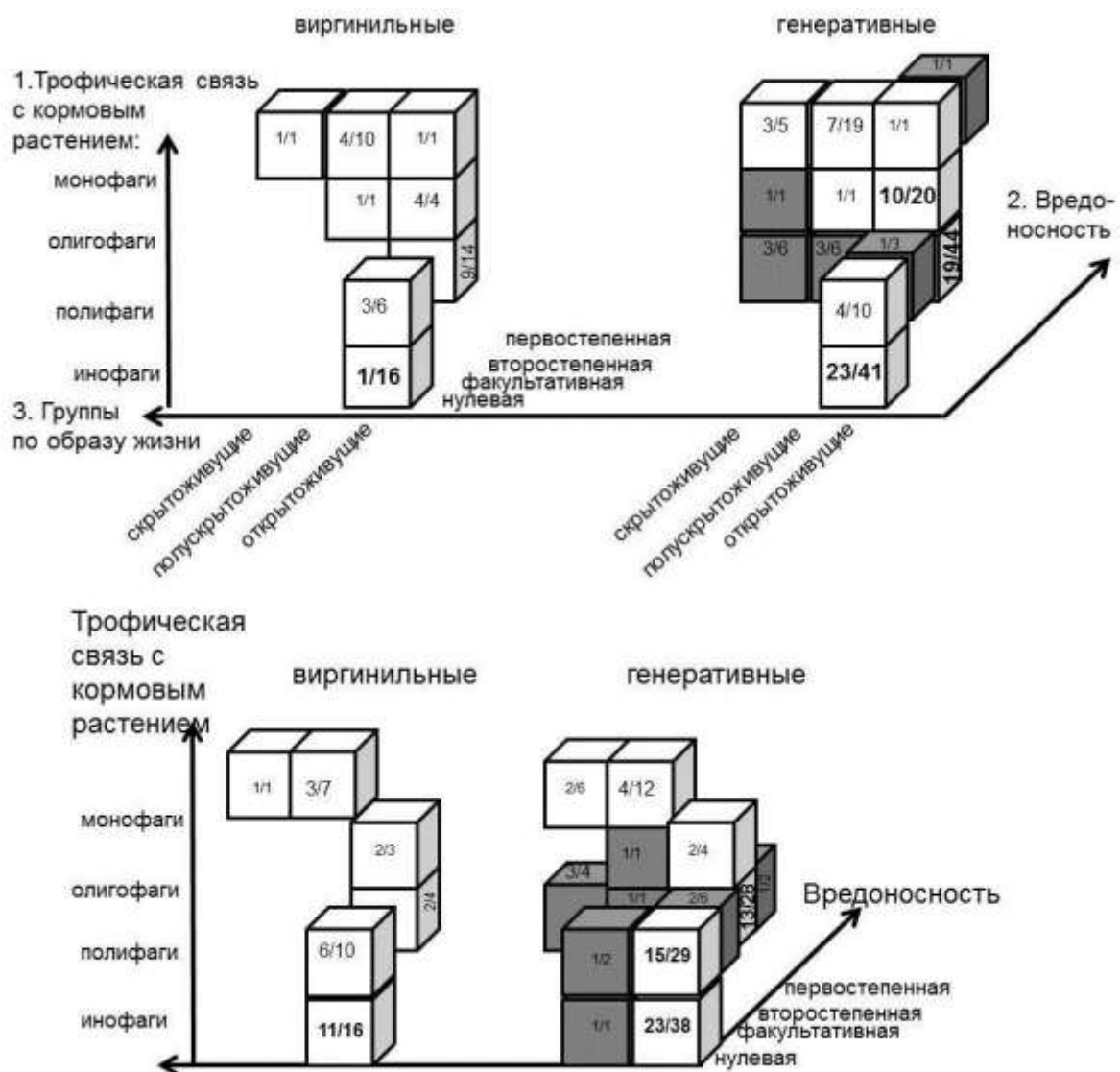


Рис. 1. Распределение консортов *B. pendula* (верх) и *T. cordata* (низ) у v-особей (слева) и g2-особей (справа) на участке № 3

Очевидны следующие тенденции. С возрастом *B. pendula* и *T. cordata* растёт разнообразие их консортов благодаря освоению генеративных структур и корки деревьев. Различия по заполненности отдельных ячеек – количественные, и результаты, в целом, сходны во всех сравниваемых точках наблюдений. Достоверный показатель неблагоприятности для консорций генеративных *B. pendula* на участках № 2-5 - наличие вида *Cimbex femoratus* L. (монофаг первостепенный, открытоживущий). По *T. cordata* такие маркёры не выявлены.

Пока трудно указать детерминанта более перспективного для индикационных целей: требуется дополнительный материал и его всесторонний анализ. С увеличением антропогенной нагрузки уменьшается разнообразие дендробионтов *B. pendula* и *T. cordata*, а относительное обилие наиболее массовых филлофагов возрастает. Различия фаунистических списков консортов для деревьев разных возрастов, городских и внегородских генеративных консорций – выражены как для *B. pendula*, так и *T. cordata*, а также между консорциями указанных двух видов детерминантов. Все упомянутые различия могут иметь биоиндикационное значение, но для более надёжной оценки требуется организация длительного мониторинга.

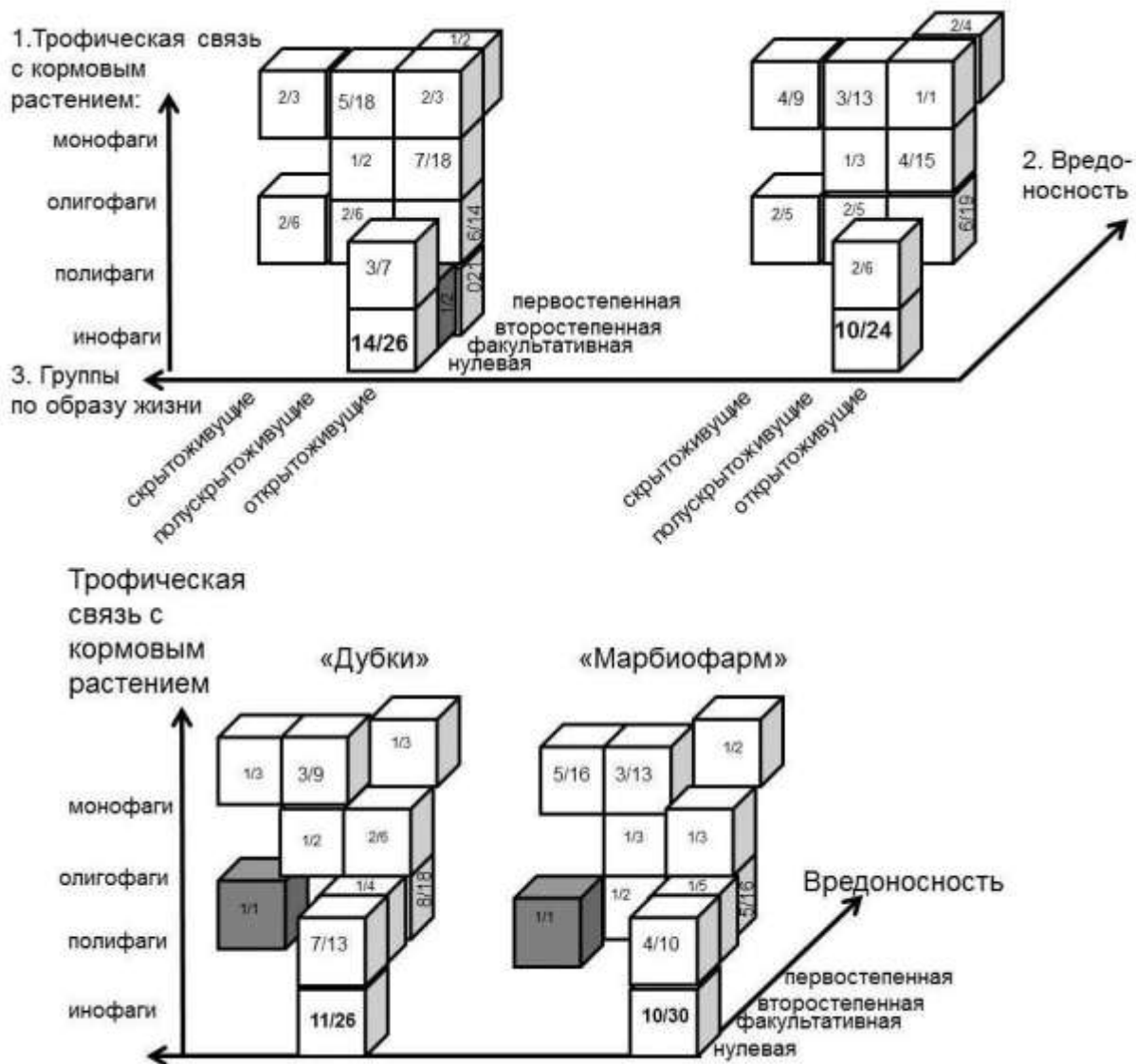


Рис.2. Распределение консортов g2 *B. pendula* (верх) и *T. cordata* (низ) на участке № 4 (слева) и №5 (справа)

В конфигурации ячеек консортов *B.pendula* и *T.cordata* выявляются как универсальные (в том числе, массовые по заполненности) ячейки, так и специфические для каждого из детерминантов, что, видимо, связано с особенностями биологии этих растений.

Список литературы

- Беклемишев В.Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1951. Т. 61. Вып. 5. С. 3-30.
- Воронцов А.И. Лесная энтомология. М.: Высш. шк., 1975. 368 с.
- Гусев В.И. Определитель повреждений лесных, декоративных и плодовых деревьев и кустарников. М.: Лесная промышленность, 1984. 472 с.
- Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. М.: МГПИ, 1989. 102 с.
- Зелеев Р.М. Параметрическая систематика и природа биологического таксона // Современные проблемы эволюции и экологии. Сборник материалов международной конференции. XXIX Люблинские чтения. Ульяновск: УлГПУ, 2015. С. 27-34.

- Мозолевская Е.Г., Катаев О.А., Соколова Э.С.* Методы лесопатологического обследования очагов стволовых вредителей и болезней леса. М.: Лесн. промышленность, 1984. 152 с.
- Негробов В.В., Хмельёв К.Ф.* Современные концепции консорциологии // Вестник ВГУ. Сер. Химия, биология. 2000. С. 118-121.
- Песенко Ю.А.* Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
- Работнов Т.А.* Консорция как структурная единица биогеоценоза // Природа. 1974. № 2. С. 26-35.
- Работнов Т.А.* Развитие некоторых теоретических представлений Л.Г. Раменского и В.Н. Сукачева в области фитоценологии // Экология. 1994. № 4. С. 3-8.
- Раменский Л.Г.* О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники // Ботанический журнал. 1952. Т. 37. № 2. С. 181-201.
- Тарасова О.В., Ковалев А.В., Суховольский В.Г., Хлебопрос Р.Г.* Насекомые филлофаги зеленых насаждений городов: видовой состав и особенности динамики численности. Новосибирск: Наука, 2004. 180 с.
- Цуриков М.Н.* Гуманные методы исследования беспозвоночных // Запов. справа в Україні. 2003. Т. 9. Вып. 2. С. 52-57.
- Barredo C., Strona G., De Rigo D., Caudullo G. et al.* Assessing the potential distribution of insect pests under current and future climatic conditions in European forests”, <http://publications.jrc.ec.europa.eu/repository/handle/JRC87646>. 2014.
- Bennett A. B., Gratton C.* Local and landscape scale variables impact parasitoid assemblages across an urbanization gradient”, *Landscape and Urban Planning*, vol. 104, pp. 26–33, 2012.
- Dorogova Y.A., Zhukova L.A., Turmuhametova N.V., Polyanskaya T.A., Notov A.A., Demytyeva S.M.* Methods of Analysis of Environmental Diversity of Plants // *Biology and Medicine*. 2016. Vol. 8. № 7. 7 p.
- Hanks L., Denno R.* Natural enemies and plant water relations influence the distribution of an armored scale insect // *Ecology*. 1993. Vol. 74. P. 1081-1091.
- Harper J.L.* Population biology of plants, London, New York, 1977.
- Macfadyen S., Traugott M., Memmott J., Sint D., Gibson R. et al.* Parasitoid control of aphids in organic and conventional farming systems // *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 2009. Vol. 133. P. 14-18.
- Magurran E.* Ecological diversity and its measurement, London, Sydney, 1983.
- Meineke E.K., Dunn R.R., Sexton J.O., Frank S.D.* Urban Warming Drives Insect Pest Abundance on Street Trees”, *PLoS ONE*, vol. 8, no. 3, 2013, e59687 DOI: 10.1371/journal.pone.0059687.
- Notov A.A., Zhukova L.A.* Epiphytic lichens and bryophytes at different ontogenetic stages of *Pinus sylvestris* // *Wulfenia*. 2015. Vol. 22. P. 245.
- Raupp M.J., Shrewsbury P.M., Herms D.A.* Ecology of herbivorous arthropods in urban landscapes // *Annual Review of Entomology*. 2010. Vol. 55. P. 19-38.
- Schnitzler F., Hartley S., Lester P.J.* Trophic-level responses differ at plant, plot, and fragment levels in urban native forest fragments: A hierarchical analysis // *Ecological Entomology* 2011. Vol. 36. P. 241-250.
- Sokal R.R., Rohlf F.J.* Biometry. New York: Freeman, 1995. 887 p.
- Uranov L.A., Kurchenko E.I., Beloved A.M., Grigorjeva N.M., Egorova V.N., Ermakova I.M., Zukova L.A., Matveev A.R.* Investigation of the meadow phytocoenosis by the method coenopopulation analysis // Theses of the XII International Botanical Congress, Leningrad, 1975. P. 155.
- Zhukova L.A., Ermakova I. M.* Structure and dynamics of coenopopulation of some temperate grasses. The population structure of vegetation. Handbook of vegetation, Dordrecht, Boston, Lancaster, 1985.

**ВЛИЯНИЕ ФИТОГЕННОГО ПОЛЯ *ARTEMISIA SALSOLOIDES* WILLD.
(*ASTERACEAE*) НА ВИДЫ КАЛЬЦЕФИЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ
В БАССЕЙНЕ СРЕДНЕГО ДОНА**

Т.Е. Зенкина¹, В.А. Сагалаев²

¹ООО «Волгограднефтепроект», Волгоград, Россия,
tatyanaez@mail.ru

²Волгоградский государственный университет, Волгоград, Россия,
alex_sag@mail.ru

**INFLUENCE OF PHYTOGENIC FIELD OF *ARTEMISIA SALSOLOIDES* WILLD.
(*ASTERACEAE*) ON SPECIES OF CALCIPHILIC COMMUNITIES
OF DON RIVER BASIN
T.E. Zenkina, V.A. Sagalaev**

Полынь солянковидная (*Artemisia salsoloides* Willd.) является редким охраняемым видом, занесённым в Красную книгу РФ, а также в ряд региональных Красных книг, в том числе Волгоградской области, заселяет меловые склоны различной экспозиции и является одним из основных ценозообразователей (Красная книга..., 2006).

Данная работа является продолжением ранее выполненных исследований пространственной структуры ценопопуляций полыни солянковидной на территориях Природного парка «Донской» (ЦП 1) и Природного парка «Нижнехоперский» (ЦП 2).

Исследования были направлены на выявление особенностей внутривидовых и межвидовых отношений с помощью современных математических методов, включающих вычисление функции Рипли и кросс-функции Рипли в среде R (Baddeley and Turner, 2005; Фардеева, 2009; Зенкина, 2017; Сагалаев, 2017).

Результаты, полученные в предварительных изысканиях, показали, что в исследуемых ЦП преобладают особи генеративного возрастного состояния. Взрослые особи, располагаются на расстоянии около 0.2 м друг от друга с последующим случайным распределением и образованием крупных агрегаций размером до 1.2 м (ЦП 2) или с некоторой тенденцией к агрегированию с размером групп до 1.1 м (ЦП 1).

При анализе межвидовых отношений было отмечено, что в ЦП *Artemisia salsoloides* сопутствующие кальцефильные виды, такие как *Hedysarum grandiflorum* Pall. и *Thymus calcareus* Klokov et Des.-Shost. располагаются вблизи куртин полыни. Отдельные виды, например *Stipa capillata* L. могут размещаться даже внутри куртины, прорастая между побегами *A. salsoloides* (Зенкина, 2017; Сагалаев, 2017).

Поведение вышеуказанных видов по отношению к полыни солянковидной сходно с поведением видов, являющихся эдификаторофилами (Поплавская, 1924; Уранов, 1974). Можно предполагать, что на участках внутри куртин *A. salsoloides* и на сопредельных территориях создаются условия, благоприятные для существования других видов-кальцефилов.

Для выявления особенностей взаимоотношений полыни солянковидной с сопутствующими видами была выполнена оценка фитогенных полей ее особей.

Под фитогенным полем (ФП) подразумевалась часть пространства, в пределах которой среда приобретает новые свойства, определяемые присутствием в ней данной особи растения (Уранов, 1965).

В ходе работ выполнялись исследования первой зоны ФП *Artemisia salsoloides*, ограниченной очертаниями растения (проекцией надземной части). Для данной зоны характерно максимальное накопление фитомассы, максимальное воздействие на

химизм среды и освещенность, что может обуславливать высокую напряженность в вышеуказанном участке (Ценопопуляции, ... 1988).

Полынь солянковидная характеризуется неявнополицентрической биоморфой (Жукова, 2012). Морфогенез представлен следующими фазами: первичный побег (p), первичный куст (j, im, v, g_1), куртина (g_2, g_3). В процессе онтогенеза происходит увеличение размеров фитогенных полей особей полыни солянковидной от прегенеративных состояний к генеративным (рисунок).

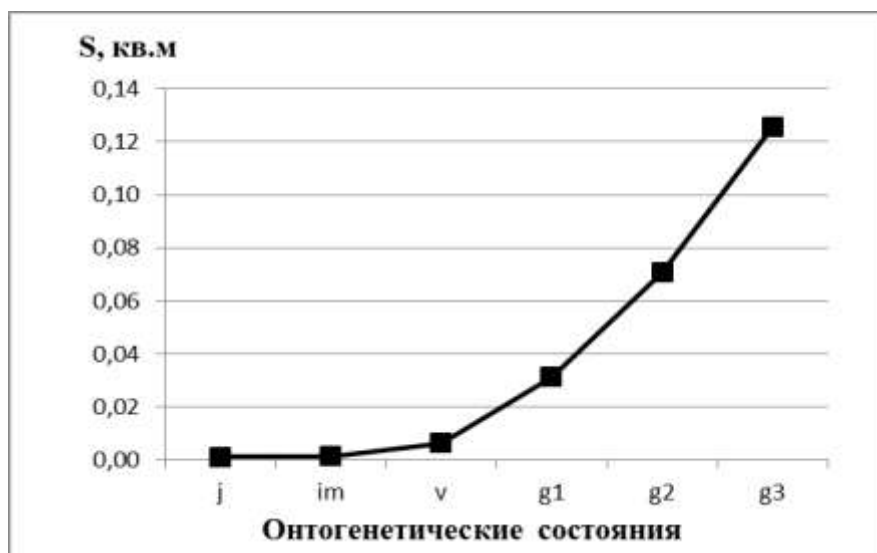


Рисунок. Изменения площади минимальных ФП особей *Artemisia salsoloides* в онтогенезе.

Таблица 1

Количественные характеристики ценопопуляций *Artemisia salsoloides*

| Наименование ценопопуляций | $\sum k_i * s_i$, кв.м. | Площадь ЦП, кв.м. | Плотность ЦП, особь/кв.м. | Кнфп |
|--|--------------------------|-------------------|---------------------------|------|
| ЦП 1 в Природном парке «Донской» | 5.1 | 25 | 2.12 | 0.20 |
| ЦП 2 в Природном парке «Нижнеоперский» | 6.19 | 25 | 1.28 | 0.25 |

В границах пробных площадок размером 25 м^2 , располагались g_2 и g_3 особи с диаметром надземной части около $0.35 - 0.55 \text{ см}$. Плотность особей на данных участках была очень низкой и составила всего $1.28 - 2.12 \text{ особь/кв.м}$.

Для количественной характеристики ФП ценопопуляций использовался коэффициент напряженности фитогенного поля – Кнфп, показывающий насколько совокупность минимальных фитогенных полей элементов ценопопуляции больше ее площади (Жукова, 2006, 2012). Коэффициент вычислялся по формуле $\text{Кнфп} = (\sum k_i * s_i) / S$, кв.м., где k_i – количество особей в онтогенетической группе; s_i – средняя площадь минимального фитогенного поля особи данного онтогенетического состояния; S – площадь ценопопуляции (Жукова, 2006, 2012). Данные расчетов представлены в табл. 1.

Значения Кнфп были невелики и составили $0.20-0.25$, что обуславливает низкую степень напряженности фитогенного поля в ЦП полыни солянковидной. По-видимому,

именно невысокие показатели Кнфп в ЦП *Artemisia salsoloides* позволяют поселяться рядом с ее особями другим видам-кальцефилам (*Hedysarum grandiflorum*, *Thymus calcareus*). Отмечается также произрастание некоторых видов (*Stipa capillata*, *Psephellus carbonatus*, *Onosma simplicissima*) в самом фитогенном поле полыни.

Обитание других видов растений в первой зоне фитогенного поля полыни солянковидной может свидетельствовать о слабом воздействии данного вида на среду (Демьянов, 1978).

Низкую степень средообразования этого вида полыни отмечали и другие авторы, изучавшие особенности сообществ *Artemisia salsoloides* (Черкасова, 1971). Данное обстоятельство вызывает особый интерес, т. к. у других исследованных полыней подрода *Seriphidium*, выступающих доминантами в галофитных сообществах не были отмечены схожие закономерности (Зенкина, 2016). Так, были зафиксированы ЦП *Artemisia taurica* Willd. значение Кнфп которых составило 0.20-0.32, также были описаны ЦП *Artemisia santonica* L., со значением Кнфп варьирующим в диапазоне 0.22-0.30. Несмотря на невысокие значения Кнфп, в первой зоне фитогенного поля вышеуказанных полыней не были отмечены особи других видов.

Для понимания закономерностей, происходящих в ценопопуляциях *Artemisia salsoloides*, будут продолжены исследования особенностей их пространственной структуры, в том числе их фитогенных полей.

Авторы выражают благодарность магистранту Волгоградского государственного университета Поляковой Л.В. за помощь в сборе и обработке материала.

Список литературы

- Демьянов В.А. Метод изучения фитогенного поля древесных пород // Ботан. журнал. 1978. Т. 63. № 9. С. 1302-1308.
- Жукова Л.А., Акиенцев Е.В., Шивцова И.В., Головенкина И.А. Пространственная структура растений разных биоморф // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Сб. материалов II Всерос. науч. конф. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2006. С. 248-249.
- Жукова Л.А. Концепция фитогенных полей и современные аспекты их изучения // Экология растительных сообществ. 2012. С. 1462-1465.
- Зенкина Т.Е. Исследование ценопопуляций видов-доминантов галофитных сообществ в Кумо-Манычской впадине (Республика Калмыкия): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тольятти, 2016. 20 с.
- Зенкина Т.Е., Полякова Л.В., Сагалаев В.А. Особенности формирования пространственной структуры ценопопуляции *Artemisia salsoloides* Willd. на территории природного парка «Донской» Волгоградской области // Сб. науч. ст. Междунар. конф. посвящ. 100-летию национального заповедного дела и Году экологии в России (г. Пенза, 23-25 мая 2017 г.). Пенза: Изд-во ПГУ, 2017. С. 141-143.
- Красная книга Волгоградской области. Т. 2. Растения и грибы // Комитет охраны природы администрации Волгоградской области, 2006. 236 с.
- Поплавская Г.И. Опыт фитосоциологического анализа растительности целинной заповедной степи Аскания-Нова // Журн. рус. ботан. о-ва. 1924. Т. 9. С. 27-36.
- Сагалаев В.А., Зенкина Т.Е., Полякова Л.В. Характеристика пространственной структуры ценопопуляции *Artemisia salsoloides* Willd. на территории природного парка «Нижнехоперский» Волгоградской области // Проблемы популяционной биологии: материалы XII Всероссийского популяционного семинара памяти Николая Васильевича Глотова (1939-2016), Йошкар-Ола, 11-14 апреля 2017 г. Йошкар-Ола: ООО ИПФ «СТРИНГ», 2017. С. 189-192.
- Уранов А.А. Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. 1965. Т. 1. С. 251-254.
- Уранов А.А., Михайлова Н.Ф. Из опыта изучения фитогенного поля *Stipa pennata* L. // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79. Вып. 5. С. 151-159.

Фардеева М. Б., Чижикова Н.А., Бирючевская Н.В., Рогова Т.В., Савельев А.А. Математические подходы к анализу пространственно-возрастной структуры популяций дерновинных видов трав // Экология. 2009. № 4. С. 249–257.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с.

Черкасова Г.И. Группировки солянковидной полыни меловых возвышенностей Европейской части СССР и Западного Казахстана // В сб.: Флора и растительность Европейской части СССР. Тр. Бот. сада МГУ. М.: Изд. Моск. ун-та, 1971. Вып. 7. С. 133-163.

Baddeley A., Turner R. Spatstat: an R packadge for analyszing spatial point patterns // Journal of Statistical Software. 2005. Vol. 12 (6). P. 1-42.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ МОРФОЛОГИЯ – КЛЮЧ К ПОНИМАНИЮ ЭЛЕМЕНТОВ РАЗНООБРАЗИЯ ОРГАНИЗМОВ ПРОШЛОГО (НА ПРИМЕРЕ АРХЕОПТЕРИКСА)

А.В. Зиновьев

Тверской государственной университет, Тверь, Россия,

zinovev.av@tversu.ru

ECOMORPHOLOGICAL APPROACH TO THE BIODIVERSITY OF THE PAST (AN EXAMPLE OF ARCHAEOPTERYX)

A.V. Zinoviev

Тезис о необходимости трактовать морфологию животных в связи с условиями их обитания был очевиден еще в 19 столетии (Бок, 1994). Он нашел отражение в комплексном морфо-экологическом подходе, заложенном в том числе в работах русских и советских морфологов-эволюционистов В.О. Ковалевского, А.Н. Северцова и И.И. Шмальгаузена, и развитым применительно к задачам орнитологии известным советским зоологом К.А. Юдиным (Зиновьев, 2010). Подход не только позволяет реконструировать эволюцию таксонов в виде цепи последовательных адаптаций, но также дает возможность дополнить сведения о разнообразии организмов прошлого путем реконструкции элементов их взаимодействия со средой обитания (Дзержинский, Корзун, 2004; Zinoviev, 2013; Зиновьев, 2017 в печати). Успех применения метода напрямую зависит от степени предварительной разработки сравнительной и функциональной морфологии экологических важных узлов организма. Степень разработки указанных параметров для аппарата двуногой локомоции современных птиц позволяет в полной мере использовать преимущества метода для реконструкции разнообразия локомоторных адаптаций пернатых прошлого (Зиновьев, 2007а, б; Zinoviev, 2007, 2009, 2011, 2013 и др.). Пример такой реконструкции мы приводим ниже.

Попытки реконструировать особенности локомоции археоптерикса *Archaeopteryx lithographica* Meyer предпринимались неоднократно (Dames, 1884; Heilmann, 1926; Ostrom, 1974, 1976; Martin, 1995; Elzanowski, 2001; Bühler, Bock, 2002 и др.). Большинство исследователей сошлись на том, что археоптерикс мог бегать по земле и карабкаться по стволам и в кронах. Мартин (Martin, 1995), основываясь на ряде признаков скелета тазового пояса и конечностей Лондонского экземпляра археоптерикса, предположил, что тот мог карабкаться с разведенными в сторону задними конечностями, прижимаясь брюхом к стволу (рис. 1). Наши поздние исследования характера сочленения костей конечностей у нескольких экземпляров археоптерикса показали, что разведение в стороны бедер у археоптерикса вряд ли было возможным (Zinoviev, 2008). Лобковые кости археоптерикса не были столь отклонены каудально; наилучшим образом сохранившиеся экземпляры из Зольнхофена и Айхштетта указывают на почти перпендикулярное их положение к продольной оси

подвздошных костей (рис. 2). Такое их положение делает невозможных карабкање по стволу по «методу Мартина», но не запрещается карабкање по стволу вообще (Зиновьев, 2017 в печати).

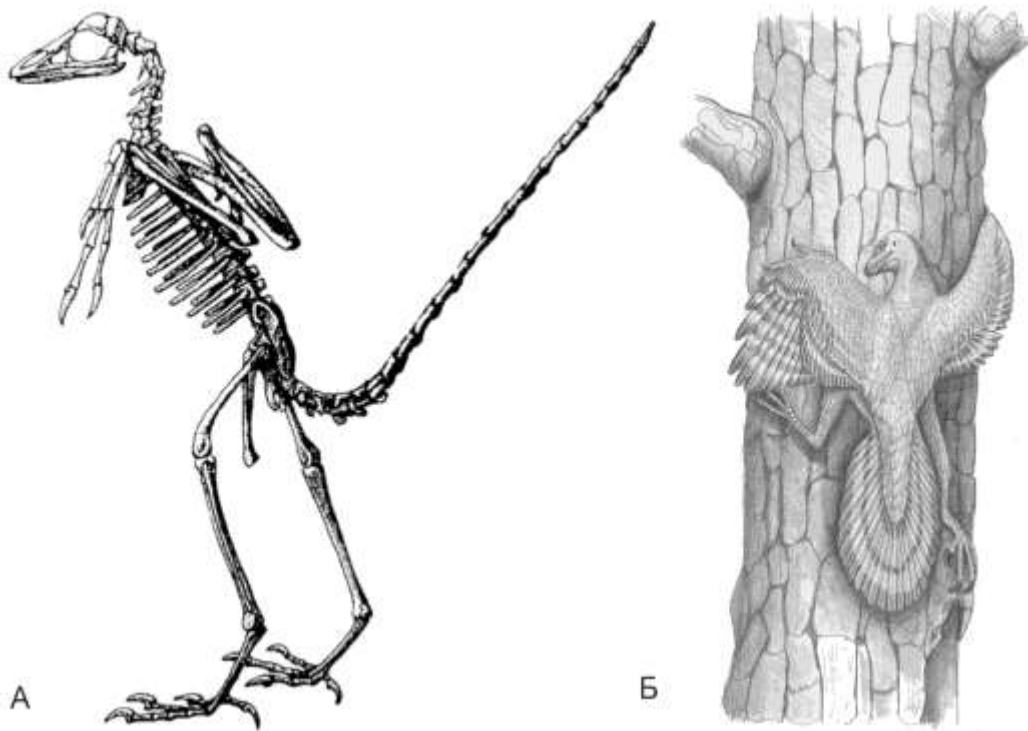


Рис. 1. Реконструированный Мартиным скелет археоптерикса (Martin, 1995) (А) и соответствующий ему способ карабкања животного по стволу (Б) (карандашный рисунок А.В. Зиновьева, 1995 г.).

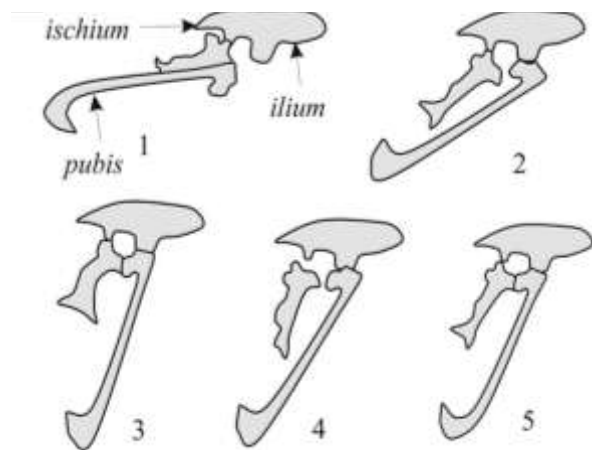


Рис. 2. Контуры подвздошной ilium, седалищной ischium и лобковой pubis костей Лондонского London (1), Берлинского Berlin (2), Зольнгофенского Актиен-Ферайн Solnhofen Aktien-Verein (3), Зольнгофенского Solnhofen (4) и Айхштеттского Eichstätt (5) экземпляров археоптерикса (по Zinoviev, 2008). Обратите внимание, что в близком к прижизненному положению кости таза находятся только у 3 и 5 образцов.



Рис. 3. Карабканье по стволу археоптерикса (карандашный рисунок А.В. Зиновьева) и сборщика плодов финиковой пальмы. Обратите внимание на сходство положения карабкающихся и отсутствие в обоих случаях необходимости иметь дополнительную опору на хвост.

Удлиненные передние конечности с тремя свободными и снабженными загнутыми острыми когтями пальцами, второй палец задних конечностей, способный к гиперэкстензии, а также не модифицированные стержни средних рулевых перьев хвоста, указывают на иной способ передвижения археоптерикса по стволу. Тот карабкался по нему наподобие монтера по телеграфному столбу или сборщика плодов по стволу пальмы (рис. 3). Подведенные под тело конечности обеспечивали толчок, по окончании которого археоптерикс фиксировал свое положение на стволе при помощи стоп и когтей пальцев удлиненных передних конечностей. Опора на задние и передние конечности снимала необходимость опоры на хвост. Направленный медиально относительно короткий первый палец вряд ли играл роль в охватывании ветвей; археоптерикс, по-видимому, лазал в кронах, помогая себе передними конечностями, а также мог ходить и бегать вдоль достаточно толстых ветвей (Zinoviev, 2008).

Приведенный пример касается одного из наиболее «ярких» представителей эволюционного древа пернатых. В то же время, чувствительность морфо-экологического подхода дает возможность реконструировать подчас мельчайшие детали морфологии мягких тканей и элементы локомоторных специализаций более «ординарных» ископаемых, что позволяет надеяться в будущем на получение все более полной картины экологического разнообразия организмов прошлого.

Список литературы

- Держинский Ф.Я., Корзун Л.П. Современные подходы к интерпретации данных морфологии как путь получения новых сведений по экологии и эволюции позвоночных (на примере птиц) // Эволюционная морфология от К. Гегенбаура до современности. М.: ИПФ «Ника», 2004. С. 269-294.
- Зиновьев А.В. Аппарат двуногой локомоции кукушкообразных (Aves: Cuculiformes): сценарий адаптивной эволюции // Зоологический журнал. 2007а. Т. 86, № 10. С. 1250-1258.
- Зиновьев А.В. Случаи необычной конфигурации конечных сухожилий длинных сгибателей пальцев в двух группах птиц: морфо-функциональный анализ и эволюционное приложение // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический. 2007б. Т. 112, № 5. С. 3-8.
- Зиновьев А.В. Сравнительная анатомия, структурные преобразования и адаптивная эволюция аппарата двуногой локомоции птиц. М.: КМК, 2010. 285 с.
- Зиновьев А.В. Опыт морфо-экологической реконструкции локомоторного аппарата ископаемых птиц // Сборник трудов, посвященный 100-летию со дня рождения Анвера Кеюшевича Рустамова. М.: КМК, 2017 в печати.
- Bock W.J. Concepts and methods in ecomorphology // Journal of Biosciences. 1994. V. 19, № 4. P. 403-423.
- Bühler P., Bock W.J. Zur *Archaeopteryx* // Journal of Ornithology. 2002. V. 143, № 3. P. 269-286.
- Dames W.B. Über *Archaeopteryx* // Paläontologische Abhandlungen. 1884. Bd. 2, Hft. 3. S. 119-196.
- Elzanowski A. The life style of *Archaeopteryx* // Asociacion Paleontologica Argentina. Publicaciones Especiales. 2001. V. 7. P. 91-99.
- Heilmann G. The origin of birds. London: Witherby, 1926. 208 p.
- Martin L.D. A new skeletal model of *Archaeopteryx* // Archaeopteryx. 1995. V. 13. P. 33-40.
- Ostrom J.H. *Archaeopteryx* and the origin of flight // Quarterly Review of Biology. 1974. V. 49. № 1. P. 27-47.
- Ostrom J.H. *Archaeopteryx* and the origin of birds // Biological Journal of the Linnean Society. 1976. V. 8. № 2. P. 91-182.
- Zinoviev A.V. On the unique deep plantar tendons arrangement in the foot of Piciformes (Aves): Its possible origin and evolutionary implications // Journal of Morphology. 2007. V. 268. № 12. P. 1153.
- Zinoviev A.V. How *Archaeopteryx* climbed trees // Materialien zum wissenschaftlichen Seminar der Stipendiaten des "Michail Lomonosov"-Programms 2007/08. Moscow, 2008. V. 4. P. 246-248.
- Zinoviev A.V. An attempt to reconstruct the lifestyle of confuciusornithids (Aves, Confuciusornithiformes) // Paleontological Journal. 2009. V. 43. № 4. P. 444-452.
- Zinoviev A.V. Notes on the hindlimb myology and syndesmology of the Mesozoic toothed bird *Hesperornis regalis* (Aves: Hesperornithiformes) // Journal of Systematic Palaeontology. 2011. V. 9. № 1. P. 65-84.
- Zinoviev A.V. Hindlimb morphology as one of keys in understanding of avian evolution // 9th Conference of the European Ornithologists' Union. Norwich, 2013. P. 260.

БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ РЕДКИХ РАСТЕНИЙ В ПОЛОСЕ ОТЧУЖДЕНИЯ ЖЕЛЕЗНЫХ ДОРОГ СЕВЕРНОЙ БЕЛАРУСИ

В.В. Ивановский

Витебский государственный университет им. П.М. Машерова, Витебск, Беларусь,
ivanovski@tut.by

BIOLOGICAL DIVERSITY OF RARE PLANTS OF THE BELTS ALIENATING THE RAILWAYS OF NORTHERN BELARUS

V.V. Ivanovski

Зона отчуждения железных дорог, в связи с определённой спецификой, является стабильной экосистемой во времени и пространстве. Железная дорога по направлению Витебск – Полоцк (восток - запад) представляет собой чередующиеся участки. Она

проходит по углублениям (выемкам), по возвышенностям (насыпям) и по равнинным участкам.

Растения, произрастающие в полосе отчуждения железной дороги, также ориентируются на эти участки. Если генеральное направление железной дороги идёт с востока на запад, то, к примеру, светолюбивые растения произрастают, как правило, на южных склонах насыпей и северных склонах выемок. Влаголюбивые растения располагаются внизу выемок и склонов. На насыпях встречаются, как правило, засухоустойчивые и светолюбивые растения. Это позволяет долгое время существовать здесь ценнопопуляциям разных по экологическим потребностям редких растений, что делает изучение их в этих условиях безусловно актуальным.

Материалы и методы исследований. Полевые исследования проводились в период с мая по август 2008-2011 годов в полосе отчуждения железной дороги на участке Витебск – Лётцы в пределах Витебского района. Общая протяжённость полосы отчуждения от станции Малые Лётцы до городской черты г. Витебска составила 18 км, при ширине полосы отчуждения по 10 метров с обеих сторон от железной дороги. Учёту подлежали виды растений, включённые в основной и профилактический списки Красной книги РБ (Красная книга, 2015), а также регионально редкие виды (девясил высокий).

Видовой состав и количественные данные ценнопопуляций редких растений изучались на учётных площадках (УП). Были заложены 33 учётные площадки. УП (3x3 м) закладывались по 11 площадок на участках полос отчуждения железной дороги, проходящих по равнинной местности, по насыпи и по выемке в грунте, примерно на равном расстоянии друг от друга. Закладка учётных площадок осуществлялась независимо от наличия или отсутствия экземпляров редких видов в данном месте.

Общая площадь учётных площадок составила 297 квадратных метров ($9 \times 33 = 297$).

В результате исследований в полосе отчуждения железной дороги на участке от станции «Малые Лётцы» до городской черты г. Витебска (железнодорожная ветка Витебск – Полоцк) было обнаружено 185 экземпляров 9 видов редких растений.

Определялась встречаемость видов:

$$P = m/n * 100 \%,$$

где P – частота встречаемости; m – число учётных площадок, на которых найден вид; n – общее количество учётных площадок. Чем выше частота встречаемости, тем характернее данный вид для описываемого растительного сообщества. Определялась плотность произрастания растений. Расчёт средней плотности (g) редких растений на 1 м^2 производился по формуле $g = \sum_{\text{вида}} / S$, где S – площадь 33 учётных площадок ($S = 297 \text{ м}^2$), а $\sum_{\text{вида}}$ – сумма всех растений одного вида на всех площадках.

Биологическое разнообразие анализировалось с помощью вычисления индексов биологического разнообразия Шеннона и индекса выравненности Пиелу (Песенко, 1982). Индекс биологического разнообразия Шеннона вычислялся по формуле:

$$H' = -\sum p_i * \ln p_i,$$

где $p_i = n_i / N$ это доля i -го вида в выборке, p_i - средняя арифметическая количества экземпляров i -го вида растений на УП, а N – количество всех видов на УП. Индекс выравненности Пиелу вычисляется по формуле:

$$E = H' / \ln S,$$

где S – количество видов растений в выборке.

E - принимает значения от 0 до 1, причём, чем выше значение, тем более выровнена выборка.

Цифровой материал был обработан с использованием электронных таблиц

пакета анализа программы MS Excel для ПК.

Результаты исследований и их обсуждение. В полосе отчуждения на отрезке железной, дороги длиной 18 км, Витебск – Лётцы в пределах Витебского района всего было учтено 185 экземпляров 9 видов редких и охраняемых растений: борец шерстистоусый (*Aconitum lasiostomum*), купальница европейская (*Trollius europaeus* L.), первоцвет высокий (*Primula elatior* (L.) Hill.), касатик сибирский (*Iris sibirica* L.), шпажник черепитчатый (*Gladiolus imbricatus* L.), тайник овальный (*Listera ovata* L.), живокость высокая (*Delphinium elatum* L.), безвременник осенний (*Colchicum autumnale* L.), девясил высокий (*Inula helenium*).

Результаты расчётов среднего количества экземпляров каждого вида растений для одной площадки (9 м²), плотности произрастания на 1 м² и встречаемость растений на площадках (n=33) приведены в таблице.

Таблица

Среднее количество растений на одной учётной площадке (УП) (9 м²), плотность произрастания на м² и встречаемость вида (в %)

| Вид | Средняя арифметическая количества растений на УП и её ошибка (M±m) | Плотность вида на 1 м ² | Встречаемость вида на УП (в %) |
|------------------------|--|------------------------------------|--------------------------------|
| Первоцвет высокий | 1.5 ±0.27 | 0.17 | 12.1 |
| Борец шерстистоустый | 0.5 ±0.08 | 0.06 | 6.1 |
| Купальница европейская | 1.2 ±0.21 | 0.13 | 6.1 |
| Касатик сибирский | 0.5 ±0.09 | 0.06 | 3.0 |
| Живокость высокая | 0.3 ±0,05 | 0.03 | 3.0 |
| Шпажник черепитчатый | 0.4 ±0.06 | 0.04 | 3.0 |
| Тайник овальный | 0.4 ±0,06 | 0.04 | 9.1 |
| Безвременник осенний | 0.2 ±0.03 | 0.02 | 3.0 |
| Девясил высокий | 0.6 ±0.10 | 0.06 | 9.1 |

Анализ биологического разнообразия редких растений в полосе отчуждения. Рассчитаем индекс видового богатства Глисона – Маргалефа:

$$D_{Mg} = (S-1)/\ln N = (9-1) / \ln 185 = 1,53.$$

Рассчитаем индекс видового разнообразия Шеннона:

$$H' = -\sum p_i * \ln p_i = 1,98.$$

Являясь индексом биологического разнообразия, индекс Шеннона учитывает как видовое богатство, так и выравненность видов в выборке.

Зная, что значение индекса Шеннона обычно варьирует в пределах от 1,5 до 3,5, можно сделать вывод о том, что биологическое разнообразие редких растений в полосе отчуждения железных дорог Витебского района незначительное, что ещё раз подчёркивает их редкость.

Рассчитаем индекс выравненности Пиелу:

$$E = H' / \ln S = 1,98 / 2,2 = 0,9.$$

Зная, что значение индекса выравненности изменяется от 0 до 1, можно заключить, что выборка хорошо выровнена, то есть, все редкие виды «редки» примерно одинаково.

Выводы.

1. В полосе отчуждения на отрезке железной дороги Витебск – Малые Лётцы в пределах Витебского района выявлены 9 видов редких растений: борец шерстистоусый (*Aconitum lasiostomum*), купальница европейская (*Trollius europaeus* L.), первоцвет высокий (*Primula elatior* (L.) Hill.), касатик сибирский (*Iris sibirica* L.), шпажник черепитчатый (*Gladiolus imbricatus* L.), тайник овальный (*Listera ovata* L.), живокость

высокая (*Delphinium elatum* L.), безвременник осенний (*Colchicum autumnale* L.), девясил высокий (*Inula helenium*), произрастающих со средней общей плотностью 0,62 экземпляра на м².

2. Биологическое разнообразие редких растений в полосе отчуждения железных дорог Витебского района незначительное (индекс Шеннона $H'=1,98$), что ещё раз подчёркивает их редкость. Выборка хорошо выровнена (индекс выравненности Пиелу $E=0,9$), то есть, все редкие виды «редки» примерно одинаково.

3. Таким образом, полоса отчуждения железных дорог Витебского района Беларуси, являясь стабильной экосистемой во времени и пространстве, играет важную роль естественного рефугиума для ряда видов редких и охраняемых растений, посевной материал которых можно использовать для создания новых ценнопопуляций на экологически более чистых территориях.

Список литературы

Красная книга Республики Беларусь. Растения: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений. 4-е изд. Минск: Беларус. Энцыкл. імя П. Бровкі, 2015. 448 с.

Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 282 с.

ГЕРБАРИЙ ПСКОВСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА И ЕГО РОЛЬ В ИЗУЧЕНИИ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ

А.В. Истомин¹, Н.Б. Истомина¹, О.В. Лихачева¹, Д.Н. Судницына²

¹Псковский государственный университет, Псков, Россия

²Псковское отделение «ГосНИОРХ», Псков, Россия

pskov.pgpu.bot@mail.ru

HERBARIUM OF PSKOV STATE UNIVERSITY AND ITS ROLE IN BIOLOGICAL DIVERSITY INVESTIGATION

A.V. Istomin, N.B. Istomina, O.V. Likhacheva, D.N. Sudnitsyna

Одним из эффективных путей развития ботанических и микологических исследований является создание региональных гербарных коллекций. Гербарий является важным источником научной информации о составе и состоянии флор и биот, содержит сведения о распространении (ареалах) отдельных видов растений и грибов, позволяет проследить динамику флористических изменений, обусловленных как естественными причинами, так и антропогенным воздействием в пространственном и временном аспектах. Это особенно важно в связи с глобальной проблемой сохранения биоразнообразия.

Гербарий Псковского государственного университета (ПсковГУ) является структурным научно-исследовательским подразделением и ресурсным центром коллективного пользования (РЦКП). Наряду со 115 гербариями России он внесен в международный реестр гербариев мира «Index Herbariorum» (2006), имеет акроним (PSK). Деятельность РЦКП регулируется Положением о Гербарии ПсковГУ.

Основной задачей Гербария является создание, хранение и систематизация коллекционных фондов различных систематических групп. Гербарий начал формироваться в 1950-е гг. сотрудниками кафедры ботаники естественно-географического факультета – Г. В. Недоспасовой, Д. Н. Судницыной, Н. К. Вецель и др. Первыми были коллекции высших растений, собранные в различных районах

Псковской области во время выездных полевых практик студентов и многочисленных экспедиций, организованных преподавателями кафедры. Особую ценность представляют образцы, датированные концом XIX — началом XX столетия, собранные в современных границах Псковской области учеными-натуралистами Е. И. Исполатовым, Н. И. Пурингом, С. С. Ганешиным, краеведом В. Д. Андреевым и др., которые были переданы кафедре сотрудниками Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН. Многие группы высших сосудистых растений Гербария были обработаны и переопределены ведущими специалистами крупнейших научных учреждений России — Ботанического института РАН и Санкт-Петербургского государственного университета (Г. Ю. Конечной, Н. Н. Цвелевым, П. Г. Ефимовым и др.).

Одновременно с коллекцией высших сосудистых растений складываются фонды Гербария мохообразных и лишайников. Первоначально этими группами занимались Г. В. Недоспасова и Н. В. Недоспасова. С 1990-х гг. исследования лишайников Псковской области и формирование коллекционного фонда данной группы осуществляет Н. Б. Истомина, а с 2000-х гг. — О. В. Лихачева.

В настоящее время фонды Гербария включают **систематические коллекции 5 групп**: высших сосудистых растений (более 30 000 экземпляров), мохообразных (около 10 000), лишайников (более 10 000), грибов (около 300 экземпляров) и альготеку.

Образцы высших сосудистых растений, мохообразных, лишайников монтируются стандартными методами и хранятся в коробках и пачках на полках в специальных гербарных шкафах в систематическом порядке.

В состав традиционных гербарных фондов очень редко входит альготека (коллекция фиксированных проб микроскопических водорослей). В Гербарии ПсковГУ она формируется с 2010 г. и в настоящее время включает более 250 проб, которые содержат несколько видов водорослей одной экологической группы (перифитон, планктон и т.д.), либо один род или вид водорослей. Микроскопические водоросли фитопланктона, бентоса, фитоперифитона фиксируются в 4 %-ом растворе формалина и хранятся в склянках темного стекла объемом 100 мл с плотно завинчивающимися металлическими крышками. На этикетках проб указываются либо название экологических групп с перечнем родов и видов, либо названия таксонов, а также местонахождение и местообитание объектов. Водоросли-макрофиты, как и высшие сосудистые растения, оформляются на стандартных листах и хранятся в пачках в специальных гербарных шкафах в систематическом порядке.

Коллекция грибов в Гербарии ПсковГУ сравнительно небольшая. В основном представлены плодовые тела широко распространенных видов макромицетов, собранных в г. Пскове, его окрестностях и в ряде ООПТ. Для некоторых образцов имеются препараты спорового порошка. К сожалению, в настоящее время на кафедре отсутствует специалист по данной группе организмов.

В настоящее время появляется необходимость в создании новых способов и методов, позволяющих значительно интенсифицировать и вывести на новый, более высокий уровень классические ботанические исследования. Одним из таких методов является создание электронных каталогов и баз Гербариев, что позволяет иметь полное представление о созданных фондах.

В 2006-2007 гг. был реализован проект «Создание электронной базы данных Гербария», который заложил основу для формирования электронных баз гербария. В настоящее время созданы базы данных Гербария 4-х систематических групп: высших сосудистых растений, мохообразных, лишайников и водорослей. Базы данных ведутся с использованием компьютерной программы Microsoft Access, отражают сведения о гербарном образце и структурированы с использованием следующих основных

поисковых полей: шифр образца; латинское и русское название семейства; латинское и русское название рода; латинское и русское название вида; местонахождение (область, район, населенный пункт, географическая привязка); местообитание (экологический тип); дата сбора; коллектор; примечание. Отмечается количество экземпляров вида, наличие дубликатов.

База данных Гербария высших сосудистых растений включает сведения о 17 705 образцах 1 470 видов местной и адвентивной флоры, относящихся к 614 родам, 134 семействам и 5 отделам.

В базу данных мохообразных в настоящее время внесена информация о 7 000 образцах. В ней представлены сведения о 194 видах, 76 родах мохообразных Псковской области, относящихся к 2 отделам.

База данных альготеки на сегодняшний момент содержит сведения о более чем 1 024 образцах водорослей. В ней представлены сведения о 760 родах водорослей Псковской области, относящихся к 10 отделам. Коллекция водорослей собрана в результате инвентаризационных исследований водоемов и водотоков региона, которые обобщены в монографии Д. Н. Судницыной (2012).

В настоящее время база данных лишайников включает информацию о 5 805 гербарных образцах лишайников 200 видов из 75 родов, собранных в 16 административных районах Псковской области, включая ООПТ (Государственный заповедник «Полистовский», Национальный парк «Себежский», Государственный историко-архитектурный и природно-ландшафтный музей-заповедник «Изборск», Государственный историко-литературный и природно-ландшафтный музей-заповедник им. А.С. Пушкина «Михайловское», Рамсарское водно-болотное угодье «Псковско-Чудская приозерная низменность») и усадебные парки конца XIX – начала XX вв. Список лишайников региона на сегодняшний момент насчитывает более 300 видов (Истомина, Лихачева, 2017).

В период с 2011 по 2016 гг. получены свидетельства о государственной регистрации баз данных гербария высших сосудистых растений (№ 2011620833 от 18.11.2011), лишайников (№ 2013620052 от 09.01.2013), альготеки (№ 2015620614 от 15.04.2015), мохообразных (№ 2016620823 от 20.06.2016).

В 2009-2011 гг. Гербарий получил финансовую поддержку по проекту «Обновление и развитие Гербария Псковского государственного педагогического университета им. С. М. Кирова (ПГПУ)» (регистрационный номер - № 2.2.3.1/3726) аналитической ведомственной целевой программы «Развитие научного потенциала высшей школы». При выполнении работ по проекту коллективом исполнителей в полном объеме проведена реинвентаризация гербарных образцов различных систематических групп, названия таксонов выверены по современным номенклатурным сводкам (Цвелев, 2000; Nordin et al., 2009 и др.).

Помимо систематических коллекций в составе Гербария имеются **тематические коллекции**. Географический гербарий, демонстрирующий флору разных растительно-климатических зон от тундры до субтропиков, полупустынь и пустынь, собранный в различных частях России и регионах бывшего СССР, насчитывает более 500 экземпляров. Отдельно оформлена коллекция редких и охраняемых растений и лишайников Псковской области (182 экземпляра).

Коллекции **учебного гербария** включают образцы высших сосудистых растений, мохообразных, грибов и лишайников (2 000 экземпляров); фиксированные пробы водорослей для учебных целей (70 проб); демонстрационный гербарий (300 экземпляров) различных систематических групп организмов.

Тематические и учебные коллекции используются в учебном процессе при проведении лекционных, лабораторных и практических занятий по различным

биологическим дисциплинам, например, «ботаника», «систематика», «экология водорослей», «флора Псковской области», «лишайники в экологическом мониторинге», «редкие и подлежащие охране виды растений и грибов Псковской области» и др. у студентов бакалавриата и магистратуры направлений подготовки «Биология» и «Педагогическое образование». На базе Гербария студентами выполняются научно-исследовательские, курсовые и выпускные квалификационные работы.

Кроме сотрудников и студентов университета, научный Гербарий ПсковГУ используется учеными Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, преподавателями Санкт-Петербургского университета, Великолукской сельскохозяйственной академии, а также учителями школ при организации учебно-исследовательской деятельности и предметных олимпиад. Его фонды позволяют осуществлять обмен коллекциями с ведущими Гербариями страны (MW; LE; LECB и др.) и пограничных государств.

Гербарий является основой для научных исследований по изучению разнообразия организмов на территории Псковской области (Соколова, 2006; Истомина, Лихачева, 2009; Судницына, 2012), мониторинга степени трансформации ландшафтов региона (Экологический..., 2009, 2015), проведения экологических экспертиз. Он используется при проектировании и обосновании новых особо охраняемых территорий региона. Материалы Гербария использовались при написании очерков по высшим сосудистым растениям, мохообразным, водорослям и лишайникам для Красной книги Псковской области (2014). Они также необходимы для продолжения работы по ведению Красной книги Псковской области, а также для мониторинга состояния популяций редких и охраняемых растений Северо-Запада России и Балтийского региона.

В связи с интенсивной антропогенной деятельностью, Гербарий является основой для мониторинга степени трансформации ландшафтов региона. Это особенно важно в условиях пограничного положения Псковской области, имеющей протяженную границу с тремя государствами – Республикой Беларусь, Эстонией, Латвией. На трансграничных территориях и акваториях проводятся работы по созданию ООПТ и экологических коридоров, связывающих ООПТ разных государств в единую экологическую сеть, мониторингу биоразнообразия, что предполагает осуществление совместных научных исследований, обмен гербарными образцами, создание единой базы данных по биоразнообразию пограничных территорий.

Список литературы

- Истомина Н. Б., Лихачева О. В. Лихенобиота усадебных парков Псковской области. Псков, 2009. 180 с.
- Истомина Н. Б., Лихачева О. В. Система ООПТ Псковской области и сохранение разнообразия лишенобиоты // Вклад заповедной системы в сохранение биоразнообразия и устойчивое развитие: Материалы Всероссийской научной конференции. Тверь, 2017. С. 199-207.
- Красная книга Псковской области. Псков, 2014. 544 с.
- Соколова И. Г. Синантропная флора г. Пскова. Автореферат дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2006. 19 с.
- Судницына Д. Н. Альгофлора Псковской области. Псков: ООО «ЛОГОС Плюс», 2012. 224 с.
- Цвелев Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Новгородская и Псковская области). СПб., 2010. 781 с.
- Экологический мониторинг городской среды методами биоиндикации (на примере г. Пскова). Ч. 1. Псков, 2009. 188 с. Ч. 2. Псков, 2015. 200 с.
- Nordin A., Moberg R., Tønsberg T., Vitikainen O., Dalsätt Å., Myrdal M., Snitting D. & Ekman S. Santesson's Checklist of Fennoscandian Lichen-forming and Lichenicolous Fungi. Ver. April 29, 2011. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://130.238.83.220/santesson/home.php> (Дата доступа: 01.07.2017).

ИНВАЗИОННЫЕ РАСТЕНИЯ НА РЕГИОНАЛЬНЫХ ОСОБО ОХРАНЯЕМЫХ ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЯХ МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Н.Г. Кадетов¹, Е.Г. Сулова²

¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия,
biogeonk@mail.ru

²Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия,
lena_susl@mail.ru

INVASIVE PLANTS ON THE NATURAL PROTECTED AREAS OF MOSCOW REGION

N.G. Kadetov, E.G. Suslova

В настоящее время инвазии (внедрение) чужеродных видов (растений, животных, микроорганизмов), сопровождающееся зачастую вспышками численности, носит характер глобальной проблемы и ставит под угрозу безопасность устойчивого развития многих стран мира. Особую актуальность проблема биологических инвазий приобретает в ключе вопросов территориальной охраны природы.

При этом расселение инвазионных видов представляет собой комплексную угрозу. В результате их внедрения возможна утрата не только редких и охраняемых видов растений и ценных растительных сообществ, но и геолого-геоморфологических, гидрологических, зоологических объектов охраны. В результате трансформации состава и структуры отдельных компонентов природно-территориальных комплексов происходит утрата ценности охраняемых ландшафтов в целом, а также значительно снижается их рекреационный и научно-просветительский потенциал.

Для Московской области проблема воздействия инвазионных видов на ООПТ имеет особую сложность, связанную со множеством факторов: значительное разнообразие ландшафтных условий области (Анненская и др., 1997), высокая степень антропогенной преобразованности экосистем и разнообразие форм антропогенных воздействий на ООПТ, значительная степень адвентизации флоры (Майоров и др., 2012).

За период с 2010 по 2016 гг. авторами были обследованы более 230 ООПТ регионального значения Московской области в различных физико-географических провинциях, представленных в её границах. В ходе обследования отмечалось наличие как минимум 17 наиболее агрессивных инвазионных видов. Главным образом, это виды, включённые в ставшую базовой при изучении данной проблемы «Чёрную книгу флоры Средней России» (Виноградова и др., 2010): *Acer negundo*, *Heraclium sosnowskyi*, *Aster x salignus*, *Erigeron annuus*, *Solidago canadensis* и *S. gigantea*, *Impatiens glandulifera* и *I. parviflora*, *Cornus alba*, *Echinocystis lobata*, *Lupinus polyphyllus*, *Zizania latifolia* и *Z. aquatica*, *Amelanchier spicata*, *Aronia mitschurinii*, *Cotoneaster lucidus*, *Physocarpus opulifolius*, *Sorbaria sorbifolia*.

Отметим, что на основе обобщения данных о встречах видов из Паспортов и Положений областных заказников и памятников природы, местных и организуемых ООПТ следует вывод о присутствии на каждой из них хотя бы одного из вышеуказанных видов.

Кроме перечисленных видов, на многих территориях также фиксировались встречи с прочими инвазионными растениями, к числу наиболее опасных из которых, на наш взгляд, относятся *Parthenocissus inserta*, *Elodea canadensis*, *Reynoutria* sp., *Arrhenatherum elatius*, *Bidens frondosa*.

Наиболее широко представленным в тенистых лесах видом является *Impatiens parviflora*, отмеченная нами в границах или на сопредельных землях более половины обследованных ООПТ. В настоящее время этот вид в большинстве случаев, вероятно,

оказывает существенное влияние не на сохранность редких видов, а на состав и структуру нижних ярусов некоторых сообществ субнеморальных, мелколиственных (ольшаников) и смешанных лесов ООПТ Московской области. Вместе с тем, за последние несколько лет роль недотроги в растительном покрове области существенно возросла, в первую очередь в связи с её массовым развитием в еловых лесах, поражённых короедом.

Практически на всех ООПТ, где есть значительные водные объекты («Озеро Осетриное», «Озеро Ситное», «Лесной массив на междуречье р. Ока и р. Осётр» и многие др.) и большинстве рек в области (в том числе р. Оке, Москве и их притоках) отмечен *Echinocystis lobata*. В ряде случаев, в результате воздействия этого вида существенным образом трансформированы прибрежные растительные сообщества.

К числу наиболее часто встречающихся видов принадлежат также *Acer negundo*, *Heracleum sosnowskyi*, *Solidago canadensis* и *S. gigantea*, *Impatiens glandulifera*, *Amelanchier spicata*. Клён ясенелистный, будучи одним из наиболее активных инвазионных видов Средней России, образует практически монодоминантные часто мертвопокровные сообщества по долинам рек, вытесняя местные, в том числе редкие и охраняемые, виды и трансформируя местообитания. Сохраняются в зарослях клена лишь сорные теневыносливые виды и сныть. Борщевик приурочен, преимущественно к залежам и опушкам на водораздельных пространствах и луговинам и лесам в долинах рек (чаще западной западной половины) области, где представляет наибольшую угрозу. Золотарники встречаются как небольшими группами по полянам и опушкам, так и местами образуют обширные сплошные заросли преимущественно по залежам в долинах рек. Недотрога железистая отмечена главным образом по берегам рек и сырым понижениям в их долинах, часто формируя монодоминантные сообщества. Встречи ирги колосистой приурочены к лесам самых разных типов: от ельников и сосняков до дубрав. Вид отмечается как единичными растениями, так и образуя мощный подлесок (чем зачастую приводит к обеднению нижележащих ярусов).

К числу территорий, где отмечено наибольшее число инвазионных видов, и которые можно признать вызывающими наибольшие опасения, принадлежат такие ООПТ, как «Долины рек Хрипани и Куниловки в п. Кратово», «Местообитание кортузы Маттиоли на выходах известняков в долине р. Москвы», «Лохин Остров», «Ключевое болото Кольчиха», «Черноголовский заказник», «Леса окрестностей АБС Павловская Слобода и озерно-болотный комплекс у с. Новинки» и др. Кроме того, на многих ООПТ отмечены крупные популяции отдельных инвазионных видов («Долина р. Уница», «Остепненные склоны и балочные леса по правому берегу долины р. Осетрик», «Кварталы 34, 35, 36 Свердловского лесничества («Муравей»))» и др.), что также позволяет считать их находящимися под угрозой.

В частности, на территории памятника природы «Местообитание кортузы Маттиоли на выходах известняков в долине р. Москвы», представляющего собой два узких участка вдоль берегов Москвы-реки, пойма и прилегающие склоны местами почти полностью заняты сообществами с заметным участием клёна ясенелистного или зарослями борщевика Сосновского, что приводит к сокращению популяций шалфея клейкого (*Salvia glutinosa*) и резухи повислой (*Arabis pendula*), включённых в Красную книгу Московской области (2008). По участкам с выходами грунтовых вод, к которым и приурочены обитание кортузы Маттиоли (*Cortusa matthioli*) и некоторых других редких видов, формируются монодоминантные заросли недотроги железистой.

На территории памятника природы «Лохин остров» – одной из важнейших ООПТ Подмосковья – происходит широкое внедрение под полог лесов ирги колосистой, реже – черёмухи виргинской (*Prunus virginiana*) и некоторых других видов. Отмечено, что это, а также увеличение участия недотроги мелкоцветковой в составе

травяно-кустарничкового яруса, привело к сокращению на Лохином острове численности целого ряда охраняемых растений, включённых как в федеральную (2008) (неоттианта клубучковая (*Neottianthe cucullata*)), так и в региональную (зимолюбка зонтичная (*Chimaphila umbellata*), гудайера ползучая (*Goodyera repens*), грушанка средняя (*Pyrola media*) и др.) Красные книги. На прилежащем к ООПТ участке поймы сформировались обширные заросли золотарников.

По характеру влияния инвазионных видов среди обследованных ООПТ выделяются несколько групп. Особую опасность инвазионные виды представляют для ООПТ, приуроченных к долинам малых и средних рек («Местообитание кортузы Маттиоли ...», «Левобережье р. Москвы на участке Тучково-Ожигово» и др.). Наиболее «пострадавшими» от инвазионных видов являются ООПТ, расположенные в непосредственной близости от городов или в их черте («Черноголовский заказник», «Лохин остров», «Серпуховской городской бор») и, в особенности, близ дачных посёлков (садовых некоммерческих товариществ) («Ключевое болото Кольчиха», «Муравей» и др.). Здесь местами отмечается максимальное для области разнообразие инвазионных видов, а сами они представляют очевидную угрозу охраняемым объектам.

В результате работы нами предложена бальная шкала оценки степени опасности того или иного вида для конкретной ООПТ. На основе интегральной оценки территорий по каждому из отмеченных на них видов возможна оценка угрозы сохранности их природоохранной значимости и сопоставление различных ООПТ. В настоящее время проводится апробация предложенной методики.

По итогам проделанного предварительного анализа можно заключить, что для существенной части подмосковных ООПТ инвазионные виды представляют реальную непосредственную угрозу. В целях предотвращения утраты популяций охраняемых в регионе видов растений и потери территориями их природоохранной значимости, необходима разработка комплекса мер по борьбе с инвазионными видами на ООПТ Московской области.

Список литературы

- Анненская Г.Н., Жучкова В.К., Калинина В.Р., Мамай И.И., Низовцев В.А., Хрусталёва М.А., Цесельчук Ю.Н. Ландшафты Московской области и их современное состояние. Смоленск: Изд-во Смол. гуманитар. ун-та, 1997. 296 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
- Красная книга Московской области (издание второе, дополненное и переработанное) / Ред. Т.И. Варлыгина, В.А. Зубакин, Н.А. Соболев. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2008. 828 с.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2008. 885 с.
- Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербаков А.В. Адвентивная флора Москвы и Московской области. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2012. 412 с.

ИНОРОДНЫЕ ВИДЫ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В ГОРОДСКИХ ЛЕСАХ ТЮМЕНИ

М.Н. Казанцева^{1,2}, П.А. Казанцев¹

¹Тюменский государственный университет, Тюмень, Россия,
kazantzevp@yandex.ru

²Институт проблем освоения Севера СО РАН, Тюмень, Россия,
MNKazantseva@yandex.ru

ALIEN SPECIES OF WOODY PLANTS IN URBAN FORESTS OF TYUMEN M.N. Kazantseva, P.A. Kazantsev

Вопрос об инвазиях чужеродных видов растений в естественные экосистемы различных регионов нашей страны и за рубежом в последнее время достаточно активно

обсуждается (Абрамова, 2012; Гусев, 2012; Борисова, 2016; Кондратьев и др., 2017; Сенатор и др., 2017 и др.). Авторы публикаций указывают на уже имеющиеся, а также возможные негативные последствия таких вселений, которые проявляются в изменении структуры и функционирования экосистем, утрате ими биологического разнообразия и уникальных местообитаний. В отдельных регионах России выпущены печатные издания со списками видов-вселенцев, получившие название «Черные книги флоры» (Виноградова и др., 2009). В 2016 году вышла в свет такая книга и для территории Сибири, включающая 58 видов сосудистых растений (Черная книга..., 2016).

Процесс вселения чаще всего связан с преднамеренным или случайным внесением чужеродных видов человеком в результате своей хозяйственной деятельности. Очевидно, что количество видов-вселенцев и масштабы их экспансии имеют наибольшие значения на территориях давно и активно осваиваемых. В связи с этим основная часть публикаций, посвященных проблеме инвазий чужеродных видов в нашей стране, приходится на ее европейскую часть. Для территории Тюменской области (Западная Сибирь) подобных работ пока мало, но проблема проявляет себя и здесь. Цель данной работы – изучение процессов вселения инородных видов древесных растений на территорию городских лесов города Тюмени.

Общая площадь городских лесов г. Тюмени составляет 2142,6 га. В их состав входят, как лесопарковый комплекс, обустроенный для отдыха населения, так и естественные природные сообщества. Естественные лесные насаждения представлены здесь сосняками (*Pinus silvestris* L.) и мелколиственными лесами зонального типа из березы повислой (*Betula pendula* Roth) и осины (*Populus tremula* L.). Кроме того, в пределах рассматриваемой территории встречаются суходольные луга, водоемы и антропогенно нарушенные участки с трансформированным растительным покровом, а иногда и лишенные растительности.

Большинство древесных растений инородного происхождения, осваивающие в настоящее время территорию городских лесов Тюмени – это так называемые «беглецы из культуры» – виды, используемые в озеленении улиц и скверов города, в создании лесных защитных полос или возделываемые местным населением не своих участках.

На протяжении ряда лет нами проводятся мониторинговые исследования на территории зеленой зоны Тюмени, с использованием маршрутных методов и на постоянных пробных площадях (Гашев и др., 2002). В результате этих исследований было отмечено 8 инвазионных видов древесных растений.

1. Клен ясенелистный – *Acer negundo* L. Североамериканский вид. Один из наиболее распространённых чужеродных видов, встречающийся во многих регионах России. Включен в Черную книгу флоры Сибири. Отличается быстрым ростом. Светолюбив. Часто встречается в больших количествах, в лесных (в основном, по опушкам и прогалинам), пойменных и антропогенных местообитаниях.

2. Тополь бальзамический – *Populus balsamifera* L. Еще один представитель североамериканской дендрофлоры, активно используемый в городском озеленении. Вне зоны культивирования встречается реже предыдущего вида. Светолюбив, потому приурочен, как правило, к открытым местам: обочинам дорог, опушкам, берегам водоемов. Под пологом леса почти не встречается.

3. Яблоня ягодная – *Malus baccata* (L.) Borkh. Восточно-Сибирский и Дальневосточный вид. Включен в Черную книгу флоры Сибири. Орнитофор, отличается теневыносливостью. Встречается поодиночке или группами по нарушенным местообитаниями и в лесных сообществах, где входит в состав кустарникового яруса. Часто совместно с аборигенными видами кустарников образует густой подлесок, преимущественно в сосновых лесах.

4. Ирга колосистая – *Amelanchier spicata* (Lam.) K. Koch. Культивируемый европейский вид. Включен в Черную книгу флоры Сибири. Орнитофор, достаточно теневынослив, может расти под пологом древостоев. Часто встречается в травяных

сосняках лесопарковой зоны. Распространяется из приусадебных участков местных жителей, где выращивается, как декоративное и ягодное растение.

5. Ясень пенсильванский – *Fraxinus pennsylvanica* Marshall. Североамериканский широколиственный вид. Помимо городских и лесопарковых насаждений этот вид используется в обсадке железной дороги, проходящей по территории города. Из всех мест культивирования происходит его распространение на сопредельные территории. Встречается в составе лесополос, по обочинам дорог, на пустырях, полянах, а также и под пологом древостоев.

6. Дуб черешчатый – *Quercus robur* L. (Fagaceae). Европейский широколиственный вид, восточная часть его ареала достаточно близко подходит к границам Тюменской области. Естественные дубовые насаждения встречаются в Красноуфимском районе Свердловской области, в 400 км от г. Тюмени. В настоящее время все представители этого вида, отмечаемые в лесах зеленой зоны города, происходят из культур дуба, созданных в лесопарковом поясе. Желуди активно распространяются птицами и отдыхающим населением.

7. Вяз гладкий – *Ulmus laevis* Pall. – Европейский широколиственный вид. Включен в Черную книгу флоры Сибири. На восток доходит до Уральских гор. Самые восточные естественные местообитания находятся в соседних с Тюменской областью Свердловской и Челябинской областях. Относительно теневынослив и зимостоек. Встречается как на открытых территориях, так и под пологом леса.

8. Клен остролистный – *Acer platanoides* L. Европейский широколиственный вид. В пределах естественного ареала является одной из главных пород садово-паркового строительства в России. В зеленых насаждениях Тюмени сравнительно редок. Растет быстро, теневынослив, относительно зимостоек. Встречается по открытым и затененным местообитаниям.

Таблица 1

Количество подроста разных видов деревьев и кустарников в сосняках на пробных площадях, тыс. шт./га

| Вид растения | №№ Пробных площадей | | | | | | Ср. | Встр., % |
|--------------------|---------------------|------|------|-----|------|-----|-----|----------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | | |
| Сосна обыкновенная | 0.3 | 23.3 | 6.8 | - | 14.0 | 0.7 | 7.5 | 83.3 |
| Береза повислая | 0.3 | - | 0.4 | - | - | - | 0.1 | 33.3 |
| Осина обыкновенная | 0.3 | - | 18.8 | 0.7 | - | 3.0 | 3.8 | 66.7 |
| *Дуб черешчатый | - | 1.3 | - | - | - | - | 0.2 | 16.7 |
| *Клен ясенелистный | 4.3 | 1.7 | 20.4 | 1.0 | - | 1.3 | 4.8 | 83.3 |
| *Яблоня ягодная | 0.3 | 1.3 | - | - | 0.3 | 0.7 | 0.4 | 66.7 |
| *Ирга колосистая | - | - | - | - | 0.7 | - | 0.1 | 16.7 |

Примечание. * – вид относится к заносным, «-» – вид на пробной площади не встречен; Ср. – среднее значение показателя, Встр. – встречаемость вида на пробных площадях.

Большинство отмеченных нами древесных вселенцев на данном этапе их внедрения в естественные природные сообщества нельзя назвать агрессивными захватчиками территории, ставящими под угрозу биологическое разнообразие городских лесов. Только два вида: клен ясенелистный и яблоня ягодная, образуя густые заросли, могут проявлять себя при этом, как виды–трансформеры. Этот термин был предложен для обозначения наиболее агрессивных заносных растений, которые способны изменять характеристики экосистем на значительной территории (Виноградова и др., 2009).

Наши исследования, проведенные в лесах с участием в подлеске яблони ягодной, показали, что в местах образования ею густого полога происходят значительные изменения в структуре и составе нижних ярусов леса. Проективное покрытие живым напочвенным покровом снижается в зависимости от сомкнутости

крон яблони на 70-90 % по сравнению с соседними участками леса, где она отсутствует. Уменьшение общего видового богатства составляет соответственно 12-80 %. Флористическое сходство с соседними участками, рассчитанное с помощью коэффициента Серенсона-Чекановского (Ksc) не превышает 50 % (18-41 %). Возрастает доминирование в сообществе отдельных, наиболее устойчивых к затенению видов растений.

Оба вида-трансформера представлены на рассматриваемой территории всеми возрастными категориями, начиная от всходов и заканчивая старыми, перестойными экземплярами. В составе подроста они наиболее часто встречаются в сосняках. В таблице 1 приведены результаты учета подроста древесных растений, проведенные нами на 6 пробных площадях в наиболее типичных для зеленой зоны Тюмени сосняках малинникового и разнотравного типа (Хайдукова, Казанцева, 2013). Как можно видеть, встречаемость подроста яблони и клена на разных участках сопоставима с таковой для аборигенных видов древесных растений – сосны, березы и осины. По количеству подроста клен ясенелистный уступает только основному лесообразователю – сосне обыкновенной. В то же время нужно заметить, что взрослые деревья клена под пологом древостоев встречаются редко. Этот светолюбивый вид, сосредотачивается в основном на открытых участках, поэтому на лесные экосистемы не оказывает такого существенного влияния, как яблоня.

Таблица 2

Количество и средняя высота подроста широколиственных видов деревьев на маршрутах учета

| Вид дерева | №№ и протяженность маршрутов | | | | | |
|----------------------|------------------------------|-------|-------------|-------|-------------|-------|
| | № 1 (1500 м) | | № 2 (500 м) | | № 3 (400 м) | |
| | кол-во, шт. | Н, см | кол-во, шт. | Н, см | кол-во, шт. | Н, см |
| Дуб черешчатый | 173 | 53.3 | 110 | 57.2 | - | - |
| Клен остролистный | 5 | 40.0 | 69 | 37.8 | - | - |
| Ясень пенсильванский | 25 | 144.0 | 27 | 35.1 | 57 | 72.6 |
| Вяз гладкий | 33 | 88.0 | 8 | 29.0 | 6 | 96.4 |

Большинство других видов-вселенцев встречаются в городских лесах Тюмени значительно реже. Представители широколиственных пород деревьев отмечены в основном вблизи их культурных посадок. Они представлены преимущественно подростом и молодыми экземплярами. Очевидно, расселение этих видов и внедрение их в состав естественных лесных сообществ находится на начальном этапе. Их активное естественное возобновление началось сравнительно недавно и связано, на наш взгляд, с происходящими климатическими изменениями (Казанцева, 2013). Более мягкие зимы, сокращение количества и интенсивности весенних заморозков позволяют подросту этих видов успешно переживать наиболее критичный для них период низких температур. В таблице 2 приводятся данные маршрутных учетов естественного возобновления широколиственных видов в лесопарковой части зеленой зоны Тюмени.

Преобладающими по численности являются молодые поколения подроста, высотой до 50 см. Однако, наличие и более старших поколений (в особенности у ясеня и вяза) указывает на принципиальную возможность успешного роста и развития деревьев широколиственных пород в современных климатических условиях нашего региона. Максимальный зарегистрированный возраст подроста составил: для клена 8-10 лет, для ясеня, дуба и вяза – 15-20 лет. Единичные деревья ясеня, имеющие семенное происхождение, уже вступили в период плодоношения.

Таким образом, на территории городских лесов Тюмени отмечаются процессы внедрения чужеродных видов древесных растений различного происхождения. Наиболее заметное трансформирующее влияние на естественные лесные экосистемы оказывает яблоня ягодная.

Список литературы

- Абрамова Л.Н. Экспансия чужеродных видов растений на Южном Урале (республика Башкортостан): анализ причин и экологических угроз // Экология. 2012. № 5. С. 324-330.
- Борисова Е.А. Инвазии древесных растений в природные сообщества верхневолжского региона // Российский журнал биологических инвазий. 2016. Т. 9. № 1. С. 24-30.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС, 2009. 494 с.
- Гашев С.Н., Алешина О.А., Арефьев С.П. Начальный этап мониторинга экосистем г. Тюмени и его пригородной зоны // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2002. №3. С. 11-23.
- Гусев А.П. Растительные инвазии и индикация экологического состояния ландшафта // Вестник Тюменского государственного университета. Экология и природопользование. 2012. № 12. С. 181-188.
- Казанцева М.Н. Естественное возобновление широколиственных пород деревьев в городских лесах Тюмени в связи с климатическими изменениями // Окружающая среда и менеджмент природных ресурсов. Тезисы докладов IV Международной конференции под ред. А.В. Соромотина и А.В. Толстикова. Тюмень, 2013. С. 67-69.
- Хайдукова А.Ю., Казанцева М.Н. Естественное возобновление древесных растений в пригородных сосняках г. Тюмени // Актуальные проблемы лесного комплекса. 2013. № 35. С. 135-138.
- Кондратьев М.Н., Евдокимова Д.П., Ларикова Ю.С. Роль инвазий чужеродных видов растений в лесные экосистемы // Актуальные проблемы лесного комплекса. 2017. № 47. С. 127-131.
- Сенатор С.А., Саксонов С.В., Васюков В.М., Раков Н.С. Инвазионные и потенциально инвазионные растения Среднего Поволжья // Российский журнал биологических инвазий. 2017. Т. 10, № 1. С. 57-69.
- Черная Книга флоры Сибири / ред. Ю.К. Виноградова, А.Н. Куприянов. Новосибирск: Гео, 2016. 439 с.

МОНИТОРИНГ ДИНАМИКИ ТРАВЯНО-КУСТАРНИЧКОВОГО ЯРУСА ПОСЛЕ ГИБЕЛИ ДРЕВОСТОЯ В ОЧАГЕ ПОРАЖЕНИЯ КОРОЕДОМ-ТИПОГРАФОМ

А.А. Каплевский, Н.Г. Уланова

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия,
Dron_of_geobot@list.ru

DYNAMICS OF GRASS AND MOSS LYER AFTER BARK-BEETLE OUTBREAK A.A. Kaplevsky, N.G. Ulanova

Изменение лесной растительности в очагах усыхания ели после вспышек численности короеда типографа (*Ips typographus*) до сих остается неизученным явлением, так как в европейской части России с конца XIX столетия не наблюдалось таких масштабных вспышек (Малахова, Лямцев, 2014; Маслов и др., 2014). В Московской области неожиданная вспышка массового размножения короеда типографа началась в 1999 г. и продолжалась до 2002 г. Вторая вспышка началась в 2009 г. после засушливого лета и достигла максимума в 2012 г. (Маслов и др., 2011; Уланова и др., 2011; Ермаков, Маслов, 2012). Массовое назначение сплошных санитарных рубок погибшего древостоя ели за несколько лет привело к увеличению площади сплошных вырубок, на которых произошло образование луговых сообществ. Альтернативный способ ведения лесного хозяйства (сохранение погибшего древостоя и естественное возобновление леса) возможен лишь в лесах, имеющих статус заповедности.

Выдвинута гипотеза: сохранение сухостоя ели в очагах усыхания древостоя ели после вспышки численности короеда-типографа позволяет сохранить лесное сообщество, близкое к исходному. В образовавшемся сообществе динамика фитоценоза будет направлена на восстановление лесного сообщества уже в первые годы после гибели древостоя.

Цель проведенных исследований – выявление особенностей изменения структуры фитоценоза ельника после гибели древостоя в сравнении с фитоценозами после вырубki сухостоя и исходным лесом.

На территории Звенигородской биостанции МГУ (Московская область) в 2013 г. рядом заложены три постоянные пробные площади (ППП) одинакового размера (800 м²) в ельнике зеленчуковом: с погибшим в 2012 году древостоем ели (короедник), на сплошной вырубке сухостоя ели зимой 2012-13 гг. и с живым древостоем ели (контроль). Исследования проведены в августе 2014, 2015 и 2016 гг. по единой методике. На ППП заложены по три трансекты длиной 40 м и шириной 40 см. На каждом метре трансект изучена корневая встречаемость видов травяно-кустарничкового яруса. Для её определения использована жесткая рамка размером 40x100 см, разделённая съёмными нитями на квадраты 20x20 см.

Проведена ординация описаний (встречаемости всех видов ТКЯ и мхов) площадок размером 0,4 м² методом DCA по трем ППП для трех трансект с построением динамических векторов с 2014 по 2016 г. Ординация проведена с помощью программы PCord, сравнение длин и знаков векторов - программ Excel и Statistica. Сравнительный анализ ТКЯ и мхов с контролем и между площадями двух технологий уборки сухостоя проведен с использованием статистических методов.

Ординация описаний позволила объективно оценить варьирование и степень различия растительности трех изученных фитоценозов. Полученные диаграммы (рис. 1) подтвердили наше априорное понимание процессов, проходящих после гибели древостоя в ельнике.

Большинство площадок исходного ельника образуют единое скопление, так как в лесу не выражена мозаичность ТКЯ и мохового покрова, ниже разнообразие описаний площадок. Наличие разброса площадок в неповреждённом короедом ельнике связано с тем, что там есть хорошо освещенные окна, в которых разрастается сныть.

Максимальная плотность площадок короедника соседствует с зоной локализации площадок контроля, т.е. различия во встречаемости видов ТКЯ и мохового покрова для ельника с погибшим древостоем и контрольной площади не велики.

Зоны расположения площадок ельника с погибшим древостоем ели и исходного фитоценоза перекрываются значительно, но их центры не совпадают. После гибели древостоя ели в ТКЯ и моховом покрове ельника не произошло значительных изменений. Несколько площадок из этого фитоценоза на ординационной диаграмме расположены в зоне площадок вырубki. Эти площадки находятся по краю ППП, где выше освещенность и были незначительные нарушения ТКЯ и почвы при уборке погибших деревьев с прилегающей территории.

При сравнении ординационных диаграмм за три последовательных года исследований можно отметить, что зона наибольшей плотности площадок ельника с погибшим древостоем ели в 2015-16 году размывается, но не совпадает ни вырубкой, ни с контрольной площадкой. Такое изменение положения площадок говорит о самобытности развития фитоценоза ельника после гибели ели.

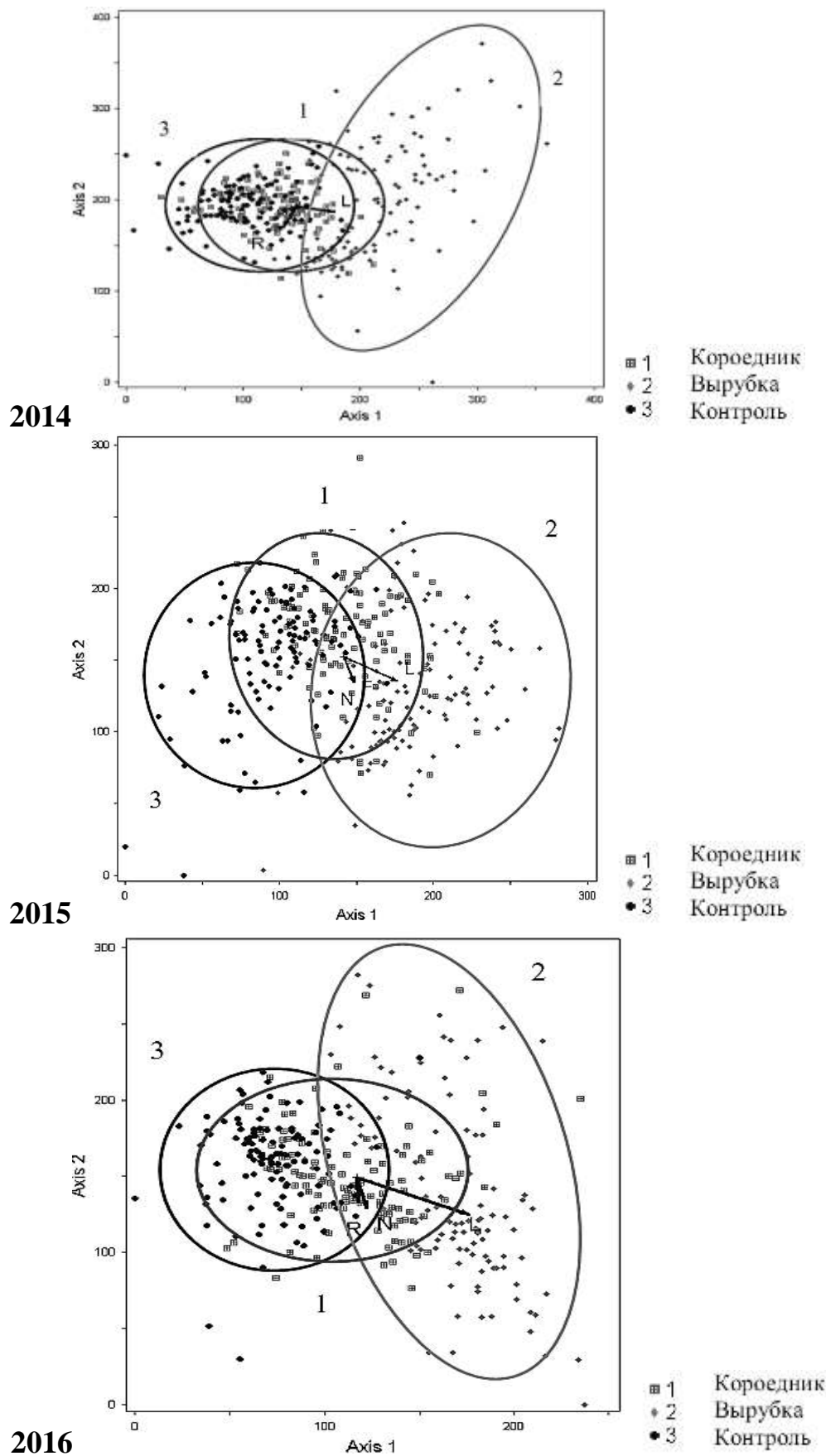


Рис. 1. Ординационные диаграммы растительности пробных площадей в 2014-2016 г.

Площадки вырубki в 2014 году образуют на ординационной плоскости отдельное крупное скопление, не пересекаются со скоплениями ельника с погибшим древостоем ели и нетронутого леса. Растительность вырубki более разнообразна, образует широкую область с большим числом отдельно расположенных участков. На вырубке выражена мозаичность ТКЯ, связанная с гетерогенностью экологических условий и разной степенью нарушенности почвы.

Со временем зона площадок вырубki на диаграмме размывается сильнее, чем зона короедника, судьба отдельных микросайтов оказывается различной, площадки короедника и контроля же имеют тенденцию к сходному развитию. Аналогичные исследования динамики ТКЯ и мохового покрова в лесах Чехии также выявили различия в динамике фитоценозов вырубki и короедника (Jonášová, Prach, 2008).

В динамике растительности в ельниках с живым и погибшим древостоем ели в первый год прослеживаются противоположно направленные тренды (рис. 2). Изменения растительности площадок вырубок разнообразны, при этом на ординационной плоскости вырубka расположена отдельно от контроля и короедника.

Для количественной оценки изменений по осям ординации были подсчитаны суммарные изменения координат. Для каждой площадки, участвовавшей в ординации подсчитана разность координат в 2014 и 2015 и 2015 и 2016 гг., т.е. получены координаты вектора изменения положения площадки. При суммировании проекций векторов для всех площадок на оси ординации вычислены суммарные смещения фитоценозов по осям для короедника, вырубki и контроля (табл. 1.).

В 2014-2015 гг. значимые различия динамических трендов обнаружены по осям 1 и 2 для ельника с погибшим древостоем ели и исходного фитоценоза. Направления векторов противоположны. Для векторов в ельнике с погибшим древостоем ели характерно постепенное увеличение по оси 1 и подъём по оси 2. Наиболее радикальные изменения ельника при гибели древостоя произошли в первый год в результате увеличения освещённости и всплеска доступного азота в почве.

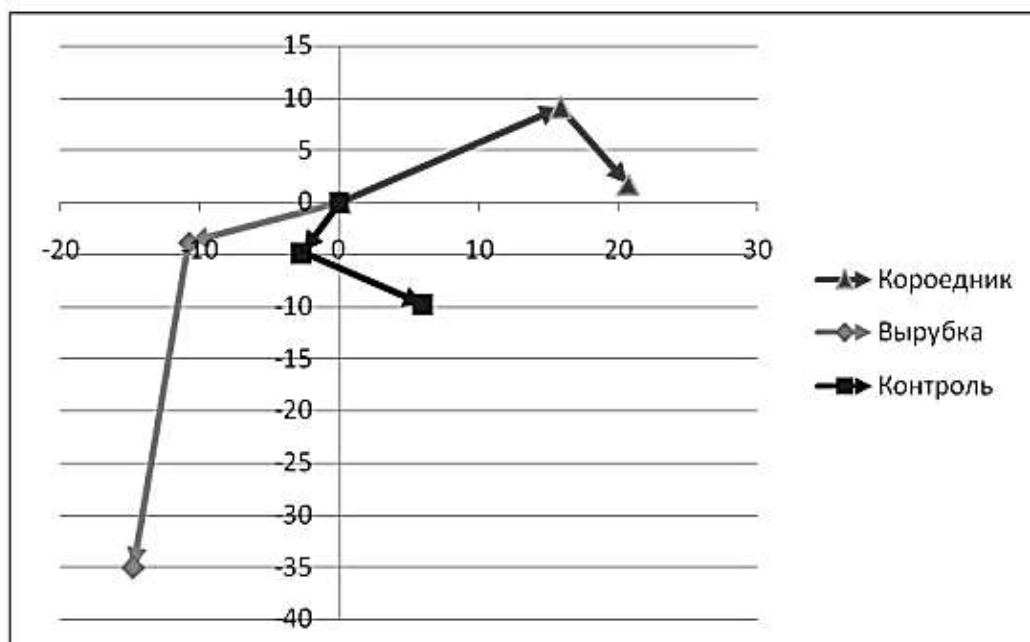


Рис. 2. Направления изменений растительности площадок трех экспериментальных фитоценозов в 2014-2016 гг.

Сравнение направлений векторов в контроле и на вырубке выявило незначительные отличия в 2014-2015 гг. при разных модулях. Серьезный динамический тренд по 2 оси отмечен в 2015-2016 гг. при значимых различиях динамических векторов для вырубки и контроля.

Направления развития фитоценоза короедника и контроля по оси 1 сходны, а по оси 2 противоположно направлены. На вырубке идет формирование луговой растительности с участками малинника.

На контрольной площадке произошло небольшое смещение векторов по обеим осям ординации. В контроле наблюдается разнонаправленная динамика, говорящая о стабильности сообщества.

Таблица 1

Суммарные смещения векторов вдоль осей и значимость отличий средних (t-test) от контроля для площадок по осям ординации в 2014-2016 гг.

| ППП | Года | Ось 1 | Ось 2 |
|-----------|-----------|------------------|-------------------|
| Короедник | 2014-2015 | 15.83**(p=0,000) | 9.15**(p=0,000) |
| | 2015-2016 | 4.84 (p=0,347) | -7.44 (p=0,554) |
| Вырубка | 2014-2015 | -10.76 (p=0,099) | -3.89 (p=0,859) |
| | 2015-2016 | -4.02**(p=0,002) | -31.14**(p=0,000) |
| Контроль | 2014-2015 | -2.72 | -4.90 |
| | 2015-2016 | 4.69 | -4.91 |

Общая динамика развития фитоценоза короедника направлена на восстановление сообщества, близкого к исходному. Большинство происходящих изменений в фитоценозе с сохранённым сухостоем ели носят количественный, а не качественный характер. Естественный ход восстановления сообщества ведет к формированию устойчивого широколиственного леса уже в первые годы после гибели елей. Заращение вырубки приводит к образованию мозаичного сообщества, значительно отличающегося от исходного.

Список литературы

- Малахова Е.Г., Лямцев Н.И. 2014. Распространение и структура очагов усыхания еловых лесов Подмоскovie в 2010-2012 годах // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. Т. 207. С. 193-201.
- Маслов А.Д., Комарова И.А., Котов А.С. 2011. Состояние и динамика очагов размножения короеда-типографа в Центральной России в 2010 и первой половине 2011 г. // Лесохоз. информация. Т. 1. С. 39-46.
- Маслов А.Д., Комарова И.А., Котов А.С. 2014. Динамика размножения короеда-типографа в Центральной России в 2010–2013 гг. и прогноз на 2014 г. // Лесохоз. информация. Т. 1. С. 38-46.
- Уланова Н.Г., Маслов А.А., Синичкина Д.С. 2011. Лесовосстановление на шестой год после усыхания ели в ельнике-кисличнике // Тр. Звенигор. биол. станции. Т. 5. С. 152-157.
- Jonášová M., Prach K. 2008. The influence of bark beetles outbreak vs. salvage logging on ground layer vegetation in Central European mountain spruce forests // Biological conservation. Vol. 141. P. 1525-1535.

ЭКОЛОГИЯ ЦВЕТЕНИЯ *SALVIA AUSTRIACA* JACQ. (КРАСНАЯ КНИГА РОСТОВСКОЙ ОБЛАСТИ) В УСЛОВИЯХ БОТАНИЧЕСКОГО САДА ЮФУ

Т.А. Карасёва

Южный федеральный университет, Ростов-на-Дону, Россия,
takaras@yandex.ru

FLORAL ECOLOGY OF *SALVIA AUSTRIACA* JACQ. (RED BOOK OF THE ROSTOV REGION) CULTIVATED IN SFU BOTANY GARDEN

T.A. Karasyova

Изучение биологии редких и угрожаемых видов растений как в природных популяциях, так и при культивировании *ex situ* – необходимое исходное условие разработки мер по их охране и восстановлению. Особое место при этом отводится исследованию экологии цветения и опыления охраняемых видов. Антэкологические исследования редких и исчезающих видов растений за последние полвека охватили широкий круг объектов (Демьянова, 2010, 2015). Тем не менее, подавляющее большинство видов растений региональных Красных книг до сих пор недостаточно изучено в отношении экологии цветения и опыления.

К числу таких видов принадлежит и шалфей австрийский (*Salvia austriaca* Jacq., сем. Lamiaceae). В Красной книге Ростовской области имеет статус 2а – сокращающийся в численности в результате изменения условий существования или разрушения местообитаний вид. На территории России данный вид произрастает только на юге европейской части страны (Ростовская область, Краснодарский край, респ. Крым). Паннонско-причерноморский степной вид, стержнекорневой травянистый многолетник (Карасёва, Федяева, 2014).

Репродуктивная биология шалфея австрийского ранее изучалась в различных аспектах. Е. В. Байковой (1996, 1998) описано префлоральное развитие соцветий, морфогенез соцветия и цветка, а также морфология флоральных структур *S. austriaca* в условиях интродукции в Новосибирской области. Рядом европейских исследователей осуществлялось изучение адаптивных механизмов опыления данного вида (Claßen-Vockhoff et al., 2004; Thimm, 2008). Показано наличие у *S. austriaca* гинодиэзии (Демьянова, 1985); изучена половая структура популяций вида (Демьянова и др., 1984). Однако целенаправленных антэкологических исследований шалфея австрийского ранее не проводилось. В этой связи была сформулирована цель настоящей работы: изучение экологии цветения *Salvia austriaca* как одного из важнейших аспектов репродуктивной биологии вида.

Исследование проводилось в 2015-17 гг. в искусственной популяции шалфея австрийского в питомнике редких и охраняемых растений Ботанического сада Южного федерального университета, г. Ростов-на-Дону. Популяция заложена в 2009 г. деляночным способом на площади около 400 кв. м. Изучение стадий жизни цветка и суточной ритмики раскрытия цветков выполнялось по методике А. Н. Пономарёва (1960) в период массового цветения (вторая половина мая), в 2017 г. наблюдения велись в течение всего периода цветения. Предварительное выявление полового полиморфизма в изучаемой популяции показало весьма незначительную долю женских растений и экземпляров с преобладанием пестичных цветков, которая в сумме составила не более 1,6 %. В этой связи изучению подвергались обоеполые растения и особи, имеющие малую примесь пестичных либо тычиночных цветков.

Результаты проведенного исследования показали следующее.

Порядок распускания цветков в соцветии. Соцветие шалфея австрийского – открытый брактеозный монотирс или дитирс из трёхцветковых цимоидов. Распускание

цветков главного соцветия происходит акропетально. У растений, соцветие которых построено по типу дитирса, зацветание главного соцветия опережает начало цветения боковых соцветий на 4 – 6 дней; завершение цветения главного и боковых соцветий происходит одновременно или с разницей, не превышающей 1 – 2 дня. Число пар цимоидов главного соцветия, несущих раскрытые цветки, на пике цветения популяции варьировало от 3 до 6, в среднем составляя 4,6.

В пределах отдельного цимоида центральный терминальный цветок, как правило, раскрывается раньше боковых, в среднем опережая их на одни сутки, тогда как развитие боковых цветков на осях второго порядка обычно происходит синхронно. Сроки распускания и фазы развития центрального и боковых цветков в парных цимоидах также обычно совпадают. Многочисленные отклонения от указанного порядка распускания цветков проявляются преимущественно в двух формах. Это более раннее развитие одного из боковых цветков цимоида, прохождение фаз развития которого приближается к срокам развития терминального цветка; а также опережающее прохождение фаз развития цветками одного цимоида по отношению к парному ему. Наблюдаемые отклонения связаны с особенностями температурного режима цветков, развитие которых идёт с опережением: в большинстве случаев отмечается их ориентация на юг, и интенсивный прогрев способствует более раннему прохождению фаз развития цветка.

Фазы развития цветка. Как и другим видам шалфея, изученным в отношении экологии цветения (Navarro, 1997; Jorge et al., 2014), цветкам *S. austriaca* свойственна протандрия. Распускание цветка сопровождается расхождением лопастей венчика и выходом пыльников и столбика с рыльцем из средней лопасти нижней губы. К этому моменту гнезда пыльников уже вскрыты вдоль адаксиальной стороны, тогда как лопасти рыльца, примыкающего к абаксиальной стороне пыльников, плотно сомкнуты. Такой характер взаимного расположения фертильных частей предотвращает автогамию при их исходном тесном контакте в начальной фазе цветения.

Дальнейшее развитие цветка включает последовательное прохождение им тычиночной и пестичной стадий, которые также могут быть подразделены на ряд фаз. Непосредственно после распускания выходящая за пределы венчика часть столбика осуществляет восходящее движение, в результате которого через 40 – 50 минут после раскрытия цветка столбик занимает вертикальное положение. На следующем этапе настические движения столбика носят возвратный характер и приводят его вначале в косо вверх направленное, затем в горизонтальное и далее в косо вниз направленное состояние. Лопастни рыльца в течение этого времени остаются плотно сомкнутыми, что позволяет рассматривать данные фазы как последовательные составляющие тычиночной стадии развития цветка. Их суммарная продолжительность для раскрывшихся утром цветков – от 3 до 6 и более часов. При свободном цветении за счёт работы посетителей пыльники обычно опустошаются в течение первых 1 – 1,5 часов после раскрывания цветка. Пыльники в ходе тычиночной стадии изгибаются на адаксиальную сторону, что способствует освобождению их от пыльцы. Вертикальное положение столбика обеспечивает максимальное удаление рыльца от заполненных пыльцой пыльников в тот период, когда активность насекомых-антофилов максимальна, что сводит к минимуму вероятность переноса пыльцы в пределах цветка. Длина столбика к моменту его возврата в косо вниз направленное положение за счёт продолжающегося роста, как правило, превышает длину тычинок, обеспечивая дистальное положение рыльца относительно пыльников и тем самым минимизируя возможность контактной автогамии.

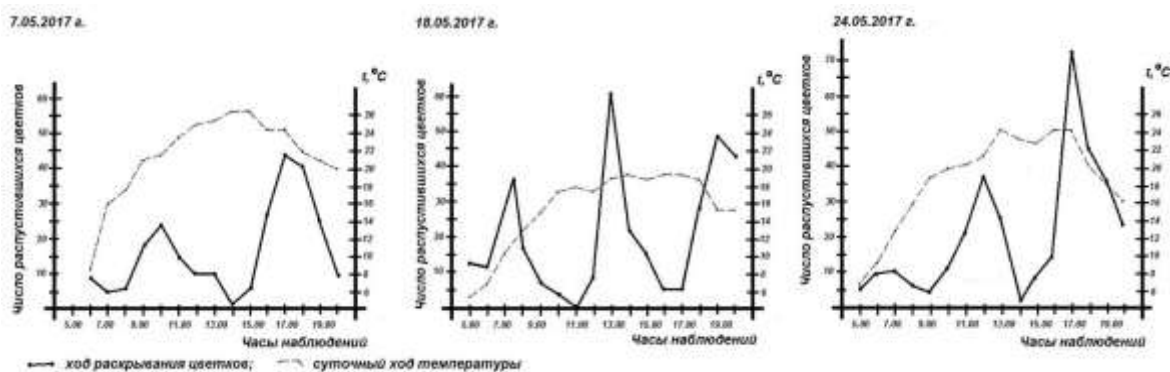


Рисунок. Суточная ритмика распускания цветков *Salvia austriaca* в 2017 г.

Началом пестичной стадии развития цветка можно считать выход средней части столбика из-под верхней губы венчика, что сопровождается его наклоном вперёд и движением рылец вниз, в сторону средней лопасти нижней губы венчика, таким образом, что рыльца опускаются почти до уровня зева венчика. Лопасты рылец к этому моменту расходятся, и рыльце последовательно проходит фазы вильчатого, якоревидного и закрученного. Удлинение столбика, выносящего закрученные лопасти якоревидного рыльца на уровень зева венчика, должно обеспечивать наилучший контакт с нагруженной пылью спинкой опылителя. Пыльники к этому моменту практически полностью освобождены от пыльцы, что позволяет предотвратить автогамию в пестичную фазу жизни цветка. Однако случайный перенос остающихся в пыльниках пыльцевых зёрен на лопасти рыльца пестика при их контакте не может быть полностью исключён. В целом пестичная стадия значительно продолжительнее тычиночной, занимая до полутора суток. Столбик и рыльца – наиболее долгоживущие части цветка; наблюдалось сохранение их жизнеспособности в увядшем, бесформенном некротизированном венчике, а также сохранение столбика в чашечке после опадения венчика.

Суточная ритмика распускания цветков. Цветки *S. austriaca* раскрываются круглосуточно, однако интенсивность их распускания в разное время суток различна (рисунок).

По результатам двух лет наблюдений, кривая суточного хода распускания цветков носит трёхвершинный характер, с максимумом, приходящимся на послеполуденные часы (16–20 часов) и дополнительными менее значительными пиками в раннеутренние и полуденные часы. Сложный суточный ход распускания цветков с несколькими локальными максимумами отмечался, в частности, у обоеполюх цветков *Salvia moldavica* (Демьянова, 2010). Наблюдаемая картина демонстрирует корреляцию суточного хода раскрывания цветков с суточной кривой хода температуры, однако эта корреляция носит неоднозначный характер. Можно предположить, что первый раннеутренний всплеск распускания цветков обусловлен восходом солнца и быстрым утренним подъёмом температуры, тогда как основной послеполуденный пик цветения может быть спровоцирован косым падением солнечных лучей и началом понижения температуры воздуха. Наблюдения в тёмное время суток не проводились, однако по отдельным данным распускание цветков продолжается и в первые часы после захода солнца.

Средняя продолжительность жизни цветка зависит от времени зацветания и при свободном цветении в целом варьирует от 1,5 суток для цветков, распустившихся ранним утром, до 2 – 2,5 суток для цветков, раскрывшихся в поздние вечерние часы.

Список литературы

- Байкова Е.В. Биоморфология шалфеев при интродукции в Западной Сибири. Новосибирск: Изд-во ЦСБС СО РАН, 1996. 118 с.
- Байкова Е.В. Морфология цветка некоторых шалфеев как отражение его адаптации к опылителям и основа системы рода // Бюлл. Моск. о-ва. испытателей природы. Отд. биол. 1998. Т. 103. Вып. 4.
- Демьянова Е.И. Распространение гинодиэзии у цветковых растений // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 10. С. 1289-1301.
- Демьянова Е.И. Антэкология. Пермь: Изд-во Перм. гос. ун-та, 2010. 116 с.
- Демьянова Е.И. О системах скрещивания у охраняемых растений Среднего Урала // Вестн. Перм. ун-та. Серия Биология. 2015. Вып. 2. С. 91-126.
- Демьянова Е.И., Мухлынина Э.Н., Козина Т.А. Половая структура природных популяций гинодиэцичных и двудомных растений Хомутовской степи // Экология опыления растений. Пермь: Изд-во Пермск. ун-та, 1984. С. 15-25.
- Карасёва Т.А., Федяева В.В. Шалфей австрийский – *Salvia austriaca* L. // Красная книга Ростовской области. Т. 2. Растения и грибы. Ростов н/Д.: Минприроды Рост. обл., 2014. С. 92.
- Пономарёв А.Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 9-19.
- Clafßen-Bockhoff R., Speck T., Tweraser E. et al. The staminal lever mechanism in *Salvia* L. (Lamiaceae): a key innovation for adaptive radiation? // Organisms, Diversity & Evolution. 2004. Is. 4. P. 189-205.
- Jorge, A., Loureiro, J., Castro, S. Flower biology and breeding system of *Salvia sclareoides* Brot. (Lamiaceae) // Plant Syst. Evol. 2014. Vol. 301. P. 1485-1497.
- Navarro L. Is the dichogamy of *Salvia verbenaca* (Lamiaceae) an effective barrier to self-fertilization? // Plant Syst. Evol. 1997. Vol. 207. P. 111-117.
- Thimm S.G. Pollen-placement and pollen-portioning in diverse *Salvia*-species: Diss... Doktor der Naturwissenschaften. Mainz, 2008. 98 p.

ПРИМЕНЕНИЕ СТРУКТУРЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПРИЗНАКОВ ДЛЯ ОЦЕНКИ СОСТОЯНИЯ ЗЛАКОВ

В.Е. Кардашевская

Северо-Восточный федеральный университет им. М.К. Аммосова, Якутск, Россия,
kardashevskaya_v@inbox.ru

APPLICATION OF STRUCTURE OF VARIABILITY CHARACTERISTICS FOR EVALUATION OF THE STATE OF GRASSES

V.E. Kardashevskaya

Целью исследования является подбор минимального числа наиболее информативных (ключевых) морфометрических параметров злаков для ускоренной оценки и организации мониторинговых исследований жизненного состояния их ценопопуляций (ЦП) в Центральной Якутии. Многолетние исследования проводили в долинах Средней Лены, Амги и Вилюй. Всего было исследовано 107 ЦП, в том числе 17 ЦП *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link, 34 ЦП *Psathyrostachys caespitosa* (Sukaczew) Peschkova, 22 ЦП *Agropyron cristatum* (L.) Beauv., 14 ЦП *Puccinellia jacutica* Bubnova, 11 ЦП *Festuca rubra* L. и 16 ЦП *Poa pratensis* L.

В каждой ЦП ежегодно в фазу цветения у 30-ти случайно отобранных среднегенеративных особей проводили учет морфометрии 32-34 параметров (рис. 1) и устанавливали соотношение их общей и согласованной изменчивости. Руководствовались подходом Н.С. Ростовской (2002): распределением признаков по сочетанию размаха варьирования признаков (общей изменчивости, оцениваемой коэффициентом вариации - CV, %) и уровня связей между ними (согласованной изменчивости, оцениваемой коэффициентом детерминации – R^2_{ch}) в зависимости от факторов среды на 4 группы признаков, или системных индикаторов: эколого-биологические, биологические, генотипические, экологические.

Объединенные в группы морфологические признаки видов представлены на рис. 1, 2 и табл. Видно, что группировка признаков по размаху варьирования и характеру силы связей в ЦП злаков показывает преобладание биологических (II) и генотипических (III) признаков. Так, биологические индикаторы у *Hordeum brevisubulatum* в 2007 г. составляли 33,3%, 2008 г. - 11,1%, 2009 г. – 40,8%, 2010 г. – 44,5%, 2012 г. – 43,8%, 2013 г. – 50,0%, 2014 г. - 38,9%, генотипические соответственно – 23,8, 51,9%, 48,1%, 37,0%, 37,5% 28,1%, 33,3%. Эколого-биологические признаки составляли 0-11,1%, экологические – 11,1-29,6%. У других исследованных видов также обнаружены аналогичные показатели распределения признаков по группам. У *Psathyrostachys caespitosa* к биологическим признакам в разные годы относятся от 19,4 до 45,2% морфологических признаков, генотипическим – 25,8-58,1%, эколого-биологическим - 0-6,5% и экологическим – 9,7-19,4%. У *Puccinellia jacutica* генотипических, 0-6,7% эколого-биологических и 11,1-33,3% в течение 6 лет отмечено от 20,0 до 67,0% биологических признаков-индикаторов, 25,9-40,0% экологических. Общая тенденция сохраняется у *Agropyron cristatum* (соответственно 45-63,6%, 18,2-36,4%, 0% и 18,2%), *Festuca rubra* (соответственно 0-5,3%, 34,7-41,4%, 31,0- 45,8% и 21,1-27,6%) и других видов. Таким образом, признаки с высоким уровнем как общей, так и согласованной изменчивости, относящихся к группе эколого-биологических индикаторов (I), составляют минимальное число. Эта группа в своей общей изменчивости зависит от условий среды и влечет за собой согласованные изменения всего комплекса признаков. В эту группу у некоторых видов попадают преимущественно репродуктивные признаки: число колосков (30), цветков (потенциальная семенная продуктивность) (31) и зерновок (реальная семенная продуктивность) (32) в соцветии (табл.).

Особое положение занимают слабо варьирующие признаки с сильными связями друг с другом, т.е. определяющие согласованные изменения всей морфологической системы растения. Эти признаки входят в группу биологических индикаторов (II), определяющих морфологическую структуру и общее состояние (жизненность) особей ценопопуляций и в небольшой степени зависящих от условий среды (рис. 1, 2).

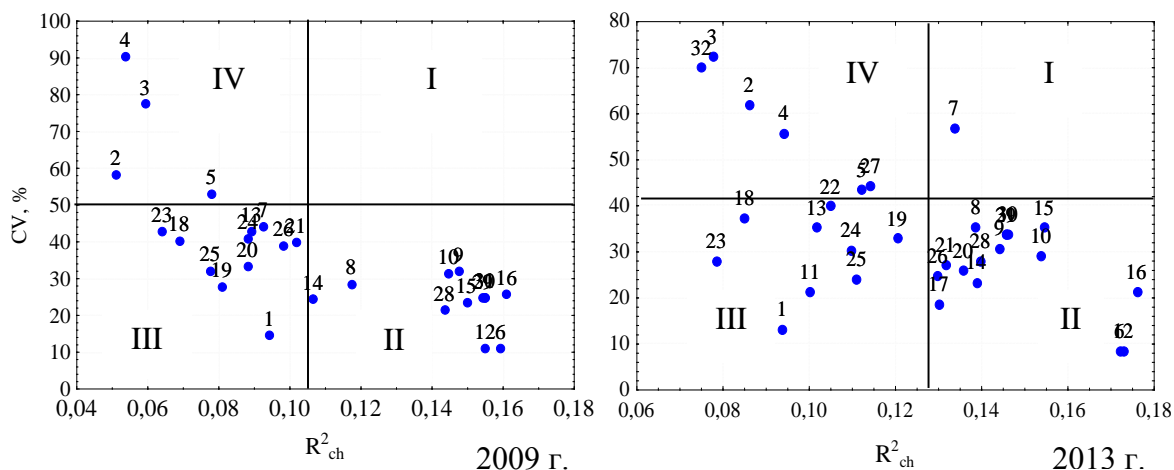


Рис 1. Структура изменчивости морфологических признаков средневозрастных генеративных особей и генеративных побегов *Hordeum brevisubulatum*:
 I – эколого-биологические признаки-критерии, II – биологические, III – генотипические, IV – экологические. Номера признаков: 1 - высота, 2 - число генеративных, 3 - розеточных, 3 - полурозеточных побегов, 5 - общее число побегов, 6 - число междоузлий на побеге, 7-11 - длина 1-5-го удлинённых междоузлий побега, 12 - число листьев на побеге, 13-17 - длина влагалищ 1-5 листьев, 18-22 – длина, 23-27 - ширина 1-5 листьев, 28 - длина соцветия, 29 - число узлов, 30 - колосков, 31 – цветков, 32 - зерновок в соцветии, 33 - число веточек, 34 - длина максимальной веточки соцветия.

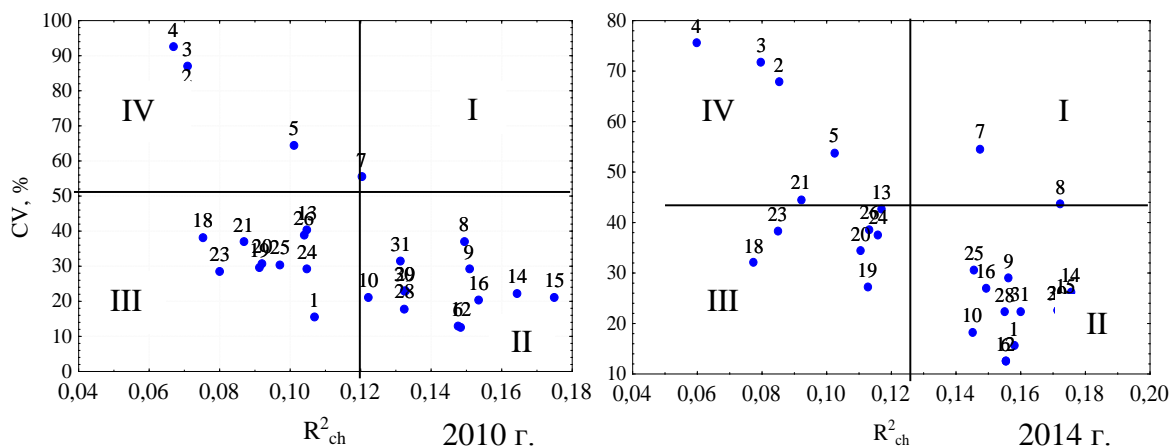


Рис. 2. Структура изменчивости морфологических признаков средневозрастных генеративных особей *Agropyron cristatum*: Обозначения, как на рис. 1.

На протяжении всех лет исследования группа биологических признаков-индикаторов *Hordeum brevisubulatum* включала 10 признаков, *Psathyrostachys caespitosa* – 8, *Puccinellia jacutica* и *Festuca rubra* – 9, *Agropyron cristatum*, *Poa pratensis* – 7 признаков (табл.). Однако только 3 признака являются общими для всех видов: длина соцветия (28 признак), длина влагалища 2-го (14) и 3-го (15) листьев (рис.1-2, табл.). Вместе с тем почти у всех видов ключевыми признаками (слабо изменчивыми и максимально детерминированными) являются размеры побега (длина 2-го и 3-го междоузлия) и листьев (длина влагалищ 2-4-го листьев и длина листовой пластинки 3-

го листа, 20 признак). Также часто в состав биологических индикаторов входят параметры семенной продуктивности – число колосков (30) и цветков (31) в соцветии. Все эти признаки являются ключевыми и характеризуют общий габитус и жизненное состояние особи и в целом ценопопуляции.

Таблица

Распределение морфологических признаков многолетних злаков по критериям

| Вид | Показатель* | Критерии | | | |
|-----------------------------------|-------------|-----------------------|-------------------------------|-------------------------------|---------------|
| | | Эколого-биологические | Биологические | Таксономические | Экологические |
| | | Признаки | | | |
| <i>Hordeum brevisubulatum</i> | 1 | - | 8,9,12, 14,15, 16,28,29,30,31 | 1,13,18,19, 23,24,25,26 | 2-5 |
| | 2 | 7 | 7,10,20,21,26,32 | 20,21,28 | 32 |
| <i>Psathyrostachys caespitosa</i> | 1 | - | 6,8,9,12,15, 28,29,30 | 10,16,18, 19,20,23, 24,26 | 2,3,5 |
| | 2 | 7,9,13,18, 20,31,32 | 1,14,16,20,25,31 | 1,13,21,25 | 7,21,31,32 |
| <i>Agropyron cristatum</i> | 1 | - | 6,12,14,15,28, 30,31 | 18,19 | 2-5 |
| | 2 | - | 8,9,10,16,20, 23-26,29 | 21,23,24, 25,26 | нет |
| <i>Puccinellia jacutica</i> | 1 | 32 | 1,6,8,14,15,16, 28,30,31 | 18,21,23 | 2-5 |
| | 2 | 21,30,31 | 9,12,19,20,24, 25,26 | 9,10,12,19,20,24,26, 29,33,34 | 7,10,13,18 |
| <i>Festuca rubra</i> | 1 | - | 1,6,10,12,14,15, 28,30,31 | 19,20,24,25 | 2,3,5 |
| | 2 | 8,9 | 29,32 | 8,9,13,18,21,23,26, 33,34 | 7 |
| <i>Poa pratensis</i> | 1 | 30,31,32 | 1,3,9,12, 14, 19, 20, 28 | 23,24,25 | 2,7,13, |
| | 2 | - | 6,29,33 | 10,15,29,33 | 6, 15 |

*Примечание: номера и названия признаков, как в рис. 1; показатели: 1 – перечень признаков особей, ежегодно входящие в данную группу критериев (индикаторов), 2 – часто встречающиеся в годы исследований.

Генотипические индикаторы (III) характеризуются низкими коэффициентами вариации и детерминации (рис. 1, 2), отличаются стабильностью и мало зависят от внешних условий, имеют таксономическое значение. У изученных видов в состав этой группы индикаторов входят длина 3-го или 4-го междоузлия (9, 10 признаки), длина влагалища (13), пластинок (18-21), ширина листьев (23-27), число веточек (33) и длина максимальной веточки (34) метелки.

Во все годы исследования в ценопопуляциях всех 6 видов злаков среди исследованных признаков высокую общую изменчивость, но слабо детерминированную с общей структурой растений, стабильно имеют важные количественные признаки – число генеративных (2), розеточных (3) и полурозеточных (4) и общее количество (5) побегов в особи (табл.). Эти экологические индикаторы, зависимые от действия факторов среды. Часто к экологическим индикаторам относятся параметры 1-го фитомера генеративного побега: длина междоузлия (6), влагалища (12) и

листовой пластинки (16), формирующиеся в раннелетний период с резкими перепадами температуры (табл.).

Таким образом, сравнение структуры изменчивости морфологических признаков и уровней связей между ними у 6 видов многолетних злаков выявляет ряд общих для них закономерностей. Наиболее изменчивые эколого-биологические системные индикаторы у многолетних злаков отсутствуют или их очень мало. К биологическим индикаторам, определяющим общее состояние особей, относятся значительное число морфологических признаков и «ключевыми» являются признаки, определяющие габитус растения (высота побега, число междоузлий и листьев, мощность соцветия – длина соцветия, число колосков, цветков, число и длина веточек метелки). К группе генотипических индикаторов относятся устойчивые таксономические признаки – длина и ширина листьев. Четкими экологическими индикаторами у злаков являются число генеративных и вегетативных побегов в особи и параметры первого удлиненного фитомера генеративного побега.

Опыт использования установленных 7 ключевых биологических признаков для выяснения жизненных состояний ЦП *Agrostis diluta* (Kurcz.) подтверждает объективность оценки состояний по минимальным признакам (Егорова, Кардашевская, 2016).

Полученные результаты использовали для оценки жизненного состояния ЦП *Hordeum brevisubulatum* двумя вариантами. Первый вариант по совокупности всех 36 учтенных морфометрических признаков, второй - по комплексу 14 признаков - 10-ти биологических и 4-х экологических индикаторов. Сравнение данных показывает, что в 2010-2013 гг. типы виталитетов, рассчитанные по двум вариантам, полностью совпадают. В 2014 г. абсолютного совпадения нет. Почти у половины (46,2%) ЦП типы виталитета совпадают, как у процветающих, так и депрессивных. Резкое несовпадение наблюдается у 23% ЦП: по первому варианту они относятся к процветающему типу, а по второму – к депрессивному. Остальные 30,8% ЦП по совокупности всех признаков были оценены как процветающие, а по комплексу биологических и экологических признаков – оказались равновесными. Таким образом, по второму варианту чуть более половины ЦП диагностируются с ухудшением состояния ЦП.

Вероятно, второй вариант показывает более объективную оценку состояния ЦП. Сопоставление с динамикой осадкой показывает, что в наиболее благоприятный по увлажнению вегетационный период 2012 г. и в самый засушливый 2013 г. типы виталитета ЦП по обоим вариантам совпадают.

В зависимости от целей и задач исследований можно использовать разные группы признаков. Для первичной ускоренной оценки состояния ценопопуляций предлагается использовать выявленные биологические признаки-критерии. Для выяснения влияния факторов внешней среды ограничиться учетом эколого-биологических и биологических признаков.

Список литературы

Ростова Н.С. Корреляции: структура и изменчивость. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2002. 308 с.
Егорова Н.Н., Кардашевская В.Е. Структура изменчивости морфологических признаков *Agrostis diluta* Kurcz. // Вестник СВФУ. 2016. №6 (56). С. 5-15.

ОСОБЕННОСТИ РОСТА СОСНЫ РАЗНЫХ КАТЕГОРИЙ ЖИЗНЕННОГО СОСТОЯНИЯ В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ ПРОИЗРАСТАНИЯ

П.Н. Катютин, Н.И. Ставрова, В.В. Горшков

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия

paurussia@binran.ru

THE GROWTH OF SCOTS PINE TREES OF DIFFERENT TYPES OF VITALITY IN THE NATURAL FORESTS

P.N. Katjutin, N.I. Stavrova, V.V. Gorshkov

Категории состояния широко используются при изучении естественной дифференциации деревьев (Бебия, 2000; Торлопова, Ильчуков, 2003; Ставрова, Горшков, Катютин, 2010) или при антропогенном воздействии (Miller, Millecan, 1971; Алексеев, 1989; Алексеев, 1990; Manual..., 1994; Ярмишко, Горшков, Ставрова, 2003). Однако исследователи очень мало внимания уделяют изучению взаимосвязи между состоянием растения и величиной радиального прироста (Dobbertin, 2005; Демидко, Кривец, Борисова, 2010).

С целью оценки объективности выделения категорий виталитета древесных растений по признаку плотности кроны исследованы особенности роста 80-летних особей сосны обыкновенной разных категорий жизненного состояния в древостое северотаежного сосняка лишайникового, не испытывающего внешнего антропогенного воздействия.

Исследование выполнено на Кольском полуострове в районе среднего течения реки Лива. Сбор полевого материала осуществлялся в сосновых лесах с давностью пожара 80 лет, а также на вырубке. В составе древесного яруса по характеристикам ассимиляционного аппарата и изменениям линейного прироста побегов были выделены особи по категориям состояния: здоровые, ослабленные, сильно ослабленные и усыхающие (Методы..., 2002). Для каждой категории состояния были отобраны модели с близкими морфометрическими показателями. Всего было исследовано 21 модельное дерево с диаметром ствола на высоте груди 14, 16 и 18 см. У каждой модели на электронных весах определяли массу ствола, массу живых и сухих сучьев, массу хвои (табл. 1). Измерение радиального прироста проводилось по общепринятым методикам (Шиятов, 1986; Methods..., 1990) по поперечным спилам ствола у основания и на высоте груди, а также на высоте 2, 4, 6 и т.д. м с использованием микроскопа МБС-10 и прибора LINTAB-6 с точностью 1/100 мм. На основании измеренных величин рассчитывался средний годичный радиальный прирост в течение 5-ти лет жизни особей.

Таблица 1

Относительная воздушно-сухая масса хвои у особей сосны обыкновенной разных категорий жизненного состояния

| Категория состояния | Число деревьев | М/Н | М/D _{1.3} | М/D ₀ |
|---------------------|----------------|-----------|--------------------|------------------|
| здоровые (вырубка) | 2 | 1,10±0,04 | 0,62±0,00 | 0,45±0,07 |
| здоровые | 4 | 0,54±0,06 | 0,40±0,04 | 0,30±0,03 |
| ослабленные | 5 | 0,33±0,04 | 0,27±0,03 | 0,21±0,02 |
| сильно ослабленные | 6 | 0,26±0,03 | 0,23±0,04 | 0,17±0,03 |
| усыхающие | 4 | 0,13±0,02 | 0,09±0,02 | 0,07±0,02 |

Примечание. М/Н – масса хвои, приходящаяся на единицу высоты ствола, кг/м; М/D_{1.3} – масса хвои, приходящаяся на единицу диаметра ствола на высоте 1.3 м, кг/см; М/D₀ – масса хвои, приходящаяся на единицу диаметра ствола у его основания, кг/см.

Величина радиального прироста модельных деревьев сосны в лесном сообществе в течение 80 лет колеблется на уровне 0,5–1,5 мм в год (рис. 1). Сопоставление кривых радиального прироста деревьев разных категорий состояния показывает, что изменения происходили достаточно синхронно на уровне 65–70 % и в период с середины 60-х по 80-е годы прошлого столетия скорость роста практически не различалась. После этого произошла дифференциация главным образом за счет подавления ростовых процессов и 5-кратного снижения величины прироста у усыхающих деревьев. За последние 40 лет у растений без признаков ослабления наблюдается период стабильного роста, у ослабленных и сильно ослабленных деревьев скорость роста снизилась в 1,5–2 раза. При этом во время заселения территории после пожара наибольшим приростом отличались особи, которые в настоящее время являются ослабленными и усыхающими, скорость роста которых в 2–3 раза превышала скорость роста здоровых и сильно ослабленных (рис. 1).

Для дерева, произрастающего на открытом месте, установлено, что на начальных этапах онтогенеза оно отличалось слабым ростом. Период стагнации прироста составлял 40 лет. В целом варьирование среднего прироста отмечено в пределах от 0,25 мм до 3,0 мм в год (рис. 1). Для растения с открытого места характерно снижение уровня согласованности в динамике роста до 55–65 % при сравнении с деревьями, произрастающими в условиях древесного полога, что обусловлено уменьшением конкурентных взаимодействий после антропогенного воздействия. После рубки отмечено изменение прироста по параболическому закону, когда после 10-кратного увеличения до максимума наблюдается плавное снижение. Несмотря на это за последние 5 лет скорость роста деревьев без признаков ослабления на вырубке и в лесу достоверно не различается.

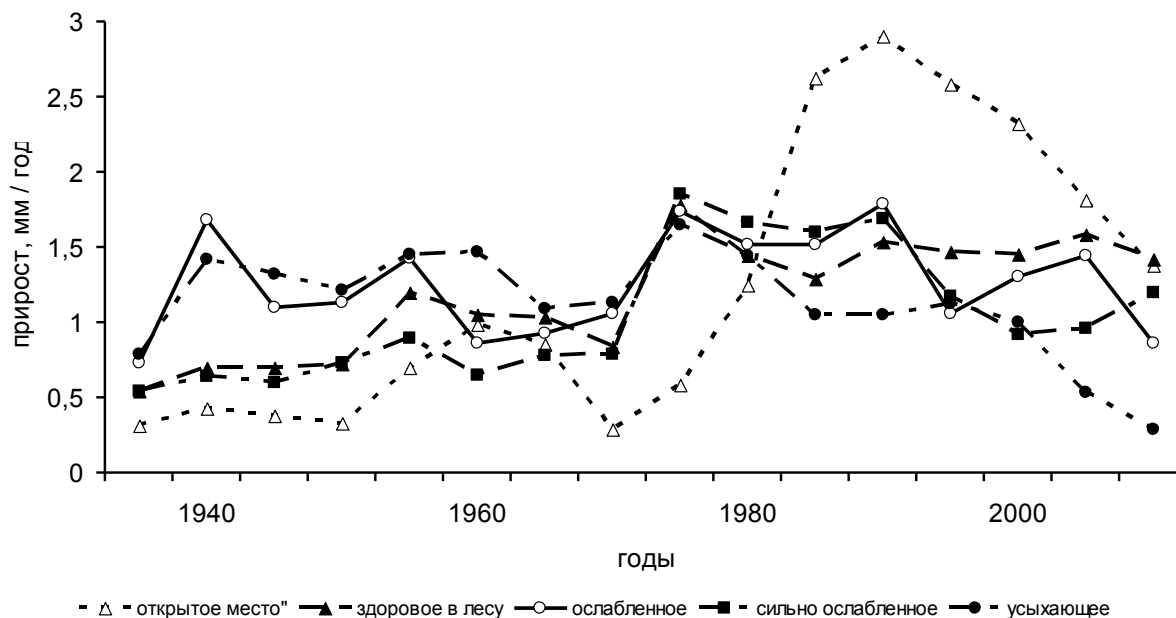


Рис. 1. Динамика радиального прироста у основания ствола деревьев сосны разного жизненного состояния

Модельные деревья достигли высоты 1,3 м в течение 10–15 лет в лесу и 25 лет на вырубке. Анализ прироста на высоте груди показал, что значения скорости роста деревьев разных категорий, произрастающих в лесном сообществе, в течение значительного времени совпадали (рис. 2). Как и с приростами у основания ствола, зарегистрировано снижение величины прироста усыхающих особей. Было установлено,

что за последние 20 лет скорость роста ослабленных и здоровых деревьев совпадает и составляет в среднем 0,90–0,95 мм, тогда как на вырубке без существенной конкуренции достигает 1,5 мм в год. Прирост сильно ослабленных и усыхающих особей за аналогичный период равен 0,55 и 0,4 мм в год соответственно.

Исследование значений прироста по спилам, отобраным на разных высотах ствола, подтвердило основные закономерности, полученные по основанию. Однако имеют место некоторые отличия.

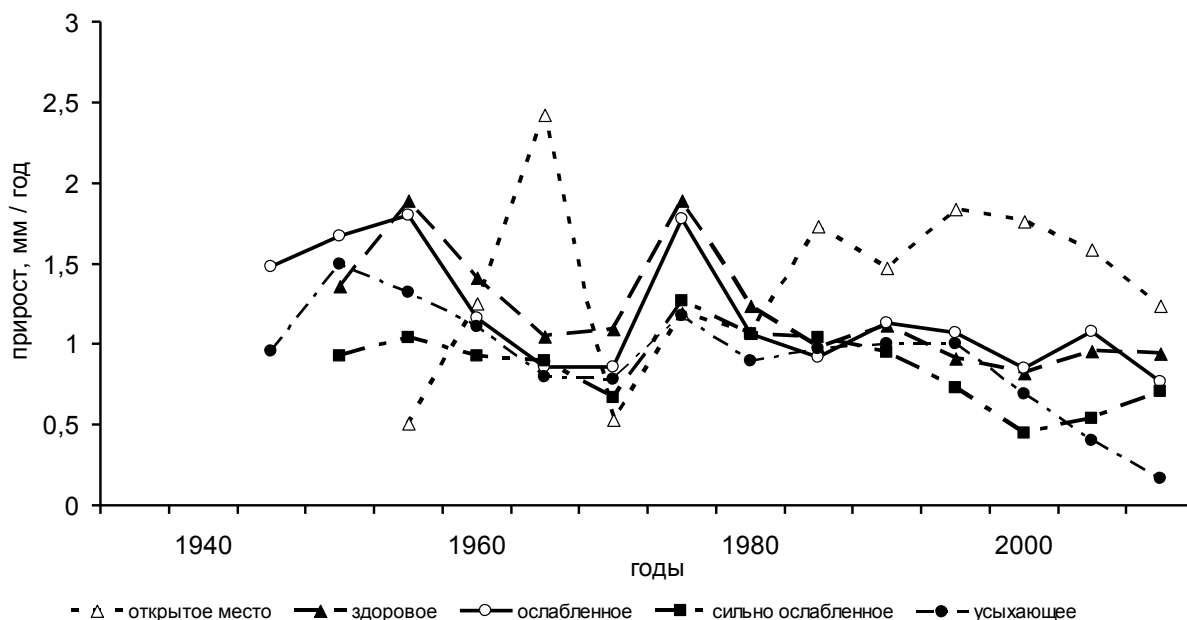


Рис. 2. Динамика радиального прироста на высоте груди деревьев сосны разного жизненного состояния

Исследование динамики радиального прироста сосны обыкновенной, различных категорий жизненного позволило сделать следующие выводы.

1. Интенсивность роста на начальных этапах при заселении территории после пожара не влияет на текущий ранг особей
2. Деревья, относящиеся к категории здоровых, произрастающие на вырубке и в составе древесного яруса, существенно (в 1,5–2 раза) отличаются по скорости роста.
3. Различие здоровых, ослабленных и сильно ослабленных особей с одинаковым диаметром на основе анализа данных среднего прироста за 5 лет статистически не доказано.

Работа выполнена в рамках плановой темы НИР БИН РАН № 01201458800.

Список литературы

- Алексеев А.С. Анализ экологической структуры популяций *Picea abies* (Pinaceae) в условиях атмосферного загрязнения // Ботанический журнал. 1990. Т. 75. № 9. С. 1277-1284.
- Алексеев В.А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. 1989. №4. С. 51–57
- Бибия С.М. Дифференциация деревьев в лесу, их классификация и определение жизненного состояния древостоев // Лесоведение. 2000. №4. С. 35-43.
- Демидко Д.А., Кривец С.А., Бисирова Э.М. Связь радиального прироста и жизненного состояния у деревьев кедра сибирского // Вестник Томского государственного университета. Биология 2010. № 4. С. 68–80.
- Методы изучения лесных сообществ. СПб, 2002. 240 с.
- Ставрова Н.И., Горшков В.В., Катютин П.Н. Динамика виталитетной структуры

ценопопуляций *Picea obovata* и *Betula pubescens* в процессе послепожарных сукцессий северотаежных еловых лесов // Ботанический журнал. 2010. Т. 95. № 11. С. 1550-1565.

Торлопова Н.В., Ильчуков С.В. Жизненное состояние коренных сосняков Печоро-Илычского биосферного заповедника // Лесоведение. 2003. № 3. С. 34–40.

Шиятов С. Г. Дендрохронология верхней границы леса на Урале. М.: Наука, 1986. 136 с.

Ярмишко В.Т., Горшков В.В., Ставрова Н.И. Виталитетная структура *Pinus sylvestris* L. в лесных сообществах с разной степенью и типом антропогенной нарушенности (Кольский полуостров) // Растительные ресурсы. Т. 39. Вып. 4. 2003. С. 1-19.

Dobbertin M. Forest growth as indicator of tree vitality and tree reaction to environmental stress: a review // European Journal of Forest Research. 2005. Vol. 124. № 4. P. 319-333.

Manual on methodologies and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forest. Hamburg, Prague. 1994. 177 p.

Methods of Dendrochronology. Applications in environmental sciences. Eds. Cook E., Kairiukstis L. Dordrecht: Kluwer Acad. Press., 1990. 394 p.

Miller P.R., Millecan A.A. Extent of oxidant air pollution damage to some pines and other conifers in California // Plant Disease. 1971. Vol. 55. P. 555-559.

МОНИТОРИНГ ЖИЗНЕННОСТИ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *TULIPA GESNERIANA* L. В НИЖНЕМ ПОВОЛЖЬЕ

А.С. Кашин, Н.А. Петрова, И.В. Шилова, А.С. Пархоменко, Е.В. Угольников
Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского,
Саратов, Россия, nasch-1@yandex.ru

MONITORING OF VITALITY OF *TULIPA GESNERIANA* L. POPULATIONS IN THE LOWER VOLGA REGION

A.S. Kashin, N.A. Petrova, I.V. Shilova, A.S. Parchomenko, E.V. Ugolnikova

Мониторинг популяций *Tulipa gesneriana* L. проводили в 2013–2016 гг. в 38 ценопопуляциях, произрастающих в Алгайском (Alg), Балаковском (Blk-1 и Blk-2), Балашовском (Bls), Дергачевском (Drg-1 и Drg-2), Энгельском (Eng), Ершовском (Ersh), Фёдоровском (Fdr), Хвалынском (Hvl-1 и Hvl-2), Ивантеевском (Ivn), Красноармейском (Krm и Krm-V), Новоузенском (Nvz), Озинском (Ozn), Пугачевском (Pgv-1, Pgv-2 и Sln), Перелюбском (Prl-1 и Prl-2), Питерском (Ptr), Ровенском (Rvn), Саратовском (Srt), Советском (Svt), Вольском (Vls) р-нах Саратовской обл.; Быковском (Blc), Даниловском (Dnl), Палласовском (Elт и Pls), Котельниковском (Ktl), Ленинском (Lnn), Михайловском (Mhl), Светлоярском (Tng) р-нах Волгоградской обл.; Ахтубинском (Bsk) р-не Астраханской обл.; Зимовниковском (Rst-1 и Rst-2) р-не Ростовской обл. и Приютненском (Klm) р-не Республики Калмыкия.

Состояние ценопопуляций оценивали с помощью индекса виталитета ценопопуляций (IVC) (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004). Жизненность, или виталитет растений, является важнейшим адаптивным механизмом, работающим на популяционном уровне (Ценопопуляции ..., 1988).

Средние температуры для периодов развития и массового цветения *T. gesneriana* (с 1 апреля по 15 мая) и сумма осадков, выпавших в этот период, рассчитаны с использованием данных архива метеостанций на сайте gr5.ru. Использованы базы данных по метеостанциям, ближайшим к исследованным популяциям (табл. 1). За время мониторинга, апрель-май 2014 и 2015 гг. были наиболее холодными (средняя $t = 10.4 - 10.5^{\circ}\text{C}$). Наиболее теплыми на всех метеостанциях оказались апрель-май 2013 г. (средняя $t = 12.8^{\circ}\text{C}$). Температура в этом сезоне была в среднем на $2-5^{\circ}\text{C}$ выше, чем в 2014 и 2015 г. В свою очередь последние два года были близкими в этом отношении

друг к другу. Сезон 2016 года занимает промежуточное положение (средняя $t = 12.1^{\circ}\text{C}$). Суммарное количество осадков в период роста и цветения *T. gesneriana* изменялись не аналогично средней температуре. Минимальное количество осадков отмечено в 2013 г. В 2014 г. этот показатель имеет среднее для лет наблюдения значение (48.5 мм), а в 2016 и 2015 гг. максимальное, внутри группы достоверно не различающиеся значения (58.5 и 60.9 мм, соответственно). Таким образом, самым засушливым был период апрель – первая половина мая в 2013 г. Засушливость погодных условий в этот период снижалась в ряду 2016 – 2014 – 2015 гг.

В годы наблюдения в целом в большинстве ценопопуляций вида имела место тенденция последовательного снижения виталитета от 2013 до 2015 г. и значительного улучшения состояния растений в них в 2016 г. (табл. 2). Так как 2013 и 2016 гг. характеризовались более высокой средней температурой ($>12^{\circ}\text{C}$) в период активной вегетации растений вида, напрашивается вывод о том, что такие температуры оказываются более благоприятными для развития растений *T. gesneriana*.

Таблица 1

Средняя температура и сумма выпавших осадков с 1 апреля по 15 мая
в местах мониторинга популяций *T. Gesneriana*

| Метеостанция или точка расчета погоды | 2013 | | 2014 | | 2015 | | 2016 | | Ценопопуляц ии |
|---|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------------------|
| | T, °C | Осадки, мм | T, °C | Осадки, мм | T, °C | Осадки, мм | T, °C | Осадки, мм | |
| Алгай | 13,3 | 29 | 7,7 | 46 | 10,6 | 60 | 12,1 | 39 | Alg |
| Балаково | 12,3 | 25 | 9,6 | 54 | 9,9 | 54 | - | - | Blk-1 |
| Балашов | 12,0 | 27 | 10,1 | 43 | 9,9 | 51 | 11,3 | 74 | Bls |
| Баскунчак | 14,5 | 15 | 13,0 | 40 | 12,2 | 36 | 13,7 | 83 | Bsk |
| Даниловка | 12,4 | 24 | 10,8 | 39 | 10,5 | 128 | 11,8 | 150 | Dnl |
| Дивное | 14,5 | 27 | 13,2 | 47 | 11,9 | 47 | 14,1 | 34 | Klm |
| Ершов | 12,2 | 44 | 9,3 | 38 | 9,6 | 55 | 11,4 | 37 | Drg-1 |
| Камышин | 13,1 | 34 | 10,5 | 45 | 10,7 | 94 | 12,0 | 55 | Blc, Lnn |
| Котельниково | 13,4 | 13 | 12,0 | 26 | 11,5 | 41 | 13,3 | 49 | Ktl |
| Красный Кут | 12,5 | 44 | 10,1 | 30 | 10,3 | 55 | 11,7 | 31 | Fdr, Ptr |
| Малые Дербеты | 13,8 | 11 | 12,6 | 182 | 12,0 | 31 | 13,5 | 46 | Tng |
| Маркс | 12,8 | 44 | 10,4 | 46 | 10,3 | 94 | - | - | Svt |
| Новоузенск | 12,8 | 27 | 10,4 | 32 | 10,5 | 61 | - | - | Nvz |
| Озинки | 12,3 | 30 | 9,4 | 60 | 9,7 | 57 | 11,3 | 72 | Drg-2, Ozn |
| Палласовка | 13,4 | 33 | 11,0 | 19 | 11,0 | 59 | 12,2 | 39 | Pls |
| Перелюб | 11,7 | 32 | 9,1 | 40 | 9,2 | 96 | 11,3 | 39 | Prl-1, Prl-2 |
| Пугачев | 12,0 | 31 | 9,4 | 56 | 9,5 | 60 | 11,4 | 46 | Pgv-1, Pgv-2, Ivn, Sln |
| Ремонтное | 13,7 | 34 | 12,5 | 21 | 11,1 | 40 | 13,4 | 58 | Rst-1, Rst-2 |
| Рудня | 12,8 | 55 | 10,6 | - | 10,5 | 120 | 11,7 | 49 | Krm-V |
| Свободный | 10,9 | 42 | 8,5 | 58 | 8,3 | 42 | 10,1 | 38 | Vls |
| Сплавнуха | 11,5 | 49 | 9,3 | 29 | 9,4 | 74 | - | - | Krm, Rvn |
| Фролово | 13,4 | 15 | 11,2 | 49 | 10,9 | 114 | 12,4 | 77 | Mhl |
| Хвалынский | 11,9 | 23 | 9,5 | 47 | 9,3 | 63 | 11,2 | 96 | Hvl-1 |
| Эльтон | 14,1 | 40 | 12,1 | 19 | 11,9 | 35 | 13,1 | 57 | Elt |
| Энгельс | - | - | 10,3 | - | 10,3 | - | - | - | Eng |
| Саратов | 12,8 | - | 10,2 | - | 10,0 | - | 11,6 | - | Srt |
| Среднее значение | 12.8± 0.19 | 31.2± 2.36 | 10.5± 0.29 | 46.3± 6.52 | 10.4± 0.20 | 65.3± 5.67 | 12.1± 0.21 | 58.5± 5.74 | |

Значения IVC изученных популяций *T. gesneriana*

| Условн. обозн. | IVC | | | | Условн. обозн. | IVC | | | |
|----------------|------|------|------|------|----------------|------|------|------|------|
| | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 | | 2013 | 2014 | 2015 | 2016 |
| Hvl-1 | - | - | 1,43 | 1,36 | Pgv-2 | 0,96 | 0,75 | * | * |
| Hvl-2 | - | - | - | 1,44 | Prl-1 | - | 0,70 | 0,74 | * |
| Vls | 1,02 | 1,05 | 1,07 | 1,10 | Prl-2 | - | - | - | 1,13 |
| Bls | - | - | - | 1,05 | Ersh | - | - | - | 1,07 |
| Srt | 0,92 | 0,82 | 0,60 | 0,89 | Svt | - | 0,85 | 0,81 | 0,90 |
| Krm | 0,79 | 0,90 | 0,91 | 0,99 | Eng | - | 1,00 | 0,92 | 1,11 |
| Krm-V | - | 1,03 | 0,95 | 1,09 | Ozn | 0,95 | 0,90 | 0,86 | 0,91 |
| Dnl | - | - | - | 1,40 | Fdr | 1,01 | 0,86 | 0,84 | 0,96 |
| Mhl | - | - | - | 1,05 | Drg-1 | - | 0,94 | 0,86 | 0,91 |
| Tng | - | - | 0,78 | - | Drg-2 | - | - | 0,96 | 1,22 |
| Ktl | - | - | 0,82 | - | Ptr | - | - | - | 1,00 |
| Rst-1 | - | - | 1,23 | - | Nvz | - | 1,04 | 0,99 | 1,10 |
| Rst-2 | - | - | 0,96 | - | Rvn | - | 0,86 | 0,79 | 0,93 |
| Klm | - | - | 1,11 | - | Alg | - | 1,05 | 0,82 | 1,18 |
| Ivn | - | - | 0,95 | 1,19 | Pls | - | 1,03 | 0,96 | 1,29 |
| Blk-1 | 1,06 | 0,85 | 0,94 | 1,17 | Elt | - | - | 1,16 | 1,31 |
| Blk-2 | - | 0,84 | * | * | Blc | - | - | 1,05 | 1,29 |
| Sln | - | - | 0,99 | 1,32 | Lnn | - | - | 1,16 | * |
| Pgv-1 | 1,04 | 0,85 | 0,82 | 1,02 | Bsk | - | - | 1,00 | - |

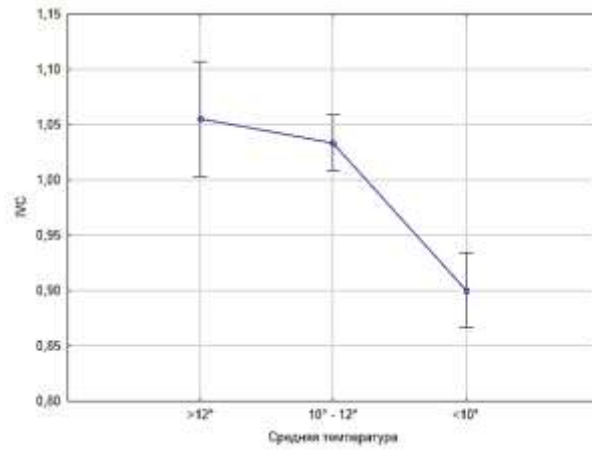
Примечание. * - в популяции не было достаточного количества генеративных растений, прочерк означает отсутствие данных. Полужирным шрифтом выделены ценопопуляции, подвергающиеся интенсивному выпасу либо рекреационной нагрузке.

По результатам дисперсионного анализа (табл. 3, рисунок), на показатель IVC оказывают влияние такие факторы, как антропогенная нагрузка (прежде всего, выпас высокой интенсивности), температура в период вегетации и характер генетического полиморфизма, в то время как влияние типа почв, количества выпавших осадков в период активной вегетации и структуры фитоценозов на этот показатель недостоверно.

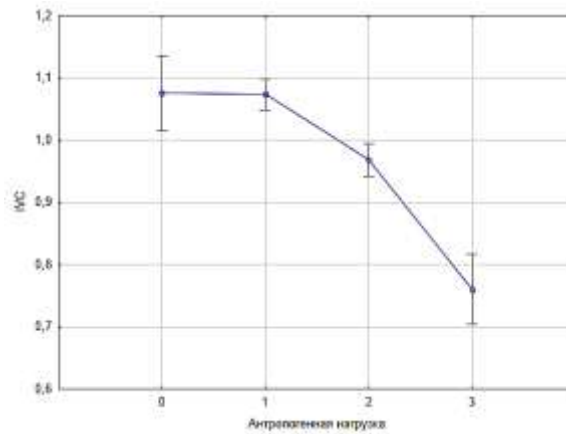
Таблица 3

Достоверность влияние внешних факторов на жизненность популяций (IVC) по результатам однофакторного дисперсионного анализа

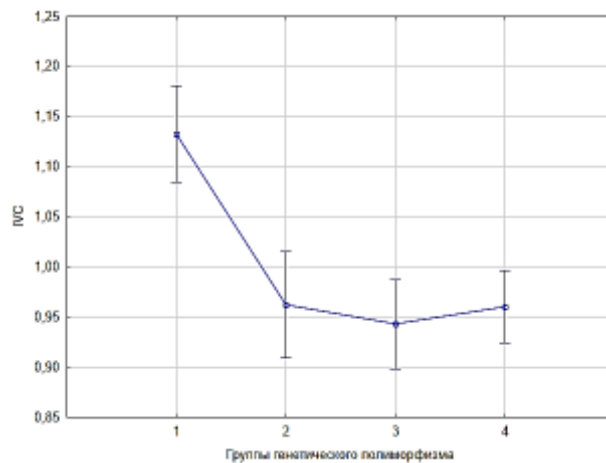
| Факторы | Степени свободы | Сумма квадратов | Средний квадрат | F _{факт.} | p | F _{0.5} |
|--|-----------------|-----------------|-----------------|--------------------|----------|------------------|
| Характер генетического полиморфизма | 3 | 0,27678 | 0,09226 | 3,580 | 0,020 | 2,79 |
| Тип почв | 5 | 0,286 | 0,057 | 2,114 | 0,073 | |
| Средняя температура в период вегетации | 2 | 0,31316 | 0,15658 | 5,817 | 0,005 | 3,09 |
| Сумма осадков в период вегетации | 3 | 0,08531 | 0,02844 | 0,929 | 0,432 | 2,70 |
| Антропогенная нагрузка в баллах | 3 | 0,65435 | 0,21812 | 9,889 | 0,000014 | 2,70 |
| Общее проективное покрытие сообщества | 3 | 0,08762 | 0,02921 | 1,002 | 0,396 | 2,70 |
| Количество видов в сообществе | 2 | 0,02840 | 0,01420 | 0,481 | 0,620 | 3,09 |



а



б



в

Рисунок. Влияние различных факторов на жизненность популяций (IVC):
 а – средняя температура, б – антропогенная нагрузка, в – генетический полиморфизм.

Известно, что температуры в регионе увеличиваются по градиенту в направлении с северо-запада на юго-восток, а количество выпадающих осадков – в обратном направлении (Пряхина и др., 2006). Однако, характер распределения ценопопуляций *T. gesneriana* по исследованной территории в отношении жизненности не соответствует этому градиенту. Это говорит о том, что более засушливые условия в период активной вегетации растений вида могут лишь усугублять проявление наблюдавшейся закономерности, но не определять её. Антропогенная нагрузка сказывается на жизненности популяций, но в целом не определяет наблюдающуюся закономерность изменчивости виталитета, так как этот фактор воздействует только на отдельные популяции. В то же время совпадение характера географического

распределения генетического полиморфизма (Кашин и др., 2016) и жизнеспособности популяций указывает на то, что своеобразие генофондов популяций оказывается ведущим фактором, приводящим к своеобразию географического их распределения по виталитету.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 16-04-00142.

Список литературы

Ишбирдин А.Р., Иимуратова М.М. Адаптивный морфогенез и экологические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии: Материалы докладов VII Всероссийского популяционного семинара (часть 2). Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН. 2004. С. 113-120.

Кашин А.С., Крицкая Т.А., Шанцер И.А. Генетический полиморфизм *Tulipa gesneriana* L. по данным ISSR маркирования // Генетика. 2016. Т. 52, № 10. С. 1134-1145.

Пряхина С.И., Фридман Ю.Н., Васильева М.Ю. Мониторинг климата Саратовской области // Изв. Саратов. гос. ун-та. Сер. Науки о Земле, 2006. Т. 6. Вып. 1. С. 15-18.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с.

МОНИТОРИНГ ИСКУССТВЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ *TRAPA NATANS* L. (TRAPACEAE) В САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

А.С. Кашин, И.В. Шилова, Н.А. Петрова, Л.В. Куликова

Саратовский государственный университет им.Н.Г. Чернышевского,
Саратов, Россия

MONITORING of ARTIFICIAL POPULATIONS of *TRAPA NATANS* L. (TRAPACEAE) IN the SARATOV REGION

A.S. Kashin, I.V. Shilova, N.A. Petrova, L.V. Kulicova

Trapa natans L. – реликтовый тропогенно-бореальный вид с дизъюнктивным, неуклонно сокращающимся ареалом. Включён в Приложение 1 к Бернской конвенции об охране дикой фауны и флоры и природных сред обитания в Европе, Европейский Красный список МСОП, а также в Красные книги стран Восточной Европы. В Российской Федерации включён в Красные книги ряда регионов, в том числе соседствующих с Саратовской областью. На территории Саратовской области вид исчез (Кашин и др., 2016).

Реинтродукция и расселение рогульника предпринимались в ряде регионов страны (Каршина, Трофимов, 1951; Матвеев, Шилов, 1996; Дробот, 1997; Печенюк, Радькова, 1998; Лесков, 2010).

За период с 2012 по 2014 гг. нами осуществлено 36 посевов в подходящие местообитания с целью создания искусственных популяций вида. Сбор плодов проводился в старичных озёрах поймы р. Хопёр в Волгоградской области. Плоды были высеяны в 27-и точках в реки Волжского (Волга, Терешка) и Донского (Медведица, Хопёр) бассейнов. Наиболее перспективной рекой для восстановления популяций *T. natans* на территории Саратовской области оказалась р. Хопёр (Кашин и др., 2016 г.).

В 2015 и 2016 гг. проведён мониторинг искусственно созданных популяций рогульника в р. Хопёр. В каждой популяции учитывалась общая численность розеток, отмечалось фенологическое состояние, проводились морфометрические измерения. Измеряли диаметр розетки, число листьев, длину и ширину листовой пластинки, длину черешка (для последних трёх параметров отбирались листья из «среднего пояса»), площадь одного листа и всех листьев розетки, число плодов (в том числе выполненных,

невыполненных, следов от опавших плодов), число цветков, массу одного плода. После измерений плоды возвращали в места сбора.

Таблица 1

Морфометрические параметры *Trapa natans* в искусственных ценопопуляциях р. Хопёр

| Параметры | | № ценопопуляции | | | | | |
|---|-------------------|-----------------------------------|---------------|----------------|---------------|---------------|---------------|
| | | 92 | 94 | 97 | 98 | 101 | 246 |
| 2015 | | | | | | | |
| Число розеток в ЦП, шт. | | 53 | 76 | 3 | 56 | 81 | 81 |
| Диаметр розетки, см | | $X_{cp} \pm S_x$, 30.11±1,12 | 31.68±1.24 | 26.67±6.69 | 32.82±0.81 | 27.88±1.83 | 30.97±1.58 |
| Число листьев, шт. | | $X_{cp} \pm S_x$, 21.43±0.93 | 30.67±1.34 | 20.67±6.17 | 29.40±0.72 | 23.40±1.38 | 23.47±1.47 |
| Длина листовой пластинки, см | | $X_{cp} \pm S_x$, 4.49±0.08 | 4.46±0.11 | 4.33±0.64 | 4.97±0.10 | 4.83±0.16 | 4.27±0.10 |
| Ширина листовой пластинки, см | | $X_{cp} \pm S_x$, 5.40±0.10 | 5.45±0.14 | 5.53±0.66 | 5.94±0.14 | 5.71±0.23 | 5.15±0.14 |
| Длина черешка, см | | $X_{cp} \pm S_x$, 7.10±0.25 | 7.86±0.31 | 5.87±5.2 | 7.55±0.28 | 6.17±0.39 | 6.29±0.27 |
| Площадь одного листа, см ² | | $X_{cp} \pm S_x$, 12.80±0.42 | 13.71±0.71 | 16.39±6.31 | 20.56±0.67 | 15.5±1.03 | 15.76±0.84 |
| Площадь всех листьев розетки, см ² | | $X_{cp} \pm S_x$, 228.40 ± 13.09 | 348.39± 25.01 | 307.11± 172.71 | 504.86± 23.14 | 341.39± 36.22 | 353.87± 35.74 |
| Число плодов, шт. | выполненных | $X_{cp} \pm S_x$, 1.72±0.22 | 3.20±0.37 | 1.67±0.67 | 2.33±0.27 | 0.57±0.22 | 2.67±0.36 |
| | невыполненных | $X_{cp} \pm S_x$, 5.75±0.31 | 6.43±0.40 | 4.67±1.33 | 7.20±0.41 | 5.23±0.67 | 5.30±0.48 |
| | следов от опавших | $X_{cp} \pm S_x$, 1.85±0.28 | 0.63±0.18 | 2.33±0.33 | 3.57±0.36 | 0.70±0.31 | 2.87±0.50 |
| | всего | $X_{cp} \pm S_x$, 9.26±0.47 | 10.53±0.63 | 8.67±1.86 | 12.97±0.66 | 6.57±0.89 | 10.83±0.74 |
| Число цветков | | $X_{cp} \pm S_x$, 1.36±0.21 | 1.27±0.27 | 0 | 1.77±0.23 | 4.23±0.54 | 0.90±0.23 |
| Потенциальная семенная продуктивность, шт. | | $X_{cp} \pm S_x$, 10.62±0.44 | 11.53±0.64 | 8.67±1.86 | 14.87±0.73 | 10.73±0,86 | 11.73±0.80 |
| Реальная семенная продуктивность, шт. | | $X_{cp} \pm S_x$, 3.56±0.37 | 4.10±0.42 | 4.00±0.58 | 5.90±0.51 | 1.27±0.40 | 5.53±0.60 |
| Урожай плодов, шт. | | 189 | 312 | 12 | 330 | 103 | 448 |
| Масса одного плода, г | | $X_{cp} \pm S_x$, 4.34±0.19 | 6.00±0.21 | 6.66±1.54 | 4.04±0.19 | 3.11±0.36 | 4.98±0.23 |
| 2016 | | | | | | | |
| Число розеток в ЦП, шт. | | 48 | 58 | | 83 | 130 | 300 |
| Диаметр розетки, см | | $X_{cp} \pm S_x$, 33,26±1,12 | 27,8±1,66 | | 31,49±0,91 | 38,4±1,6 | 24±1,32 |
| Число листьев, шт. | | $X_{cp} \pm S_x$, 27,98±1,03 | 29,41±1,44 | | 22,7±0,89 | 28,17±0,96 | 20,27±1,19 |
| Длина листовой пластинки, см | | $X_{cp} \pm S_x$, 4,56±0,1 | 3,76±0,15 | | 4,65±0,08 | 4,88±0,13 | 4,89±0,11 |
| Ширина листовой пластинки, см | | $X_{cp} \pm S_x$, 5,31±0,12 | 4,64±0,2 | | 5,60±0,11 | 5,69±0,17 | 5,70±0,18 |
| Длина черешка, см | | $X_{cp} \pm S_x$, 4,73±0,23 | 5,30±0,32 | | 5,08±0,17 | 5,04±0,26 | 6,64±0,26 |
| Площадь одного листа, см ² | | $X_{cp} \pm S_x$, 15,07±0,65 | 14,01±1,22 | | 18,16±0,8 | 20,66±1,02 | 17,95±0,99 |
| Площадь всех листьев розетки, см ² | | $X_{cp} \pm S_x$, 373,55±23,87 | 350,55±41,88 | | 353±23,52 | 535,01± 34,65 | 294,89± 25,98 |
| Число плодов, шт. | выполненных | $X_{cp} \pm S_x$, 3,45±0,35 | 3,48±0,44 | | 2,48±0,25 | 3,13±0,6 | 1,50±0,37 |
| | невыполненных | $X_{cp} \pm S_x$, 5,50±0,36 | 3,96±0,35 | | 3,76±0,25 | 4,30±0,47 | 7,03±0,48 |
| | следов от опавших | $X_{cp} \pm S_x$, 0,48±0,18 | 0,07±0,05 | | 0,85±0,18 | 0,13±0,1 | 3,07±0,57 |
| | всего | $X_{cp} \pm S_x$, 9,43±0,55 | 7,52±0,61 | | 6,98±0,35 | 7,57±0,89 | 11,60±0,71 |
| Число цветков, шт. | | $X_{cp} \pm S_x$, 1,78±0,25 | 1,78±0,30 | | 2,5±0,29 | 6,5±0,42 | 0,23±0,13 |
| Потенциальная семенная продуктивность, шт. | | $X_{cp} \pm S_x$, 11,15±0,64 | 9,30±0,69 | | 9,59±0,50 | 14,07±0,71 | 11,83±0,72 |
| Реальная семенная продуктивность, шт. | | $X_{cp} \pm S_x$, 4.05±0.40 | 3.56±0.45 | | 3.26±0.24 | 3.27±0,62 | 4.57±0.71 |
| Урожай плодов, шт. | | 194 | 206 | | 270 | 425 | 1371 |
| Масса одного плода, г | | $X_{cp} \pm S_x$, 4,58±0,13 | 4,82±0,17 | | 4,60±0,13 | 5,56±0,21 | 4,78±0,29 |

Потенциальная семенная продуктивность определялась путём суммирования показателей числа плодов и числа цветков; реальная семенная продуктивность определялась путём суммирования числа плодов. Урожай вычислен путём перемножения реальной семенной продуктивности на число розеток в популяции.

Виталитетная структура оценивалась по индексу виталитета особей в популяции (*IVI*) и индексу виталитета популяции (*IVC*). Ключевые признаки отбирали с применением корреляционного анализа. Отобрано семь признаков со значением r больше 0,50. Результаты представлены в виде виталитетных спектров ценопопуляций. Виталитетный тип ценопопуляции определялся с использованием критерия Q . Для оценки степени процветания или депрессивности ценопопуляции использовали индекс I_Q . Размерная пластичность вида рассчитана с использованием индекса *ISP* (Методы..., 2015). Приводимые данные достоверны при уровне значимости $P \leq 0,95$.

В сентябре 2015 г. нами исследовано шесть популяций в р. Хопёр, в сентябре 2016 г. - пять популяций в той же реке. Результаты морфометрических измерений представлены в табл. 1.

В 2015 г. в подавляющем большинстве воссозданных популяциях *T. natans* в реках Хопёр и Терешка особи обладали более крупными розетками, сходным или большим количеством листьев, сходными размерами листовой пластинки, сходными или более длинными черешками по сравнению с аналогичными параметрами особей из естественных популяций (Кашин и др., 2016). При этом наиболее многочисленными розетками выделялись ЦП 101, 246 и 94. По числу наиболее высоких показателей отличалась ЦП 98: большинство растений имели крупные розетки с многочисленными крупными листьями, наибольшей была потенциальная и реальная семенная продуктивность. К данной популяции приближалась по показателям ЦП 94. По урожаю плодов ЦП 246 превзошла остальные популяции. Всего три небольшие розетки с небольшим числом листьев на коротких черешках развилось в ЦП 97. Однако в данной популяции, несмотря на минимальную потенциальную семенную продуктивность, вызрели самые тяжёлые плоды.

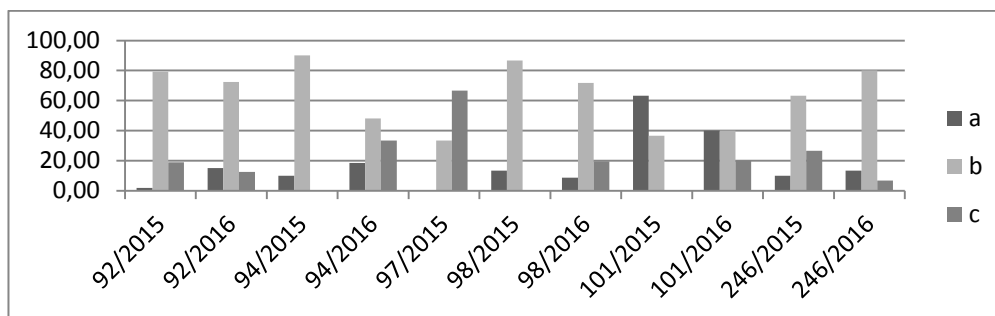


Рис. 2. Виталитетные спектры популяций *T. natans* в 2015 и 2016 гг. По оси абсцисс – классы виталитета, по оси ординат – доля особей отдельных классов, %.

В 2016 г. в самой малочисленной ЦП 97 розеток не было обнаружено. В ЦП 92 и ЦП 94 число розеток несколько снизилось, а в ЦП 98, 101, 246 – заметно возросло, особенно – в последней. Значения многих параметров в ЦП 94 и ЦП 98 понизились. Напротив, в ЦП 101 и ЦП 246 многие параметры имели максимальные значения. Максимальной потенциальной семенной продуктивностью была в ЦП 101. Наибольшее число вызревших плодов отмечено в ЦП 92 и ЦП 94, а в ЦП 246 большая часть зрелых плодов опала. Ранее нами отмечалось, что в естественных популяциях рогульника, произрастающих несколько южнее, в Волгоградской области, к середине сентября все растения успевают отцвести (Кашин и др., 2016). В течение двух лет наблюдений за

искусственными популяциями в р. Хопёр на территории Саратовской области в середине сентября во всех их отмечены цветущие экземпляры. Число вызревших плодов на отдельном экземпляре в 2016 г. было несколько большим, чем в 2015 г. Однако урожай плодов не во всех популяциях увеличился. В ЦП 92 урожай остался на одном уровне, а в ЦП 94 и ЦП 98 наблюдалось некоторое снижение урожая. Самый большой урожай плодов отмечен в ЦП 246 (1371 шт.) – в три раза выше, чем в 2015 г. Достаточно велик был урожай и в ЦП 101 (425 шт.), превысивший прошлогодний в четыре раза.

Виталитетные спектры в течение лет наблюдений менялись, но в большинстве случаев популяции оставались процветающими (рис.2, табл. 2). Одна популяция, будучи депрессивной в 2015 г., к 2016 г. исчезла.

Таблица 2

Характеристики жизненности и виталитетный тип искусственных популяций *T. natans*

| № ЦП | Год | Доля особей по классам виталитета, % | | | IVC | $I_Q = (a+b)/2c$ | Q | Виталитетный тип ценопопуляции |
|-----------------------------|------|--------------------------------------|-------|-------|------|------------------|-------|--------------------------------|
| | | a | b | c | | | | |
| 92 | 2015 | 1,89 | 79,25 | 18,87 | 0,93 | 2,15 | 40,57 | процветающая |
| | 2016 | 15 | 72,5 | 12,5 | 0,96 | 3,5 | 43,75 | процветающая |
| 94 | 2015 | 10 | 90 | 0 | 0,99 | - | 50 | процветающая |
| | 2016 | 18,52 | 48,15 | 33,33 | 0,87 | 1 | 33,33 | равновесная |
| 97 | 2015 | 0 | 33,33 | 66,67 | 0,87 | 0,25 | 16,67 | депрессивная |
| 98 | 2015 | 13,33 | 86,67 | 0 | 1,26 | - | 50 | процветающая |
| | 2016 | 8,70 | 71,74 | 19,57 | 0,95 | 2,06 | 40,22 | процветающая |
| 101 | 2015 | 63,33 | 36,67 | 0 | 0,96 | - | 50 | процветающая |
| | 2016 | 40 | 40 | 20 | 1,22 | 2 | 40 | процветающая |
| 246 | 2015 | 10 | 63,33 | 26,67 | 1,02 | 1,38 | 36,67 | процветающая |
| | 2016 | 13,33 | 80 | 6,67 | 0,98 | 7 | 46,67 | процветающая |
| ISP = IVC_{max}/IVC_{min} | | | | | 1,45 | | | |

Таким образом, большинство искусственно созданных в р. Хопёр популяций *T. natans* в течение двух лет наблюдений проявили себя как процветающие. В общем они имели высокую жизненность. Половина популяций значительно увеличили свою численность и урожай плодов.

Список литературы

- Дробот В.И. Состояние популяций водяного ореха *Trapa natans* L. s l. и некоторые итоги его расселения в Республике Марий Эл // Вопросы прикладной экологии (природопользования), охотоведения и звероводства: мат-лы науч. конф. Киров, 1997. С. 22-24.
- Каршина Л.Е., Трофимов М.М. О возможности культуры чилима в дельте р. Волги // Бюллетень МОИП. Отд. биологии. 1951. Т. LVI(1). С. 94-96.
- Кашин А.С., Петрова Н.А., Шилова И.В., Куликова Л.В. Перспективы реинтродукции *Trapa natans* (Traraseae) в Саратовской области // Растительные ресурсы. 2016. Вып. 4. С. 47-62.
- Лесков А.П. Экология и биология *Trapa natans* L. (восточное Забайкалье) // Ученые записки Забайкальского государственного университета. Серия: Естественные науки. 2010. Вып. 1. С. 140-146.
- Матвеев В.И., Шилов М.П. Водяной орех: проблемы восстановления ареала вида. Самара: СамГПУ, 1996. 184 с.
- Методы изучения ценопопуляций цветковых растений [Электронный ресурс]: учебно-методическое пособие для магистров биологического факультета. / А.С. Кашин, Т.А. Крицкая, Н.А. Петрова, И.В. Шилова. Саратов, 2015. 127 с.
- Печенюк Е.В., Радькова Н.А. Восстановление численности *Trapa natans* (Traraseae) в пойменном водоеме реки Хопер // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 9. С. 70-75.

ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ ВО ФЛОРЕ ОДЕССЫ

С.Г. Коваленко, Т.В. Васильева, В.В. Немерцалов

Одесский национальный университет им.И.И. Мечникова, Одесса, Украина,
tvas@ukr.net

ALIEN SPECIES IN ODESSA FLORA

S.G. Kovalenko, T.V. Vasylyeva, V.V. Nemertsalov

Понятие «чужеродные виды» достаточно разноплановое и имеет много аспектов. Комиссия по выживанию видов МСОП (КВВ) - ГСИБ опубликовали "Руководство МСОП по предотвращению потерь, вызванных чужеродными инвазивными видами". Оно было утверждено на 5-ом совещании Совета МСОП (Гланд, Швейцария, февраль 2000). В этом документе значится: «Чужеродный вид (синонимы: ненативный, неаборигенный, иноземный, экзотический) - это вид, подвид или низший таксон, внедренный за пределы его начального или нынешнего распространения; включает любые части, гаметы, семена, яйца, или отростки таких видов, которые могут выжить и самостоятельно воспроизводиться».

Изучению таких видов уделяют внимание разные исследователи (Виноградова и др., 2009; Протопопова, 1991; Чужорідні види..., 2017; Lososova at all., 2011; Capotorti at all., 2013). Мы считаем вид чужеродным, если за пределами своего естественного ареала он проник на данную территорию самостоятельно или был интродуцирован. Как указывал Ю.Ю. Дгебуадзе (2002), вселения чужеродных видов могут происходить в результате «естественных перемещений, связанных с флуктуациями численности и климатическими изменениями; интродукции...полезных организмов; случайных заносов...с импортной сельскохозяйственной продукцией и пр.»

Целью нашей работы было изучение чужеродных растений в условиях г. Одессы. Чужеродные для естественной флоры виды растений попадали и продолжают попадать в Одессу благодаря двум основным путям: интродукции и инвазии.

Город Одесса появился на карте мира в 1794 г. Однако, на этом месте с давних пор жили сначала кочевые племена, а потом существовали греческие, литовские, турецкие и др. поселения. Поскольку город с самого начала своего существования является портовым, через него проходили и продолжают проходить транспортные торговые пути как внутри страны, так и с другими странами и континентами мира (Одесса, 1895).

Город расположен в степной зоне, в Правобережной злаковой степи. Естественным типом растительности являются степи, аборигенных древесно-кустарниковых растений крайне мало. В связи со строительством города здесь появлялись заносные декоративные, древесные растения, а также пищевые, хозяйственно ценные, сорные и пр. Исследователи флоры данного региона конца 18 – начала 19 ст. отмечают здесь наличие заносных растений из Средиземноморья и Азии, связывая это с тем, что через этот район проходили основные торговые пути с востока на запад и обратно (Чужорідні види, 2017).

Растения собирали в разных районах города в 1976-2016 гг. Особенное внимание уделялось растениям зелёной зоны, селитебных и промышленных территорий, путепроводов. Названия и объём семейств приведены по А.Л. Тахтаджяну (1987). Флорогенетический анализ проведен по А.И. Толмачеву (1974). Адвентивные растения анализировали по В.В. Протопоповой (1991), выясняя их хронотип, степень натурализации и адаптации.

В данной работе мы уделили внимание представителям отдела Magnoliophyta. Растения этого отдела во флоре города Одессы представлены 1640 видами,

относящимися к 114 семействам. 50 семейств этого отдела представлены исключительно чужеродными видами, как например, Acanthaceae, Celastraceae, Cornaceae, Corylaceae, Elaeagnaceae, Verbenaceae и др. Наиболее крупными из них являются Amaranthaceae (18 в.), Cucurbitaceae (12 в.), Plantaginaceae (8 в.), Moraceae (7 в.), Juglandaceae (6 в.). Из 23 видов сем. Solanaceae только два являются апофитами (Васильева-Немерцалова, 1996). В 20 одновидовых семействах 15 содержат только адвентивные виды (Agaceae, Cercidiphillaceae, Simaroubaceae и др.). Из 21 двух видового семейства 10 представлены только заносными видами (Paeoniaceae, Sapindaceae, Zygophyllaceae и др.).

Адвентивные растения по хронотипу во флоре города разделены на две фракции: археофиты и кенофиты. Среди Magnoliophyta 122 вида являются археофитами и 663 – кенофитами. Представленность заносных растений в 10 ведущих семействах флоры города показана в табл. 1.

Таблица 1

Чужеродные растения в ведущих семействах флоры г.Одессы

| № | Семейство | Количество видов | | | |
|-----|------------------|------------------|----------|------------|-----------|
| | | общее | адвентов | археофитов | кенофитов |
| 1. | Asteraceae | 212 | 82 | 17 | 65 |
| 2. | Rosaceae | 130 | 75 | 4 | 71 |
| 3. | Poaceae | 105 | 43 | 15 | 28 |
| 4. | Fabaceae | 103 | 49 | 6 | 43 |
| 5. | Brassicaceae | 87 | 53 | 15 | 38 |
| 6. | Caryophyllaceae | 63 | 10 | 3 | 7 |
| 7. | Apiaceae | 57 | 17 | - | 17 |
| 8. | Boraginaceae | 45 | 13 | 6 | 7 |
| 9. | Scrophulariaceae | 44 | 12 | 3 | 9 |
| 10. | Ranunculaceae | 37 | 10 | 4 | 6 |

Как видно из таблицы, в сем. Asteraceae преобладают кенофиты, их 65 видов, археофитов – 17 видов. Практически во всех районах встречаются археофиты: *Artemisia absinthium* L., *Carduus acanthoides* L., *Onopordum acanthium* L., *Xanthium strumarium* L. и североамериканские кенофиты: *Ambrosia artemisifolia* L., *Grindelia squarrosa* (Pursh.) Dunal., *Galinsoga parviflora* Cav. Причем *Ambrosia artemisifolia* «захватывает» город не только благодаря растениям, которые здесь обитают и обильно плодоносят, но и в связи с заносом семян с почвой, привозимой для создания газонов и цветников из разных районов Одесской области, и с посевным материалом сельскохозяйственных культур, поступающим из разных районов Украины и зарубежья (Васильева-Немерцалова и др., 1995). Во время цветения — это очень активный аллерген, поэтому разрабатывается городская программа борьбы с этим видом. *Grindelia squarrosa* была обнаружена в городе в 60-е годы прошлого века и с тех пор широко распространена на неудобьях, склонах и в зеленых зонах. *Galinsoga parviflora* впервые была обнаружена в городе в 1919 г. и с тех пор является неотъемлемым элементом городской флоры.

В семействе Rosaceae особенно распространены в городе древесно-кустарниковые растения, попавшие в город благодаря интродукции. Среди них археофиты из Восточной Азии - *Armeniaca vulgaris* Lam. и *Persica vulgaris* Mill., кенофиты из Восточной Азии: *Chaenomeles japonica* (Thunb.) Lindl. и *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br., Древнего Средиземноморья: *Prunus divaricata* Ledeb. и *P. cerasifera* Ehrh. f. *atropurpurea* Jack., из Средиземноморья: *Cerasus vulgaris* Mill. и Атлантичеко-Североамериканской области – *Padus serotina* (Ehrh.) Ag (Немерцалов, 2007).

В семействе Poaceae представлено значительное количество видов, обнаруженных нами в конце XX – начале XXI века. Местообитания одних так и остались связанными с местом их первичного обнаружения - железной дорогой, другие – перешли на новые местообитания. Археофитами являются распространенные в городских экотопах выходцы из разных районов Средиземья: *Anisantha sterilis* (L.) Nevski, *A.tectorum* (L.) Nevski, *Bromus arvensis* L., в то время как *B. squarrosus* L., появившийся гораздо позже, занимает с ними одну нишу. Широко распространены в городских условиях такие виды как *Hordeum murinum* L., *Setaria glauca* (L.) P. Beauv., *S. viridis* (L.) P. Beauv. Вдоль железнодорожных путей нами были обнаружены археофиты *Digitaria ischaemum* (Schreb.) Muehl. из Средней Европы и *D. sanguinalis* (L.) Scop. из Юго-Восточной Азии, кенофиты *Cenchrus longispinus* (Hack.) Fernald из Северной Америки, *Eragrostis cilianensis* (All.) Vign.-Lut.ex Janch. из Средиземноморья и *E. minor* Host., североамериканские виды *Panicum capillare* L. и *P. dichotomiflorum* Michx., азиатский вид *Sorghum x almum* Parodi. Появление многих этих видов в городе спонтанно. Они попали во флору как сорняки зерновых грузов, перевозимых по железной дороге, как газонные травы и их сорняки (Васильева, 2011).

Среди наиболее распространенных видов сем. Fabaceae в первую очередь следует упомянуть североамериканский вид *Robinia pseudacacia* L., попавший в город благодаря интродукции. Именно это растение появилось в 1802 г., на даче у первого генерал-губернатора Новороссийского края герцога А.Э. де Ришелье, а затем его стараниями распространилось по городу и его окрестностям. Способность *Robinia pseudacacia* давать корневые отпрыски и возможность семенного размножения позволили растениям этого вида успешно расти в парках, возле домов, занимать приморские склоны, неудобья. Несколько меньше, но также достаточно широко в различных уголках города растет выходец из Китая и Японии *Sophora japonica* L. (*Styphnolobium japonicum* (L.) Schott.) (Немерцалов, 2007). Из травянистых растений наиболее распространенными являются кенофит из Крыма, Кавказа, из Средней Азии - *Medicago minima* (L.) Bartal. и археофит из Ирано-Туранской области - *Lathyrus tuberosus* L.

Виды растений сем. Brassicaceae широко представлены в различных местообитаниях города. Среди археофитов особенно выделяется *Capsella bursa pastoris* (L.) Medik. (невыясненного происхождения), а также *Sinapis arvensis* L. (Средиземноморско-Атлантическо-Европейская область), *Descurainia sophia* (L.) Webb.ex Prantl. и *Thlaspi arvense* L. (Ирано-Туранская обл.). Даже представители одного рода, например, *Lepidium*, отличаются не только сроком заноса, но и происхождением: *Lepidium perfoliatum* L. (встречается во всех районах города, кенофит, Средиземноморско-Ирано-Туранского происхождения), *L. ruderale* L. (археофит, Ирано-Туранского происхождения), *L. virginicum* L. (кенофит из Северной Америки, был найден нами только на территории порта). Среди кенофитов следует упомянуть *Cardaria draba* (L.) Desv. (Южная Европа и Азия), *Diploaxis tenuifolia* (L.) DC. и *Rapistrum perenne* (L.) All. (Средиземноморье), *Sisymbrium loeselii* L. (Средиземноморье и Азия), *Chorispora tenella* (Pall.) DC. из Передней Азии, широко распространённые в городе, в том числе и как сорняки на клумбах с привезённой с полей землёй.

Из сем. Caryophyllaceae отметим средиземноморский археофит *Scleranthus annuus* L. и кенофит того же происхождения *Saponaria officinalis* L., которые встречаются в разных районах города.

Для сем. Apiaceae наиболее распространенными видами в городских условиях являются археофит из Средиземноморско-Ирано-Туранской области *Conium maculatum* L. и кенофит из Средиземноморья *Torilis arvensis* (Huds.) Link., в то время как *Caucalis platycarpus* L. и *Turgenia latifolia* (L.) Hoffm. встречаются только вдоль

железнодорожных линий, идущих от порта. Только в порту обнаружены *Scandix pecten-veneris* L. из Ирано-Туранской области и *S. stellata* Banks & Sol. из Крыма.

В сем. Boraginaceae обращает на себя внимание *Amsinckia calycina* (Moris) Chater – американский вид, который мы впервые нашли на территории порта, и археофиты *Lappula squarrosa* (Retz.) Dumort. (Средиземноморско-Ирано-Туранская область) и *Lycopsis arvensis* L. (Средиземноморье).

Среди наиболее распространенных представителей сем. Scrophulariaceae укажем азиатские виды: *Veronica persica* Poig. (кенофит) и *V. triphyllos* L. (археофит).

В сем. Ranunculaceae наиболее распространенным видом является археофит из Средиземноморско-Ирано-Туранской области - *Consolida regalis* S.F. Gray, который характерен для трансформированных местообитаний (Васильева-Немерцалова, 1996).

Таким образом, среди ведущих семейств Magnoliophyta урбанофлоры города представлено значительное количество чужеродных растений, появившихся на данной территории в разное время, разными путями. Этот процесс продолжается и требует постоянного мониторинга.

Список литературы

- Васильева-Немерцалова Т.В. Синантропная флора припортовых городов Северо-Западного Причерноморья и пути ее развития: Дисс.... канд. биол. наук. Одесса, 1996. 270 с.
- Васильева-Немерцалова Т. В., Ширяева В.Г., Коваленко С.Г., Ружицька І.П. Вплив торговельних зв'язків на занесення насіння бур'янів // Укр. ботан. журн. 1995. Т. 52. № 5. С. 664-670.
- Васильева Т.В. Моніторинг експортних зернових вантажів як інструмент відображення стану регіональної флори [Електронний ресурс] / [Васильева Т.В.] // Збірник наукових статей “III-го Всеукраїнського з'їзду екологів з міжнародною участю”. Вінниця, 2011. Т. 1. С.169-172. Режим доступу: <http://eco.com.ua/>
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России. М.: "ГЕОС", 2009. 494 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Проблемы инвазий чужеродных организмов. Сборник материалов Круглого стола Всероссийской конференции по экологической безопасности России (4-5 июня 2002 г.). М.: ИПЭЭ им. А.Н. Северцева, IUCN (МСОП), 2002. С. 11-14.
- Немерцалов В.В. Конспект дендрофлоры Одеси. Одеса: Альянс-Юг, 2007. 95 с.
- Одесса. 1794-1894. К столетию города. Одесса, 1895. 836 с.
- Протопопова В.В. Синантропная флора Украины и пути ее развития. К.: Наук. думка, 1991. 191 с.
- Тахтаджян А.Л. Система Магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с.
- Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л.: ЛГУ, 1974. 244 с.
- Чужорідні види флори України: роки і автори. Бібліографічний покажчик. Випуск 4 / Упорядники: Р.І. Бурда, В.В. Протопопова, М.В. Шевера, О.О. Кучер. К.: [б.в.], 2017. 106 с. <http://www.botany.kiev.ua/doc/bibliograf4.pdf>
- Capotorti G., Del Vico E., Lattanzi T., Tilia A., Celesti-Grapo L. Exploring biodiversity in a metropolitan area in the Mediterranean region. The urban and suburban flora of Rome (Italy) // Plant Biosystems. 2013. Vol. 147. № 1. P. 174-185.
- Lososova Z., Chytrý M., Tichý L., Danihelka J., Fajmon K., Hájek O., Kintrová K., Kühn I., Láníková D., Otýpková Z., Řehořek V. Native and alien floras in urban habitats: A comparison across 32 cities of central Europe // Global Ecology and Biogeography. 2011. Vol. 21, № 5. P. 545-555.

НЕКОТОРЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ИЗУЧЕНИЯ ДЕНДРОТРОФНОЙ МИКОБИОТЫ ТЕЛЛЕРМАНОВСКОГО ЛЕСА

Г.Б. Колганихина

Институт лесоведения РАН, Успенское, Московская область, Россия
kolganikhina@rambler.ru

SOME RESULTS OF DENDROTROPH MYCOBIOTA STUDYING IN TELLERMANOVSKY FOREST

G.B. Kolganikhina

Теллермановское опытное лесничество Института лесоведения РАН (ТОЛ), где непосредственно проводились исследования, является частью широко известного лесоводам Теллермановского леса – островного массива, находящегося в Воронежской области, вблизи Борисоглебска, расположенного на границе степи и лесостепи. Этот лесной массив всегда представлял большой интерес для практики лесоразведения в засушливых районах. С 1945 г. ТОЛ является одним из опорных пунктов в меридиональной цепочке научных стационаров ИЛАН РАН, созданных в послевоенные годы В.Н. Сукачевым для проведения лесоводственно-экологических исследований.

По данным А.Т. Вакина (1954), на момент создания ТОЛ более 50 % этой площади было занято древостоями с господством дуба и около 35 % – с преобладанием ясеня. Спелые и перестойные насаждения дуба занимали в то время третью часть всей лесопокрытой площади опытного лесничества. Ясеньевые древостои вследствие, прежде всего, приисковых рубок, тогда представляли собой лишь молодые насаждения. Участки с преобладанием других древесных пород (липы, клена, ильма, вяза, березы, осины, тополя и ивы) во все времена составляли в опытном лесничестве небольшую долю.

На протяжении последних десятилетий в силу ряда причин пространственная структура растительного покрова Теллермановского лесного массива претерпела существенные изменения. Во многом это стало результатом деградации дубрав, начавшейся еще в 40-е годы прошлого столетия в северной его части и впоследствии охватившей всю его территорию, включая ТОЛ. Данное явление, безусловно, способствовало усилению позиции ясеня в этих древостоях. Основой лесохозяйственной деятельности опытного лесничества в современный период остаются рубки ухода и лесные культуры дуба, в связи с чем планомерно увеличивается площадь молодых дубовых насаждений на фоне сокращения старых, усыхающих.

Помимо деградации дуба затяжной и волнообразный характер носит усыхание ильмовых пород (ильма, вяза и береста) от голландской болезни. По сообщению А.Т. Вакина (1954), в опытном лесничестве эта болезнь в 30-е годы прошлого столетия приняла угрожающие размеры и погубила много вяза и ильма, в середине 40-х годов степень ее развития уменьшилась. В 1965–1975 гг. вяз гладкий (*Ulmus laevis*) еще оставался доминантой многих выделов в пойме и по дну балок (Экосистемы ..., 2014), однако после наступила следующая волна усыхания вязовников, приведшая к их почти полной деградации.

Остальные породы, произрастающие в ТОЛ, более благополучны. Однако, учитывая новые реалии, связанные, прежде всего, с изменением климата и распространением инвазивных видов вредных организмов, продолжающиеся здесь в той или иной мере стационарные исследования не теряют своей актуальности для данного региона.

Исследованием грибной биоты Теллермановского леса в разные периоды после

создания в нем опытного лесничества занимались А. Т. Вакин Е. А., Шуманов, Э. А. Оганова, М. А. Примаковская, А. А. Молчанов, Н. А. Черемисинов, А. И. Фатеев (Дубравы ..., 1975), Н.Н. Селочник (Селочник, 2015), В.Г. Стороженко (Стороженко и др., 2014). Предварительное изучение литературных данных показало, что дендротрофная микобиота этого лесного массива изучена еще крайне недостаточно. Актуальность подобных исследований повышается и в связи с малой изученностью грибной биоты региона в целом.

В результате авторских сборов на данный момент выявлено около 120 видов грибов, обитающих на листьях, ветвях, стволах и корнях различных древесных пород и их остатках. Многие из них ранее не указывались непосредственно для территории ТОЛ, о чем частично прежде уже сообщалось (Колганихина, 2017). Среди выявленных видов значительная часть является патогенными.

Все основные лесообразующие породы, произрастающие в ТОЛ, характеризуются наличием большого числа грибов-консортов. Дуб – одна из наиболее изученных здесь пород. В результате прежних исследований на ней было выявлено более 6 десятков видов макро- и микромицетов. К их числу можно добавить еще 2 вида, ранее не указывавшихся для этой территории: *Peniophora quercina* (Pers.) Cooke и *Kretzschmaria deusta* (Hoffm.) P.M.D. Martin.

Из важнейших патогенных грибов на дубе следует выделить возбудителя мучнистой росы листьев и побегов – *Erysiphe alphitoides* (Griffon & Maubl.) U. Braun & S. Takam., который на протяжении многих десятилетий встречается здесь во всех типах дубняков на растениях разного возраста и происхождения. Характер и степень поражения деревьев болезнью отличаются в разные годы. Это зависит не только от погодных условий, но и от частоты и степени объедания листвы листогрызущими вредителями. В последние 4 года на территории опытного лесничества болезнь была отмечена повсеместно в слабой либо умеренной степени, и только в 2014 г. на фоне продолжительного засушливого периода наблюдалось сильное поражение молодых дубков в пойменных насаждениях.

В спелых и перестойных дубняках важное значение имеют гнилевые болезни, среди их возбудителей в первую очередь следует выделить *Inocutis dryophila* (Berk.) Fiasson & Niemelä, *Fomitiporia robusta* (P. Karst.) Fiasson & Niemelä и *Fistulina hepatica* (Schaeff.) With.

На ясене в предыдущий период исследований было отмечено 18 видов грибов. В последнее время этот список, с учетом результатов молекулярно-фитопатологической экспертизы, был пополнен еще 18 видами, среди которых для территории ТОЛ ранее не упоминались *Aurantiporus fissilis* (Berk. & M.A. Curtis) H. Jahn ex Ryvarden, *Crepidotus mollis* (Schaeff.) Staude, *Fusarium solani* (Mart.) Sacc., *Hymenoscyphus fraxineus* (T. Kowalski) Baral, Queloz & Hosoya, *Venturia fraxini* Aderh. Пять видов были известны для ТОЛ и ранее, но не указывались на этой породе: *Daldinia concentrica* (Bolton) Ces. & De Not., *Inonotus obliquus* (Fr.) Pilát, *Schizophyllum commune* Fr., *Trametes hirsuta* (Wulfen) Lloyd.

Среди патогенных видов, поражающих листья ясеня, следует упомянуть возбудителя мучнистой росы, идентифицированного методом ДНК-анализа как *Phyllactinia fraxini* (DC.) Fuss. Н.А. Черемисинов (1970) на ясене отмечал *Phyllactinia suffulta* Sacc. f. *fraxini* DC., но в известной базе данных Index Fungorum такой формы не значится. Утверждать точно, идет речь об одном и том же виде или все же о разных, сейчас не представляется возможным. По проявлению симптомов заболевания, вызываемого *Ph. fraxini* и тем видом, который упоминает Н.А. Черемисинов, прослеживается явное сходство. Этот автор обращает внимание на большую вредоносность возбудителя, отмечает, что в низких и влажных местах болезнь

развивается особенно сильно и наблюдается в ТОЛ ежегодно, поражая листья всего дерева. По нашим наблюдениям, в последние годы мучнистая роса периодически отмечалась в нагорной части леса, но степень ее развития была весьма незначительной.

Из возбудителей гнилевых болезней, прежде всего, следует отметить *Fomes fomentarius* (L.) Gillet, паразитические свойства которого на ясене, также как и на липе проявляются сильнее. Кроме настоящего трутовика на живых ясенях были зафиксированы *I. obliquus*, *A. fissilis*, а также (как раневой паразит) *D. concentrica*.

Наибольшего внимания из всех выявленных на ясене патогенов заслуживает инвазивный вид *H. fraxineus*, впервые зарегистрированный на территории ТОЛ в августе 2015 г. на молодой поросли ясеня (Колганихина, Пантелеев, 1916). Это было первое сообщение об обнаружении патогена в южной лесостепи европейской части России. В 2016 г. *H. fraxineus* был отмечен также и на молодом семенном возобновлении ясеня, и на крупном подросте под пологом старого леса, и на взрослых деревьях. В настоящий момент катастрофической ситуации на территории ТОЛ не наблюдается. В большей степени заболевание распространено в молодых культурах дуба на порослевом ясене, который подлежит удалению во время рубок ухода и на ясеновой поросли вдоль просек. Тем не менее, следует отметить, что с момента обнаружения болезнь стала проявляться более заметно. Появление опасного заболевания, вызываемого *H. fraxineus*, в более южных районах, где ясень является одной из наиболее распространенных лесообразующих пород, вызывает оправданное беспокойство, поскольку дальнейшее его распространение может существенным образом сказаться на структуре древостоев и лесохозяйственной деятельности в регионе.

На липе в предшествующий период исследований отмечено 25 видов грибов, в основном дереворазрушающих. Этот список дополнен еще 12 видами, из которых для территории ТОЛ ранее не упоминались *Apiognomonia errabunda* (Roberge ex Desm.) Höhn., *Biscogniauxia cinereolilacina* (J.H. Mill.) Pouzar, *Crepidotus calolepis* (Fr.) P. Karst., *C. mollis*, *Exosporium tiliae* Link, *Mycosphaerella millegrana* (Cooke) J. Schröt., *Peniophora rufomarginata* (Pers.) Bourdot & Galzin. Четыре вида известны для ТОЛ по предыдущим исследованиям, но прежде не упоминались на липе. Это такие виды как *Stereum hirsutum* (Willd.) Pers., *Thyrostroma compactum* (Sacc.) Höhn., *Trametes trogii* Berk., *Tubercularia vulgaris* Tode. Из патогенных грибов следует выделить *A. errabunda*, *Th. compactum* и *F. fomentarius*.

Список из 17 ранее известных видов на клене пополнился еще более чем на 20. Среди них ранее не указывались для территории опытного лесничества следующие: *Basidioradulum crustosum* (Pers.) Zmitr., Malysheva & Spirin, *C. mollis*, *Dendrothele acerina* (Pers.) P.A. Lemke, *Ischnoderma resinosum* (Schrad.) P. Karst., *Phlebia radiata* Fr., *Skeletocutis nivea* (Jungh.) Jean Keller. Не указывались на клене ранее, хотя были отмечены на других породах в прошлый период, *D. concentrica*, *Auricularia mesenterica* (Dicks.) Pers., *Bjerkandera adusta* (Willd.) P. Karst., *Hericium coralloides* (Scop.) Pers., *Irpex lacteus* (Fr.) Fr., *Sch. commune* Fr., *Stereum subtomentosum* Pouzar, *Trametes gibbosa* (Pers.) Fr., *T. hirsuta*.

Согласно литературным данным, на ильмовых породах (вяз, ильм, берест) ранее было выявлено 22 вида грибов, преимущественно это микромицеты. В результате авторских сборов перечень видов на ильмовых породах увеличился на 19, из которых *Cellulariella warnieri* (Durieu & Mont.) Zmitr. & Malysheva, *Flammulina velutipes* (Curtis) Singer и *Granulobasidium vellereum* (Ellis & Cragin) Jülich зарегистрированы в ТОЛ впервые. Следующие 9 видов ранее были отмечены только на иных породах: *A. mesenterica*, *Chondrostereum purpureum* (Pers.) Pouzar, *Irpex lacteus* (Fr.) Fr., *Oxyporus latemarginatus* (Durieu & Mont.) Donk, *Porostereum spadiceum* (Pers.) Hjortstam &

Ryvarden, *Sarcodontia spumea* (Sowerby) Spirin, *Sch. commune*, *Steccherinum robustius* (J. Erikss. & S. Lundell) J. Erikss., *T. gibbosa*.

По сравнению с другими древесными породами грибы на осине, тополе и иве изучены крайне мало. Согласно литературным данным, для территории ТОЛ на осине отмечено всего 12 видов, на двух других – только по 2. Из всех на данный момент идентифицированных видов два, ранее известных для ТОЛ, обнаружены на новых субстратах: *Daedaleopsis confragosa* (Bolton) J. Schröt. – на иве и *F. fomentarius* – на тополе. Последний нередко встречается в пойменных древостоях на крупных буреломных деревьях.

Грибная биота подлесочных пород, произрастающих в ТОЛ, почти совсем не изучена. В настоящий период на разных деревьях и кустарниках подлеска, преимущественно на лещине, выявлено около 20 видов различных грибов, в числе которых также оказались и ранее не упоминавшиеся для этой территории. Это *Exidia glandulosa* (Bull.) Fr., *Diatrypella favacea* (Fr.) Ces. & De Not., *Hypoxylon fuscum* (Pers.) Fr., *Bisporella citrina* (Batsch) Korf & S.E. Carp., все они отмечены на лещине. Три ранее известных для ТОЛ вида (*Lentinus arcularius* (Batsch) Zmitr., *Stereum hirsutum* (Willd.) Pers., *Vuilleminia comedens* (Nees) Maire) зафиксированы теперь и на лещине.

В заключение представляется важным отметить следующее. Список дендротрофных грибов ТОЛ пополнен на 25 видов, один из которых является инвазивным патогеном и представляет опасность для ясеневых деревьев; расширены представления о трофической специализации более 30 видов, известных для этой территории ранее. Учитывая богатый породный состав произрастающих в ТОЛ насаждений и разнообразие местообитаний, в дальнейшем следует ожидать существенного пополнения сведений о разнообразии дендротрофных грибов, особенностях их распространения и роли в биогеоценозах Теллермановского леса. Особое внимание будет уделено изучению вредоносности инвазивного патогена *Hymenoscyphus fraxineus* в данных условиях.

Автор глубоко признателен специалистам Института леса НАН Беларуси в.н.с. О.Ю. Баранову и с.н.с. С.В. Пантелееву за проведенную молекулярно-фитопатологическую экспертизу ряда образцов поражений ясеня.

Список литературы

- Вакин А.Т. Фитопатологическое состояние дубрав Теллермановского леса // Труды Ин-та леса АН СССР. Т. 16. М.: Изд-во АН СССР, 1954. С. 5-109.
- Дубравы лесостепи в биогеоценологическом освещении. М.: Наука, 1975. 374 с.
- Колганихина Г.Б., Пантелеев С.В. Первое обнаружение опасного фитопатогенного гриба *Hymenoscyphus fraxineus* в Теллермановском лесу (южная лесостепь европейской части России) // Матер. II Межд. науч. конф. «Биология, систематика и экология грибов и лишайников в природных экосистемах, г. Минск – д. Каменюки, Беларусь, 20–23 сентября 2016 г. Минск: Колорград, 2016. С. 115-118.
- Колганихина Г.Б. К изучению дендротрофных грибов Теллермановского леса // Матер. 4 Съезда микологов России, Москва, 12-14 апреля 2017 г. М.: Национальная Академия Микологии, 2017. Т. 6. С. 217-219.
- Селочник Н.Н. Состояние дубрав Среднерусской лесостепи и их грибные сообщества / Отв. ред. М.Г. Романовский. М.: Ин-т лесоведения РАН, 2015. 216 с.
- Стороженко В.Г., Коткова В.М., Чеботарев П.А. Динамика трансформации коренных дубрав и дереворазрушающие базидиальные грибы Теллермановского леса // Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник. Т. 18. № 4. 2014. С. 77-85.
- Черемисинов Н.А. Мучнисто-росяные грибы Теллермановского опытного лесничества // Взаимоотношения компонентов биогеоценоза в лиственных молодняках. М.: Наука, 1970. С. 182-199.
- Экосистемы Теллермановского леса / Отв. ред. В.В. Осипов; Институт лесоведения. М.: Наука, 2004. 340 с.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ В РОССИИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *MICAREA* FR.

Л.А. Конорева^{1,2}, С.В. Чесноков¹

¹Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия,
lukinbrat@mail.ru

²Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н.А. Аврорина КНЦ РАН,
Кировск, Россия, *ajdarzapov@yandex.ru*

DISTRIBUTION IN RUSSIA SOME SPECIES OF THE GENUS *MICAREA* FR.

L.A. Konoreva, S.V. Chesnokov

Micarea micrococca (Körb.) Gams ex Coppins

Вид принадлежит к группе *M. prasina*, к настоящему времени включающей комплекс видов (Czarnota, Guzow-Krzemińska, 2010; Van den Boom et al., 2017). Этот вид встречается более часто, чем *M. prasina* s. str. (Coppins, 2002; Czarnota, 2007), в том числе и в России.

Отличия от близких видов. Из известных к настоящему времени представителей *M. prasina* группы только *M. micrococca* и *M. byssacea* (Th.Fr.) Czarnota et al. содержат метоксимикареевую кислоту, что легко определить при проведении TLC. *M. micrococca* отличается от *M. byssacea* более темными апотециями, которые содержат ‘Sedifolia grey’ пигмент в эпигимении и гониоцистах, приобретающий фиолетовую окраску при реакции с К. У светлых форм *M. byssacea* апотеции более приросшие, сплюснутые, тогда как у *M. micrococca* апотеции как бы торчащие над поверхностью субстрата, более мелкие по размеру, чем у *M. byssacea*.

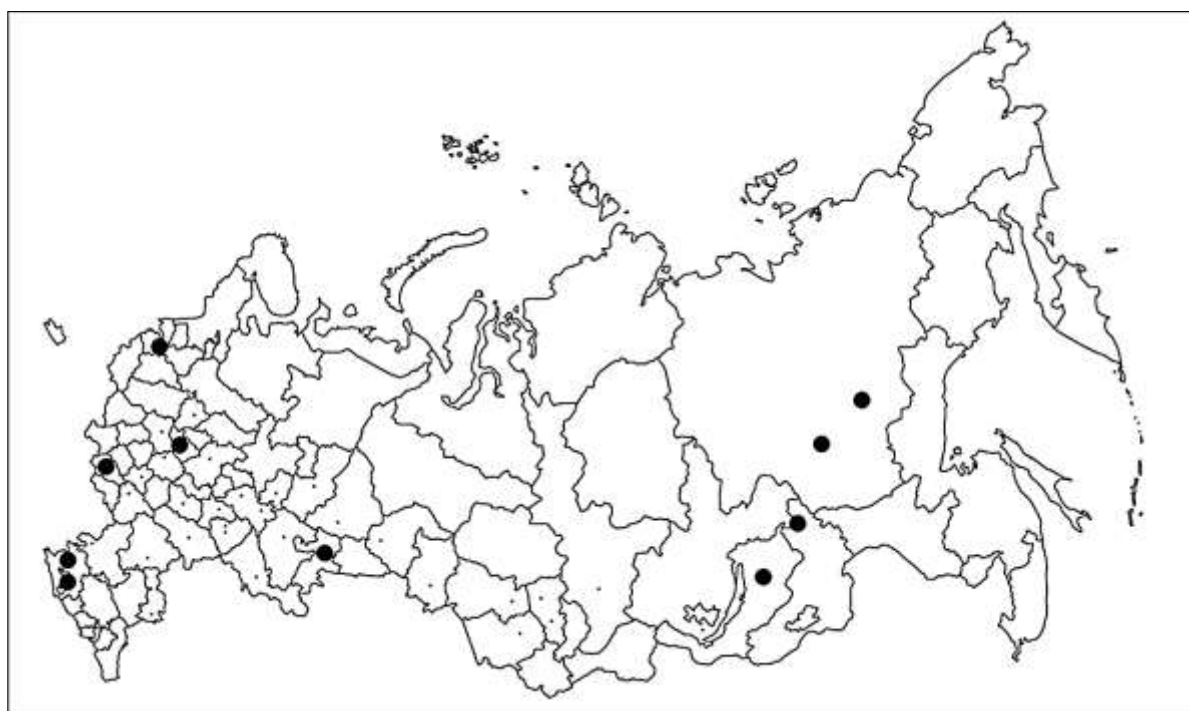


Рис. 1. Распространение *Micarea micrococca* в России

Экология. Широко распространенный вид, растет на кислой коре деревьев, реже на древесине или силикатных камнях. Встречается в лесах разного возраста, в том числе вторичных, обитает у основания стволов сосен и елей, а также лиственных деревьев, во влажных условиях встречается на ветках.

Распространение в России. Владимирская, Курская, Ленинградская области (Гагарина, Конорева, 2015), Челябинская область (Urbanavichene et al., 2013), Республика Бурятия (Urbanavichene, Palice, 2016), Республика Адыгея (Urbanavichus, Urbanavichene, 2014), Краснодарский край (Урбанавичене, Урбанавичюс, 2016), Забайкальский край, Якутия (Рис. 1). Вид распространен шире, чем известно к настоящему времени, и, вероятно, будет обнаружен при анализе группы *M. prasina* с использованием TLC в большинстве регионов России, исключая высокоширотную Арктику.

Распространение в мире. Европа: Чехия, Эстония, Финляндия, Германия, Великобритания, Литва, Нидерланды, Польша, Швеция, Швейцария, Финляндия, Норвегия (Czarnota, 2007). **Азия:** Тайвань. (Aptroot, Sparrius, 2003).

***Micarea prasina* Fr. s. str.**

Отличия от близких видов. Вид достаточно переменчивый, на мягкой гниющей древесине формирует хорошо развитый соредиозный таллом, который может практически отсутствовать на коре или твердой древесине. Апотеции могут быть окрашены различно, от светло- до темно-коричневых, но коричневый оттенок в окраске присутствует. Пикнидии от погруженных между гониоцистами до сидячих, от светлых до серовато-черных. Содержит микареевую кислоту. Более подробные сведения об отличиях от близких видов рода, а также стерильных соредиозных видов из других родов приведены в монографии Р. Czarnota (2007).



Рис. 2. Распространение *Micarea prasina* s.str. в России

Экология. Лесной вид, приурочен к более естественным сообществам, чем предыдущий, является, таким образом, более чувствительным к нарушениям в сообществах. Часто обитает во влажных хвойных лесах с большим количеством крупных по размеру пней, валежника и т.д. В основном растет на мягкой древесине гниющих стволов и пней, реже на твердой древесине или коре деревьев.

Распространение в России. Новгородская, Курская области (Гагарина, Конорева, 2015), Ленинградская (Степанчикова и др., 2013), Свердловская обл., Забайкальский край, Якутия (Рис. 2).

Распространение в России *M. prasina* Fr. s. l.

Комплекс видов группы *M. prasina* в России практически не был разделен до настоящего времени, в ряде работ упоминаются лишь отдельные виды этой группы с ярко выраженными морфологическими признаками: *M. hedlundii* Coppins (Пыстина, 2001; Stepanchikova et al., 2011; Мучник, 2015; Чесноков и др., 2016); *M. anterior* (Nyl.) Hedl. (Шарапова, 2001; Пауков, Михайлова, 2011; Пауков, Тептина, 2013; Tarasova et al., 2015); *M. adnata* Coppins (Пыстина, 2001; 2003; Урбанавичюс, Урбанавичене, 2003; 2004; Альструп и др., 2005; Фадеева и др., 2007; Пауков, Михайлова, 2011; Zhdanov, 2012; Урбанавичене, Урбанавичюс, 2016); *M. submilliaria* (Nyl.) Coppins (Конорева, Chesnokov, 2016); *M. tomentosa* Czarnota & Coppins (Урбанавичене, Урбанавичюс, 2017); *M. micrococca* (Urbanavichene et al., 2013; Urbanavichus, Urbanavichene, 2014; Гагарина, Конорева, 2015; Urbanavichene, Palice, 2016; Урбанавичене, Урбанавичюс, 2016); *M. leprosula* (Th. Fr.) Coppins & A. Fletcher (Гимельбрант и др., 2016). В большинстве случаев в конспектах флор регионов упомянут только *M. prasina* Fr. s. l., приведенный практически для всех районов России, кроме Арктики. В настоящее время эта группа нуждается в серьезной ревизии с использованием тонкослойной хроматографии.

Распространение в мире. Европа: Австрия, Германия, Финляндия, Великобритания, Нидерланды, Швеция, Швейцария, Украина. **Северная Америка:** США. Остальные многочисленные данные о распространении этого вида в мире относятся к *M. prasina* s. l. и нуждаются в ревизии (Czarnota, 2007).

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, гранты № 15-44-05105 p_восток_a, №16-04-01488_a.

Список литературы

- Альструп В., Заварзин А.А., Коцюуркова З., Кравченко А.В., Фадеева М.А., Шифельбаин У. Лишайники и лишенофильные грибы, обнаруженные в Северном Приладожье (Республика Карелия) в ходе Международной полевой экскурсии в августе 2004 г., предшествующей пятому конгрессу Международной Лишенологической Ассоциации: предварительный отчет // Биогеография Карелии. Труды КарНЦ РАН. Серия «Биология», 2005. Вып. 7. С. 3-16.
- Гагарина Л.В., Конорева Л.А. К ревизии лишайников рода *Micarea* Fr. в гербарии лаборатории лишенологии и бриологии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE) // Вестник ТвГУ. Сер.: Биология и экология». 2015. № 3. С. 154-165.
- Гимельбрант Д.Е., Степанчикова И.С., Тагирджанова Г.М. Лишенофлора перспективного заказника «Ораниенбаумский» (Санкт-Петербург) // Новости сист. низш. раст. 2016. Т. 50. С. 210–230.
- Мучник Е.Э. Лишайники как индикаторы состояния лесных экосистем центра европейской России // Лесотехнический журнал. 2015. № 3. С. 65-76.
- Пауков А.Г., Михайлова И.Н. Лишайники природного парка «Самаровский чугас» (Тюменская область) // Новости сист. низш. раст. 2011. Т.45. С.204-214.
- Пауков А.Г., Тептина А.Ю. Лишайники природного парка "Оленьи ручьи" (Свердловская область) // Новости сист. низш. раст. 2013. Т. 47. С. 237-252.
- Пыстина Т.Н. Систематический список лишайников равнинной части Республики Коми (подзоны южной и средней тайги) // Новости сист. низш. раст. 2001. Т. 34. С. 176-185.
- Пыстина Т.Н. Лишайники таежных лесов европейского Северо-Востока (подзоны южной и северной тайги). Екатеринбург, 2003. 239 с.
- Степанчикова И.С., Тагирджанова Г.М., Гимельбрант Д.Е. Лишенофлора проектируемого заказника «долина реки Смородинки» (Ленинградская область) // Новости сист. низш. раст. 2013. Т. 47. С. 262-278.
- Урбанавичюс Г.П., Урбанавичене И.Н. *Micarea adnata* (Micareaeae) – новый для Сибири и Азии вид лишайника // Ботанический журнал, 2003. Т. 88. № 3. С. 121-123.
- Урбанавичюс Г.П., Урбанавичене И.Н. Лишайники // Современное состояние биологического разнообразия на заповедных территориях России. Вып. 3. Лишайники и мохообразные. М., 2004. С. 5-235.
- Урбанавичене И.Н., Урбанавичюс Г.П. *Micarea tomentosa* (Pilocarpaceae, lichenized Ascomycota) – новый вид для России из Республики Мордовия // Turczaninowia. 2017. Вып. 20. № 1. С. 30-34.

- Урбанавичене И.Н., Урбанавичюс Г.П. К лишенофлоре долины реки Шахе (Краснодарский край, Западное Закавказье) // Новости сист. низш. раст. 2016. Т. 50. С. 243-256.
- Фадеева М.А., Голубкова Н.С., Витикайнен О., Ахти Т. Конспект лишайников и лишенофильных грибов Республики Карелия. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 194 с.
- Чесноков С.В., Конорева Л.А., Яцына А.П., Андреев М.П., Порядина Л.Н., Вондрак Я., Гимельбрант Д.Е. Новые и интересные находки лишайников для Республики Саха (Якутия). II // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2016. Вып. 4. С. 219-240.
- Шарапова М.Г. К лишенофлоре Нижегородского заволжья // Новости сист. низш. раст. 2001. Т. 34. С. 206-218.
- Aptroot A., Sparrius L.B. New microlichens from Taiwan // Fungal Diversity. 2003. Vol. 14. P. 1-50.
- Coppins B.J. Checklist of Lichens of Great Britain and Ireland. British Lichen Society, London. 2002. 95 p.
- Czarnota P. The lichen genus *Micarea* (Lecanorales, Ascomycota) in Poland // Polish Botanical Studies. 2007. Vol. 23. P. 1-199.
- Czarnota P., Guzow-Krzemińska B. 2010. A phylogenetic study of the *Micarea prasina* group shows that *Micarea micrococca* includes three distinct lineages // The Lichenologist. 2010. Vol. 42. № 1. P. 7-21.
- Konoreva L., Chesnokov S. *Micarea submilliaria* (Nyl.) Coppins new to Russia and Asia from Transbaikal Region // The 8th IAL Symposium Lichens in Deep Time August 1–5, 2016 Helsinki, Finland. 2016. P. 145.
- Stepanchikova I.S., Himelbrant D.E., Kukwa M., Kuznetsova E.S. New records of lichens and allied fungi from the Leningrad Region, Russia. II // Folia Cryptog. Estonica, Fasc. 2011. Vol. 48. P. 85-94.
- Tarasova V.N., Sonina A.V., Androsova V.I., Stepanchikova I.S. The lichens of forest rocky communities of mountain Olovgora (Arkhangelsk Region, Northwest Russia) // Folia Cryptog. Estonica, Fasc. 2015. Vol. 52. P. 51-62.
- Urbanavichene I. N., Palice Z. Rarely recorded lichens and lichen-allied fungi from the territory of the Baikal Reserve – additions for lichen flora of Russia // Turczaninowia. 2016. Вып. 19, № 1. С. 42-46.
- Urbanavichene I., Urbanavichus G., Mežaka A., Palice Z. New records of lichens and lichenicolous fungi from the Southern Ural Mountains, Russia. II // Folia Cryptog. Estonica, Fasc. 2013. Vol. 50. P. 73-80.
- Urbanavichus G., Urbanavichene I. An Inventory of the Lichen Flora of Lagonaki Highland (NW Caucasus, Russia) // Herzogia. 2014. Vol. 27. No. 2. P. 285-319.
- Van den Boom P.P.G., Brand A.M., Coppins B.J., Sérusiaux E. Two new species in the *Micarea prasina* group from Western Europe // The Lichenologist. 2017. Vol. 49. № 1. P. 13-25.
- Zhdanov I. New and rare lichen records from the Central Siberian Biosphere Reserve (Krasnoyarsk Krai, Russia). II // Folia Cryptog. Estonica. 2012. Vol. 49. P. 83-87.

ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ РАЗНООБРАЗИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ И ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ РАСТЕНИЙ

А.П. Кораблёв¹, В.Э. Смирнов^{2,3}

¹Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия,
akorablev@binran.ru,

²Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, Россия,

³Институт математических проблем биологии РАН, Пущино, Россия,
vesmirnov@gmail.com

PLANT FUNCTIONAL DIVERSITY AND THE PLANT LIFE FORMS

A.P. Korablev, V.E. Smirnov

В последние десятилетия в зарубежной фитоценологии активно развивается функциональный подход (“functional” или “trait-based approach”) в исследованиях закономерностей формирования сообществ (“assembly rules”), структуры и динамики сообществ, эволюции растений, функционирования экосистем и в оценке экосистемных услуг (Shipley, 2010; Garnier et al., 2015; Василевич, 2016). Этот подход основан на анализе разнообразия функциональных признаков (ФП) видов, формирующих

сообщества (функционального разнообразия), которые отражают экологические и биологические особенности организмов (способы распространения, особенности роста, устойчивость к нарушениям, потребление и использование ресурсов, конкурентоспособность и др.) и позволяют судить о процессах, протекающих в экосистемах. Важным преимуществом функционального подхода является сведение всего многообразия видов (многомерных данных) к нескольким их признакам, т.е. в редукции переменных; причем каждая из этих переменных включает в себе важную информацию касаясь свойств видов и сообществ. Еще одно достоинство функционального подхода состоит в том, что признаки растений индифферентны по отношению к их таксономическому положению. И, следовательно, на их основе можно проводить сравнения совершенно разных и географически удаленных экосистем, даже в случае отсутствия близкородственных видов. Существуют стандартизированные методики для измерения ФП (Pérez-Harguindeguy et al., 2013; <http://prometheuswiki.org/>; <http://www.nucleodiversus.org>).

Насчитывается большое множество ФП, которые условно делят на «легкие» и «сложные» для измерения. При этом многие «легкие» признаки тесно сопряжены с другими «сложными», что позволяет упростить методологическую часть при масштабных исследованиях. D.C. Laughlin (2014) акцентировал внимание на том, что при увеличении числа анализируемых ФП возрастает способность математических моделей верно предсказывать состав сообществ, но при этом наиболее информативными являются лишь некоторые нескоррелированные признаки: от 4 до 8 в зависимости от экосистемы. Автор советует включать признаки как минимум трех различных органов и характеристику растения в целом; наиболее полезными являются признаки листьев, стеблей и корней и время цветения, также информативными выступают высота растения, признаки семян и жизненная форма. S. Diaz et al. (2016) провели исследование варьирования шести ФП у 46 085 видов растений по всему миру: высота растения, плотность стебля, размер листа, SLA, концентрация азота в листе и масса семени. Проведенный по этим данным анализ главных компонент показал, что наибольший вклад в две первые оси варьирования вносят: 1) высота растения и масса семени, и 2) SLA и концентрация азота в листе. В целом для познания функционирования растений и их экологических стратегий рассматривают три фундаментальных свойства организмов: потребление и использование ресурсов, габитус, особенности размножения (Garnier et al., 2015).

Изначально функциональную структуру сообществ описывали через обилие и разнообразие функциональных групп (ФГ) растений, которые выделяли на основе различий между видами по жизненным формам, морфологии, стратегии потребления ресурсов и др. Позже появились методы оценки функциональной структуры растительных сообществ через распределение значений признаков растений, составляющих фитоценоз. Её оценивают на основе двух основных элементов: 1) взвешенное среднее признака, которое получают умножением относительного обилия видов в сообществе на значение признака у каждого вида, и 2) функциональное разнообразие, которое может быть выражено многими индексами (Laliberté, Legendre, 2010; Weiher, 2011). Некоторые из этих индексов используют данные только по присутствию видов – например, разброс и дисперсия в случае единичного ФП, или «объем выпуклой области» (convex hull volume) в случае множества ФП. Другие индексы рассчитываются на основе обилий видов и значительно лучше описывают характеристики местообитаний. Среди них различают индексы функционального разнообразия, выравнивания и «плотности упаковки» видов в сообществе (density of species packing). Последний индекс был разработан для тестирования гипотез «ограничивающего подобия» (“limiting similarity” по: MacArthur, Levins, 1967) в

растительных сообществах на основе ФП. Индексы функционального разнообразия и выравненности до недавнего времени имели ряд ограничений – не могли, например, применяться к качественным переменным, допускать пропущенные значения и др. E. Laliberté и P. Legendre (2010) предложили новый подход к оценке ФР на основе расстояний между видами в многомерном пространстве их ФП. Этот подход позволил снять упомянутые ограничения и существенно расширил область применения индексов ФР. Авторами был предложен новый индекс – функциональная дисперсия, который представляет собой среднее расстояние видов до центроида в многомерном пространстве.

Новые идеи в области ФР, появившиеся в последние годы, привели к снижению популярности ФГ (или функциональных типов), ранее широко использовавшихся при оценке ФР. Однако концепция ФГ предоставляет некоторые дополнительные возможности, в том числе в задачах измерения ФР. Классификация видов по ФГ может проводиться с использованием экспертных знаний, т.е. на основе таких свойств видов, которые сложно учесть прямыми измерениями (Смирнов, 2007). В нашей стране накоплен успешный опыт создания и использования экспертных классификаций видов, которые могут выступать и в роли ФГ. Примерами могут служить система жизненных форм (ЖФ) растений по И.Г. Серебрякову (1962) и эколого-ценотические группы растений (Смирнова и др., 2004).

Рассмотрим пример исследования, в какой-то степени демонстрирующего возможности применения экспертных ФГ в анализе ФР. В этом примере мы попытались связать структуру ФГ – ЖФ трав, выделенных по морфологии корневой системы, с рядом характеристик среды. Поскольку использовались не виды, а ФГ, то такая связь отражает не просто особенности экосистем, но и факторы, влияющие на их ФР. Объектом исследования была пионерная растительность, формирующаяся в ходе первичной сукцессии на рыхлых вулканических субстратах, на плато Толбачинский дол (Камчатка). Связь факторов окружающей среды с суммарными обилиями видов по ЖФ исследовали с помощью канонической ординации, проведенной методом RDA (Redundancy Analysis). Мы отобрали 40 геоботанических описаний со значительно разреженным растительным покровом (<35%), чтобы минимизировать влияние ценотических взаимодействий между растениями. Все описания были выполнены на отложениях извержения 1975 г. Для анализа отобрали травы и разделили их на группы по признакам корневой системы: дерновинные (Т-Д), длиннокорневищные (Т-ДК), короткорневищные кистекорневые (Т-КК), стержнекорневые (Т-С), длиннокорневищно-стержнекорневые (Т-СД). Для каждой пробной площади суммировали проективные покрытия видов этих групп, получив таким образом матрицу зависимых переменных (откликов). В качестве независимых переменных (предикторов) выступили 11 характеристик экотопов. Для построения экономной модели (“parsimony model”) мы применили метод прямого отбора предикторов, который позволил оставить наиболее важные из них.

Основные результаты RDA приведены в таблице и на рисунке.

Таблица

Корреляции переменных со значимыми каноническими осями

| Предикторы | RDA 1 | RDA 2 | Отклики | RDA 1 | RDA 2 |
|----------------|--------|--------|---------|--------|--------|
| Наличие лавы | -0.830 | 0.449 | Т-ДК | 0.129 | 0.405 |
| Валеж | -0.480 | -0.875 | Т-Д | -0.733 | 0.105 |
| Мощность тефры | 0.864 | -0.011 | Т-КК | -0.888 | -0.087 |
| | | | Т-СД | 0.246 | 0.556 |
| | | | Т-С | -0.201 | 0.730 |

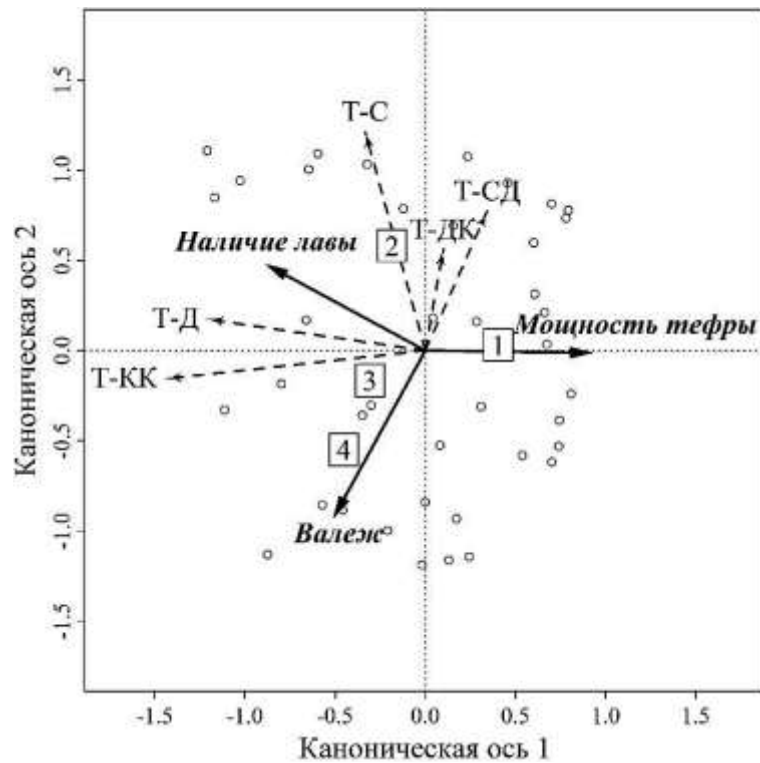


Рисунок. Тройная диаграмма (“triplot”) RDA, выполненная по группам ЖФ трав. Серые окружности – геоботанические описания, сплошные стрелки – предикторы (характеристики среды), прерывистые стрелки – отклики (ЖФ). Числами 1–4 отмечены стадии развития РП. Пояснения в тексте.

Общий R^2 модели (скорректированный) составил 0.515, при 2-х значимых осях. Ведущими факторами среды выступили: наличие выходов лав на поверхность, мощность тефры, проективное покрытие (ПП) древесных остатков (валежа) на поверхности грунта. Вклад в общую дисперсию оси 1 составил 33.9 %, с ней положительно коррелирует комплекс факторов, связанный с мощностью тефры (расстояние до леса, высота над у.м.) и отрицательно – наличие лавы; по этой оси проявляется сукцессионный градиент. Высокую отрицательную корреляцию с этой осью имеют Т-КК и Т-Д, предпочитающие местообитания с малой мощностью тефры и наличием каменистого субстрата. Вторая ось объясняет 19.4 % дисперсии; с ней отрицательно коррелирует ПП валежа. Высокую положительную корреляцию с этой осью имеют Т-С, Т-СД и Т-Д, что говорит о том, что эти ЖФ преобладают в наиболее открытых местообитаниях на пеплово-шлаковых полях в отсутствии валежа, при этом они относительно индифферентны к мощности отложений тефры.

Проведенный анализ и полученные в ходе него результаты позволяют сделать следующие предварительные выводы: 1) морфологические признаки корневой системы хорошо отражают особенности экологии растений и могут быть использованы, как номинальные ФП; 2) если ЖФ растений, выделенные по особенностям подземных органов, выступают в качестве ФГ, то оценка ФР может быть дополнена анализом факторов экотопического отбора и динамики растительных сообществ.

Исследование выполнено при поддержке гранта РФФИ № 17-04-01754-а и Программы Президиума РАН № 1.22П; и проведено в рамках государственного задания БИН РАН № 01201458800.

Список литературы

- Василевич В.И.* Функциональное разнообразие растительных сообществ // Ботанический журнал. Т. 101. № 7. 2016. С. 776-795.
- Серебряков И.Г.* Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высш. шк., 1962. 378 с.
- Смирнов В.Э.* Функциональная классификация растений методами многомерной статистики // Математическая биология и биоинформатика. Т. 2, №1. 2007. С. 1-17.
- Смирнова О.В., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э.* Эколого-ценотические группы в растительном покрове лесного пояса Восточной Европы // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / Под. ред. О.В. Смирновой. Кн. 1. М., 2004. С. 165-175.
- Díaz S., Kattge J., Cornelissen J.H.C. et al.* The global spectrum of plant form and function // Nature. V. 529. 2016. P. 167-171.
- Garnier E., Navas M.-L., Grigulis K.* Plant Functional Diversity: Organism traits, community structure, and ecosystem properties. Oxford: Oxford University Press, 2016. 231 p.
- Laliberté E., Legendre P.* A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits // Ecology. V. 91(1). 2010. P. 299-305.
- Laughlin D.C.* The intrinsic dimensionality of plant traits and its relevance to community assembly // Journal of Ecology. V. 102. 2014. P. 186-193.
- MacArthur R.H., Levins R.* The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species // The American Naturalist. V. 101. 1967. P. 377-385.
- Pérez-Harguindeguy N., Díaz S., Garnier E. et al.* New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide // Australian Journal of Botany. V. 61. 2013. P. 167-234.
- Shipley B.* From Plant Traits to Vegetation Structure. Chance and Selection in the Assembly of Ecological Communities. Cambridge: Cambridge University Press, 2010. 277 p.
- Weiher E.* A primer of trait and functional diversity / A. E. Magurran & B. J. McGill (eds). Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment. Oxford: Oxford University Press. 2011. P. 175-193.

ФОРМИРОВАНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ АДАПТИВНОСТИ У КОЛЛЕКЦИОННЫХ ОБРАЗЦОВ *LINUM USITATISSIMUM* L. РАЗЛИЧНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ В УСЛОВИЯХ СЕВЕРО-ВОСТОКА БЕЛАРУСИ

К.П. Королев

Тюменский государственный университет, Тюмень, Россия,
corolev.konstantin2016@yandex.ru

THE FORMATION OF ECOLOGICAL ADAPTABILITY HAVE COLLECTION SAMPLES OF *LINUM USITATISSIMUM* L. OF DIFFERENT ORIGIN IN THE NORTH-EAST OF BELARUS

K.P. Korolev

Выделить адаптивные и стрессоустойчивые генотипы возможно в системе конкурсного и экологического испытания, в условиях максимально сходных с теми, в которых будут выращивать сорт. При этом в качестве дополнения к принятой оценке по показателям продуктивности и устойчивости к экологическим факторам используют методики, которые позволяют определить пластичность и стабильность генотипа. Эти показатели характеризуют особенности адаптации сортов к условиям внешней среды, могут быть использованы для их агроэкологического районирования. Наряду с этим они дают представления о достоинствах и недостатках генотипов, позволяют формировать направления селекционного процесса (Анощенко, 1992).

К показателям пластичности относят среднее квадратичное отклонение (σ), коэффициент линейной регрессии (b_i), коэффициент вариации ($V, \%$), которые

характеризуют способность сорта отзываться на улучшение условий выращивания повышением продуктивности. Данный метод изложен в работах (Валекжанин В.С., 2012; Гончаренко А.А., 2005; Eberhart S.A, 1966) и основан на расчёте коэффициента линейной регрессии (b_i), характеризующего экологическую пластичность сорта, и среднего квадратичного отклонения от линии регрессии (S^2d_i), определяющего стабильность сорта в различных условиях среды (Пакудин В. З., 1984). Однако в работах осуществлялась оценка других культур и нигде не встречались результаты экологического анализа льна-долгунца, что и обусловило необходимость проведения данной работы.

Материалом для исследования выступали коллекционные образцы из генофонда Института льна. За период полевых опытов было изучено 43 образца различного эколого - географического происхождения. В качестве стандартов в раннеспелой группе, использовался сорт Ярок, среднеспелой – Алей и позднеспелой – Могилевский.

Изучение коллекционных образцов льна-долгунца проводилось в соответствии с методикой (Методические указания, 2011). Оценка коллекционных образцов на устойчивость к фузариозному увяданию проводилось с использованием инфекционно-провокационного фона.

Статистическая обработка полученных экспериментальных данных проведена методом дисперсионного корреляционного, вариационного анализов (Доспехов, 2004).

Закладка коллекционного питомника изучения проводилась на опытном поле Республиканского научного дочернего унитарного предприятия «Институт льна», Оршанского района, Витебской области, в трехкратной повторности, площадь делянки составляла 1м². Размещение делянок систематическое. Почвы дерново-подзолистые, легкосуглинистые, подстилаемые с глубины 1 м моренным суглинком с содержанием гумуса – 1,6-1,9 %, подвижных форм фосфора – 193,0 - 428,0мг/кг почвы, обменного калия – 107,0-219,0 мг/кг почвы, рН – 5,2-5,9 ед. За годы проведения исследований, среднесуточная температура воздуха и количество выпавших осадков было выше среднемноголетних значений.

В ходе проведения двухфакторного дисперсионного анализа, достоверность фактора «генотипы» была доказана результатами среди образцов льна-долгунца, выращенных в различных условиях среды. Значимость вариации среднего квадрата «генотип × среда» (линейная) не доказана, что указывает на одинаковую реакцию генотипов на изменяющиеся условия выращивания (таблица).

Таблица

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа (2011-2013 гг.)

| Источник варьирования | Число степеней свободы | Средний квадрат | | | |
|------------------------|------------------------|--------------------|-------------------|-----------------------------|--------------------|
| | | урожайность соломы | урожайность семян | содержание длинного волокна | развитие фузариоза |
| Генотип (А) | 42 | 1604,3** | 2345,8 | 5918,27* | 456,7 |
| Среда (В) | 2 | 704,5** | 10234,9** | 456,8** | 2223,8** |
| «Генотип х среда» (АВ) | 129 | 23,5* | 345,6 | 890,4* | 532,9 |

Примечание. *достоверно при 95% уровне значимости, ** достоверно при 99% уровне значимости

При 95% и 99% уровне значимости установлено, что наибольший вклад генотипа (фактор А) отмечалось по показателю «урожайность соломы» и «процентное содержание длинного волокна», фактора «В» по признакам «урожайность семян» и «степень развития фузариозного увядания».

Общую характеристику средовых условий получают при сравнении индексов факторов среды. Лучшие условия для формирования урожайности соломы у коллекционных образцов льна-долгунца сформировались в 2011 году, в котором получена и самая высокая урожайность (985 г/м², Urite-2). Для семян – 2012 год – максимальная урожайность – 111,3 г/м² (Sheyenne); процентное содержание длинного волокна в тресте – 2013 год (34,3 г/м², Alizee). Развитие фузариозного увядания – 2011 г.

Индексы среды по годам исследования различались: урожайность соломы – $I_j(2011г.) = 89,2$, $I_j(2012г.) = -46,3$, $I_j(2013г.) = -43$. Урожайность семян: $I_j(2011г.) = 0,9$, $I_j(2012г.) = 8,3$, $I_j(2013г.) = -89,2$; степень развития фузариозного увядания: $I_j(2011г.) = -4,2$, $I_j(2012г.) = -4,4$, $I_j(2013г.) = 0,2$; процентное содержание длинного волокна: $I_j(2011г.) = 0,6$, $I_j(2012г.) = -3,5$, $I_j(2013г.) = 3,0$.

На основании расчета коэффициента регрессии по урожайности соломы стабильными были: Восход ($b_i=0,29$), Тимірязівець ($b_i=0,16$), Suzanne ($b_i=0,23$), Drakkar ($b_i=0,65$). По урожайности семян – Suzanne ($b_i=0,31$), Karnobat-448 ($b_i=0,59$), Marylin ($b_i=0,19$), Karnobat-448 ($b_i=0,59$), Ikar 332 ($b_i=0,78$), И-9 ($b_i=0,65$). Процентному содержанию волокна – Ikar 332 ($b_i=0,73$), Suzanne ($b_i=0,54$), Marylin ($b_i=0,41$), Drakkar ($b_i=0,65$), ВИР-11 ($b_i=0,13$). Развитию фузариозного увядания – Nameless (K-4535) ($b_i=0,77$), Honkei 35 ($b_i=0,18$), Тимірязівець ($b_i=0,44$), Восход ($b_i=0,51$), Marylin ($b_i=0,88$), Biei Shinshu ($b_i=0,31$), AP4 ($b_i=0,70$). У данного набора коллекционных образцов по признакам $b_i < 1$, что говорит о слабой реакции генотипа на изменение условий внешней среды. Однако выделены образцы, которые имеют данный показатель > 1 , что позволяет утверждать, что они являются хорошо отзывчивыми на улучшение условий.

Коррелятивная изменчивость, как метод прогнозирования при отборе используется в селекции давно. Как отмечал еще Н.И. Вавилов, в селекции нельзя отходить от морфологических корреляций. Обнаружение корреляций полезно тем, что направляет внимание исследователей на отыскание причинной связи между признаками.

Корреляционная зависимость между средним значением признака и коэффициентом регрессии была незначительной и различалась по образцам.

У образцов Ярок ВИР-11 и корреляционный коэффициент корреляции (при 95% уровне значимости) между средним показателем урожайности соломы и стабильностью составил 0,431, 0,543. Образцы 7052, Восход, Могилевский имели среднюю силу сопряженности между показателями продуктивности и стабильности – 0,561; 0,654 и 0,509 ед. Сильная степень сопряженности выявлена у образцов Izolda ($r = 0,765$), Honkei 41 ($r = 0,801$), Comun del Peru L5 ($r = 0,703$)

В результате расчета корреляционного коэффициента по сопряженности урожайности семян и стабильностью в группе образцов было выявлено следующие различия: Слабой силой сопряженности обладали следующие образцы: Tammes v(2-69), Львовский 7. Средняя взаимосвязь которая составляла от 0,456 до 0,567 присуща большинству из образцов. Сильную степень сопряженности выявили у Suzanne ($r=0,894$), ($r = 0,767$), Ikar 332 ($r=0,904$), Suzanne ($r=0,708$), Marylin ($r=0,811$), Drakkar ($r=0,765$).

Таким образом, впервые в условиях северо-востока проведены исследования по изучению влияния экологического фактора на формирование признаков у коллекционных образцов льна-долгунца. Выявлены генотипы, характеризующиеся высокой пластичностью и стабильностью в условиях северо-востока Беларуси.

Автор выражает благодарность сотрудникам лаборатории селекции льна-долгунца Института льна за всестороннюю помощь при проведении данных исследований.

Список литературы

- Аношенко Б.Ю.* Учёт влияния средовых факторов на фенотипическое проявление признака // Генетика и селекция: тез. докл. VI съезда Белорус. о-ва генетиков и селекционеров. Горки. 1992. С. 22.
- Валекжанин В.С.* Адаптивность сортов и линий яровой мягкой пшеницы по урожайности и элементам ее структуры в условиях Приобской лесостепи Алтайского края // Вестн. Алт. гос. аграр. ун-та. 2012. № 6. С.10-14.
- Воронова В.Г.* Итоги изучения коллекции льна как исходного материала для селекции льна-долгунца // Новое в культуре льна-долгунца: из трудов ВНИИ льна. М., 1965. С. 33-43.
- Гончаренко А.А.* Об адаптивности и экологической устойчивости сортов зерновых культур // Вестн. Рос.акад. с.-х. наук. 2005. № 6. С. 49–53.
- Доспехов Б.А.* Методика полевого опыта М.: Альянс, 2014. 351 с.
- Методические указания по изучению коллекции льна (*Linum usitatissimum* L.). Орша 2011. 12 с.
- Пакудин В.З.* Оценка экологической пластичности и стабильности сортов сельскохозяйственных культур // С.-х. биология. 1984. № 4. С. 109-113.
- Соболев Н.А.* Методика оценки экологической стабильности сортов и генотипов // Проблемы отбора и оценки селекционного материала: сб. науч. тр. Киев. 1980. С. 100-106.
- Eberhart S.A. Russel W.A* Theoretical aspects of selection for yield in stress and non-stress environments // Crop Science. 1966. Vol. 21. № 6. P. 943-946.

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ФИТОКЛИМАТА ВНУТРИ КРОН *QUERCUS PUBESCENS* WILLD. И *JUNIPERUS EXCELSA* BIEB.

С.П. Корсакова, О.А. Ильницкий, А.В. Паштецкий

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН, Ялта, Россия,
korsakova2002@mail.ru

FEATURES FORMATION OF PHYTOCLIMATE INTRA-CROWN TREE SPECIES OF *QUERCUS PUBESCENS* WILLD. AND *JUNIPERUS EXCELSA* BIEB.

S.P. Korsakova, O.A. Ilnitsky, A.V. Pashtetsky

Известно, что насаждения и лесные массивы способны в определенных пределах изменять среду обитания, создавать определенный «фитоклимат» и тем повышать свою устойчивость. Под пологом насаждений пространственные вариации многих метеопараметров, в первую очередь солнечной радиации и атмосферных осадков, очень велики и зависят от архитектоники крон (Казимилова и др., 2006). Изменения в температуре древесного полога непосредственно воздействуют на транспирацию и фотосинтетические показатели, влияя на древесные ресурсы, а также водный, энергетический и углеродный обмены на уровне экосистемы (Aubrecht et al., 2016). В итоге температура листа имеет важные последствия не только для самого растения, но и для окружающей растение среды. Из-за их тесной взаимосвязи с атмосферой, температура листвы деревьев особенно важна для локального климата. Различия в температуре листвы могут быть существенными между видами в смешанных лесах (Leuzinger et al., 2007). Знание фактического климата, в котором произрастают органы растений, способствует более глубокому пониманию основных путей и форм их экологической адаптации, закономерностей взаимоотношения растение-среда (Chelle, 2005). Современные средства автоматической регистрации метеорологических параметров позволяют расширить и уточнить параметры внутрикрупной среды дерева, определить условия ее гомеостаза на фоне меняющихся внешних условий (Романовский и др., 2009).

Цель данной работы – определить степень и особенности трансформации метеопараметров в кроне дерева, их суточную и сезонную динамику в теплый период года.

В качестве объектов исследования были выбраны ландшафтообразующие во многих местах, аборигенные для Южного берега Крыма древесные породы: дуб пушистый (*Quercus pubescens* Willd., возраст около 200 лет), и можжевельник высокий (*Juniperus excelsa* Bieb., возраст около 350 лет), произрастающие в краевой зоне заповедника «Мыс Мартьян».

На каждом из этих видов в теплый период 2016 года была произведена установка датчиков для непрерывного мониторинга: внутри кроны – автоматическая метеорологическая станция RTH-3z (измерительный комплекс, объединяющий пиранометр, датчик температуры и влажности воздуха), на расстоянии 10 м от ствола – инфракрасный датчик температуры кроны LT-IRz (бесконтактное измерение температуры листьев).

Для измерения характеристик внешней среды использовали беспроводную систему фитомониторинга, которая включает Фитомонитор РМ-11z компании “Bioinstruments S.R.L.” (Молдова) (Ильницкий и др., 2016), USB адаптер и набор беспроводных датчиков: метеостанция DWS-11z – измерительный комплекс, объединяющий пиранометр (Apogee Instruments, США), датчик температуры и влажности воздуха, дождемер (Decagon Devices, США) и анемометр (Davis Instruments (США) (Ильницкий и др., 2010; Ильницкий и др., 2016).

Круглосуточная непрерывная регистрация основных параметров внешней среды каждые 15-20 минут позволила выявить особенности формирования фитоклимата *Q.pubescens* и *J.excelsa* в теплый период года (июль-сентябрь) в ясную (рис. 1; рис. 2), пасмурную погоду и при переменной облачности.

При различных условиях инсоляции освещенность внутри кроны *Q.pubescens* составляла в среднем 22.6-24.8% ее значения на открытом месте, а внутри кроны *J.excelsa* – соответственно 20.8-23.9% (табл. 1).

Таблица 1

Вариации метеопараметров при формировании фитоклимата древесными растениями

| Тип погоды | Показатель | Открытый участок | | | <i>Q. pubescens</i> | | | | <i>J. excelsa</i> | | | |
|------------|------------|------------------|---------------------|----------------------|---------------------|---------------------|---------------------|----------------------|-------------------|---------------------|---------------------|----------------------|
| | | f, % | t _в , °C | Q, Вт/м ² | f, % | t _в , °C | t _л , °C | Q, Вт/м ² | f, % | t _в , °C | t _л , °C | Q, Вт/м ² |
| I | Среднее | 51.8 | 27.7 | 290.6 | 52.7 | 27.5 | 28.5 | 65.8 | 52.7 | 28.1 | 28.6 | 60.5 |
| | σ | 2.6 | 0.5 | 16.6 | 2.3 | 0.3 | 0.4 | 30.5 | 2.3 | 0.2 | 0.3 | 7.6 |
| II | Среднее | 69.5 | 23.8 | 142.4 | 69.4 | 23.8 | 24.1 | 35.3 | 69.4 | 24.3 | 24.5 | 34.1 |
| | σ | 17.0 | 5.1 | 22.5 | 17.0 | 5.2 | 4.9 | 8.4 | 17.0 | 5.4 | 5.1 | 10.8 |
| III | Среднее | 71.6 | 22.9 | 161.5 | 70.9 | 22.9 | 23.2 | 38.6 | 70.9 | 24.0 | 24.0 | 35.1 |
| | σ | 18.4 | 5.1 | 27.5 | 18.7 | 5.1 | 5.0 | 17.1 | 18.7 | 5.3 | 5.1 | 8.3 |

Примечание. I – ясно, малооблачно; II – пасмурно, облачно; III – переменная облачность; f, % - относительная влажность воздуха на открытом участке и внутри кроны деревьев; t_в, °C – температура воздуха на открытом участке и внутри кроны деревьев; t_л, °C – температура наружной части кроны дерева; Q, Вт/м² – суммарная солнечная радиация на открытом участке и внутри кроны деревьев.

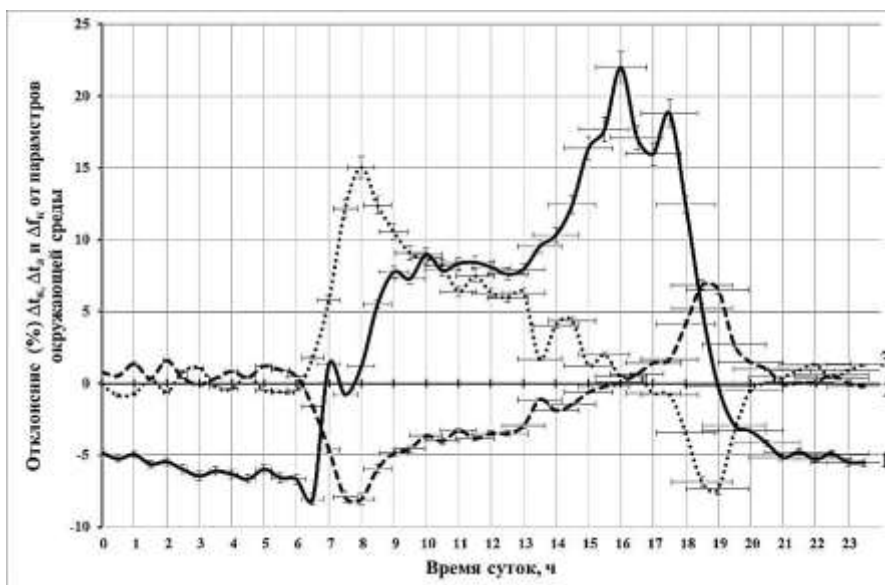


Рис. 1. Суточный ход и трансформация факторов внешней среды кроной 200-летнего *Quercus pubescens* Willd. в летний день при ясной погоде (радиационный тип погоды)

Примечание. 1 (Δt_n) – отклонение (в %) температуры наружной части листовой поверхности кроны от температуры на открытом месте; 2 (Δt_k) – отклонение (в %) температуры воздуха внутри кроны от температуры на открытом месте; 3 (Δf) – отклонение (в %) относительной влажности воздуха внутри кроны от относительной влажности на открытом месте.

Средние суточные значения влажности воздуха на открытом участке и внутри кроны практически не различались (табл. 1). Однако, анализ динамики влажности воздуха в течение суток позволил выявить, что в дневные часы внутри кроны исследуемых видов влажность воздуха была преимущественно выше, чем в окружающей среде в среднем на 2-5%; а в ночные – ниже (рис. 1; рис. 2). Причем, если в ясные ночи существенных различий между *Q. pubescens* и *J. excelsa* не наблюдалось (у обоих видов влажность воздуха внутри кроны была в среднем ниже окружающей среды на 2-5%), то в условиях плотной и переменной облачности влажность внутри кроны *J. excelsa* была достоверно на 2-3% ниже в сравнении *Q. pubescens*. Максимальные значения разностей влажности воздуха внутри кроны *Q. pubescens* и на открытом участке при плотной облачности достигали 10%, переменной – 11-13%, а внутри кроны *J. excelsa* соответственно 15-17% и 19-22%.

Если средние за сутки значения температуры воздуха на открытом участке и внутри кроны *Q. pubescens* при любых условиях облачности практически не различались, то в кроне *J. excelsa* они были выше на 0.5-1.1°C (табл. 1). Поверхность листы *Q. pubescens* в суточном ходе температур на 2-2.5 часа нагревалась и остывала быстрее, чем поверхность хвои *J. excelsa* (рис. 1; рис. 2). При ясной погоде во второй половине дня (15-17 ч.) температура внешней поверхности кроны *Q. pubescens* и *J. excelsa* была выше чем на открытом участке соответственно на 5-10° и 5-7°C, а в ночные – ниже на 1-2°C. При радиационном типе погоды выхолаживание кроны дуба пушистого в часы перед восходом солнца достигало 3.5°C (7-8%) (рис. 1).

В пасмурную погоду и при переменной облачности во второй половине дня температура внутри кроны исследуемых видов превышала температуру воздуха открытого участка в среднем на 5-7°C (*Q. pubescens*) и 3-5°C (*J. excelsa*). В ночные часы сильного выхолаживания внутри кроны не наблюдалось. Температура листы у *Q. pubescens* в среднем не опускалась ниже 0.5-1.5°C в сравнении с открытым местом, у *J. excelsa* – ниже 0.5°C. Следует отметить, что в отличие от *Q. pubescens*, для *J. excelsa* при облачной и пасмурной погоде охлаждение поверхности кроны в ночные часы ниже

температуры окружающего воздуха не было характерным, преимущественно температура его кроны была даже выше на 0.5-1.5°C.

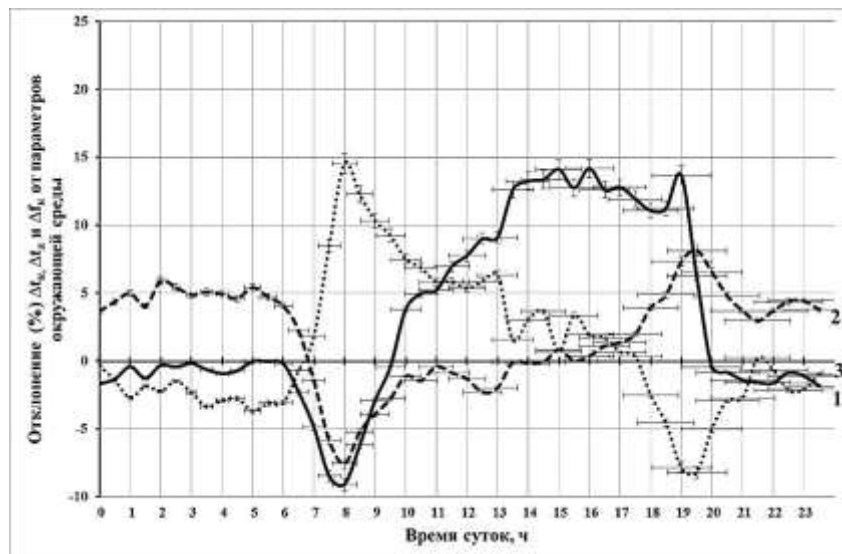


Рис. 2. Суточный ход и трансформация факторов внешней среды кроной 350-летнего *Juniperus excelsa* Bieb. в летний день при ясной погоде (радиационный тип погоды)

Примечание. 1 (Δt_n) – отклонение (в %) температуры наружной части листовой поверхности кроны от температуры на открытом месте; 2 (Δt_k) – отклонение (в %) температуры воздуха внутри кроны от температуры на открытом месте; 3 (Δf) – отклонение (в %) относительной влажности воздуха внутри кроны от относительной влажности на открытом месте.

Таким образом, получены первичные данные закономерностей трансформации экологических характеристик внутри кроны *Q.pubescens* и *J.excelsa*. Наибольшие различия в температурах воздуха между открытым участком и в кронах *Q.pubescens* и *J.excelsa* проявляются при радиационном типе погоды (ясная погода) в 15-17 ч дня и в часы перед восходом солнца. Именно в эти периоды при указанном типе погоды трансформационные свойства кроны *Q.pubescens* и *J.excelsa* особенно ярко проявляются в отношении термического фактора. Именно за счет этих периодов формируются свойственные для данных древесных пород тепловые режимы.

В дневные часы летом наиболее высокая температура отмечалась на поверхности листы (хвои). В ночные часы наблюдалось обратное явление: температура листы (хвои) оказывалась существенно ниже температуры воздуха внутри кроны и окружающей среды. Колебания температур воздуха в определенной степени зависели от условий увлажнения (как от естественного, так и от метеорологически обусловленного режима влажности). Более увлажненный *Q.pubescens* обладал большей способностью излучать тепло при испарении влаги, в связи с чем его крона выхолаживалась сильнее, чем крона *J.excelsa*.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФ № 14-50-00079.

Список литературы

- Ильницкий О.А., Плугатарь Ю.В., Корсакова С.П., Ковалев М.С., Паиштецкий А.В. Зависимость засухоустойчивости *Nerium oleander* L. от факторов внешней среды в условиях Южного берега Крыма // Труды Никитск. ботан. сада. 2016. Т. 142. С. 139-149.
- Ильницкий О.А., Щедрин А.Н., Грамотенко А.П. Экологический мониторинг. Донецк: Цифровая типография, 2010. 293 с.
- Казимирова Р.Н., Антюфеев В.В., Евтушенко А.П. Принципы и методы агроэкологической оценки территории для зеленого строительства на Юге Украины. К.: Аграрна наука, 2006.

118 с.

Романовский М.Г., Щекалев Р.В. Лес и климат центральной полосы России / Отв. ред. В.В. Рубцов; Ин-т лесоведения. Архангельск: ОАО «ИПП «Правда Севера», 2009. 110 с.

Aubrecht D.M., Helliker B.R., Gouldenc M.L., Roberts D.A., Still Ch.J., Richardson A.D. Continuous, long-term, high-frequency thermal imaging of vegetation: Uncertainties and recommended best practices // Agric. For. Meteorol. 2016. Vol. 228-229. P. 315-326.

Chelle M. Phylloclimate or the climate perceived by individual plant organs: What is it? How to model it? What for? // New Phytologist. 2005. Vol. 166. P. 781-790.

Leuzinger S., Körner C. Tree species diversity affects canopy leaf temperatures in a mature temperate forest // Agric. For. Meteorol. 2007. Vol. 146. P. 29-37.

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ВТОРИЧНОЙ КРОНЫ У НЕКОТОРЫХ АБОРИГЕННЫХ И ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ ГОЛОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ

М.В. Костина¹, Н.С. Барабанщикова²

¹Московский педагогический государственный университет, Москва, Россия,
mkostina@list.ru

²Московский педагогический государственный университет, Москва, Россия,
baraba@list.ru

PECULIARITIES OF SECONDARY CROWN FORMATION IN SOME INDIGENOUS AND INTRODUCED GYMNOSPERMS

M.V. Kostina, N.S. Barabanshchikova

Основная жизненная стратегия деревьев как жизненной формы состоит в формировании и сохранении многолетней осевой системы – ствола и ветвей разных порядков. На первых этапах онтогенеза происходит формирование первичной кроны деревьев. С возрастом ростовые процессы у деревьев замедляются, и начинают преобладать процессы усыхания мелких и крупных скелетных осей первичной кроны. У лиственных пород умеренной зоны естественное отмирание осевой системы первичной кроны, а также различного рода травматические события, в том числе и обрезка, вызывают инициацию спящих почек, что приводит к образованию вторичной кроны (Шитт, 1958; Серебряков, 1962; Чистякова 1979; Barthélémy, Caraglio, 2007, Kostina et al., 2015).

Изучению процесса формирования первичной кроны у *Picea schrenkiana* Fisch. et E. Mey., *Picea abies* (L.) Karst., *Pinus sibirica* Du Tour, *Pinus sylvestris* L., *Larix sibirica* Ledeb., *Abies sibirica* Ledeb. *Taxus baccata* L. и *Thuja occidentalis* L. посвящено немало работ (Troll, 1957; Серебряков, 1962; Кожевникова, 1982; Gruber, 1988; Махатков, 1991; Цельникер, 1997; Горошкевич, Велисевич, 2000; Романовский, 2001; Паутова, 2002; Матюхин и др., 2009; Евстигнеев, 2014). Однако вопросы, связанные с развитием вторичной кроны у вышеперечисленных древесных пород, остаются недостаточно проработанными. Больше изучены в этом отношении *Picea schrenkiana*, *Picea abies*, *Pinus sibirica* (Кожевникова, 1982; Gruber, 1988; Горошкевич, Велисевич, 2000; Романовский, 2001). Без понимания специфики протекания процессов реитерации невозможно в полной мере осмысление жизненной стратегии видов. Кроме того, знание особенностей формирования побегов и побеговых систем из спящих почек позволяет грамотно объяснять результаты обрезки древесных растений.

Цель исследования состояла в изучении особенностей расположения и функционирования спящих почек и структур, выполняющих их функции, у *Picea*

schrenkiana, *Picea abies*, *Pinus sibirica*, *Pinus sylvestris*, *Larix sibirica*, *Abies sibirica*, *Taxus baccata* и *Thuja occidentalis*, а также в выявлении особенностей формирования вторичной кроны у этих древесных пород.

Материалы и методы. Исследование проводили в Москве в Главном ботаническом саду им. Н.В. Цицина РАН, а также в городских посадках в Москве и городах Подмосковья. Особенности строения кроны *Pinus sylvestris* и *Picea abies* изучали в Подмосковных лесах.

Основной метод – сравнительно-морфологический. В качестве конструктивных элементов рассматривали годовые побеги и оси видимых порядков ветвления.

Формирования вторичной кроны изучали у 30 деревьев каждого вида путем сопоставления строения ветвей, отходящих от ствола в пределах кроны одного дерева, а также у деревьев одного возрастного состояния и разных возрастных состояний. Отмечали положение побегов, образующихся из спящих почек, изучали особенности их нарастания и ветвления. Проводили обрезку *Pinus sylvestris* и наблюдали за развитием побегов, формирующихся под местом среза.

Результаты. Наблюдения за развитием ветвей, отходящих от ствола, показали, что единичная хвоя на побегах у *Picea abies*, *P. schrenkiana*, *Abies sibirica* и *Taxus baccata* начинает постепенно отмирать на третий-четвертый год после образования. К этому периоду приурочено появление первых побегов из спящих почек. Спящие почки просыпаются в зоне почечного кольца, между приростами, имеющими возраст от трех-четырёх и более лет. Кроме того, спящие почки иницируются в основании недолговечных осей 3 порядка и в пазухах листьев.

На основе побегов, образующихся из спящих почек, формируются небольшие недолговечные веточки, которые по размерам значительно уступают ветвям III порядка первичной кроны. Эти веточки имеют длину в среднем 15-20 см, ветвятся до II, реже III-IV порядков. Нарастание веточек происходит обычно в течение 3-4 лет. По мере отмирания веточек им на смену приходят новые, образующиеся из спящих почек, расположенных в их основании. Ветви из спящих почек как бы образуют «второй этаж» над материнской ветвью, отличаясь от нее более светлой хвоей. Следует подчеркнуть, что образование побегов из спящих почек происходит во время продолжающегося моноподиального нарастания материнской ветви, и появление побегов из спящих почек совпадает с началом процесса старения и опадения хвои.

Основным внешним фактором, влияющим на инициацию спящих почек, является свет. По нашим данным, на освещенной стороне дерева образуется в два-три раза больше побегов из спящих почек, чем на затененной стороне. Образование спящих почек увеличивает продолжительность существования ветвей первичной кроны. Ветви регулярного возобновления на освещенной стороне дерева более долговечны и имеют большую длину по сравнению с ветвями на затененной стороне.

Перечисленные выше виды различаются по жизнеспособности спящих почек. У *Picea abies* спящие почки функционируют не более 10-15 лет, поэтому ко времени отмирания ветвей, отходящих от ствола, в их основании уже нет жизнеспособных резервных точек роста. У *P. schrenkiana* спящие почки сохраняют жизнеспособность более 20 лет и просыпаются в ответ на естественное отмирание ветвей, отходящих от ствола, поэтому у *P. schrenkiana* формируется хорошо выраженная вторичная крона, в значительной степени замещающая первичную (Кожевникова, 1982). У *P. abies* вторичная крона обычно не образуется. У *Abies sibirica* и *Taxus baccata*, произрастающих в ботаническом саду, мы также наблюдали образование побегов из спящих почек в основании отмирающих ветвей II порядка. Но в полной мере оценить способность этих видов к формированию вторичной кроны можно только в природных условиях.

У *Thuja occidentalis* инициация спящих почек связана с естественным отмиранием ветвей II-IV порядков первичной кроны, в основании которых образуются платикладии или небольшие ростовые побеги.

Из всех перечисленных выше видов, наиболее интенсивно просыпаются спящие почки у *Taxus baccata* и *Thuja occidentalis*. Наличие многочисленных спящих почек у этих древесных пород делают их очень пластичным материалом для формирования практически любого топиарного рисунка кроны.

У *P. sylvestris* спящие почки, расположенные в зоне почечного кольца и верхушечные почки брахибластов сохраняют жизнеспособность не более 3 лет и иницируются в ответ на травматические повреждения, например, при обрезке однолетних или двулетних приростов. Обрезка дистального участка ветви возрастом более 3 лет приводит к усыханию всей ветви. Вторичная крона у *Pinus sylvestris* не образуется.

У *P. sibirica* спящие почки в зоне почечного кольца сохраняются жизнеспособность несколько десятков лет, и для этого вида характерна вторичная крона (Горошкевич, Велисевич, 2000).

У *Larix sibirica* роль спящих почек выполняют брахибласты, которые могут нарастать моноподиально более 20 лет, сохраняя при этом способность формировать удлиненные побеги в ответ на естественное старение скелетных осей III-IV порядков, а также в ответ на механическое повреждение дерева и улучшение условий освещения. У этой древесной породы отмирание скелетных осей II также нередко приводит к образованию небольших ветвей вторичной кроны из брахибластов, расположенных в основании ветвей, отходящих от ствола.

Обсуждение. Результаты исследования показали, что спящие почки у *Picea abies*, *P. schrenkiana*, *Abies sibirica* и *Taxus baccata* могут формироваться в зоне почечного кольца, в пазухах листьев, в основании ветвей II-IV порядков. Исключение составляет *Picea abies*, у которой отмирание ветвей отходящих от ствола, не вызывает пробуждения спящих почек в их основании.

У изученных видов рода *Pinus*, спящие почки закладываются в зоне почечного кольца, но роль спящих почек могут выполнять и верхушечные почки брахибластов. Однако если у *P. sylvestris* спящие почки в зоне почечного кольца сохраняют жизнеспособность в течение 3 лет, то у *P. sibirica* они не теряют этой способности в течение 20-30 лет.

У *Larix sibirica* функцию спящих почек выполняют брахибласты, которые в течение 20 и более лет могут нарастать моноподиально, сохраняя при этом способность к формированию удлиненных побегов.

В зависимости от того, в какой части кроны формируются побеги из спящих почек или брахибластов (у *Larix sibirica*), и в ответ на какие внешние события можно выделить следующие основные функции спящих почек:

- восстанавливать полностью или частично скелетную основу в ответ на естественное старение ветвей или травматические события;
- корректировать форму кроны в ответ на изменения внешних факторов, прежде всего характера освещенности;
- приводить в соответствие с условиями освещения фотосинтезирующую поверхность в ответ на отмирание хвои и недолговечных веток, несущих основную массу листьев.

Таким образом, изученные нами виды различаются по жизнеспособности спящих почек. Способность к формированию вторичной кроны не является показателем экологической пластичности вида. Так сосна обыкновенная, имеющая огромный ареал и приспосабливающаяся к разным условиям существования, прекрасно

обходится без спящих почек и вторичной кроны. Легкость инициации спящих почек определяет способность вида хорошо переносить декоративную обрезку.

Список литературы

- Горошкевич С.Н., Велисевич С.Н. Структура кроны кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) на генеративном этапе онтогенеза // *Krylovia*. 2000. Т. 2, № 1. С. 110-122
- Евстигнеев О.И. Поливариантность сосны обыкновенной в Брянском полесье // *Лесоведение*. 2014, № 2. С. 69-77.
- Кожевникова Н.Д. Биология и экология тянь-шанской ели. Фрунзе: Илим, 1982. 239 с.
- Матюхин Д.Л., Манина О.С., Сысоева Е.С. Виды и формы хвойных, культивируемые в России // Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 288 с.
- Махатков И.Д. Поливариантность онтогенеза пихты сибирской // *Бюлл. МОИП. Отд. биол.* 1991. Т. 96, вып. 4. С. 79 -88.
- Паутова Н.В. Структура кроны лиственницы сибирской // *Лесоведение*, 2002, №4. С. 3-13.
- Романовский А.М. Поливариантность онтогенеза *Picea abies* (*Pinaceae*) в Брянском полесье // *Бот. Журн.* 2001. Т. 86, № 8. С. 72-85.
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.
- Цельникер Ю.Л. Структура кроны лиственницы // *Лесоведение*. 1997, №3. С. 40-42.
- Чистякова А.А. Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill. // *Бюлл. МОИП. Отд. биол.* 1979. Т. 84. Вып. 2. С. 85-98.
- Шумм П.Г. Учение о росте и развитии плодовых и ягодных растений. М.: Сельхозгиз, 1958. 447 с.
- Barthélémy D., Caraglio Y. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // *Annals of botany*. 2007. Vol. 99, Issue 3. P. 375-407.
- Gruber F. Die Anpassung der Fichtenkrone (*Picea abies* (L.) Karst.) über die Trieb-bildungs arten // *Schwiez. Z. Forstwesen*. 1988. Jg. 139. № 3. S. 173-201.
- Kostina M.V., Barabanshikova N.S., Bityugova G.V., Yasinskaya O.I., Dubach A.M. Structural Modifications of Birch (*Betula pendula* Roth.) Crown in Relation to Environmental Conditions // *Contemporary Problems of Ecology*, 2015, Vol. 8, No. 5. P. 584–597.
- Troll W. *Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. Die blühende Pflanze* Jena: Gustav Fischer, 1957. Teil II. 420 s.

ОСОБЕННОСТИ БИОГЕОГРАФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ *TULIPA GESNERIANA* L. В НИЖНЕМ ПОВОЛЖЬЕ И НА ПРИЛЕГАЮЩЕЙ ТЕРРИТОРИИ ПО ДАННЫМ ISSR МАРКИРОВАНИЯ

Т.А. Крицкая, А.С. Кашин, В.А. Данилов

Саратовский национальный исследовательский государственный университет
им. Н.Г. Чернышевского, Саратов, Россия,
kritckaiata@gmail.com

FEATURES OF BIOGEOGRAPHICAL STRUCTURE OF *TULIPA GESNERIANA* L. IN THE LOWER VOLGA REGION BASED ON ISSR MARKERS

T.A. Kritskaya, A.S. Kashin, V.A. Danilov

Тюльпан Геснера (*Tulipa gesneriana* L., синонимы *T. schrenkii* Regel, *T. suaveolens* Roth (Мордак, 1990; Christenhusz, 2013) – луковичный поликарпик, эфемероид, принадлежащий семейству Liliaceae. Распространен в южной России, в степях южного Прикаспия, Крыма, Кавказа, в Казахстане от восточных до западных границ, на северной границе озер Арал и Балхаш. В настоящее время вид занесен в Красные книги Российской Федерации (2008), Казахстана и Украины.

Перечень образцов *T. gesneriana*, использованных в исследовании

| № | Место сбора | n | N | Np | Np/N |
|----|---|----|----|----|------|
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
| 1 | Саратовская обл., Красноармейский р-н, окр. ур. “Лесная ширь”, граница с Волгоградской областью | 15 | 25 | 20 | 0.80 |
| 2 | Саратовская обл., Красноармейский р-н, окр. с. Ахмат | 10 | 32 | 21 | 0.66 |
| 3 | Саратовская обл., Саратовский р-н, окр. пгт. Елшанка | 10 | 30 | 20 | 0.67 |
| 4 | Саратовская обл., Вольский р-н, окр. п. Н. Чернавка | 10 | 29 | 20 | 0.69 |
| 5 | Саратовская обл., Советский р-н, окр. п. Степное | 10 | 29 | 19 | 0.66 |
| 6 | Саратовская обл., Энгельсский р-н, окр. с. Б. Мечетка | 11 | 29 | 24 | 0.83 |
| 7 | Саратовская обл., Ровенский р-н, окр. п. Лиманный | 10 | 38 | 32 | 0.84 |
| 8 | Волгоградская обл., Палласовский р-н, окр. с. Коршуновка | 10 | 22 | 14 | 0.64 |
| 9 | Саратовская обл., Федоровский р-н, ур. “Иваново поле” | 17 | 23 | 9 | 0.39 |
| 10 | Саратовская обл., Балаковский р-н, берег р. Б. Кушум | 10 | 24 | 9 | 0.38 |
| 11 | Саратовская обл., Пугачёвский район, памятник природы “Тюльпанная степь” у с. Максютово | 15 | 23 | 8 | 0.35 |
| 12 | Саратовская обл., Озинский р-н, окр. урочища “Синяя гора” | 8 | 28 | 14 | 0.50 |
| 13 | Саратовская обл., Озинский р-н, окр. урочища “Синяя гора” | 9 | 33 | 28 | 0.85 |
| 14 | Саратовская обл., Перелюбский р-н, окр. п. Перелюб | 10 | 30 | 23 | 0.73 |
| 15 | Саратовская обл., Дергачёвский р-н, окр. п. Дергачи | 10 | 27 | 20 | 0.74 |
| 16 | Саратовская обл., Новоузенский р-н, окр. с. Куриловка | 12 | 35 | 28 | 0.80 |
| 17 | Саратовская обл., Александрово-Гайский р-н, окр. х. Тюленев | 12 | 34 | 28 | 0.82 |
| 18 | Волгоградская обл., берег озера Эльтон | 11 | 29 | 22 | 0.76 |
| 21 | Саратовская обл., Ершовский р-н, окр. с. Новоряженка | 10 | 34 | 15 | 0.44 |
| 28 | Самарская обл., Алексеевский р-н, окр. с. Малиновка | 7 | 28 | 4 | 0.14 |
| 27 | Самарская обл., Большечерниговский р-н, окр. с. Кошкин, урочище Грызлы | 10 | 34 | 11 | 0.32 |
| 22 | Саратовская обл., Пугачевский р-н, окр. с. Солянка, Бирючий дол | 10 | 32 | 7 | 0.22 |
| 25 | Саратовская обл., Дергачевский р-н, окр. с. Новозизевка | 10 | 34 | 18 | 0.53 |
| 24 | Саратовская обл., Ивантеевский р-н, окр. п. Восточный | 10 | 32 | 5 | 0.16 |
| 19 | Саратовская обл., Хвалынский р-н, окр. г. Хвалынский, Цыганский дол | 10 | 31 | 4 | 0.13 |
| 23 | Саратовская обл., Ивантеевский р-н, окр. с. Ивантеевка, овраг Большая Малиниха | 10 | 32 | 6 | 0.19 |
| 20 | Саратовская обл., Хвалынский р-н, в 2 км южнее с. Черный затон | 10 | 32 | 8 | 0.25 |
| 26 | Саратовская обл., Перелюбский р-н, в 3 км на юго-восток от с. Натальин Яр | 10 | 31 | 3 | 0.10 |
| 29 | Оренбургская обл., Курманаевский р-н, 1.5 км на юго-запад от с. Гаршино | 10 | 32 | 4 | 0.13 |
| 31 | Оренбургская обл., Переволоцкий р-н, в 6 км на север от с. Абрамовка | 10 | 29 | 2 | 0.07 |
| 30 | Оренбургская обл., Переволоцкий р-н, 2 км на запад от г. В. Кунакбай | 5 | 29 | 2 | 0.07 |

Примечание. *n* – число образцов, изученных в отдельной локальной популяции; *N* – общее число ISSR маркеров, полученных для образцов из локальной популяции; *Np* – число полиморфных ISSR маркеров; *Np/N* – доля полиморфных ISSR маркеров.

Данное исследование посвящено описанию генетической структуры популяций *T. gesneriana* на территории Нижнего Поволжья и прилегающих областей с использованием метода ISSR.

Сбор материала проводили в природных популяциях *T. gesneriana* в 2013–2016 гг. в 18 р-нах Саратовской, 2 р-нах Волгоградской, 2 р-нах Самарской и 2 р-нах Оренбургской областей (таблица). Число отобранных для анализа растений с одной географической точки варьировало от 5 до 17 в зависимости от размера популяции.

Тотальную ДНК из исходных образцов выделяли с использованием набора NucleoSpin® Plant II (MACHEREY-NAGEL, Германия) согласно протоколу производителя из 20 мг растительного материала в воздушно-сухом состоянии, полученного из молодых листьев, высушенных в силикагеле. Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили в амплификаторе Mastercycler gradient (Eppendorf, Germany) с 10 ISSR-праймерами, отобранными ранее (Кашин и др., 2016) и синтезированными ЗАО “Синтол” (Москва). Для ПЦР были использованы реактивы Ready-To-Load Mastermix 5X Mas^{DD}TaqMIX-2025, (Диалат Лтд., Москва).

Предварительный анализ полученной матрицы проводили в программе PAST кластеризацией методом невзвешенного попарно-группового среднего (UPGMA) с использованием коэффициента Жаккара). Анализ популяционной структуры проводили методом Байеса в программе Structure 2.2. Предварительный выбор стартовой точки марковской цепи (burn-in) проводили в течение 500 тыс. итераций, с последующим построением марковской цепи в течении 1 млн. итераций для K (гипотетического числа популяций) от 2 до 10 в трехкратной повторности для каждой величины K . Оценку генетической дифференциации исследованных выборок проводили в программе Arlequin ver. 3.1 с помощью анализа молекулярной дисперсии (AMOVA).

По использованным нами данным ISSR маркирования наиболее изолированными по всем критериям являются популяции 19 – 26 Саратовской области, 27 и 28 Самарской области и 29 – 31 Оренбургской области, отличительной особенностью которых также является крайне низкая степень генетического разнообразия (от 7 до 53%). Территориально эти популяции располагаются в пределах Общего и Каменного Сыртов – водораздела между Волгой и Уралом, расположенного на юго-востоке европейской части России. Кластерный (UPGMA) анализ и результаты AMOVA (не представлены) достоверно объединяют эту группу популяций с популяциями 9 – 11 Саратовской области, произрастающими на возвышенных участках макрорельефа в непосредственной географической близости от Каменного Сырта. При этом результат дисперсионного анализа показал, что индекс генетической дифференциации между популяциями в пределах группы остается одинаковым ($F_{ST} = 0.78$) как при разделении рассматриваемых популяций на две группы, так и при объединении их в единую генетическую группу. Это свидетельствует об изолированности популяций друг от друга, что вполне естественно, учитывая их приуроченность к степным участкам, удаленным друг от друга сельскохозяйственными полями и залежами.

Анализ методом Байеса в программе Structure дал следующий результат. Значения логарифма функции вероятности ($\ln P(D)$) возрастали с увеличением числа K (числа априорно задаваемых кластеров) до $K = 4$. После этой точки значения вышли на плато и практически не менялись до $K = 10$, затем происходило плавное снижение. Таким образом, наиболее вероятная величина K равна 4. Первая генетическая группа с вероятностью более 90% встречается в популяциях 19 – 31; вторая – в популяциях 6, 7, 12, 17 (вероятность более 90%) и частично в популяциях 13 (28%), 5 (10%), 8 (2.9%), 15 (2.5%), 16 (2.5%); третья – в популяциях 9 – 11 (вероятность более 99%) и частично в популяциях 22 (3.3%), 13 (2.7%), 21 (2.7%), 25 (1.6%); четвертая – в популяциях 8, 14 – 16, 18 (вероятность более 90%), 5 (88%), 13 (70%) и частично в популяциях 6 (8.7%), 7 (6.2%), 17 (2%), 25 (1.2%).

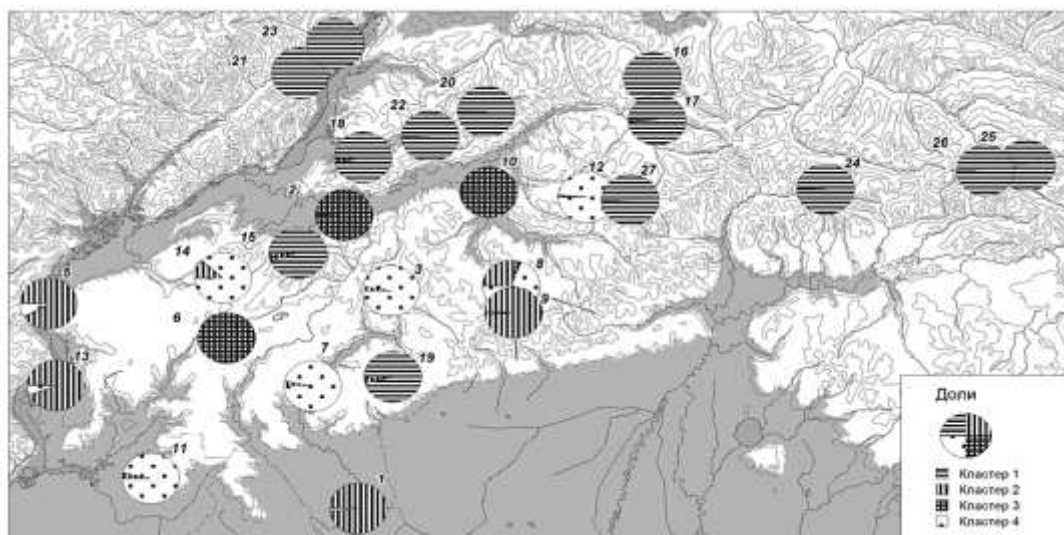


Рисунок. Распространение выявленных генетических кластеров *T. gesneriana* на изученной территории.

При нанесении полученных кластеров на географическую карту видна «слоистость» их расположения (рисунок). Популяции, представляющие первую, наиболее гомогенную генетическую группу, располагаются на крайнем северо-востоке исследованной территории, окружены с трех сторон популяциями, входящими в третью группу. Популяции второй генетической группы примыкают с юго-востока и с запада, а четвертая генетическая группа – с юга, за исключением популяций 13 и 14, которые территориально перекрываются со второй генетической группой.

В целом, представленные результаты подтверждают полученные ранее данные (Кашин и др., 2016). Отсутствие корреляции генетической обособленности популяций с географическим расстоянием между ними (тест Мантеля недостоверен и равен $-0,118$, $p = 0,8$) и приуроченность большинства популяций первой генетической группы к сырцовым возвышенностям дают возможность предположить, что ее изолированность связана с далекими историческими событиями. Однако для проверки высказанной гипотезы необходимо исследование с большей части ареала *T. gesneriana* с использованием хлоропластных и ядерных маркеров, между которыми будет возможно установить генеалогические связи.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 16-04-00142.

Список литературы

- Кашин А.С., Крицкая Т.А., Шанцер И.А. Генетический полиморфизм *Tulipa 506 gesneriana* L. по данным ISSR маркирования // Генетика. 2016б. Т. 52, № 10. С. 1134-1145.
- Литвинская С.А. Тюльпан Шренка – *Tulipa schrenkii* Regel // Красная книга Российской федерации (растения и грибы). М.: Т-во науч. изд. КМК, 2008. С. 333-334.
- Мордак Е.В. Что такое *Tulipa schrenkii* Regel и *T. heteropetala* Ledeb. (Liliaceae)? // Новости сист. высш. раст. 1990. № 27. С. 27-32.
- Christenhusz M. J. M., Govaerts R., David J. C. et al. Tiptoe through the tulips – cultural history, molecular phylogenetics and classification of *Tulipa* (Liliaceae) // Bot. J. Linnean Soc. 2013. V. 172. P. 280-328.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ТОЧЕЧНЫХ И АМПЛИТУДНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ШКАЛ ДЛЯ СОЗДАНИЯ И ОЦЕНКИ УСПЕХА РАЗВИТИЯ ИСКУССТВЕННЫХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

А.В. Кручонок, Б.Ю. Аношенко, В.В. Титок

Центральный ботанический сад НАН Беларуси, Минск, Беларусь,
a.kruchonok@cbg.org.by

USING A POINT AND AMPLITUDE ECOLOGICAL SCALES FOR CREATING AND EVALUATING SUCCESS THE DEVELOPMENT OF ARTIFICIAL COENOPOPULATIONS

A. Kruchonok, B. Anoshenko, V. Titok

Для разработки адекватных моделей транслокаций (реинтродукции и репатриации), необходимы исследования экологического пространства территории, планируемой для транслокационных мероприятий. На сегодняшний день нет объективного экспресс-теста первичного этапа определения нового местообитания с тем комплексом условий, которые необходимы для конкретного вида редких растений. Существующие тесты не всегда объективны и связаны с использованием дорогостоящих инструментальных методов.

Для апробации системы экологического анализа на практике, были исследованы искусственные ценопопуляции (далее ЦП), высаженные на территории Центрального ботанического сада НАН Беларуси с 1999 года. Были отобраны 2 вида (*Astrantia major* L., *Allium ursinum* L.) представленные несколькими ЦП, которые развиваются по инвазионному типу, возобновляются и даже образуют новые локалитеты.

Астранция большая (*Astrantia major* L.) - I категория (CR) – вид, находящийся на грани исчезновения. Естественный ареал вида охватывает преимущественно горные районы Центральной Европы. На сегодняшний день достоверно существует только популяция в Беловежской пуще. В Волковысском районе при обследовании авторами в 2016 г. не подтверждена. ЦП-10 высажена в 2010 г, расположена в искусственном понижении на выкашиваемой луговине с избыточным увлажнением в весенний период; ЦП-21 высажена в 1999 г., занимает экотонное положение на краю чернооляса крапивного и низкотравного луга. Имеются признаки переувлажнения почвы и избыточного затенения.

Лук медвежий или черемша (*Allium ursinum* L.) – III категория (VU) – уязвимый вид. В Беларуси реликтовый средневропейский горный вид, находящийся на северо-восточной границе равнинной части ареала. Произрастает в тенистых широколиственных и широколиственно-еловых леса преимущественно снытевого типа, вблизи рек и ручьев, по окраинам болот и на облесенных островах среди болот. В Центральном ботаническом саду есть 2 ценопопуляции: ЦП-4 посажена в 1999 г, произрастает под пологом широколиственных деревьев, на влажных лесных рыхлых почвах, ЦП-8 посажена в 2013 г. в понижении, под пологом искусственных древесных насаждений, в местах интенсивного антропогенного пресса и на почвах с признаками избыточного увлажнения из-за характера подстилающей поверхности.

Для характеристики и оценки соответствия экологических условий мест произрастания ЦП и их экологической реализации был использован метод амплитудной (по Цыганову) и точечной (по Элленбергу) фитоиндикации (Ellenberg N., 1974; Цыганов Д.Н., 1983). Экологическое поле искусственных местообитаний для сравнения с оптимальными показателями рассчитывали с помощью регрессионного анализа экологических амплитуд растительного сообщества (Бузук Г.Н., Созинов О.В., 2009). Экологический оптимум для вида определяли по таблицам Элленберга.

Точечные экологические показатели для реальных ЦП определяли с помощью инструментальных измерений (люксметрия, рН-метрия), многолетних климатических наблюдений и данных почвенных карт Центрального ботанического сада.

На диаграммах сплошной черной линией показаны потенциальные экологические оптимумы видов по Элленбергу. Линиями с обозначениями номеров ЦП показано фактическое положение ЦП вида в экологическом пространстве ЦБС. (рис. 1).

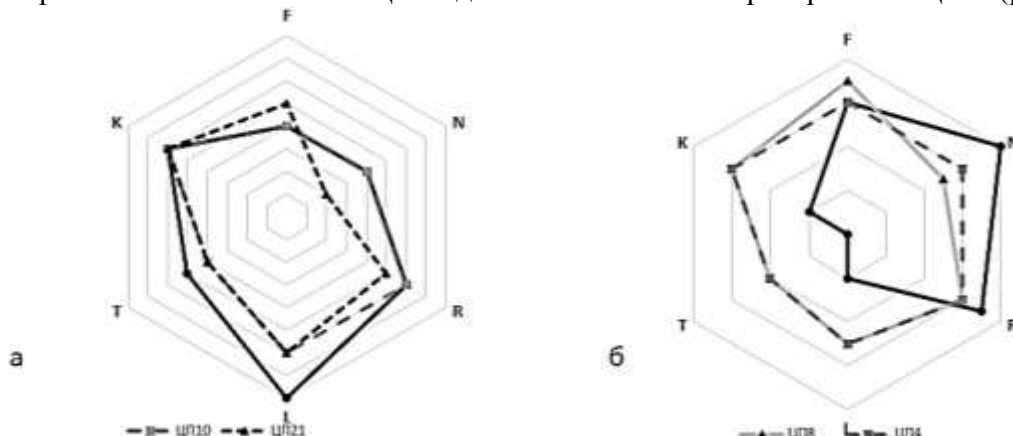


Рис. 1. Экологический оптимум и фактические экологические условия искусственных ценопопуляций в условиях Центрального ботанического сада (по Элленбергу): а) астранция большая (*A. major*); б) лук медвежий (*A. ursinum*). Показатели экологической шкалы: F – увлажнение почв; N – богатство почв азотом; R – кислотность почв; L – освещенность/затенение; T – термоклимат; K – степень континентальности климата.

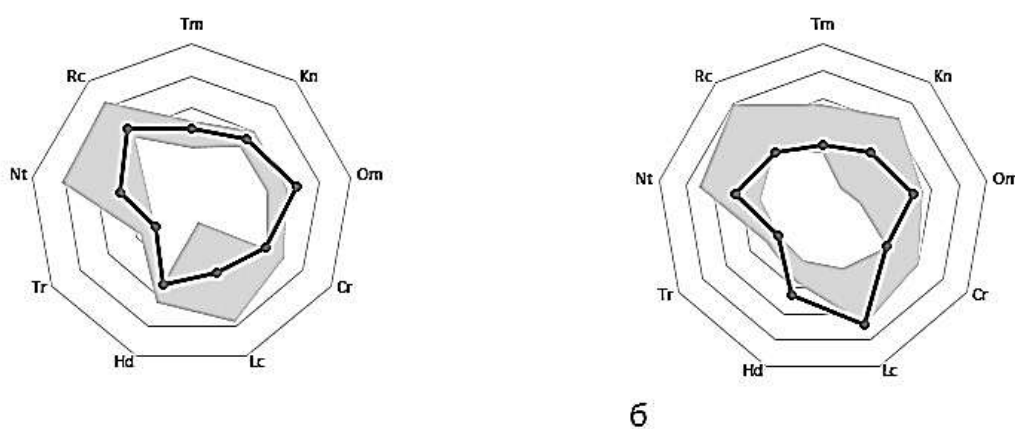


Рис. 2. Потенциальное и фактическое ----- экологическое пространство видов редких растений в Центральном ботаническом саду НАН Беларуси (по Цыганову): а) астранция большая (*A. major*); б) лук медвежий (*A. ursinum*). Геоклиматические факторы: Kn - континентальность климата (15 баллов), Cr - криоклимат (15 баллов), Tm - термоклиматическая шкала (17 баллов), Om - омброрежим аридность-гумидность (15 баллов), Lc – освещенность (9 баллов). И группу эдафических факторов: Hd - влажность почв (23 балла), Tr - солевой режим (19 баллов), Rc - кислотность почв (13 баллов), Nt - обеспеченность азотом (11 баллов)

Два искусственных локалитета *A. major* произрастают в условиях, близких к оптимуму, однако условия освещения и температурный режим отлежат в меньшую сторону от оптимальных (рис. 1). ЦП-21 находится в условиях азотной недостаточности и большей, чем требуется, влажности почв. Что касается мест произрастания *A. ursinum*, то будучи подобны между собой, они очень далеко отстоят

от оптимума, совпадая лишь в показателе кислотности почвы. Известно, что этот вид предпочитает богатые гумусом почвы, а в условиях ЦБС он произрастает в очевидной зоне угнетения по этому фактору. Это говорит о том, что местообитание выбрано неподходящее и необходима коррекция или даже транслокация.

Использование сравнения оптимальных значений с результатами инструментальных измерений помогает определить лимитирующий фактор, не позволяющий нормально развиваться ЦП в данных условиях, и провести его своевременную коррекцию, при условии, что фактор не относится к геоклиматической группе.

Известно, что виды в экологическом поле располагаются не только в области оптимальных условий, но и зонах возрастания и уменьшения значений факторов, вплоть до зоны гибели. Такие зоны называются «зона угнетения». Оптимальные условия и лежащие по обе зоны угнетения и составляют экологическую амплитуду вида. Сравнивая фактическое (реальное) положение ЦП, определенное по регрессии амплитудных значений видов сообщества с амплитудами вида по Цыганову, можно получить визуализацию потенциальных и реализованных экологических возможностей ЦП (рис. 2).

Анализ экологических диапазонов дает возможность определить пределы пластичности вида по отношению к комплексу условий произрастания. Сплошной линией на диаграммах показано положение ценопопуляции в экологическом пространстве на территории Центрального ботанического сада. На рис 2 показано, что все четыре вида находятся в пределах своего экологического диапазона. Условия произрастания *A. major* полностью соответствуют как геоклиматической, так и эдафической группе факторов. В случае с *A. ursinum* условия влажности почвы превышают диапазон, а показатели минерального богатства, кислотности почвы и криоклиматической морфы находятся на нижнем пределе, это значит, что местообитание подобрано неправильно. Данные по точечным шкалам Элленберга подтверждают этот факт (рис. 1 б)

Исследуемые виды чувствительны к группе климатических факторов и менее чувствительны к эдафическим. Наименьшая пластичность ЦП в условиях ЦБС присуща *A. major*.

Объекты относятся к редким и охраняемым видам природной флоры Беларуси. Изученные ценопопуляции за время своего существования на территории Центрального ботанического сада проявили различную степень приспособленности к условиям обитания. Экологическое поле Центрального ботанического сада имеет одинаковые климатические условия, однако все местообитания хоть незначительно, но отличаются по почвенным характеристикам и степени освещенности. В ряде случаев эти факторы оказываются решающими для успеха развития искусственной ЦП. Применение амплитудных шкал Цыганова и точечных шкал Элленберга позволяют объективно оценить и обосновать экологическое соответствие растительной экоморфе, выбранной территории для создания модельных полигонов по изучению особенностей развития искусственных ЦП редких и охраняемых видов в условиях *ex situ*, и более точный подбор нового местообитания для стеновалентных видов.

Список литературы

- Бузук Г.Н., Созинов О.В. Регрессионный анализ в фитоиндикации (на примере экологических шкал Д.Н. Цыганова). – Ботаника. Вып. 37. – Минск: Право и экономика, 2009. С. 356-362.
- Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов М.: Наука, 1983. 193с.
- Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas. - Gottingen: Goltze, 1974. 97 S.

ДЕЙСТВИЕ ХЛОРИДОВ МЕДИ И НИКЕЛЯ НА НАЧАЛЬНЫЕ ЭТАПЫ ОНТОГЕНЕЗА *SPARGANIUM EMERSUM* REHM. (TYPHACEAE)

Е.Г. Крылова, Е.А. Беляков, А.Г. Лапиров

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок, Россия,
panova@ibiw.yaroslavl.ru

THE ACTION OF THE CHLORIDES OF COPPER AND NICKEL IN THE INITIAL STAGES OF ONTOGENESIS *SPARGANIUM EMERSUM* REHM. (TYPHACEAE)

E.G. Krylova, E.A. Belyakov, A.G. Lapirov

Проблема повышенного содержания тяжелых металлов (ТМ) в окружающей среде с каждым годом приобретает все большую актуальность. В этой связи одной из важнейших задач является выяснение механизмов адаптации растений через анализ изменчивости начальных этапов онтогенеза. Ранее нами было изучено влияние различных ТМ (меди, никеля, цинка, кадмия и др.) на начальные этапы онтогенеза водных растений разных экологических групп. При этом большинство исследований выполнено на примере сульфатов (Крылова, 2012; Беляков и др., 2014 а, б), остальные анионы использовались реже (Крылова и др., 2014, 2015).

Цель данной работы – определение устойчивости начальных этапов онтогенеза *Sparganium emersum* Rehm. к действию хлоридов меди и никеля. *S. emersum* – гелофит, произрастающий по берегам водоемов на участках с постоянным поверхностным и грунтовым подтоплением, на прибрежных мелководьях с илесто-песчаными донными отложениями, на глубине 25–30 (100) см.

Материалы и методы исследования

Плоды *S. emersum* собирали на мелководьях реки Корожечна (Угличский р-н Ярославской обл.) в августе 2013 года.

В первой серии эксперимента после холодной влажной стратификации в течение 2-2,5 месяцев плоды (по 30 штук) проращивали в люминостате в чашках Петри при температуре 20–25°C на фильтровальной бумаге, смоченной $\text{CuCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ и $\text{NiCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ в концентрациях 1, 10, 25, 50, 100, 250, 500 мг/л. Контроль – дистиллированная вода. Повторность опытов трехкратная, освещенность 3200 лк, фотопериод 9/15 (свет: темнота). Длительность эксперимента 15 суток. Определяли: лаг-время – время в днях между началом эксперимента и началом прорастания; лабораторную всхожесть – процент проросших семян в конце эксперимента; период прорастания – количество дней, в течение которых семена прорастают. У проростков (по 10 штук) измеряли длину листьев, гипокотилия, главного и придаточных корней, длину и диаметр базального участка побега. Отмечали изменение окраски и характер повреждения органов растений.

Во второй серии экспериментов плоды проращивали в люминостате в чашках Петри на фильтровальной бумаге, смоченной отстоявшейся водопроводной водой. Затем, проростки (по 10 штук) помещали в растворы тех же ТМ в концентрациях 1, 25 и 50 мг/л. Условия и продолжительность эксперимента, и все измеряемые морфологические параметры такие же, как и в первой серии опытов.

Для статистической обработки данных использовали программу Microsoft Excel 2003. Данные представлены в виде средних значений и их ошибок ($\bar{x} \pm SE$). Достоверность различий величин оценивали по критерию Стьюдента при уровне значимости $p \leq 0,05$.

Результаты и их обсуждение

Влияние тяжелых металлов на прорастание плодов. Прорастание плодов *S. emersum* в вариантах опыта происходило одновременно – лаг-время было сходно с

контрольными значениями (3–5 сут), что свидетельствует об их нормальном созревании и хорошей способности к прорастанию. Период прорастания достоверно снижался при концентрации 250 мг/л для хлорида меди и 500 мг/л для хлорида никеля, что свидетельствует о влиянии ТМ на начальные этапы прорастания при набухании семян. При сравнении действия двух солей выяснили, что хлорид меди токсичнее хлорида никеля, т.к. при его действии значимое снижение лабораторной всхожести по сравнению с контролем наблюдали при более низких концентрациях (50 и 100 мг/л) (рисунок). Кроме того, проросшие плоды *S. emersum* при 250 и 500 мг/л были обнаружены только в хлориде никеля.

Ранее нами было показано, что медь, по сравнению с никелем, является более токсичным элементом для прорастания семян ряда прибрежно-водных растений (Крылова, 2013). Учитывая показатель лабораторной всхожести, нами установлено, что предел токсичности хлорида меди находится между 100 и 250 мг/л. Все это свидетельствует о том, что при высоких концентрациях ТМ (свыше 100 мг/л) оболочки плодов *S. emersum* перестают выполнять свою барьерную функцию.

Влияние тяжелых металлов на развитие проростков.

В конце эксперимента при действии хлоридов меди и никеля в концентрации 1 мг/л у проростков *S. emersum* видимых повреждений тканей главного и придаточных корней не выявлено. При 10 и 25 мг /л хлорида меди развитие главного и придаточных корней практически прекращалось. В растворе хлорида никеля при 10 мг/л отмечалось частичное или полное отмирание главного и первого придаточного корней, при 25 мг/л и выше они не развивались и отмирали (табл.). Придаточные корни находились в различной степени некроза. При 50–250 мг/л хлоридов меди и никеля наблюдалась гибель главного корня сразу же после появления его апикальной части из оболочек плода.

Таблица

Изменение морфометрических показателей проростков *S. emersum* под влиянием различных концентраций солей меди и никеля (среднее для трех повторностей)

| Длина органов проростка, см | | Концентрация иона металла, мг/л** | | | |
|-----------------------------|---|-----------------------------------|---|---|---------------------------------------|
| | | Контроль | 1 | 10 | 25 |
| главного корня | | 1,80±0,40 | $\frac{1,20 \pm 0,30^*}{1,50 \pm 0,60}$ | $\frac{0,04 \pm 0,03^*}{0,25 \pm 0,11^*}$ | $\frac{0,02 \pm 0,01^*}{0}$ |
| придаточных корней | 1 | 1,10±0,40 | $\frac{0,70 \pm 0,30^*}{0,91 \pm 0,33}$ | $\frac{0,10 \pm 0,06^*}{0,08 \pm 0,03}$ | $\frac{0,04 \pm 0,02^*}{0}$ |
| | 2 | 0,20±0,10 | $\frac{0,20 \pm 0,10}{0,22 \pm 0,15}$ | $\frac{0,04 \pm 0,01^*}{0,03^*}$ | $\frac{0,02 \pm 0,01^*}{0}$ |
| листьев | 1 | 1,80±0,10 | $\frac{1,60 \pm 0,20}{1,70 \pm 0,31}$ | $\frac{1,50 \pm 0,10^*}{1,20 \pm 0,21^*}$ | $\frac{1,70 \pm 1,10}{1,70 \pm 0,10}$ |
| | | | $\frac{1,50 \pm 0,20}{1,75 \pm 0,30}$ | $\frac{1,60 \pm 0,20}{0,40 \pm 0,20^*}$ | $\frac{1,06 \pm 0,34^*}{0}$ |
| | 3 | 0,30±0,10 | $\frac{0,30 \pm 0,20}{0,46 \pm 0,15}$ | $\frac{0,10 \pm 0,00}{0}$ | $\frac{0,32 \pm 0,11}{0}$ |

Примечание. * достоверные различия с контролем; 0 – орган отсутствует; **над чертой – хлорид меди, под чертой – хлорид никеля.

Надземные органы проростка, по сравнению с корневой системой, оказались более устойчивыми к действию ТМ. Это связано с тем, что ткани корня являются первым барьером на пути поступления ТМ в надземные органы растения. Гипокотиль и базальный участок розеточной части побега в растворах обеих солей ТМ не отличались от таковых у контрольных проростков, что свидетельствует об их устойчивости к действию исследуемых ТМ.

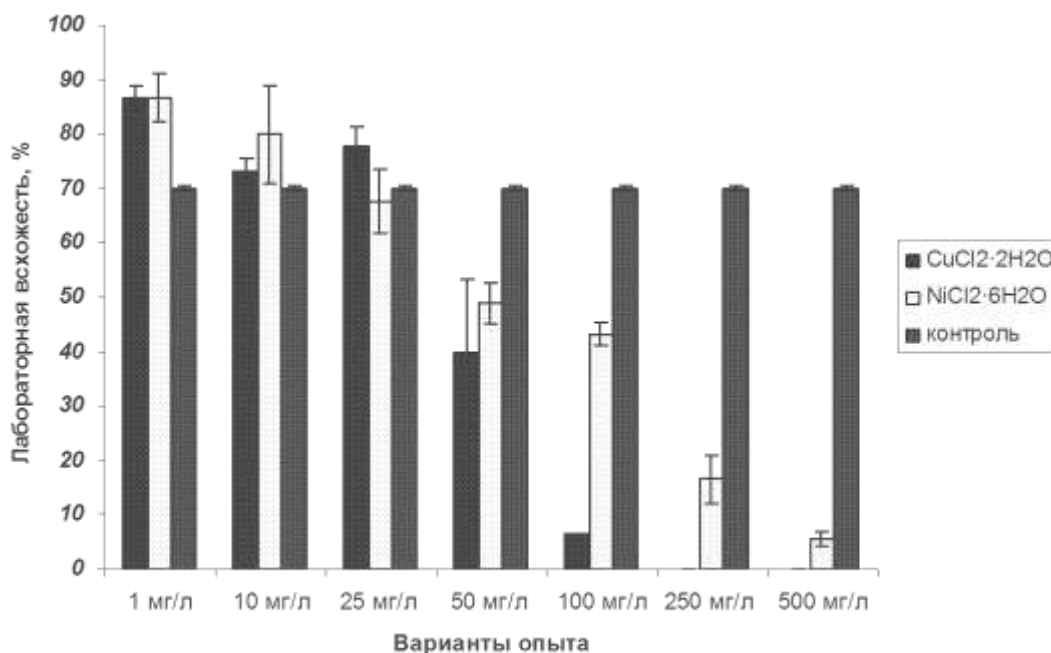


Рисунок. Изменение лабораторной всхожести при различных концентрациях хлоридов меди и никеля.

Достоверное снижение длины первого и второго листьев отмечено при 10 мг/л. Третий ассимилирующий лист присутствовал у единичных растений при 1–25 мг/л хлорида меди (табл.). В растворах хлорида никеля при 10 мг/л и выше третий лист не развивался.

Таким образом, проростки, формирующиеся при проращивании плодов *S. emersum* в растворах солей меди (1–25 мг/л) и никеля (1 и 10 мг/л), по-видимому, формируют защитно-приспособительные механизмы, сила и степень проявления которых зависит, прежде всего, от концентрации тяжелого металла в окружающей среде. Аналогичный эффект наблюдался и у других видов прибрежно-водных растений. На основании всего сказанного, можно сделать вывод о том, что для гелофитов медь является наиболее токсичной (при концентрациях ≥ 50 мг/л). Наиболее резко эффект действия солей ТМ начинает проявляться при их прямом контакте с проростком.

Влияние тяжелых металлов на проростки *S. emersum*, полученные из плодов изначально не подверженных действию ТМ.

При погружении проростков, развивавшихся в нормальных условиях, в растворы с различными концентрациями хлорида меди и никеля, их токсическое воздействие проявлялось уже в течение 1-х суток.

К концу 1-х суток при всех концентрациях ТМ главный и придаточные корни густо покрывались корневыми волосками. По-видимому, формирование большого числа корневых волосков является защитной реакцией растений, за счет которой происходит увеличение общей площади поверхности корней и снижение влияния ТМ на растение в целом. При 1 мг/л хлорида меди к 15-м суткам отмечено развитие некроза на апикальных участках и при основании главного и придаточных корней, при действии такой же концентрации хлорида никеля молодые придаточные корни не имели некротических повреждений. При превышении пороговых значений концентраций ТМ в растворе, эндодермальный барьер разрушался, происходило полное некротирование корней, что привело к гибели растений. Полный некроз наблюдался при 25 и 50 мг/л обеих солей с разницей в длительности этого процесса (на

3-и и 15-е сутки, соответственно).

При концентрации 1 мг/л хлорида меди на листьях сначала отмечены слабые некротические повреждения во влажной части листа, хотя листья оставались фотосинтезирующими. К 15-м суткам все листья отмирали. При 1 мг/л хлорида никеля сначала отмечен некроз и кончиков листьев, в конце эксперимента все листья отмирали. К 15-м суткам у растений в контроле и при 1 мг/л отмечено появление нового листа без некроза, что свидетельствовало об активном включении растениями приспособительных механизмов. При 25 мг/л все листья под действием хлорида меди бурели и отмирали. Некротическое действие хлорида никеля продолжалось дольше. В растворах обеих солей при 50 мг/л листья отмирали на 3–4-е сутки.

Влажная часть семядоли при действии обоих металлов также подвергалась некротированию. Связник семядоли проявлял большую устойчивость: при 1 мг/л он оставался фотосинтезирующим. При концентрации хлорида меди и никеля 25 мг/л частичный некроз отмечен на 4-е и 8–9-е сутки, при 50 мг/л полный некроз отмечен на 2-е и 6-е сутки, соответственно. Слабое некротическое действие хлорида меди на гипокотиль отмечено при 1 мг/л на 4-е сутки, хлорида никеля – на 15-е. При 25 и 50 мг/л прогрессирующий некроз отмечался на 2-е сутки действия хлорида меди и на 7-е сутки – хлорида никеля.

Таким образом, когда прорастание плода и начальное развитие проростка происходит при отсутствии ТМ в среде, их действие проявляется в момент непосредственного контакта с проростком. Токсическое действие ТМ выражалось в некрозе главного и придаточных корней, листовых пластинок, семядоли и гипокотыля. В растворах хлорида никеля некроз наступал позже, чем при действии хлорида меди. При 1 мг/л растения вырабатывали комплекс защитно-приспособительных механизмов, позволяющих им продолжать существовать в сложившихся условиях, при 25 и 50 мг/л проростки погибали. В данной серии экспериментов подтверждена большая токсичность хлорида меди для проростков *S. emersum*, чем хлорида никеля.

Список литературы

- Беляков Е.А., Лапиров А.Г., Крылова Е.Г. Влияние сульфата меди на прорастание плодов и развитие проростков *Sparganium emersum* Rehm (*Sparganiaceae*) // Вода: химия и экология. 2014б, № 8. С. 104-109.
- Беляков Е.А., Лапиров А.Г., Крылова Е.Г. Влияние сульфата никеля на прорастание плодов и развитие проростков *Sparganium emersum* Rehm (*Sparganiaceae*)// Токсикологический вестник. 2014а. № 4. С. 59-64.
- Крылова Е.Г. Влияние сульфатов никеля и меди на начальные этапы онтогенеза представителей рода *Scirpus* (*Cyperaceae*) // Токсикологический вестник. 2012. № 6. С. 39-42.
- Крылова Е.Г. Прорастание семян и развитие проростков частухи подорожниковой (*Alisma plantago-aquatica* L.) в растворах солей тяжелых металлов // Вода: химия и экология. 2013, № 10. С. 107-111.
- Крылова Е.Г., Лапиров А.Г., Бердник К.А. Устойчивость начальных этапов онтогенеза *Bidens cernua* (*Asteraceae*) к действию ацетатов никеля и меди // Вестник северного (арктического) федерального университета. 2015. №. 4 С. 66-74.
- Крылова Е.Г., Бердник К.А., Лапиров А.Г. Влияние хлоридов никеля и меди на начальные этапы онтогенеза *Bidens cernua* (*Asteraceae*)// Растительные ресурсы. 2014. Т. 50. Вып. 2. С. 227-235.

**МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ У ИНВАЗИОННЫХ ВИДОВ
AMELANCHIER В ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ**

А.Г. Куклина

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва, Россия,
alla_gbsad@mail.ru

**MICROEVOLUTIONARY MODIFICATION OF AMELANCHIER INVASION
SPECIES IN THE EUROPEAN PART OF RUSSIA**

A.G. Kuklina

К широко распространенным неофитам на территории европейской части России относятся представители рода *Amelanchier* Medik. (Rosaceae, Maloideae), среди которых лидирует *A. spicata* (Lam.) С.Koch. Этот инвазионный вид распространен в Псковской, Новгородской, Тверской, Ярославской, Калужской, Московской, Нижегородской, Смоленской, Белгородской, Брянской областях и в Удмуртии, в некоторых регионах стал видом – трансформером, способным создавать мертвопокровные сообщества и вытеснять аборигенные виды (Виноградова и др., 2010, 2011; Kuklina, 2011). Кроме *A. spicata*, в России отмечена натурализация *A. alnifolia* (Nutt.) Nutt., роль которой в инвазионном процессе менее заметна (Куклина, 2008). В экспериментах, проведенных в ГБС РАН, у *A. spicata* и *A. alnifolia* выявлена склонность к апомиксису (Куклина, Асбаганов, 2012).

В настоящее время накоплен фактический материал о трудно идентифицируемых образцах, имеющих промежуточные признаки между *A. spicata* и *A. alnifolia*. Впервые о такой находке в 1995 году в Ленинградской области (близ пос. Громово) сообщил Н.Н. Цвелёв (2011). В 2012 году подобный морфотип был зафиксирован нами в Московской области: Воскресенский и Орехово-Зуевский районы (МНА), а в 2015 году сделаны гербарные сборы (RSU) М.В. Казаковой в Касимовском и Старожиловском районах Рязанской области. Трудно определяемые варианты по строению куста похожи на *A. spicata*, а по морфологии листовой пластинки, имеющей более крупные и редкие зубцы по краю (особенно заметные на ростовых побегах), близки к *A. alnifolia*. Иногда у взрослых особей есть проблемы с формированием диаспор: за 5 лет наблюдений в популяции (близ пос. имени Цюрупы) Воскресенского района Московской области лишь в 2016 году отмечено единичное цветение у отдельных особей. При отклонениях в генеративной сфере инвазионная активность *A. spicata* сохраняется за счет формирования длинной и разветвленной системы гипогеогенных корневищ.

Таблица

Варьирующие позиции на участках ITS1-2 ядерной ДНК
у инвазионных видов *Amelanchier* в России

| Таксон | Образец | № позиции нуклеотида | | | | | | | | | |
|---------------------------------------|----------|----------------------|----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| | | 61 | 62 | 121 | 122 | 154 | 181 | 183 | 191 | 252 | 271 |
| <i>Amelanchier alnifolia</i> | 3.1-2014 | a | g | c | t | g | a | c | a | t | a |
| <i>Amelanchier alnifolia</i> | 3.2-2015 | a | g | c | t | g | a | c | a | t | a |
| <i>Amelanchier alnifolia</i> | 5b-2008 | c | c | g | g | a | t | c | g | a | a |
| <i>Amelanchier alnifolia</i> | 6b-2006 | c | c | g | g | a | t | c | g | a | a |
| <i>Amelanchier alnifolia</i> | 10b-2008 | g | c | c | g | g | g | g | g | c | g |
| <i>Amelanchier spicata</i> | 2.1-2014 | a | a | c | t | a | a | t | a | t | a |
| <i>Amelanchier spicata</i> | 2.3-2015 | a | a | c | t | a | a | t | a | t | a |
| <i>Amelanchier spicata</i> | 7b-2006 | g | c | c | g | g | g | g | g | c | g |
| <i>Amelanchier spicata</i> | 8b-2010 | g | g | c | c | a | g | t | c | g | c |
| <i>A.spicata</i> × <i>A.alnifolia</i> | 5.1-2015 | g | g | a | a | c | c | c | g | t | a |
| <i>A.spicata</i> × <i>A.alnifolia</i> | 5.2-2015 | t | t | g | g | c | c | g | g | c | c |

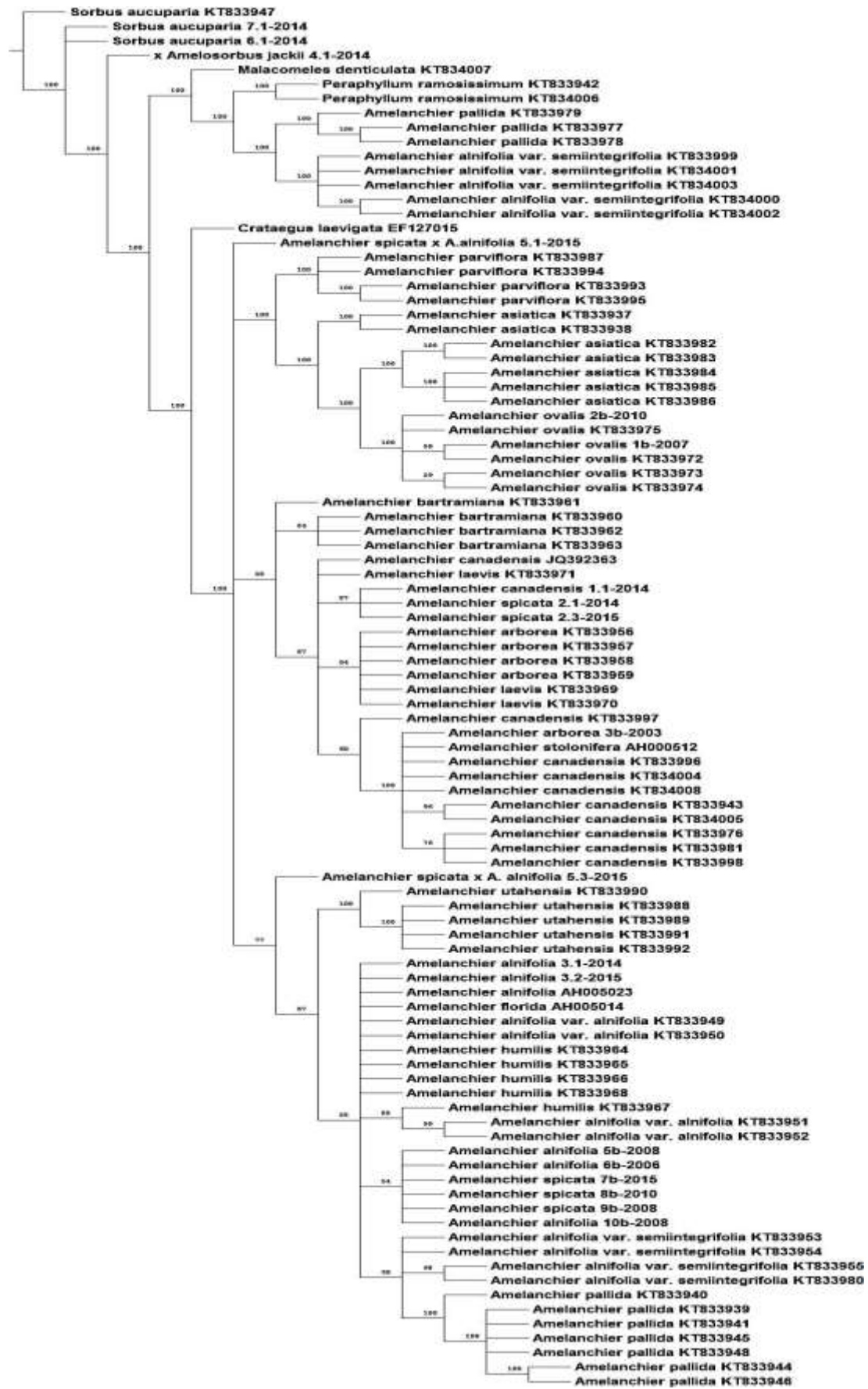


Рис. 1. Филогенетическое дерево для видов рода *Amelanchier* и близких родов. Приведены значения бутстрэп-поддержки.

Поскольку генеративные органы на отдельных экземплярах представлена слабо, а морфологическое изучение вегетативных органов не дало желаемого результата, у инвазионных видов *Amelanchier* было проведено молекулярно-генетическое исследование двух участков ДНК: ядерного ITS1-2 и хлоропластного *trnL-F*. Для этого собрали 17 образцов *Amelanchier*, включая сложно идентифицируемый морфотип, условно названный *A. spicata* × *A. alnifolia* (5.1-2015; 5.3-2015); предполагаемые родительские виды *A. spicata* и *A. alnifolia* (по 5 образцов); а также близкородственные таксоны - *A. canadensis* (L.) Medik (1.1-2014), *A. arborea* (Michx. f) Fern. (3b-2003), *A. ovalis* Medik. (1b-2007; 2b-2010) и ×*Amelosorbus jackii* Rehd. (4.1-2014).

При экстракции ДНК в ГБС РАН использовали набор NucleoSpin Plant Kit (Macherey-Nagel, Germany). Для амплификации ядерной ITS1-2 задействованы внешние праймеры C26A и NNC, амплификация *trnL-F* проведена с парой праймеров prC-c и prF-f. Анализ продуктов реакции сделан на секвенаторе ДНК ABI PRISM 3100-Avant. Выравнивание нуклеотидных последовательностей осуществлено вручную при помощи программы BioEdit. Все сведения о двух участках ДНК для *Amelanchier* с территории России получены впервые и депонированы в GenBank National Center for Biotechnology Information (NCBI) [<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>]. Филогенетическое дерево выстроено с использованием программы ТНТ в оболочке Winclada (Goloboff et al., 2003), при этом дополнительно из NCBI взяты данные по ITS1-2 для 72 зарубежных образцов *Amelanchier*.

В локусе *trnL* и *trnF* зафиксирована абсолютная идентичность 960 нуклеотидных позиций во всех (наших и взятых из NCBI) образцах *Amelanchier*. При анализе ядерных участков ДНК ITS1 и ITS2 (578 п.н.) констатирован полиморфизм. В частности, отмечено своеобразие 10 варьирующих нуклеотидных позиций №№ 61, 62, 121, 122, 154, 181, 183, 191, 252, 271. Клонированные копии ITS *A. spicata* (2.1-2014) различаются с *A. alnifolia* (3.1-2014) по 3-м позициям. Высокая степень внутригеномного полиморфизма зафиксирована у *A. spicata* × *A. alnifolia*: образец 5.1-2015 отличается от *A. spicata* (2.1-2014) по 8 позициям, но сходен с *A. alnifolia* (3.1-2014) по 4-м позициям (табл. 1).

Причинами появления рекомбинантов на исследуемых участках ДНК, вероятно, являются мутации и гибридизация с *A. alnifolia*, вызывающие генетическую дифференциацию инвазионных видов. Эти суждения находят подтверждение на филогенетическом дереве (рис. 1), где образцы *A. alnifolia* (5b, 6b, 10b) и *A. spicata* (8b, 9b) корректно группируются в общую кладу.

Судя по структуре генома и положению на филогенетическом древе родственным видом для *A. spicata* является *A. canadensis*. При этом отмечена высокая степень самостоятельности европейского вида *A. ovalis*, образцы которого разместились в отдельной клade. По-нашему мнению, роль *A. ovalis* при формировании *A. spicata* во вторичном ареале не так значима, как высказывается в одной из гипотез (Fernald, 1946).

Согласно работам американских исследователей таксономия видов рода *Amelanchier* не однозначна и достаточно запутана. Основные проблемы, затрудняющие идентификацию видов этого рода, вызывают полиплоидия, гибридизация и формирование различных агамных комплексов (Campbell et al., 1997). В первичном ареале североамериканских видов рода *Amelanchier*, изученных с использованием DNA Sequencing, отмечен полиморфизм, несколько уровней плоидности и наличие микровидов (Weir et al., 1996; De Barba et al., 2014; Burgess et al., 2015).

Заключение. При обследовании инвазионного вида *A. spicata* в популяциях европейской части России были зафиксированы трудно определяемые образцы с формой листа не свойственной этому виду. Молекулярно-генетический анализ

нуклеотидных последовательностей на участке ITS1-2 ядерной ДНК подтвердил у образцов из Московской области наличие многочисленных замен нуклеотидов. Внутригеномный полиморфизм у *A. spicata*, возможно, является результатом мутаций или межвидовой гибридизации при участии натурализовавшегося вида *A. alnifolia* и может сохраняться в популяциях, благодаря агамоспермии. Микроэволюционные преобразования, приводящие к повышению биоразнообразия в структуре *A. spicata*, создают дополнительные возможности для расширения адаптационных возможностей инвазионному виду во вторичном ареале.

Автор благодарит проф. М.С. Игнатова, д.б.н. Ю.К. Виноградову, д.б.н. И.А. Шанцера, проф. М.В. Казакову и к.б.н. О.И. Кузнецову за помощь, оказанную в ходе исследования.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ, проект № 15-29-02556.

Список литературы

- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Нотов А.А. Черная книга флоры Тверской области: чужеродные виды растений в экосистемах Тверского региона. М.: КМК, 2011. 292 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
- Куклина А. Г. Инвазионные популяции ирги ольхолистной (*Amelanchier alnifolia* (Nutt.) Nutt.) в России // Бюл. Гл. ботан. сада. 2008. Вып. 194. С. 47-56.
- Куклина А.Г., Асбаганов С.В. Апомиксис у *Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch и *A. alnifolia* (Nutt.) Nutt. // Бюл. Гл. ботан. сада. 2012. Вып. 198. (№ 1). С. 75-79.
- Цвелёв Н.Н. О роде ирга (*Amelanchier* Medik., Rosaceae) в Европейской России // Новости систематики высших растений. М. – СПб: КМК, 2011. Т. 42. С. 174-177.
- Burgess M.B., Cushman K.R., Doucette E.T., Frye C.T., Campbell C.S. Understanding diploid diversity: A first step in unraveling polyploid, apomictic complexity in *Amelanchier* // Am. J. Bot. Vol. 2015. Vol. 102, № 12. P. 2041-2057. DOI:10.3732/ajb.1500330
- Campbell C.S., Wojciechowski M.F., Baldwin B.G., Alice L.A., Donoghue M.J. Persistent Nuclear Ribosomal DNA Sequence Polymorphism in the *Amelanchier* Agamic Complex (Rosaceae) // Mol. Biol. Evol. 1997. Vol. 14 (1). P. 81-90. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a025705>
- Fernald M.L. *Amelanchier spicata* not an American species // Rhodora. 1946. Vol. 48. P. 125-134.
- Goloboff P., Farris J.S., Nixon K. TNT: Tree analysis using New Technology. Version 1,0. Beta. 2003, Tucumán, Argentina. <http://www.lillo.org.ar/phylogeny/tnt>
- De Barba, M., Miquel, C., Boyer, F., Mercier, C., Rioux, D., Coissac E., Taberlet P. DNA metabarcoding multiplexing and validation of data accuracy for diet assessment: application to omnivorous diet // Mol. Ecol. Resour. 2014. Vol. 14. № 2. P. 306-323.
- Kuklina A.G. Naturalization of *Amelanchier* Species from North America in a Secondary Habitat // Russian Journal of Biological Invasions. 2011. Vol. 2. № 2-3. P. 103-107. DOI:10.1134/S2075111711020056
- Weir B.J., Pierre R.G.St., Chibbar R.N. Isolation of DNA for RAPD analysis from leaves of the saskatoon (*Amelanchier ainifolia* Nutt.) and other horticultural crops // Canad. J. Plant Sci. 1996. Vol. 76. № 4. P. 819-824. DOI:10.4141/cjps96-139

**ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ТАКТИКИ *BULBOCODIUM VERSICOLOR*
(KER-GAWL.) SPRENG. НА ВОСТОКЕ АРЕАЛА**

Л.В. Куликова, Н.А. Петрова, И.В. Шилова, Т.Б. Решетникова

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского, Саратов, Россия,
nasch-1@yandex.ru.

**THE ONTOGENETIC TACTICS OF *BULBOCODIUM VERSICOLOR* (KER-GAWL.)
SPRENG. IN THE EAST OF THE AREA**

L.V. Kulikova, N.A. Petrova, I.V. Shilova, T.B. Reshetnikova

Брандушка разноцветная (*Bulbocodium versicolor* (Ker-Gawl.) Spreng.) охраняется во многих субъектах РФ, в том числе в Саратовской и Волгоградской областях (Красная ..., 2006 а, б), а также включен в Красную книгу РФ (2008). В Саратовской и Волгоградской областях проходит, вероятно, юго-восточная, а в Саратовской – и северная, и восточная границы ареала вида (Петрова и др., 2015).

В последнее время активно изучается проявление растениями различных стратегий жизни в условиях стресса (Злобин, 1989; Ишбирдин, Ишмуратова, 2004; Ишбирдин и др., 2005). Ю.А. Злобин (1989) различает онтогенетические тактики структурных частей растения и растения в целом в зависимости от положения ценопопуляции на экологическом градиенте. Характер изменения морфологических параметров выявляется по изменению уровня их варьирования, оцениваемого по коэффициенту вариации. Всего им выделяются четыре возможных варианта онтогенетических тактик:

- стабилизация (варьирование признака стабилизировано);
- конвергенция (уровень варьирования признака падает при стрессе);
- дивергенция (уровень варьирования возрастает);
- неопределенная изменчивость (неопределенные изменения уровня варьирования признака).

Мониторинг 17 ценопопуляций (ЦП) брандушки разноцветной из Саратовской и Волгоградской областей проводили в 2014–2016 гг. (табл.). В каждой ЦП у 30 случайно выбранных генеративных растений измеряли 13 морфологических параметров. Онтогенетические тактики развития органов в ряду ухудшения условий устанавливали в соответствии с методикой Ю.А. Злобина (1989) и определяли как характер изменения коэффициента вариации признаков на экоклин. Экоклин строили с использованием индекса виталитета ценопопуляций (IVC) по размерному спектру особей (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004; Ишбирдин и др., 2005). Индекс размерной пластичности рассчитывали по формуле (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004, 2005):

$$ISP = IVC_{\max}/IVC_{\min}$$

Статистическую обработку проводили с использованием программы Statistica 13.0. Достоверность зависимости параметров и коэффициента вариации от экоклина (IVC) оценивали с помощью регрессионного анализа (Давиденко и др., 2006).

Наибольший индекс виталитета (1.25) отмечен в популяции в Энгельском районе в окр. с. Красноармейское (Eng-3) в 2016 г. Высокое значение индекса отмечено в 2015 г. в популяциях в Татищевском районе (Tat-2) и в 2016 г. в Еланском районе (Eln). Для большей части популяций 2015 год оказался наиболее благоприятным для развития растений. В популяциях Красноармейского района хорошее развитие особей отмечено и в 2016 г. Минимальное значение индекса наблюдалось в 2014 году в популяции Красноармейского района (Kgm-1).

Индекс размерной пластичности вида составил 1.54. Размерная пластичность вида невысока, по сравнению с индексами, рассчитанными для ряда видов рудеральных

растений (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004). Так, для циклохены дурнишникалистной ISP составил 4.95, для лебеды татарской – 6.26. Но размерная пластичность *B. versicolor* соответствует пределам размерной пластичности для охраняемых многолетних растений и близка, например, размерной пластичности, рассчитанной для *Cephalanthera rubra* L. (Ишбирдин и др., 2005) или *Tulipa gesneriana* (Кашин и др., 2016).

Таблица

Местонахождение и жизненность ценопопуляций *Bulbocodium versicolor*

| Местонахождение популяции | Год | IVC |
|---|------|------|
| Красноармейский р-он, окр. ст. Паницкая | 2014 | 0.81 |
| | 2015 | 0.95 |
| | 2016 | 0.99 |
| Красноармейский р-он, окр. ст. Паницкая (на железнодорожной насыпи) | 2014 | 0.96 |
| | 2015 | 1.00 |
| | 2016 | 1.00 |
| Татищевский р-он, окр. с. Широкое | 2014 | 0.91 |
| | 2015 | 1.05 |
| | 2016 | 0.87 |
| Татищевский р-он, окр. с. Курдюм | 2014 | 1.02 |
| | 2015 | 1.14 |
| | 2016 | 0.95 |
| Ровенский р-он, окр. пос. Лиманный | 2014 | 0.95 |
| | 2015 | 1.11 |
| | 2016 | 0.91 |
| Саратовский р-он, окр. пос. Красный Текстильщик | 2014 | 0.9 |
| | 2015 | 0.81 |
| | 2016 | 1.05 |
| Энгельский р-он, берег реки Нахой | 2014 | 0.9 |
| | 2015 | 1.01 |
| | 2016 | 0.97 |
| Энгельский р-он, окр. с. Новочерлак | 2015 | 0.97 |
| | 2016 | 1.16 |
| Энгельский р-он, окр. с. Красноармейское | 2015 | 0.89 |
| | 2016 | 1.25 |
| Балашовский р-он, окр. с. Тростянки | 2015 | 0.94 |
| Волгоградская область, окр. с. Бородачи | 2015 | 1.01 |
| | 2016 | 1.08 |
| Волгоградская область, Еланский р-он, окр. деревни Большой Морец | 2016 | 1.12 |
| Волгоградская область, Клетский р-он, окр. деревни Венцы | 2016 | 1.09 |
| Волгоградская область, Ильиновский р-он, окр. хут. Захаров | 2016 | 1.05 |
| Волгоградская область, Камышинский р-он, окр. с. Верхняя Добринка | 2016 | 0.98 |
| Волгоградская область, Котовский р-он, окр. хут. Попки | 2016 | 1.11 |
| Волгоградская область, Старополтавский р-он, окр. с. Валувки | 2016 | 0.98 |
| $ISP = IVC_{\max}/IVC_{\min}$ | | 1.54 |

У *B. versicolor* конвергентная тактика выявлена для количества цветков (β коэффициента вариации = 0,404; $p < 0,01$) (рисунок). Для толщины листовой пластинки характерна дивергентная онтогенетическая тактика (β коэффициента вариации = 0,61; $p < 0,01$). У остальных признаков отмечены неопределенные изменения уровня варьирования признака.

При нарастании стресса у *B. versicolor* достоверно происходит уменьшение размеров цветка (длина и ширина отгиба), листа (длина и ширина нижнего листа) и высоты растения. Эти параметры демонстрируют неопределенную изменчивость, т.е. изменения коэффициента вариации не имеют достоверной зависимости от индекса виталитета ценопопуляции.

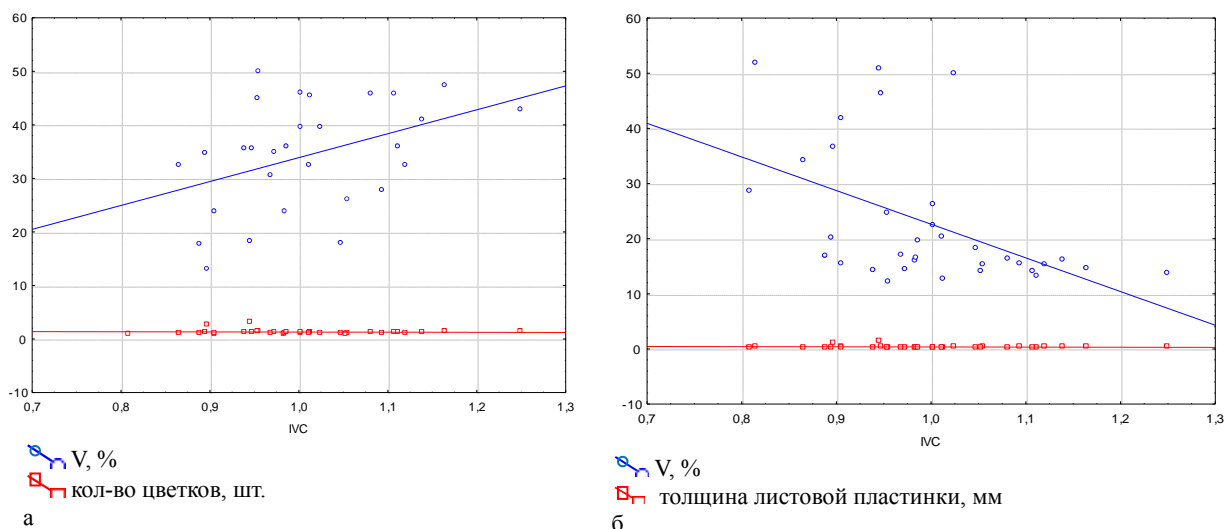


Рисунок. Зависимость коэффициента вариации (V, %) и среднего значения признаков *B. versicolor* от индекса виталитета ценопопуляций (IVC). а – количество цветков; б – толщина листовой пластинки.

Таким образом, выявлено, что при нарастании стресса у *B. versicolor* происходит снижение варьирования количества цветков (чаще встречаются растения с одним цветком) и уменьшение надземных частей растения. Варьирование толщины листовой пластинки в неблагоприятных условиях увеличивается. В связи с низкой экологической пластичностью и неустойчивостью к стрессовым факторам следует тщательно разрабатывать меры охраны данного вида.

Список литературы

- Давиденко Т.Н., Давиденко О.Н. Пискунов В.В., Болдырев В.А. Многомерные методы статистического анализа данных в экологии. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2006. 56 с.
- Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. Казань: Изд-во Казанского университета, 1989. 146 с.
- Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М. Методы популяционной биологии // Материалы докладов VII Всероссийского популяционного семинара (часть 2). Сыктывкар, 2004. С. 113-120.
- Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М., Журнова Т.В. Стратегии жизни ценопопуляции *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. на территории Башкирского государственного заповедника // Вест. Нижегород. ун-та им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биология. 2005. Вып. 1(9). С. 85-98.
- Кашин А.С., Петрова Н.А., Шилова И.В. Особенности экологической стратегии *Tulipa gesneriana* L. (Liliaceae, Liliopsida) // Поволжский экологический журнал. 2016. № 2. С. 209-221.
- Красная книга Волгоградской области. Т. 2. Растения и грибы / Комитет охраны природы Администрации Волгоградской обл. Волгоград: Волгоград, 2006а. 236 с.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / Гл. ред.: Ю.П. Трутнев и др.; Сост. Р.В. Камелин и др. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 855 с.
- Красная книга Саратовской области: Грибы. Лишайники. Растения. Животные / Комитет охраны окружающей среды и природопользования Саратов. обл. Саратов: Изд-во Торгово-промышленной палаты Саратов. обл., 2006б. 528 с.
- Петрова Н.А., Шилова И.В., Кашин А.С., Березуцкий М.А., Серова Л.А., Решетникова Т.Б. О распространении брандушки разноцветной в Саратовской области // Бюллетень Ботанического сада Саратовского государственного университета. 2015. Вып. 13. С. 25-31.

**МИНИАТЮРИЗАЦИЯ ВИДОВ *AGROSTIS* L.
(К ПРОБЛЕМЕ МИНИАТЮРИЗАЦИИ У РАСТЕНИЙ)**

Е.И. Курченко, А.А. Хритонова

Московский педагогический государственный университет, Москва, Россия
kurchenko@inbox.ru; ankahritonova@yandex.ru

**MINIATURIZATION OF SPECIES *AGROSTIS* (L).
(ON A PROBLEM OF MINIATURIZATION IN PLANTS)**

E.I. Kurchenko, A.A. Khritonova

В наше время конвергенции наук и технологий конструируются природоподобные системы, отличающиеся большей экономичностью, как действующие по законам экономии живой природы. Миниатюризация – одно из направлений развития современной техники. Например, в микроэлектронике существует такое понятие, как «предел миниатюризации». В этой связи становятся актуальными исследования, направленные на выявление общих закономерностей строения мельчайших многоклеточных организмов, чтобы в дальнейшем использовать их принципы в биотехнологиях.

Более 10 лет занимается изучением строения мельчайших насекомых А.А. Полилов (2015). Самые мелкие виды достигают длины всего 0,14 мм. Исследования, в частности, направлены на выяснение, что происходит с конструкцией органов при уменьшении размеров тела насекомых от 1 см до десятых долей мм. Полилов обнаружил, что есть органы, размер которых не изменяется пропорционально изменению размера тела. Например, половая система. У самок она занимает значительную часть тела и развивается только одно яйцо, которое занимает больше половины длины тела. Или нервная система. Относительный объем ее больше, чем у человека или других животных, и занимает 20% организма, но при этом уменьшается размер нервной клетки – нейрона, а в нейронах, как установил А.А., отсутствует ядро. Адаптация животных к условиям жизни происходит через нервно-(нейро-)гуморальную систему, не затрагивая половую функцию – функцию поддержания жизни популяции вида. Подсчитано минимальное число клеток у насекомых, необходимое для их существования.

Встает вопрос, насколько изучена миниатюризация (карликовость, нанизм) у высших растений. Яркий пример бонсаи. Линейный размер тела таких миниатюрных деревьев в тысячи раз меньше размера тела обычных видов этих растений, а по объему – в сотни тысяч раз. Миниатюрные растения (генетически закрепленные, в отличие от искусственных или угнетенных) встречаются в разных таксономических группах у высших растений (например, у папоротников, ив, вероник и др.). Наибольшее развитие они получили на крайнем севере и в высокогорьях (Мазуренко, 1986), а также по берегам рек и озер (Юрова, 1998). В становлении миниатюрной жизненной формы большую роль играют сильные ветры, сухость субстрата, световой режим, короткое время вегетации и др. Проблеме миниатюризации посвящена большая литература, начиная с конца XIX века. Были выявлены пути адаптации структуры тела травянистых и деревянистых растений и особенности их физиологических процессов. Злаки остаются слабо изученными в этом отношении, известен мелкий однолетник *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Seidel 3-5 см выс., образующий небольшие дерновинки со своеобразными соцветиями, которые состоят из зонтикообразных пучков с простыми неветвящимися веточками, несущими мелкие одноцветковые колоски без колосковых чешуй. Растение обитает на береговых отмелях рек и озер и обладает способностью исчезать и вновь появляться на новых местах, часто территориально значительно

удаленных (Курченко, 2006).

При просмотре гербарных сборов полевиц мировой флоры в гербариях К, МО, F, T, TNS, мы обратили внимание на крайне мелкие, высотой 1-1.5 см, дерновинки у *A. muscosa* T.Kirk и *A. carmichaelii* Roem et Schult., которые стали объектом нашего изучения. Наша цель – выявить, какие изменения в структуре растений происходят при уменьшении их размеров в процессе адаптации к суровым местообитаниям (дефицит влаги, уплотнение почвы в результате пастбы, короткий период вегетации и др.). [Сухие листовые пластинки распаривали в горячей воде в течение 12 часов, затем помещали в 40% спирт. При анализе анатомического строения листьев злаков, используются листья вегетативных побегов, так как у них хорошо выражен такой таксономически ценный признак, как постоянство числа ребер. Листья генеративных побегов обычно шире, и число ребер в них сильно варьирует]

A. muscosa – полевица мохообразная – высокогорное субальпийское и альпийское растение, встречается на каменистых участках, на пастбищах, по берегам озер на островах Новой Зеландии. Эндемик Новой Зеландии. Небольшие плотные дерновинки с тонкими волосовидными листьями послужили основанием для местного названия - «подушечка для булавок». Растения имеют очень мелкие плотные дерновинки, формирующие небольшие округлые подушки 0.6 – 2(6) см высоты и до 10 см в диаметре густо кустящиеся у основания, побеги внутривлагалищные. Листья тонкие, почти волосовидные (0.1)-0.4-1.2 (4) см длины и 0.2-0.4 мм ширины, свернутые, отогнутые назад. Длина побегов (2-6 см) укорочена за счет сокращения длины метамеров (число их остается тем же, что и у других видов). Наблюдается интенсивное кущение – образование побегов II порядка в пазухах всех листьев, включая последний перед соцветием лист. Соцветия скрыты во влагалище последнего листа. Соцветия короткие, всего лишь 3,5-7 мм длины, сжатые, плотные с немногими колосками. Сокращается длина и число метамеров главной оси соцветия до 3-5 (у других видов полевиц число метамеров соцветия насчитывает 7-14), число веточек II-III порядков и отсутствуют веточки IV порядка, характерные для соцветий полевиц. Число колосков насчитывает до 12, тогда как их число у полевиц значительно больше и достигает, например, у *A. gigantea* Roth в среднем до 2200, а у самого низкорослого российского вида *A. geminata* Trin. - до 50 (Курченко, 2010). Генеративные органы - колоски у исследованных видов остаются обычными (1.5-2 мм. дл.), не уменьшаясь в размерах. Зерновки крупные 0.7-1 мм дл.

Анатомическое строение пластинки листа характеризуется развитием 3 ребер: срединным и 2-мя краевыми. Трихомы на верхней и нижней стороне листа не развиты. Выделяются крупные клетки эпидермиса на верхней и нижней сторонах листа с тонкими стенками. Хорошо развиты клетки склеренхимы на внутренней склеренхимной обкладке – в числе 25 и на наружной паренхимной обкладке в числе 12-16. В срединном ребре над сосудисто-проводящим пучком и под ним, а также по краю листа немногочисленны - в числе 3-4.

A. carmichaelii – полевица карминощетиная растет в Антарктике – на Субантарктических островах: о. Тристан-да-Кунья, о. Гоф (40°19'). На пустошах имеет покрытие 20-40%. Климат здесь сугубо океанический с температурой 11,7° (средние месячные максимальная и минимальная температуры колеблются в пределах 2—24°). Постоянные западные ветры приносят более 3000 мм осадков в год, которые на высотах свыше 450 м зимой выпадают в виде снега. Влажность воздуха 81 % и выше.

Растения формируют дерновинки - подушки из плотных парциальных кустов, с 2 слабо развитыми соцветиями. Возобновление побегов внутривлагалищное, жизненная форма плотнодерновинная, но, благодаря развитию ложно-ползучих корневищ, габитуально приобретает рыхлую форму. В отличие от *A. muscosa* ветвление слабое –

образуются 1-3 побега возобновления в средней и верхней – перед 2 листьями до соцветия. Стебли 4-7(12) см дл. с укороченными междоузлиями, хотя число их (11-12) остается тем же, что и у других видов полевиц. Пластинки листьев нитевидные, свернутые 2-4 см дл., 0.5 мм шир. Соцветия короче базальных листьев, 1-1.5 см дл., заключенные у основания предлежащим листом. На главной оси 3 узла, в нижнем узле лишь 4 веточки. Длина веточки в нижнем узле 4-5 мм. Слабо развиты веточки II порядка и отсутствуют веточки III- IV порядков, число колосков 5, колоски 1.5-2 мм дл.

Анатомическое строение пластинки листа характеризуется развитием, как у *A. muscosa*, 3 ребер: срединным и 2-мя краевыми. Трихомы на верхней и нижней сторонах листа не развиты, как у *A. muscosa*. Клетки эпидермиса на верхней стороне листа крупные, прозрачные, с тонкими стенками, на нижней - крупные, равного объема с утолщенными наружными стенками, покрытыми слоем кутина. Хорошо развиты клетки склеренхимы на внутренней склеренхимной обкладке, как у *A. muscosa*, и составляют 26 клеток и на наружной паренхимной обкладке в числе 12. В срединном ребре над сосудисто-проводящим пучком 2-3 клетки, под ним 9 и по краю листа больше, чем у *A. muscosa* - в числе 5-6. Развиты клетки склеренхимы под бороздами в числе 4-8 (у *A. muscosa* 3 клетки).

Исследование мелких (миниатюрных) видов полевиц, показало, что происходит с конструкцией органов при уменьшении высоты тела растения до (0.6-2,0) 4-7 (12) см. и ширины листовых пластинок до долей мм. Сокращение высоты этих растений по сравнению, например, с обычным видом *A. tenuis* Sibth. исчисляется в 20-25 раз, а с крупными видами, например, *A. sabulicola* Klok. в 70 раз, по объему - в тысячи раз. Миниатюрные виды злаков встречаются в экстремальных условиях с незначительным проективным покрытием травостоя, в сомкнутых сообществах они не могут выдержать конкуренцию со стороны крупных растений.

Биоморфологические и анатомические особенности строения листовой пластинки позволили выявить наиболее существенные признаки, необходимые для жизни миниатюрных полевиц в экстремальных условиях и воспроизводства потомства: наличие жесткого каркаса для поддержки весьма тонкого фотосинтезирующего листа; развитие сосудисто-проводящих пучков для выполнения корне-лиственной связи; обеспечение запаса воды в листовой пластинке и ее защита, формирование генеративных органов и полноценных зерновок. В качестве каркаса, придающего упругость листу, выступают многочисленные клетки склеренхимы (25-26), окружающие сосудисто-проводящие пучки и в меньшей мере развитые в других частях листовой пластинки – выше проводящих пучков (3-4 клетки) и ниже пучков (3-9 клеток), по краям листа (3-6 клеток) и под бороздами (3-8 клеток). Оба вида имеют крупные сосудисто-проводящие пучки особенно в срединном ребре. Наиболее крупный у *A. muscosa*, диаметр его составляет 5/6 площади срединного ребра, у *A. carmichaelii* - 2/3. С учетом паренхимной обкладки они занимают всю центральную часть ребра. Резервуарами воды выступают крупные клетки паренхимной обкладки, а также очень крупные тонкостенные клетки эпидермиса. Для уменьшения транспирации с поверхности листовые пластинки свернуты или сложены, поверхность наружного эпидермиса *A. carmichaelii* покрыта слоем кутина. Для выполнения репродуктивной функции в мелких соцветиях 1-3.5 см длины развиваются от 5 до 12 крупных полноценных зерновок 1 мм длины 0.4 мм ширины.

В качестве второстепенных адаптивных признаков для выживания растений выступают сокращения длины междоузлий побега и главной оси соцветия, число веточек и их длина, вплоть до отсутствия веточек IV порядка в соцветиях *A. muscosa* и III- IV порядков в соцветиях *A. carmichaelii*, число колосков.

Следует заметить, удивительное сходство некоторых признаков у этих географически удаленных видов: 3 ребра на пластинке листа, крупные сосудисто-проводящие пучки, трихомы не развиты у обоих видов, число клеток внутренней склеренхимной обкладки составляет 25-26, наружной паренхимной 12-16. Незначительно расходится число клеток склеренхимы выше и ниже проводящего пучка в срединном ребре и по краю листа, а также относительно редкий признак – развитие клеток склеренхимы ниже борозд (3 и 8 клеток).

Общее биологическое свойство миниатюрных растений и животных – забота о потомстве: развитие генеративных органов - колосков у полевиц остается нормальным, не уменьшаясь в размерах, подобно половой системе миниатюрных насекомых. Зерновки крупные полноценные, подобно яйцам насекомых.

Список литературы

- Курченко Е.И. Синфлоресценция *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Seidel (*Poaceae*) // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 2. С. 202-207.
- Курченко Е.И. Род полевица (*Agrostis* L., *Poaceae*) России и сопредельных стран. М.: Прометей, ГЕОС, 2010. 514 с.
- Мазуренко М.Т. Биоморфологические адаптации растений крайнего севера. М.: Наука, 1986. 196 с.
- Полилов А.А. Морфологические особенности насекомых, связанные с миниатюризацией // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. 2015. № 3. С. 37-43.
- Юрова Э.А. Миниатюрные травы отмелей пресных водоемов // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 10. С. 58-65.

ДРЕВОВИДНЫЕ ФОРМЫ МОЖЖЕВЕЛЬНИКА ОБЫКНОВЕННОГО В НАЦИОНАЛЬНОМ ПАРКЕ «РУССКИЙ СЕВЕР»

А.А. Кутьев, А.П. Добрынин, Н.Б. Афанасьева
Череповецкий государственный университет, Череповец, Россия
mail.princeofpersia25@gmail.com, astnat@yandex.ru

THE TREELIKE FORMS OF THE *JUNIPER COMMUNIS* L. IN THE NATIONAL PARK "RUSSIAN NORTH"

A.A. Kuttyev, A.P. Dobrynin, N.B. Afanasyev

В настоящее время древовидные формы можжевельника обыкновенного крайне редки. Это связано с тем, что возможно, признак древовидной формы у этого вида контролируется редкими рецессивными генами, а также тем, что его пыльца не имеет воздушных мешков и потому обеспечивает невысокий радиус распространения (Барзут и Сурсо, 2010). Большую роль играют газочувствительность *Juniperus communis* L. и неспособность к нормальному росту в затененных условиях в связи с его выраженным светолубием (Алехин, 1944; Талах и Горлачев, 2013).

Район исследования находится в северной части Национального парка «Русский Север» на территории Чарондских болот, расположенных между оз. Воже и оз. Перешное (Максутова, 2006). Среди лесов на данной территории преобладают сфагновые и долгомошные сосняки. По берегам р. Модлоны и оз. Воже сохранились участки старовозрастных сосняков с участием древовидной формы можжевельника (Скупинова, Золотова, 2005).

Исследования проводились на площадках размером 20 × 20 метров, расстояние между которыми составляло не менее 50 метров. Все данные вносились в бланки

стандартного геоботанического описания. Для определения участия видов использовалась шкала Браун-Бланке. Учет подроста проводился по методу В.Ф. Рылкова на пяти заложенных случайным образом круговых площадках радиусом 2,53 м. В работе также использован лесотаксоционный экспресс-метод Биттерлиха (метод угловых проб). Экологическая оценка местообитаний проводилась по методике Л.Г. Раменского (1956). Расчеты велись согласно трем шкалам: шкала увлажнения («У»), шкала богатства и засоленности почвы («БЗ») и шкала переменности увлажнения («ПУ»).

Ареал можжевельника обыкновенного захватывает почти всю холодную и умеренную зону Европы и Азии: на западе достигает Португалии, на востоке через всю Сибирь доходит до Сахалина, заходя на Крайний север, на юге спускается к Средиземному морю и северу Африки. В Северной Америке вид распространен от Массачусетса до Аляски и Нью-Мексико. В ряде мест (Великобритания, Уэльс и др.) естественное распространение можжевельника было сокращено из-за пожаров и чрезмерного выпаса (Thomas, 2007).

Juniperus communis L. – единственный представитель семейства кипарисовые в северной европейской части России. Произрастает по берегам рек, в лиственных и смешанных лесах, хорошо переносит морозы. В зависимости от занимаемой части ареала и экологических условий характеризуется разными формами роста (Алехин, 1944).



Рис. 1, 2. Внешний вид древовидной формы *Juniperus communis*

Обладая мощной корневой системой, *Juniperus communis* растет на разных типах почв. Наиболее часто распространен на песчаных почвах с умеренной влажностью, но нередко встречается и на избыточно влажных (Горышина, 1971). Можжевельник является обычным спутником сосны и часто произрастает в ряде типов старовозрастных сосновых лесов или их остатках (Демина, 2013). При этом он не переносит усиление участия ели, так как является светолюбивым растением (Алехин, 1944).

Можжевельник обыкновенный характеризуется медленными темпами роста. К 5 годам он обычно едва достигает высоты 20 см, к 10 годам 40 - 50 см, к 50 годам 3 - 4 м, и при хороших условиях к 100 годам может иметь высоту до 8 м. Средняя продолжительность жизни - около 600 лет (отмечены экземпляры возрастом более 1000 лет) (Киселева, Майоров, Новиков, 2013).

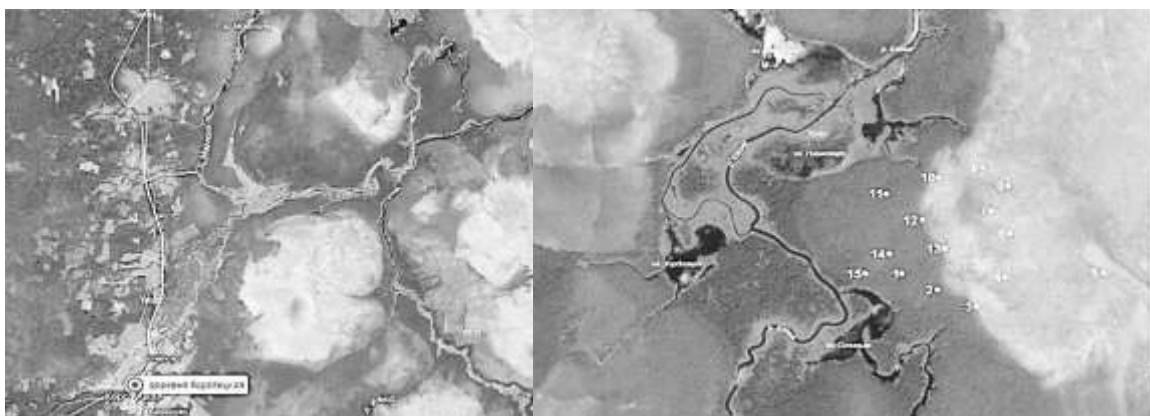


Рис. 3, 4. Маршрут к месту исследования и расположение пробных площадок

Древесный ярус исследованного сообщества представлен *Pinus sylvestris* и *Betula pendula*. В кустарниковом ярусе присутствуют *Juniperus communis*, *Sorbus aucuparia*, *Prunus padus*. Средняя сомкнутость крон древесного яруса - 40%, кустарникового – 8%.

Древовидные формы *Juniperus communis* встречаются чрезвычайно редко. Их высота может достигать 15 м, а диаметр у основания ствола обычно не превышает 30 см. Крона у древовидной формы конусовидная, плотная, у женских особей, в отличие от мужских, более широкая (Петров, 1971).

Таблица 1

Основные показатели роста *Pinus sylvestris* и *Juniperus communis* в исследуемом сообществе

| + | Средняя высота, м | Максимальная высота, м | Средний диаметр, м | Запас древесины, м ³ на 1 га |
|---------------------------|-------------------|------------------------|--------------------|---|
| <i>Pinus sylvestris</i> | 19,5 | 24,2 | 0,22 | 128 |
| <i>Juniperus communis</i> | 4,7 | 7,4 | 0,11 | 10,2 |

Растительное сообщество с участием древовидной формы можжевельника было найдено в 12,3 км северо-восточнее д. Коротецкой (Кирилловский район Вологодской области). Оно представляет собой сфагновый сосняк площадью 1,1 км². С юга данная территория ограничена оз. Сичиньга, с запада р. Елома и с севера оз. Пишкозеро. В восточной части исследуемая территория граничит с участками черноольховых и березовых сообществ. Добраться до места назначения можно по рекам Модлона и Елома. Расстояние от ближайшего населенного пункта - 18,9 км (7,7 км по дороге и 11,2 км по реке).

В травяно-кустарничковом ярусе доминирует *Ledum palustre*, а также произрастают типичные болотные и лесные виды - *Calluna vulgaris*, *Empetrum nigrum*, *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Rubus chamaemorus*, *Drosera rotundifolia*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*. Сплошной мохово-лишайниковый покров формируют *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi* и *Sphagnum angustifolium*.

В результате синтаксономического анализа по методу Браун-Бланке была выделена одна ассоциация - *Sphagno angustifoliae-Pinetum sylvestris*.

Геоботаническая индикация экологических условий по шкалам Л.Г. Раменского показала, что исследуемому сообществу характерны олиготрофные почвы и высокообеспеченное водное питание (сыро-луговое увлажнение). В данных условиях на исследуемой территории Национального парка «Русский Север» древовидная форма можжевельника обыкновенного демонстрирует признаки высокого виталитета, формирует жизнеспособный подрост.

Список литературы

- Алехин В.В. География растений. М.: Учпедгиз, 1944. 455 с.
Барзут О.С., Сурсо М.В. Древовидный можжевельник на европейском севере России // Лесной журнал. 2010. № 2. С. 30-37.
Горышина Т.К. Экология растений: Учеб. пособие. М.: Высш. школа, 1979. 368 с.
Демина М.И., Соловьев А.В., Четкина Н.В. Геоботаника с основами экологии и географии растений: учебное пособие. М.: ФГБОУ ВПО РГАЗУ, 2013. 148 с.
Максимова Н.К. Ландшафты Вологодской области. Вологда: Учебная литература, 2006. 56 с.
Петров В.В. Рассказы о лесных растениях. М.: Издательство Московского университета, 1971. 128 с.
Скупинова Е.А., Золотова О.А. География Вологодской области. Вологда: Учебная литература, 2005. 240 с.
Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.
Талах М.В., Горлачев В. Ю. Экология растений: курс лекций. Петропавловск-Камчатский: КамГУ им. Витуса Беринга, 2013. 184 с.
Киселева К. В., Майоров С. Р., Новиков В.С. Флора средней полосы России. М.: Фитон XXI, 2013. 544 с.
Thomas P.A., El-Barghathi M., Polwart A. Source Biological Flora of the British Isles: *Juniperus communis* L. // Journal of Ecology. Vol. 95, № 6. P. 1404-1440.

СОХРАНЕНИЕ ЛЕКАРСТВЕННЫХ РЕДКИХ И ИСЧЕЗАЮЩИХ ВИДОВ ФЛОРЫ СИБИРИ И ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА В КОЛЛЕКЦИЯХ БОТАНИЧЕСКОГО САДА ВИЛАР

М.А. Кытина, Ю.М. Миняева

Всероссийский институт лекарственных и ароматических растений, Москва, Россия,
bot.gard.vilar@yandex.ru

PRESERVATION OF MEDICINAL RARE AND DISAPPEARING SPECIES OF FLORA OF SIBERIA AND FAR EAST IN COLLECTIONS OF THE BOTANICAL GARDEN VILAR

M.A. Kytina, Yu.M. Minejazeva

Растения всемирно признаны как одна из жизненно важных частей биологического разнообразия мира и как один из важнейших ресурсов для планеты. Многие тысячи дикорастущих растений имеют огромное экономическое и культурное значение. Растения играют ключевую роль в поддержании экологического баланса Земли и стабильности её экосистем. Многим видам растений грозит исчезновение в результате изменения среды обитания, чрезмерной эксплуатации, вторжений чужеродных инвазивных видов, загрязнения окружающей среды и изменения климата.

Сохранение генофонда растений является одной из актуальных задач современности (Глобальная стратегия, 2002).

В связи, с чем одним из основных направлений деятельности Ботанического сада Всероссийского института лекарственных и ароматических растений (ФГБНУ ВИЛАР) является сохранение в условиях культуры редких и исчезающих видов растений, в том числе обладающих лекарственным значением.

Основная цель работы – оценка интродукционной устойчивости некоторых редких и исчезающих видов растений флоры Сибири и Дальнего Востока, занесенных в Красную книгу Российской Федерации с выявлением многолетней динамики их развития и размножения в условиях Ботанического сада ВИЛАР.

В Ботаническом саду ВИЛАР в течение ряда лет проводятся интродукционные исследования редких и исчезающих видов растений, в том числе занесенных в Красную книгу Российской Федерации (Красная книга, 2008). Приведены данные по интродукционной устойчивости данной категории растений в условиях Ботанического сада ВИЛАР.

Мобилизация исходного интродукционного материала в виде живых растений и семян осуществлялась в ходе экспедиций из мест естественного произрастания видов, а также посредством обменного фонда между ботаническими садами.

Растения выращивались в условиях открытого культурного комплекса на обычном агротехническом фоне. При выполнении работ руководствовались методиками исследований при интродукции растений и фенологических наблюдений (Александрова, 1975; Майсурадзе, 1984). Для оценки интродукционной устойчивости видов использовали шкалу Н.В. Трулевич (Трулевич, 1991).

За всеми изучаемыми образцами растений проводились регулярные фенологические наблюдения; учитывали генеративное развитие растений (цветение, регулярность, интенсивность плодоношения) и способность к естественному самовозобновлению в условиях Ботанического сада. Образцы растений разного происхождения наблюдались отдельно в целях выявления различной адаптационной способности растений к новым условиям.

В настоящее время в биоколлекциях флоры Сибири и Дальнего Востока Ботанического сада ВИЛАР представлены 20 видов растений, которые имеют указания в Красной книге Российской Федерации» (2008), категория редкости указана в скобках: *Ampelopsis japonica* (Thunb.) Makino (1), *Aralia cordata* Thunb. (2), *Aralia continentalis* Kitag. (2), *Aristolochia manshuriensis* Kom. (1), *Belamcanda chinensis* (L.) DC. (1), *Cotoneaster lucidus* Schlecht. (3), *Dactylorhiza longifolia* (L. Neum.) Aver. (3), *Dioscorea nipponica* Makino (2), *Epimedium koreanum* Nakai (1), *Epimedium macrosepalum* Stearn (3), *Erythronium sibiricum* (Fisch. & C.A. Mey.) Kryl. (3), *Fritillaria usuriensis* Maxim. (3), *Iris ensata* Thunb. (3), *Lilium lancifolium* Thunb. (3), *Oplonanax elatus* (Nakai) Nakai (2), *Paeonia obovata* Maxim. (3), *Paeonia lactiflora* Pall. (2), *Rhodiola rosea* L. (3), *Stemmacantha carthamoides* (Willd.) M. Dittrich (3), *Sanguisorba magnifica* I. Schischk. & Kom. (1). (табл. 1).

Таким образом, в биоколлекциях флоры Сибири и Дальнего Востока, доля редких и исчезающих видов для государственной охраны, имеющих категорию редкости 3 составляет 50 %, категорию редкости 2 – 25 % и категорию редкости 1 – 25 % от общего числа.

Преобладают растения, исходный посадочный материал которых был получен из природных естественных местообитаний видов – 14 (70 % от общего числа), преимущественно из Приморского края.

Итогом работ по исследованию растений в условиях *ex situ* является оценка интродукционной устойчивости видов. Основными критериями биологической

устойчивости видов являются: сохранение в условиях интродукции природных темпов онтогенеза; возможность прохождения полного цикла развития побегов; способность размножаться; сохранение природной жизненной формы; жизненное состояние. В соответствии вышеперечисленными характеристиками, выявлено соотношение исследованных растений по группам интродукционной устойчивости редких и исчезающих видов растений. По шкале Н.В. Трулевич (1991) выделяют 4 группы растений: неустойчивые (I), слабоустойчивые (II), устойчивые (III) и высокоустойчивые (IV). Большая часть изучаемых в биоколлекциях флоры Сибири и Дальнего Востока редких видов – 13 (65 % от общего числа) принадлежат к III группе интродукционной устойчивости и 7 (35 % от общего числа) – к IV группе интродукционной устойчивости.

К группе устойчивых растений (III группа) отнесены виды с неполным циклом развития побегов (у которых в условиях культуры за период исследования не было отмечено плодоношения), но хорошо размножающиеся естественным (*Epimedium koreanum* Nakai, *Epimedium macrosepalum* Stearn., *Ampelopsis japonica* (Thunb.) Makino) или искусственным (*Aristolochia manshuriensis* Kom.) вегетативным путём. А также виды, которые в условиях культуры проходят полный цикл развития побегов, но не склонны к естественному самовозобновлению, хорошо размножаются искусственно семенами или вегетативно (*Aralia continentalis* Kitag., *Aralia cordata* Thunb., *Stemmacantha carthamoides* (Willd.) M. Dittrich., *Rhodiola rosea* L., *Belamcanda chinensis* (L.) DC., *Iris ensata* Thunb., *Dactylorhiza baltica* (Klinge) Vermeulen., *Paeonia lactiflora* Pall. (*P. albiflora* Pall.), *Paeonia obovata* Maxim.). Все эти виды отнесены к группе устойчивых, так как в условиях культуры, проявляют способность к размножению, характеризуются достаточно высоким жизненным состоянием и долголетием популяций.

К группе высокоустойчивых растений (IV группа) отнесены виды, которые в условиях культуры ежегодно проходят все фазы фенологического развития, образуют нормально развитые семена, проявляют способность к естественному самовозобновлению, интенсивно размножаясь вегетативно или образуя самосев (*Oplopanax elatus* (Nakai) Nakai., *Dioscorea nipponica* Makino, *Erythronium sibiricum* (Fisch. et C.A.Mey.) Kryl., *Fritillaria ussuriensis* Maxim., *Lilium lancifolium* Thunb., *Cotoneaster lucidus* Schltr., *Sanguisorba magnifica* I. Schischk. et Kom.).

Существенным показателем оценки устойчивости растений в культуре, является длительность выращивания растений в составе биоколлекций. Основная часть (70 % от общего числа) растений биоколлекций редких видов Сибири и Дальнего Востока, имеющих указания в Красной книге РФ (2008), выращивается в условиях Ботанического сада ВИЛАР свыше 20 лет и только 10 % имеют длительность выращивания менее 10 лет, что делает выводы об устойчивости растений в культуре более обоснованными.

В целом полученные результаты свидетельствуют о достаточно высокой устойчивости в условиях Ботанического сада ВИЛАР изучаемых редких видов флоры Сибири и Дальнего Востока, внесённых в Красную книгу Российской Федерации (2008). Большинство изученных видов – 16 (80 % от общего числа) достаточно быстро и хорошо приспособилось к условиям культуры: ежегодно проходят все фазы фенологического развития, образуют нормально развитые семена. Половина (50 %) при соответствующих условиях способна к самовозобновлению в условиях Ботанического сада, что также является одним из критериев успешности интродукции.

В ходе оценки интродуцируемых растений по состоянию их биологической устойчивости, выявлены устойчивые и высокоустойчивые растения в данных агроклиматических условиях, которые могут быть широко использованы, в том числе и

для создания искусственных фитоценозов, представителями которых являются ботанико-географические экспозиции растений природной флоры РФ Ботанического сада ВИЛАР.

Таким образом, в результате интродукционного исследования в условиях Ботанического сада ВИЛАР выявлено, что изучаемые редкие растения флоры Сибири и Дальнего Востока, включённые в Красную книгу Российской Федерации (2008) относятся к интродукционно-устойчивым растениям, что свидетельствует о перспективности дальнейшего изучения этих растений, возможности их сохранения, поддержания и возобновления в условиях культуры.

Список литературы

- Александрова, М.С. Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1975 27 с.
- Глобальная стратегия сохранения растений. BGCI: Richmond, U.K., 2002. 16 с.
- Красная книга Российской Федерации (Растения и грибы). / Министерство природных ресурсов и экологии РФ; Федеральная служба по надзору в природопользовании; РАН; Российское ботаническое общество; МГУ им. Ломоносова. Гл. редколл.: Ю.П. Трутнев и др., сост. Р.В. Камелин и др. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008, 855с.
- Майсурадзе Н.И. Методика исследований при интродукции лекарственных растений» обзорная информация. М.: ЦБНТИ Минмедбиопрома, 1984. 32 с.
- Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР. М.: ГБС АН СССР, 1975. 27с.
- Трулевич Н.В. Эколого-фитоценологические основы интродукции растений. М.: Наука, 1991. 216 с.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ РЯДА ОСНОВНЫХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ *ISOËTES LACUSTRIS*: РЕЗУЛЬТАТЫ ПОЛЕВОГО ИЗУЧЕНИЯ В ОЗЕРАХ ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ

А.Г. Лапиров, Е.А. Беляков

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, Россия,
eugenybeliakov@yandex.ru

COMPARATIVE ANALYSIS OF A SERIES OF MAIN MORPHOLOGICAL PARAMETERS OF *ISOËTES LACUSTRIS*: RESULTS OF FIELD STUDY IN LAKES OF TVER REGION

A.G. Lapirov, E.A. Beliakov

Большому знатоку рода Isoëtes, известному немецкому исследователю Margrit Vöge посвящается...

Isoëtes L. – древний космополитный род гетероспоровых водных папоротников (quillworts), включающий около 350 видов (обнаруженных в озерах, ветландах и наземных местообитаниях) и филогенетически изолированный от всех других живущих растений (Taylor, Hickey, 1992; Hickey et al., 2003; Schuettpelz and Hoot, 2006). В северной и центральной Европе он представлен двумя погруженными видами – полушником озерным (*Isoëtes lacustris* L.) и, менее многочисленным, полушником колючеспоровым (*Isoëtes echinospora* Durieu (*Isoëtes setacea* auct., non Lam.)) (Vöge, 2004).

В Тверской области оба этих реликтовых вида встречаются, в основном, в северных районах (Бологовский, Вышневолоцкий, Осташковский, Пеновский, Удомельский) (Красная ..., 2002, 2016; Нотов, 2005; Нотов и др., 2016). *I. echinospora* –

редкий вид в озерах Валдайской возвышенности, *I. lacustris* встречается, по-видимому, чаще (Сорокин, Старикова, 1994; Нотов, 2005; Иванова и др., 2006; Петушкова и др., 2009; Нотов и др., 2016). В Красной книге РФ (2008) полушник щетинистый имеет статус 1 – вид, находящийся под угрозой исчезновения, а полушник озерный – 2 – вид, с неуклонно сокращающейся численностью. В Красной книге Тверской области (2002) оба этих растения имеют статус 3–2 – редкие с сокращающейся численностью. Из 20-ти озер Тверской области, где обнаружены полушники, в шестнадцати озерах произрастает *I. echinospora*, в 15-ти – *I. lacustris*, причем наибольшее число этих видов отмечено в озерах Осташковского района (Селигер, Сиг, Сабро, Б. Жетонег, Трояхское, Петушкова и др., 2008).

В настоящем сообщении представлены основные морфологические параметры полушника озерного, являющиеся индикаторами жизненного состояния растений и характеризующие условия их обитания.

Полушники относят к самым необычным живущим птеридофитам, которые сохранили многие морфологические особенности, отражающие их древнее происхождение (Grifford, Foster, 1989 – цит. по: Vöge, 2004). Внутри *Isoetes* L. существует замечательное морфологическое единообразие (Taylor and Hickey, 1992), что позволило Margrit Vöge (2015) применить к этим растениям английское словосочетание “always the same”, что означает «всегда одно и то же» (имея в виду, в течение всего года). Существующие трудности в идентификации видов и во внутривидовых отношениях между ними некоторыми авторами (Taylor and Hickey, 1992) объясняются простотой форм, морфологической конвергенцией и аллополиплоидией. Между тем, ранее N. E. Pfeiffer (1922) отмечала, что существует незначительная корреляция между морфологией полушников и условиями окружающей среды. При этом, большинство характеристик вегетативных органов экологически пластичны, зависят от стадии развития растения или инвариантны (Matthews, Murdy, 1969; Kott, Britton, 1985). Margrit Vöge (2001, p. 1) отмечает, что «... количество листьев на розетку оказалось наиболее важной особенностью растений, связанной с шириной клубнелуковицы¹, суммарной длиной корней, площадью поверхности розетки, количеством спор на макроспорангий, количеством макроспор на растение и количеством макроспорофиллов на растение...». Кроме того, именно эти характеристики были использованы для формирования уравнений регрессии, выражающих статистические связи между различными переменными величинами (Vöge, 1999; 2001).

Учитывая это, большинство из указанных параметров были взяты нами для морфологической оценки полушника озерного, собранного на 7 озерах Тверской области.

Растения отбирали в 2014–2016 гг. на озёрах Андреапольского (оз. Лучанское, 56°56'55" с.ш., 32°01'36" в.д. и оз. Бросно, 56°49'22" с.ш., 31°54'23" в.д.), Осташковского (оз. Сабро, 57°09'56,1" с.ш., 32°54'20" в.д.; оз. Сиг, 57°01'29" с.ш., 33°06'38" в.д. и оз. Большой Жетонег, 57°22'24" с.ш., 32°55'59" в.д.) и Вышневолоцкого (оз. Ящино, 57°41'29" с.ш., 34°39'04" в.д. и оз. Бельское, 57°44'14" с.ш., 34°14'09" в.д.) районов Тверской области. На каждом из озер отбиралось по 5–10(15) растений. Исследование морфологии проводили на фиксированном в спирте материале. У растений отмечали общее число листьев (фертильных и стерильных), их максимальную длину и ширину, вели подсчёт числа мега- и микроспорангиев, измеряли их длину и ширину. Параллельно с этим для каждого мегаспорангия производили учёт числа мегаспор. Измеряли длину и диаметр живой части ризофора, подсчитывали число корней и их максимальную длину, определяли ёмкость терминальной почки побега.

¹ В отечественных работах данная структура растения носит название ризофор (Филин, 1978).

Расчет фотосинтезирующей площади поверхности растений вели основываясь на формуле, предложенной Margrit Vöge (1999, 2004).

На изучаемых озерах, с рН воды 6.4–8.6 и удельной электропроводностью 46.5–136.0 $\mu\text{S}/\text{cm}$, группировки *I. lacustris* занимали глубины от 40 до 130 см, росли на песчаном с наилком и песчано-каменистом с наилком грунтах, реже торфянисто-илистом с песчаной основой.

Margrit Vöge (1999, 2003, 2004) показала, что среднее количество листьев на растении (на розетку) – индикатор состояния полушника, указывающий на оптимальность условий для роста популяций этого растения в том или ином озере. При этом, данный исследователь отмечает, что при оптимальных условиях растения имеют около 30 и более листьев, при субоптимальных – от 10 до 20 и более хорошо развитых листьев. Ситуация, когда число листьев меньше 10 вызывает серьезные опасения за судьбу популяций полушника озерного (как, например, в эвтрофированных и подкисленных озерах умеренного климата, Vöge, 1999).

Заметим, что в нашем случае, самый низкий средний показатель числа листьев на растение – 7.6 ± 2.8 был отмечен на оз. Бельское, что, по-видимому, связано с сильным антропогенным стрессом, который испытывают популяции *I. lacustris* в данном местообитании (наличие мест купания и отдыха на берегу). Все растения отличались самыми низкими (из всех исследованных экземпляров со всех озер) размерами листьев, корней, диаметром ризофора и емкостью верхушечной почки побега. Несколько выше эти характеристики (число листьев – 14.0 ± 2.0) отмечены у растений из оз. Ящино. При этом, все листья в популяциях из обоих озер – стерильные. Подобная ситуация была отмечена на исландском озере Laugarvatn ($64^{\circ}12'53''$ с.ш., $020^{\circ}43'45''$ в.д.), где растения содержали 6–8 листьев, что было связано со специфическими климатическими условиями (Vöge, 2003). Снижение числа листьев с 33.9 до 13.0, связанное с ухудшением условий существования, наблюдалось данным автором и на ряде европейских озер.

В изученных нами озерах наиболее высокий средний показатель числа листьев (23.2 ± 2.5) отмечен на озере Бросно – самом глубоком в Тверской области (его наибольшая глубина – 41.5 метра, средняя глубина – 17 метров). Минимальные и максимальные величины этого показателя колебались от 18 до 28, при этом растения содержали все типы листьев: стерильные (6.5 ± 1.5), мегаспорофиллы (7.3 ± 1.3), микроспорофиллы (8.0 ± 1.3) и листья с недифференцированными спорангиями (0.5 ± 0.5). Близкая картина получена для растений из оз. Сабро (число листьев – 23.0 ± 4.8) и Большой Жетонег (22.3 ± 10.7). В последнем озере наблюдались значительные колебания количества листьев: у единичных экземпляров – 6 и 48, у остальных – от 16 до 30. Возможно, такая ситуация может быть связана со слабым подкислением воды (рН – 6.4), а также с наличием торфянисто-илистых (на песчаной основе) донных отложений. В озерах Сиг и Лучанское вода имеет слабощелочную реакцию, а донные отложения – песчаные или песчано-каменистые с тонким слоем наилка. В этих условиях среднее количество листьев у растений, практически, равно – 16.5 ± 3.5 (Сиг) и 16.2 ± 4.3 (Лучанское).

Этот показатель (среднее число листьев) напрямую связан с фотосинтезирующей площадью поверхности растения (ФПП)² и эффективностью размножения (количеством продуцируемых мегаспор). Так, достаточно высокий показатель максимальной ФПП – $26.4\text{--}34.3 \text{ см}^2$ наблюдался у растений из озер

² Расчет ФПП мы проводили основываясь не на средних показателях (длине и ширине) всех листьев, как было описано Margrit Vöge (1997, 2001), а на подобных характеристиках листа, обладающего максимальными размерами. Тем не менее, его величина достаточно хорошо характеризует жизненное состояние растений с точки зрения их фотосинтетических потенциалов.

Большой Жетонег, Бросно и Сабро. Растения из этих озер лидируют и по второму важному показателю – количеству продуцируемых мегаспор. Самое высокое число мегаспор в спорангии и мегаспор на растение отмечено у *I. lacustris* с озера Бросно (75.6 ± 17.3 и 597.6 ± 210.9 , соответственно), самое низкое – у полушников с оз. Лучанское (43.3 ± 15.5 и 175.0 ± 103.3). Заметим, что вода первого озера имеет показатели удельной электропроводности в 1.6 раза выше ($130.3\text{--}136 \mu\text{S/cm}$), чем у второго ($85.6 \mu\text{S/cm}$), а величина рН различается незначительно ($8.3\text{--}8.4$ и 7.8 , соответственно).

Margrit Vöge (2006) отмечает, что развитие полушников зависит от высоты, северной широты, и, возможно, микроклиматических условий местообитания. В этой связи, интересно, что сравнение растений из тверских и датских (Vöge, 2002) озер, расположенных на одной широте (56° с.ш.), показывает сходные величины числа мегаспор в спорангии ($43.3\text{--}75.6$ и $49.3\text{--}98.3$, соответственно), при, практически, равном среднем числе листьев ($14.0\text{--}23.2^3$ и $16.4\text{--}23.0$). Близкие значения (число листьев – $16.9\text{--}45.8$, число мегаспор в спорангии – $58\text{--}116$) показывают и растения из шотландских озер, расположенных в том же широтном диапазоне $56^\circ\text{--}57^\circ$ с.ш.

В заключении отметим, что анализ основных морфологических параметров, описанных выше, позволяет нам оценить уровень жизнеспособности (vitality) полушника озерного на основе градации, предложенной Margrit Vöge (2014). Так, в исследуемых озерах Тверской области подавляющее большинство растений (исходя из среднего числа листьев/растение и количества мегаспор/спорангий) соответствует 2-му уровню жизнеспособности (за исключением растений из оз. Бельское – 1-ый уровень жизнеспособности).

Список литературы

- Иванова С.А., Дементьева С.М., Нотов А.А., Трофимова Т.П. Редкие виды растений на особо охраняемых природных территориях Удомельского района // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2006. Вып. 2. № 5 (22). С. 168-174.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). 2008. М.: КМК, 855 с.
- Красная книга Тверской области. 2002. Тверь: Вече Твери, АНТЭК. 256 с.
- Красная книга Тверской области. 2016. 2-е изд., перераб. и доп. Тверь: Тверской Печатный Двор, 400 с.
- Нотов А.А. Материалы к флоре Тверской области. Ч. 1: Высшие растения. 4-я версия, перераб. и доп. Тверь: Изд-во ГЕРС, 2005. 214 с.
- Нотов А.А., Гарин Э.В., Беляков Е.А., Зуева Л.В., Нотов В.А. Флористические находки на озёрах юго-западной части Валдайской возвышенности (Тверская область) // Вестник ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2016, № 3. С. 92-100.
- Петушкова Т. П., Дементьева С. М., Нотов А. А. Флора некоторых озёр Удомельского района Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2009. Вып. 14. № 18. С. 167-173.
- Петушкова Т.П., Дементьева С.М., Сорокин А.С. К вопросу изучения *Lobelia Dortmanna* L. в Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2008. Вып. 10. С. 167-170.
- Сорокин А.С., Старикова Н.Х. О новых местообитаниях видов рода *Isoetes* L. в Тверской области // Флора и растительность Тверской области. Тверь: ТвГУ, 1994. С. 82-86.
- Филин В.Р. Род полушник, или шильник (*Isoetes*) / Жизнь растений. Т. 4. М.: Просвещение, 1978. С. 118-121.
- Hickey R. J., Macluf C., Taylor W. C. A Re-evaluation of *Isoetes savatieri* Franchet in Argentina and Chile//American Fern Journal. 2003. Vol. 93. Issue 3. P. 126-136
- Kott L. S., Britton D.M. Role of morphological characteristics of leaves and the sporangial region in the taxonomy of *Isoetes* in Northeastern North America// American Fern Journal. 1985. Vol. 75(2). P. 44-55.
- Matthews J.F., Murdy W.H. A Study of *Isoetes* Common to the Granite Outcrops of the Southeastern Piedmont, United States // Botanical Gazette. 1969. Vol. 130. № 1. P. 53-61.
- Pfeiffer N. E. Monograph of the Isoetaceae//Ann. Missouri Bot. Gard. 1922. Vol. 9 (2). P. 79-233.

³ За исключением показателей растений из оз. Бельское.

- Schuettpelez E., Hoot S.B.* Inferring the root of *Isoetes*: Exploring Alternatives in the Absence of an Acceptable Outgroup//Systematic Botany. 2006. Vol. 31. Issue 2. P. 258-270.
- Taylor W.C., Hickey R. J.* Habitat, evolution and speciation in Isoetes. Annals of the Missouri botanical garden. 1992. Vol. 79. № 3. P. 613-622.
- Vöge M.* Plant size and fertility of *Isoetes lacustris* L. in 20 lakes of Scandinavia: a field study // Arch. Hydrobiol. 1997. Vol. 139. P. 171-185.
- Vöge M.* *Isoetes lacustris* L. in Europe: Biometrical data and environment. 1999. www.solo-tauchen.de/pdf/www03.pdf , 1-5.
- Vöge M.* A description of the basic body plan in *Isoetes* by means of regressions: results of an exemplary study. 2001. www.solo-tauchen.de/pdf/www02.pdf , 1-5.
- Vöge M.* Environmentally related growth and reproductive status of the quillworts *Isoetes lacustris* and *I. echinospora* in northwestern Europe. 2002. www.solo-tauchen.de/pdf/www01.pdf, 1-10.
- Vöge M.* Environmentally related demography: field studies on *Isoetes lacustris* L. (Lycophyta, Isoëtaceae) in Europe. Pteridology in New Millennium. Netherlands: Kluwer, 2003. P. 233–260.
- Vöge M.* Non-destructive assessing and monitoring of populations of *Isoetes lacustris* L. Limnologica. 2004. Vol. 34. P. 147-153.
- Vöge M.* The reproductive phenology of *Isoetes lacustris* L.: Results of field studies in Scandinavian lakes. Limnologica. 2006. Vol. 36. P. 228–233.
- Vöge M.* Monitoring the vitality of *Isoetes lacustris* by using a non-destructive method. Limnol. Rev. 2014. Vol. 14(3). P. 153-158.
- Vöge M.* The particular life history of *Isoetes lacustris* - a behaviour research. 2015. www.solo-tauchen.de/pdf/www06a, 1- 16.

ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ МОХООБРАЗНЫХ КАМЕНИСТЫХ ОБНАЖЕНИЙ НИЖЕГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ

Т.А. Ларина¹, А.А. Шестакова²

¹Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского,
Нижний Новгород, Россия, *Larina23-02@yandex.ru*

²Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского,
Нижний Новгород, Россия, *f_s_c@mail.ru*

GEOGRAPHIC ANALYSIS OF MOSSES ON STONE OUTCROPPES IN THE N. NOVGOROD REGION

Т.А. Larina, А.А. Shestakova

Каменистые обнажения являются весьма своеобразными условиями для произрастания растений, в результате чего формирующиеся на них сообщества, значительно отличаются по видовому составу от окружающей растительности, что позволяет рассматривать данную группу сообществ отдельно (Шестакова, 2005). На территории Нижегородской области данная группа субстратов представлена известняками, гипсами, а также доломитами пермской и юрской систем. Как правило, это бывшие карьеры, однако встречаются и естественные выходы карстующихся пород.

Целью нашего исследования был изучение флоры мхов каменистых обнажений Нижегородской области и проведение ее географического анализа.

Исследования проводились с июля по октябрь 2014-2016 гг. на территории известняковых карьеров в д. Убежицы, д. Ключищи Богородского района, а также на территории Пустынского заказника Арзамасского района, Балахонинской пещеры Ардатовского района, Ичалковского бора Перевозского района, Борнуковской пещеры Бутурлинского района. Кроме того, были использованы сборы А.Д. Смирновой и других исследователей, сделанных на данных территориях и хранящихся в гербарии

ННГУ (NNSU). Все исследуемые территории располагаются в Правобережье Нижегородской области, в лесостепной зоне для которой характерно преобладание хвойно-широколиственных и широколиственных лесов.

Всего на каменистых обнажениях было обнаружено 92 вида листостебельных мхов из которых 66 видов были отмечены непосредственно на камне и 26 видов, произрастающих на гумусированных известняках и доломитах. Для выделения элементов флоры была использована система географических элементов, разработанная А.С. Лазаренко (1944, 1956) для Дальнего Востока. Эта классификация построена на зональном принципе и сочетает в себе географический и генетический подходы. Каждый вид мохообразных, обнаруженный на каменистых обнажениях на основании имеющихся данных об ареалах был отнесен к определенному географическому элементу: аридному, неморальному, бореальному, бореально-неморальному, бореально-арктическому, гипоаркто-монтанному, мультизональному. Также в зависимости от протяженности видовых ареалов были выделены долготные группы (Шляков, 1976): циркумполярная, биполярная, евразийско-американский, европейско-североамериканский, европейско-азиатский. Спектр географических элементов и их соотношение между собой представлены в табл.1.

Основная часть мхов исследуемой территории имеет биполярное распространение – 59 видов (63,4%), что указывает на низкую степень специфичности данной флоры. Виды с циркумполярным ареалом, встречающиеся только в пределах Голарктики, представлены не так обильно – всего 30 видов (32,3%). Остальные же типы ареалов представлены в данных флорах всего по 1 виду. Евразийско-американский ареал характерен для *Seligeria campylopoda* Kindb., которая относится к гипоаркто-монтанному географическому элементу. Европейско-североамериканский ареал представлен *Brachythecium rutabulum* (Hedw.) B.S.G., а европейско-азиатский представляет *Anomodon longifolius* (Brid.) Hartm. Оба вида относятся к неморальному географическому элементу.

Почти в равной степени представлены виды, относящиеся к неморальному и мультизональному географическим элементам. К неморальному элементу относятся 25 видов мохообразных, что составляет 27,2% от всех мохообразных каменистых обнажений, а к мультизональному элементу относятся 23 вида или 25%. Большинство неморальных видов, представленных на исследуемых территориях имеют биполярное распространение – 15 видов, несколько меньше видов с циркумполярным распространением – 8 видов. Высокая доля неморальных видов, приуроченных к широколиственным лесам, в сложении кальцефильных флор может объясняться активным проникновением данных мохообразных из ближайших лесных сообществ. Мультизональный географический элемент представлен в исследуемой флоре 23 видами, что составляет 25% от всех мохообразных каменистых обнажений. Большинство видов данного геоэлемента имеют биполярное распространение – 19 видов, оставшиеся 4 вида имеют циркумполярный ареал. Значительная доля мультизонального элемента в данной флоре просматривается скорее как следствие невысокой требовательности данных мохообразных к условиям обитания.

В равной степени также представлены мохообразные, относящиеся к гипоаркто-монтанному, бореальному и бореально-неморальному элементам – по 13 видов (14,1%). Бореальные и бореально-неморальные виды представлены в основном лесными видами листостебельных мхов и встречались в основном на гумусированных известняках и

каменистых субстратах, покрытых небольшим слоем почвы. Виды, относящиеся к данным геоэлементам имеют биполярное и циркумполярное распространение почти в равной степени.

Довольно высокая доля гипоаркто-монтанного географического элемента (14,1%) вполне предсказуема для флор каменистых обнажений. Как правило, виды, относящиеся к этому геоэлементу, в условиях средней полосы России приурочены к выходам карстующихся пород – известняки, доломиты, гипсы.

Аридный элемент представлен в меньшей степени – 4 вида (4,4%) (*Barbula convoluta* Hedw., *Didymodon insulanus* (DeNot.) Hill, *Syntrichia ruralis* (Hedw.) Web. Et Mohr., *Tortula muralis* Hedw.). Данный тип географического элемента отражает экологические особенности, присущие выходам известняка и доломита.

Единственным видом представлен бореально-арктический элемент – *Platydictya jungermannioides* (Brid.) Czum, имеющая циркумполярное распространение и обнаруженная в Ичалковском бору. Наличие данного вида может быть связано с тем, что Ичалковский бор является уникальным местообитанием для многих видов растений, включая сосудистые (например, *Asplenium viride* Huds), имеющих северное распространение. Появление этих видов на территории области связывают с влиянием днепровского или валдайского оледенения (О памятниках природы..., 1996).

Таблица 1

Спектр географических элементов по типам ареалов бриофлоры каменистых обнажений Нижегородской области

| Тип геоэлемента | Тип ареала | | | | | Всего | Доля от флоры (%) |
|-----------------------|----------------|------------|-------------|--------------------------------|--------------------------------|-------|-------------------|
| | Циркумполярный | Биполярный | Евразийский | Европейско-северо-американский | Евразийско-северо-американский | | |
| Неморальный | 8 | 15 | 1 | 1 | | 25 | 27,2 |
| Мультизональный | 4 | 19 | | | | 23 | 25,0 |
| Бореально-неморальный | 8 | 5 | | | | 13 | 14,1 |
| Гипоаркто-монтанный | 5 | 7 | | | 1 | 13 | 14,1 |
| Бореальный | 5 | 8 | | | | 13 | 14,1 |
| Аридный | 1 | 3 | | | | 4 | 4,4 |
| Бореально-арктический | 1 | | | | | 1 | 1,1 |
| Всего | 32 | 57 | 1 | 1 | 1 | 92 | |
| Доля от флоры (%) | 34,7 | 62,0 | 1,1 | 1,1 | 1,1 | | |

В целом, для каменистых обнажений Нижегородской области преимущественно антропогенного происхождения, к которым относятся карьеры Богородского р-на и Балахонинской пещеры, отмечается высокая доля неморальных и мультизональных видов мхов. Доля мхов, относящихся к гипоаркто-монтанному и бореально-

арктическому географическому элементу, приуроченных к естественным обнажениям карстующихся пород невысока. Такая закономерность скорее всего связана с антропогенной природой обнажений, которые возникли при добыче известняка, поэтому субстрат заселялся преимущественно мохообразными с соседних лесных территорий.

На территории Пустынского заказника и Ичалковского бора так же преобладают неморальные виды, однако доля гипоаркто-монтанных видов там значительно выше, чем во флоре карьеров. Только для Пустынского заказника отмечаются *Oncophorus wahlenbergii* Brid., *Pohlia wahlenbergii* (Web. Et Mohr.) And., *Pseudobryum cinclidioides* (Hueb.) T. Кор., *Seligeria campylopoda* Kindb. *Saelania glaucescens* (Hedw.) Broth. найдена в Пустынском заказнике и Ичалковском бору. Флора Борнуковской пещеры обладает промежуточными чертами между антропогенными кальцифильными и флорой естественных каменистых обнажений, так как на данной территории имелись выходы карстующихся пород до начала разработки карьера. В связи с этим бриофлоры Ичалковского бора, Борнуковской пещеры и Пустынского заказника характеризуются гипоаркто-монтанными видами, не обнаруженные на других исследуемых территориях – *Distichum capillaceum* (Hedw.) Bruch. et Schimp., *Encalypta streptocarpa* Hedw., *Ditrichum flexicaule* (Schwägr.) Hampe, *Tortula mucronifolia* Schwägr.

Таким образом, в отличие от бриофлор бывших карьеров, флоры мхов Ичалковского бора, Борнуковской пещеры и Пустынского заказника характеризуются высокой специфичностью географической структуры, что связано не только с экологическими условиями, но и с геологическим прошлым данных территорий.

Список литературы

- Кокошников Ю.С., Шестакова А.А. Флора мохообразных окрестностей биостанции «Старая Пустынь». Учебно-методическое пособие. Нижний Новгород, 2014. 29 с.
- Лазаренко А.С. Неморальный элемент в бриофлоре Советского Дальнего Востока // Сов.бот. 1944. № 6. С. 43-55.
- Лазаренко А.С. Основні засади класифікації ареалів листяних мохів Радянського Далекого Сходу // Укр. бот. журн. 1956. Т. 13. № 1. С. 31-40.
- Ларина Т.А. Бриофлора Богородского района Нижегородской области. Вып. квалификационная раб. бакалавра. Н. Новгород, 2016. 67 с.
- О памятниках природы Нижегородской области, Нижний Новгород: РИО, 1996
- Смирнова А.Д. Мхи известняковых обнажений в окрестностях Пустынской биологической станции Горьковского университета // Ученые записки ГГУ, вып. 14, 1949. С. 149-160
- Смирнова А.Д. Мхи обнажений карстующихся пород Ичалковского бора и окрестностей Борнуковской пещеры (Видовой состав флоры мохообразных) // Наземные и водные экосистемы. Горький: из-во ГГУ, 1977. Вып.1. С.66-75
- Смирнова А.Д. Мхи обнажений карстующихся пород Ичалковского бора и окрестностей Борнуковской пещеры // Биологические основы повышения продуктивности и охраны лесных, луговых и водных фитоценозов Горьковского Поволжья. Горький, 1975
- Шестакова А.А. Эколого-ценотические и флористические особенности организации бриобиоты на территории Нижегородской области. Автореф. дисс. на соис. уч. степ. канд. биол. наук. Н. Новгород, 2005. 28 с.
- Шляков Р.Н. Печеночные мхи Севера СССР. Вып. 1. Антоцеротовые; печеночники: гаплomitриевые-мещгериевые. Л., 1976. 91 с.

ПРИРОДООХРАННАЯ ЦЕННОСТЬ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ПРОЕКТИРУЕМЫХ ООПТ НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

Н.С. Ликсакова¹, И.А. Сорокина²

¹Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия,
nliks@mail.ru

²Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия,
sorokina-irina10@yandex.ru

CONSERVATION VALUE OF PLANT COMMUNITIES IN THE PLANNED PROTECTED AREAS IN THE NORTHEAST OF THE LENINGRAD REGION N.S. Liksakova, I.A. Sorokina

Природоохранная ценность растительных сообществ определяется по разным параметрам. Акцент может делаться на редкости (Крестов, Верхолат, 2003), типичности и эталонности (при создании биосферных заповедников), на непосредственной угрозе исчезновения от конкретных факторов, например, таких как лесопользование (Выявление..., 2009). Объектами оценки природоохранной ценности могут являться как геоботанические синтаксоны, так и конкретные фитоценозы. Наиболее четко разработаны критерии оценки природоохранной ценности синтаксономических единиц растительности сотрудниками Лабораторией геоботаники и охраны растительности Института биологии Уфимского научного центра РАН (Журавлева, 1999; Мартыненко, 2009; Мартыненко и др., 2011). Ими был предложен разносторонний и всеобъемлющий набор параметров природоохранной ценности синтаксонов, выделенных путем эколого-флористической классификации. Используются следующие показатели: редкость (зависит от широты ареала сообщества, частоты его встречаемости и размера фитоценозов), флористико-фитоценотическая значимость (наличие редких видов, уникальность сообществ, близость к границе ареала, видовое богатство), естественность, сокращение площади, восстанавливаемость, обеспеченность охраной, опасность исчезновения (угрожаемость). Для всех показателей разработаны балльные шкалы.

Наш опыт работы показывает, что не всегда ценными для сохранения являются именно синтаксономические единицы растительности. Ценными могут быть отдельные фитоценозы или их группы, объединенные по другим признакам. Поскольку рассматриваемые нами единицы растительного покрова неравнозначны, мы не используем балльные шкалы, а применяем только перечисленные выше принципы и подходы. Исследования проводились на северо-востоке Ленинградской области, в Подпорожском районе, в проектируемых заказниках "Ивинский разлив" и "Северо-Свирский". К растительным сообществам, обладающим природоохранной ценностью, нами были отнесены следующие:

Ельники белокопытниковые с доминированием *Petasites frigidus*, (Красная книга..., 2000) отмечены в проектируемом заказнике "Ивинский разлив" на окраинах болота Гладкого. Из параметров природоохранной ценности наиболее важным является доминирование редкого вида, находящегося на юго-западной границе ареала. Описаний подобных сообществ в литературе найти не удалось, по-видимому, они встречаются редко и не занимают больших площадей. Сообщества эти естественные, судить о сокращении их площади и восстанавливаемости наши данные не позволяют. Угрозу представляют рубки леса и изменение гидрорежима.

Ельники борцевые (аконитовые) встречаются на склонах к глубоко врезанным водотокам в проектируемом заказнике "Ивинский разлив". В травяно-кустарничковом

ярусом доминирует *Aconitum septentrionale*, встречаются виды высокотравья, бореального мелкотравья, а также неморальные и квазибореальные виды. Часто присутствуют охраняемые виды – *Lonicera pallasii*, *Actaea erythrocarpa* и *Ranunculus subborealis* (Красная книга..., 2000). Из показателей природоохранной ценности можно привести расположение у границы ареала (Василевич, 2004), высокое видовое богатство сосудистых растений, небольшая площадь сообществ, естественность. Основные черты сообществ могут восстановиться за период роста древостоя (80-100 лет). Часто они располагаются вдоль водотоков, т.е. в водоохраных зонах.

Черноольшаники встречаются небольшими участками на территории проектируемого заказника "Ивинский разлив". Описаны черноольшаники белокрыльничковые, папоротниковые (кочедыжниковые), таволговые и камышовые. Сообщества черной ольхи находятся здесь недалеко от северо-восточной границы ареала. Местами в них присутствует редкий вид *Petasites frigidus*. Это естественные сообщества, на границе ареала их восстановление затруднено из-за редкости и климатически обусловленных причин. Угрозу представляют рубки. Среди черноольшаников изредка встречаются старовозрастные леса, ценные и по другим параметрам.

Осинники с липой неморальнотравные найдены в юго-восточной части заказника "Ивинский разлив" вдоль р. Свирь и в нижних частях склонов к водотокам. В подлеске встречается охраняемый вид *Lonicera pallasii*, в травяном покрове обильны неморальные и квазибореальные виды – *Aegopodium podagraria*, *Stellaria holostea*, *Lathyrus vernus*, *Ranunculus cassubicus*, *Pulmonaria obscura* и др. Липа находится здесь у северной границы ареала. Сообщества с ее участием часто являются одной из стадий динамики на месте сельхозугодий. Большая часть их располагается в водоохранной зоне р. Свирь.

Трищетиновый луг найден в проектируемом заказнике "Ивинский разлив" недалеко от устья р. Остречинки на небольшом участке размером 20x20 м. Флористико-фитоценотическая значимость сообщества определяется доминированием редкого вида *Trisetum sibiricum* (Красная книга..., 2000) и высоким разнообразием сосудистых растений (отмечено 49 видов). Несмотря на обширный ареал трищетинника сибирского, описаний сообществ с его доминированием в литературе найти не удалось. Угроза исчезновения может исходить от прекращения хозяйственного использования (сенокосения) и от распашки. Луг принадлежит к сенокосным угодьям фермерского хозяйства.

Молиниевые луга с доминированием *Molinia caerulea* встречаются по отмелям вдоль р. Важинки в границах проектируемого заказника "Северо-Свирский". На них найден охраняемый вид *Allium schoenoprasum* (Красная книга..., 2000). Луга с высоким обилием молинии широко распространены в Центральной Европе, на северо-западе России они описаны в единичных местонахождениях (Василевич, 2006). Таким образом, молиниевые луга находятся здесь у восточной границы ареала. Это естественные луга, образовавшиеся на аллювиальных отложениях р. Важинки. В настоящее время их существованию ничего не угрожает.

Ключевые болота встречаются в проектируемом заказнике "Северо-Свирский" (кластер "Устье р. Святухи") в местах подтока грунтовых вод вдоль ручьев, впадающих в р. Важинку. Все они находятся на расстоянии 400-750 м от р. Важинки и образуют болотную систему каскадного типа, занимающую террасы разного уровня. Местами выклиниваются грунтовые воды, обогащенные железом, образуя бурые натёки и топи. Ключевые болота включают различные растительные ассоциации с доминированием *Thelypteris palustris*, *Rumex acetosa*, *Carex rostrata*, *Cardamine amara*, *Calla palustris*, *Calamagrostis canescens*, *Menyanthes trifoliata*, *Equisetum palustre*. Из редких видов здесь

встречены *Epipogium aphyllum*, (Красная книга..., 2000, 2008) и *Ranunculus subborealis* (Красная книга..., 2000). По отсутствию кальцефильных видов можно предполагать, что эти болота не обогащены соединениями кальция. Ключевые болота широко распространены, но встречаются редко и не занимают больших площадей. Описаний ключевых болот с богатым грунтовым питанием и отсутствием признаков обогащения кальцием в литературе найдено не было. Сообщества ключевых болот являются естественными. Им угрожает сведение лесов вокруг и изменение гидрорежима биотопов.

Старовозрастные леса выделены в разных ассоциациях. К ним относятся леса, в которых присутствуют биологически старые, еще живые деревья и крупномерный валёж, а также ряд специализированных и индикаторных видов (Выделение..., 2009; Сорокина и др., 2013 а, б). Старовозрастные леса найдены среди сообществ следующих ассоциаций: ельники костянично-вейниковые, высокотравные, хвощевые, неморальнотравные, чернично-зеленомошные и чернично-сфагновые, осинники черничные и костянично-вейниковые (с *Calamagrostis arundinaceae*), черноольшаники. Особенно богатые по составу сосудистых растений и высокопроизводительные леса найдены на болотных островах и на участках, где почвы сформированы на богатых моренных отложениях. Для них характерно наличие видов, внесенных в Красные книги – *Epipogium aphyllum* (Красная книга... 2000, 2008), *Neottia nidus-avis*, *Actaea erythrocarpa*, *Lonicera pallasii*, *Ranunculus subborealis* (Красная книга... 2000). Для сообществ на более бедных субстратах характерно невысокое разнообразие сосудистых растений, однако виды других групп организмов (грибов, лишайников, мохообразных), в том числе специализированные и индикаторные виды старовозрастных биологически ценных лесов, весьма многочисленны.

Старовозрастные леса на северо-западе России встречаются редко и не занимают больших площадей. Чаще они встречаются среди низкопродуктивных сфагновых лесов, поскольку такие леса представляют меньший интерес для заготовки древесины. По показателям флористико-фитоценотической значимости для сосудистых растений наиболее ценны старовозрастные ельники, осинники и смешанные леса высокотравные, неморальнотравные и костянично-вейниковые на богатой морене, они обладают наибольшим видовым богатством сосудистых растений, в них встречаются редкие виды. Для других групп организмов (мохообразные, лишайники, грибы) ценными являются и другие ассоциации старовозрастных лесов. Большинство старовозрастных биологически ценных лесов представляет интерес в качестве источника древесины, поэтому их площади стремительно сокращаются. И если для восстановления свойственных им биологических элементов (старых деревьев, крупномерного валежа разной степени разложения) требуется 200-400 лет, то восстановление связанных с ними редких и специализированных видов возможно только при наличии рефугиумов, или местообитаний-источников (Хански, 2010) и может потребовать значительно большего времени, а при отсутствии таких рефугиумов невозможно. Поэтому опасность исчезновения (угрожаемость) у них максимальная.

Таким образом, по всем показателям природоохранной ценности старовозрастные леса являются наиболее приоритетными для сохранения растительными сообществами и должны стать основными объектами охраны в проектируемых ООПТ. Для сохранения их свойств необходим полный запрет всех видов рубок как основного угрожающего фактора.

Принципы объединения конкретных сообществ в группы для оценки их природоохранной значимости могут не совпадать с геоботанической классификацией. Ранжирование сообществ по природоохранной ценности и определение способов их

сохранения невозможно без рассмотрения всех параметров ценности и факторов, угрожающих именно этим параметрам.

Список литературы

- Василевич В.И.* Травяные ельники европейской России // Бот. журн. 2004. Т. 89. №1. С. 13-27.
- Василевич В.И.* Влажные разнотравные луга Северо-Запада Европейской России // Бот. журн. 2006. Т. 92. №9. С. 1313-1328.
- Выявление и обследование биологически ценных лесов на Северо-Западе Европейской части России.* Т. 1. СПб., 2009. 238 с.
- Журавлева С.Е.* Синтаксономическое обоснование выбора охраняемых растительных сообществ: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 1999. 16 с.
- Красная книга природы Ленинградской области. Т. 2. Растения и грибы.* СПб., 2000. 672 с.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы).* М.: КМК, 2008. 855 с.
- Крестов П.В., Верхолат В.П.* Редкие растительные сообщества Приморья и Приамурья. Владивосток: ДВО РАН, 2003. 200 с.
- Ликсакова Н.С., Сорокина И.А.* Редкие растительные сообщества на проектируемых для охраны территориях на востоке Ленинградской области // Бот. журн. 2017. Т. 102, № 2. С. 232-248.
- Мартыненко В.Б.* Синтаксономия лесов Южного Урала как теоретическая основа развития системы их охраны. Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. Уфа, 2009. 32 с.
- Мартыненко В.Б., Мулдашев А.А., Миркин Б.М.* Использование синтаксономии для оценки природоохранной значимости лесов Южно-Уральского региона // Географические основы формирования экологических сетей в России и Восточной Европе. Ч. 1. Материалы электронной конф. (1-28 февраля 2011 г.). М., 2011. С. 152-157.
- Сорокина И.А., Гимельбрант Д.Е., Степанчикова И.С., Спиринов В.А., Ефимов П.Г., Кушневская Е.В., Кузнецова Е.С., Чиркова Г.А., Гагарина Л.В., Ликсакова Н.С., Большанин А.А., Тагирджанова Г.М.* Добровольная лесная сертификация как механизм выявления и охраны биологически ценных лесов и исследования труднодоступных лесных участков востока Ленинградской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2013а. Вып. 32. № 31. С. 246-264.
- Сорокина И.А., Степанчикова И.С., Ефимов П.Г., Гимельбрант Д.Е., Спиринов В.А., Кушневская Е.В.* Краткие очерки восьми предлагаемых ООПТ Ленинградской области // Бот. журн. 2013б. Т. 98. №2. С. 113-134.
- Хански И.* Ускользящий мир: экологические последствия утраты местообитаний. М.: КМК, 2010. 340 с.

ПОЧЕМУ РАЗМЕРЫ РАСТЕНИЙ ТАКЖЕ ВАЖНЫ

М.В. Марков

Московский педагогический государственный университет, Москва, Россия,
markovsmail@gmail.com

WHY PLANTS SIZES DO MATTER AS WELL

M.V. Markov

В известной книге «Размеры животных: почему они так важны» К. Шмидт-Ниельсен (1987) по вполне понятным причинам обращается за примерами почти исключительно к миру животных. Лишь вскользь, анализируя содержание таблицы 1.1., он упоминает без комментариев калифорнийские секвойи, намного (в 10–15 раз!) превышающие по размерам синего кита – рекордсмена из мира животных. Еще одно упоминание представителей мира растений фигурирует в книге на заимствованной из тоже весьма известной работы А. Хеммингсена (Hemmingen, 1960) графической иллюстрации (стр. 92), где среди облаков точек для видов животных, на основе

которых рассчитана приведенная здесь же линия регрессии, обозначены точки для деревьев (бука). Такая ситуация может породить иллюзию, что для растений размеры тела не так важны, если важны вообще, а процедура, обозначенная в оригинальном заглавии книги К. Шмидта-Ниельсена труднопереводимым (по признанию осуществлявшего перевод книги Н.В. Кокшайского) словом «scaling» (скэйлинг, «шкалирование», масштабирование), к растениям обычно не применяется, что, конечно, далеко не так. Да, как совершенно справедливо отмечает переводчик в предисловии, «сама конструкция тела животного, его важнейших систем и органов в немалой степени определяется размерами, претерпевая в ходе эволюции то сравнительно легкие и закономерные, но иногда очень резкие и как бы внезапные преобразования в зависимости от масштаба». Но размеры растений, приобретаемые в процессе свойственного им модульного, потенциально неограниченного, роста, тоже очень важны и притом на обоих «полюсах» - полюсе максимально возможных для особей вида размеров и полюсе минимальных, но уже допускающих переход в репродуктивное состояние, размеров. Отсюда понятно, что проблему целесообразно рассматривать и на межвидовом (как это делал К. Шмидт-Ниельсен), и на внутривидовом и популяционном уровнях. Именно по этой причине в настоящей статье предпринята попытка рассмотреть наиболее важные и интересные вопросы, связанные с размерами тела, включая корневую систему, у цветковых растений в активном и покоящемся (в форме жизнеспособных семян) состоянии, их изменчивостью и зависимостью от размеров особей их репродуктивных характеристик. В число рассматриваемых вопросов, принимая во внимание сильную изменчивость общих размеров особей у растений, включена и аллометрия, аллометрические показатели.

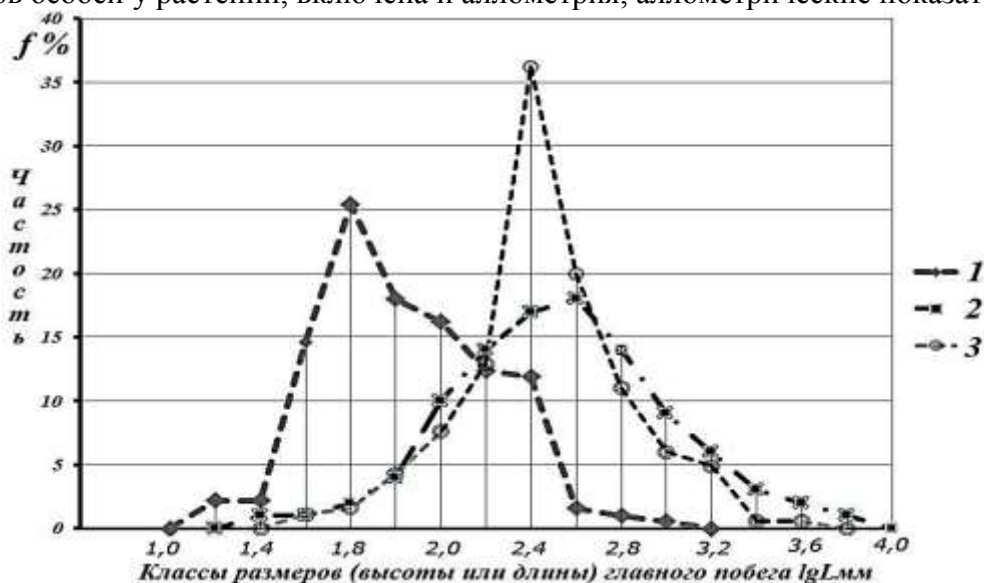


Рис. 1. Кривые распределения по классам максимальной высоты для малолетников Флоры П.Ф. Маевского (1) и всех цветковых (2) и классам минимальной высоты малолетников (3)

Способность к потенциально неограниченному росту реализуется далеко не всегда и не всеми особями. При этом в ходе эволюции цветковых растений, если принимать за иллюстрацию ее главной линии редуccionный ряд жизненных форм, она становится даже все более лимитированной. Закономерностям изменчивости размеров тела живых существ на межвидовом уровне посвящена очень интересная, но незаслуженно подзабытая работа Л.Л. Численко (1981). Взяв размеры тела как очень удобный легко измеримый и, вместе с тем, биологически очень важный признак, тесно связанный со многими (морфологическими, физиологическими, экологическими) свойствами организмов признак, известный из справочной литературы для

большинства видов животных и растений, Численко провел их сопоставление. Сравнивали и кривые распределения (вершины которых обозначают положение оптимумов) по классам размеров числа видов и средневидовые характеристики размеров в таксонах. Среди других в монографии представлено распределение по логарифмически трансформированным значениям максимальной длины главного побега (в мм) для 15394 видов цветковых растений флоры СССР разных жизненных форм, которое, как и для других обширных таксонов, имело вид симметричной логнормальной кривой. На рис. 1 приведена эта кривая вместе с кривыми распределения 314 видов малолетних растений Флоры П.Ф. Маевского (2014) по классам значений максимальной и минимальной высоты, фигурирующих в определителе.

Наряду с логнормальностью приведенных кривых в соответствии с законом логнормального распределения А. Геммингсена (Hemmingsen, 1934) налицо удивительное сходство полигона, полученного Численко, с полигоном распределения видов малолетников по классам максимальной высоты. Даже принимая во внимание логарифмическую трансформацию данных, нельзя не отметить этого сходства и близости средних величин (2,65–2,71). Для подобающей оценки значимости этих средних процитируем дословно Леонида Леонидовича. «Средневидовой размер тела таксонов надвидового ранга не есть пустая абстракция. Вместе с тем он и не является персонифицированной характеристикой некоего «среднего вида», не существующего в природе. Средняя есть абстрактная и однозначная характеристика совокупности, и имеет смысл постольку, поскольку имеет смысл реальное существование самой совокупности как целого» (стр. 191). Население определенного биотопа (или таксона, представляющего в данном биотопе определенный диапазон размеров) имеет характер распределения, весьма близкий к модели, предложенной на основании изучения размеров тела как меры индивидуального ареала (Hutchinson, McArthur, 1959). По высказанному в монографии мнению Численко представление об определенных упорядоченных отношениях размеров различных таксонов должно быть учтено, так же как и конструктивно-морфологические ограничения, налагаемые на размеры организмов при их экстремальных значениях. Под упорядоченностью отношения размеров в данном случае понимается расположение кривых или средних на определенных расстояниях друг от друга на логарифмической шкале размеров. Л.Л. Численко показал, что расстояние между средними очень близко к константе 0,50 логарифмических единиц. Эта константа не связана обязательно и исключительно с размерами тела. По словам Л.Л. ее можно выявить и при анализе формы тела (мы добавим, жизненной формы), плодовитости и числа таксонов, т. е. ряд других свойств обнаружит при «биотаксологическом» анализе ту же константу. Численко считал общий анализ относящихся к этой проблеме данных делом будущего, но отметил: что касается числового значения константы, то не исключена возможность, что оно связано с числом π , поскольку величина 0,50 логарифмических единиц равна логарифму числа π с точностью до второго знака. Для нас же будет весьма интересным констатировать, что именно такое значение (0,50) разделяет средние значения максимальной (2,72) и минимальной (2,16) высот для малолетников (см. рис. 1). Выше названная упорядоченность размерных соотношений фигурирует здесь в явной форме, несмотря на вполне понятную приблизительность данных и, особенно, о минимальной высоте.

Теперь коснемся явлений внутривидового уровня. Самое первое из нескольких допущений, фигурирующих в теории эволюции путем естественного отбора Ч. Дарвина, состоит в том, что особи какого-либо вида, образующие популяцию, не тождественны, но отличаются друг от друга, хоть иногда незначительно, по **размерам**, по скорости роста и развития, по реакциям на температуру и действие прочих

экологических факторов (Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989). Таким образом, внутривидовая и внутривидовая изменчивость особей по размерам или размерная дифференциация особей поставлена на первое место в обосновании эволюционной теории. В отечественной популяционной биологии растений в 70-х годах 20 века появилось понятие мультивариантность развития особей в течение онтогенеза (Воронцова, Заугольнова, 1978), которое было заимствовано из посмертно опубликованной работы Д.А. Сабинина (1963), употребившего термин «многовариантность» и вскоре заменено на термин «поливариантность онтогенеза или развития». Под поливариантностью развития (или поведения) принято понимать реализацию разных вариантов онтогенеза особями популяции (популяций) одного вида. Данный термин полезен для уяснения, что у любого вида (любой популяции) растения с его генофондом (стратегией) всегда имеется некий «набор» разных тактических вариантов, путей онтогенеза, из которых особью реализуется в конкретной ситуации какой-то один. Однако в дальнейшем стали делать неоправданно сильный акцент на этом явлении, распространив на все виды внутривидовой изменчивости и, подменяя приоритетный классический термин «изменчивость», создавать иллюзию чего-то нового, теоретически значимого. От того, что мы начнем именовать изменчивость морфологических признаков, включая размеры, особей популяции морфологической поливариантностью и смаковать этот термин, ничего нового и важного не родится. Закономерности возникновения изменчивости размеров под влиянием среды обитания и влияния одних особей на другие нам понятнее не станут.

Особи в популяции любого вида растения различаются по биомассе, которая выступает как интегрированный показатель размеров особи и ее жизненного состояния. Общая биомасса (или общий вес) складывается из многих других параметров, в той или иной степени коррелятивно связанных с ней (например, биомассы корневой системы), но при характеристике роста и оценке жизненного состояния малолетних растений главенствующее место правомерно оставить именно за биомассой. Как раз на примере таких объектов с характерной для них пластичностью – широчайшим размахом варьирования общих размеров растений в генеративной фазе развития – удобно изучать аллометрию.

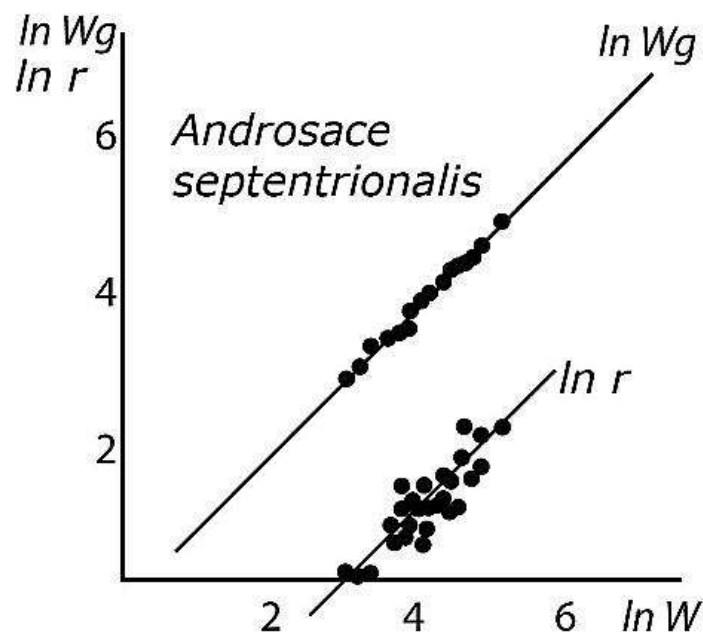


Рис. 2. Линии регрессии биомассы репродуктивных структур (W_g) и скелетных корней (W_r) в популяции проломника северного

На рис. 2 можно видеть иллюстрацию аллометрических связей, указывающих на изометрию биомассы скелетных корней и генеративных структур в популяции двулетника проломника северного ($\ln Wr = 1,0 \ln W - 3,2$).

Ю.А. Злобин (2009), разработавший методику виталитетного анализа популяций, в своей монографии находит нужным привести дословную цитату, из текста которой становится ясно, как оценивает виталитетный анализ Б.М. Миркин: «виталитетный подход... реализуется проще и часто дает не меньше информации, чем онтогенетический подход. При этом он более прагматичен, так как исследователь избавляется от необходимости субъективных домыслов о возрасте растений по их внешнему облику». Обычно для сравнения по размерам используют генеративные особи, поскольку методикой предписано брать в анализ особи одного возрастного состояния, но, как справедливо отмечает сам Ю.А. Злобин, при изучении популяций редких видов генеративные особи часто могут вообще отсутствовать. В этом случае для установления виталитетного состояния популяций, как это было показано на примере *Lilium martagon*, можно использовать вегетирующие особи, но «строго одного онтогенетического состояния» (Злобин, Скляр, Клименко, 2013: стр. 255). Отсюда понятно, что без обоснованного объективным анализом (а не субъективными домыслами!) выделения морфологически различимых онтогенетических (возрастных) состояний все равно никак не обойтись, а возрастной спектр, давно доказавший свою значимость в популяционной биологии растений, нельзя подменить виталитетным. К тому же точности исследованию никак не добавит методика анализа виталитета с разностной особей всего по трем классам и рассмотрением урезанного размерного спектра. Статистический прием – построение гистограммы распределения не случайно предполагает использование определенного числа классов и даже формулу для его вычисления. Главной в анализе (Марков, 2012) внутривидовой дифференциации по размерам была и остается корректно построенная кривая (или гистограмма) изменчивости веса (биомассы). Она является по сути дела детальным спектром жизненных состояний. По ней мы судим об амплитуде вариабельности массы и характере распределения, который совершенно необходимо учитывать при любой статистической обработке.

Список литературы

- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология: особи, популяции и сообщества. М.: Мир. 1989. Т. 1. 667 с.
- Воронцова Л.И., Заугольнова Л.Б. Мультивариантность развития особей в течение онтогенеза и ее значение в регуляции численности и состава ценопопуляций растений // Журн. общ. биол. 1978. Т.39. № 4. С.555-562.
- Злобин Ю.А. О неравноценности особей в ценопопуляциях растений // Бот. журн., 1980. Т. 65. №3. С. 311-322.
- Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения: монография. Сумы: Университетская книга. 2013. 439 с.
- Марков М.В. Популяционная биология растений. М.: Изд-во КМК. 2012. 387 с.
- Численко Л.Л. Структура фауны и флоры в связи с размерами организмов. М.: Изд-во МГУ. 1981. 208 с.
- Шмидт-Ниельсен К. Размеры животных: почему они так важны? М.: Мир, 1987. 259 с.
- Hemmingsen A. M. A statistical analysis of the differences in body size in related species // Vidensk. Medd. naturf. Foren, 1934. V. 98. P. 125-160.
- Hutchinson G.E., McArthur G.E. A theoretic ecological model of size distributions among species of animals // Amer. Nat., 1959. V. 43. No 869. P. 117-125.

**ДИНАМИКА ТАКСОНОМИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ПОЙМЕННОГО
ЛУГА НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «УГРА» ПРИ РАЗНОМ АНТРОПОГЕННОМ
ВОЗДЕЙСТВИИ НА ОСНОВЕ ДАННЫХ МНОГОЛЕТНЕГО МОНИТОРИНГА
Ф.А. Маслов¹, В.Г. Петросян², Е.И. Курченко¹, И.М. Ермакова¹, Н.С. Сугоркина¹**

¹Московский педагогический государственный университет, Москва, Россия,

fyodormaslov@yandex.ru

²Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова РАН, Москва, Россия,

petrosyan@sevin.ru

**THE DYNAMICS OF TAXONOMIC DIVERSITY OF THE MEADOW
COMMUNITIES OF THE NATIONAL PARK "UGRA" UNDER DIFFERENT
ANTHROPOGENIC CONDITIONS USING LONG-TERM MONITORING DATA
F.A. Maslov, V.G. Petrosyan, E.I. Kurchenko, I.M. Ermakova, N.S. Sugorkina**

Введение. Пойменные луга – объект исследования многих отечественных и зарубежных ученых. Сохранение биоценотического разнообразия невозможно без понимания особенностей структуры и закономерностей функционирования биосистем. Эффективная оценка статистических и динамических свойств луговых сообществ обуславливает необходимость совершенствования подходов анализа и принятия решения. Один из возможных способов решения этой задачи – комплексный анализ многолетних данных геоботанических описаний современными методами информационной технологии, статистического анализа и количественных методов оценки параметров разнообразия. Среди существующих подходов к оценке последних наиболее часто применяются как простые индексы видового богатства, так и сложные. Из них наибольшее признание получили индексы α -разнообразия (Мэгарран, 1992 и др.). В целом значения индексов зависят от многих факторов и позволяют выявить общие тренды видового богатства во времени (Петросян, 2000). Для обнаружения изменений таксонов разного ранга возникает необходимость использования других подходов. Один из методов, описывающих динамику таксонов разного ранга - метод определения индексов таксономического своеобразия и разнообразия. Метод был применён Ф.А. Масловым (Маслов и др. 2017) при исследовании динамики растительных сообществ на модельном участке Залидовских лугов, находящемся в режиме одноукосного сенокосения.

Цель работы – выявить влияние антропогенного воздействия на флористическое разнообразие луговых сообществ с использованием различных индексов видового и таксономического разнообразия.

Материал и методы. Объект изучения - Залидовские луга в пойме реки Угры (приток р. Оки) в Калужской области (54°60' с. ш., 36° 00' в. д.) национального парка «Угра», Многолетний мониторинг, начатый И.М. Ермаковой и Н.С. Сугоркиной более пятидесяти лет назад в 1965 г.- уникальный в мировом масштабе по длительности и разнообразию наблюдений естественных лугов. Его результаты представлены в обобщающей монографии (Ермакова, Сугоркина, 2016).

В 1990 г. Залидовские луга получили статус особо охраняемой территории местного значения, а в 1997 г. вошли в состав Национального парка «Угра», который с 2002 г. стал особо охраняемой зоной - биосферным резерватом ЮНЕСКО. Луга характеризуются богатством видового состава и насчитывают более 250 видов травянистых растений.

Мониторинг включал, ежегодные геоботанические описания на постоянных площадках 100 м² с оценкой общего проективного покрытия, видового состава, покрытия и обилия каждого вида по шкале Друде - Уранова (Уранов, 1964). Описания

проводили в период максимального цветения луговых растений (конец июня – начало июля). Данные геоботанических описаний были в информационной системы «Biosystem-96» (Петросян, 2000).

В качестве модельных объектов выбраны шесть участков (№ 1, № 2, № 3, № 4, № 5, № 9) находящихся в разных частях Залидовских лугов. Участок № 1 расположен в центральной части поймы высокого уровня. Он все годы мониторинга (1967 по 2012 гг.) использовался, в основном, как одноукосный сенокос (Ермакова и др. 2001). Участок № 2 также расположен в центральной части поймы на вершине гривы на нём проводилось в основном одноразовое сенокосение и выпас молодняка (1967 -1979 гг.) за исключением 1967 - 1972 гг. и 1974 г., когда на участке был двухразовый покос. Участок №3 расположен в прирусловой части поймы на вершине гривы высокого уровня. Мониторинг проводился в 1965 - 2011 гг. До 2001 г. включительно он использовался как сенокосно-пастбищное угодье. С 2002 г. на участке был только сенокос. Участок № 4 находится в прирусловой части поймы на вершине гривы высокого уровня. Растительность участка изучается с 1969 г. Почти все годы здесь было сенокосное использование, лишь в 1970–1972, 1978, 1979, 1981 и 1986 гг. было по 2 покоса. Участок №5 расположен на вершине гривы высокого уровня в центральной части поймы. Участок изучается с 1980 года. С 1980 по 2010 г. участок косили в средние сроки с середины июня по июль. В августе – сентябре – косили 7 раз (1980,1984, 1986, 1997, 2000, 2003, 2004 гг.). С 1980 по 2001 год весной и осенью на участке пасли крупнорогатый скот. С 2002 года пастьба была отменена и на участке проводили только нерегулярный одноразовый сенокос. Участок № 9 расположен в прирусловой части поймы на вершине гривы высокого уровня. Мониторинг проводился с 1980 по 2010 г. С 1980 по 2001 г.г. на участке пасли крупнорогатый скот. В 2002 году пастьба была отменена и на участке до 2010 г. наблюдался нерегулярный одноразовый сенокос (Ермакова и др. 2016).

Методы анализа. Для сравнительного анализа многолетней динамики видового и таксономического разнообразия луговых сообществ использованы индексы таксономического разнообразия (Маслов и др. 2017) и стабильности (Жигарев, 2005). Впервые в этой работе использовался синтез разных индексов стабильности видового богатства и таксономического разнообразия. Ранее индекс стабильности в основном был применен для анализа численности млекопитающих в разных условиях антропогенного воздействия (Жигарев, 2005).

Результаты и обсуждение. На рис. 1а представлены СЗВБ на участках №№1 - 9. Из рис. 1а видно, что среднее число видов на участках № 1-9 составило 39.5, 40, 41.2, 42, 40.8 и 34.7 соответственно. На участке № 4 среднее количество видов достигло максимального значения, а на участке № 9 наблюдалось минимальное среднее количество видов по сравнению со всеми изучаемыми участками.

На рис. 1б представлены значения СЗИСтВБ на участках №№1 - 9. На участках №1 и №2 значения индексов составили 0.879 и 0.876 соответственно. На участке №3 значение этого индекса принимает максимальное значение - 0.912. Минимальное значение СЗИСтВБ достигает для 9 участка - 0.867, а на участках № 4 и № 5 средние значения индекса составили 0.902 и 0.880 соответственно.

На рис. 1в представлены СЗИТР на участках №№1 - 9. На участках №№ 1, 2, 3, 5 значения индекса составили 0.0031, 0.00274, 0.0025 и 0.0035 соответственно. Минимальное и максимальное значения этого индекса достигали для участков № 4 (0.00012) и № 9(0.0025).

На рис. 1г представлены СЗИСтТР на участках №№1 - 9. Из рис. 1г. видно, что максимальное значение индекса достигается для участка №4 (0.813), а минимальное

значение для участка № 1 (0.774). Значения индекса для остальных участков № 2,3,5,9 составляли: 0.776, 0.791, 0.779 и 0.777 соответственно.

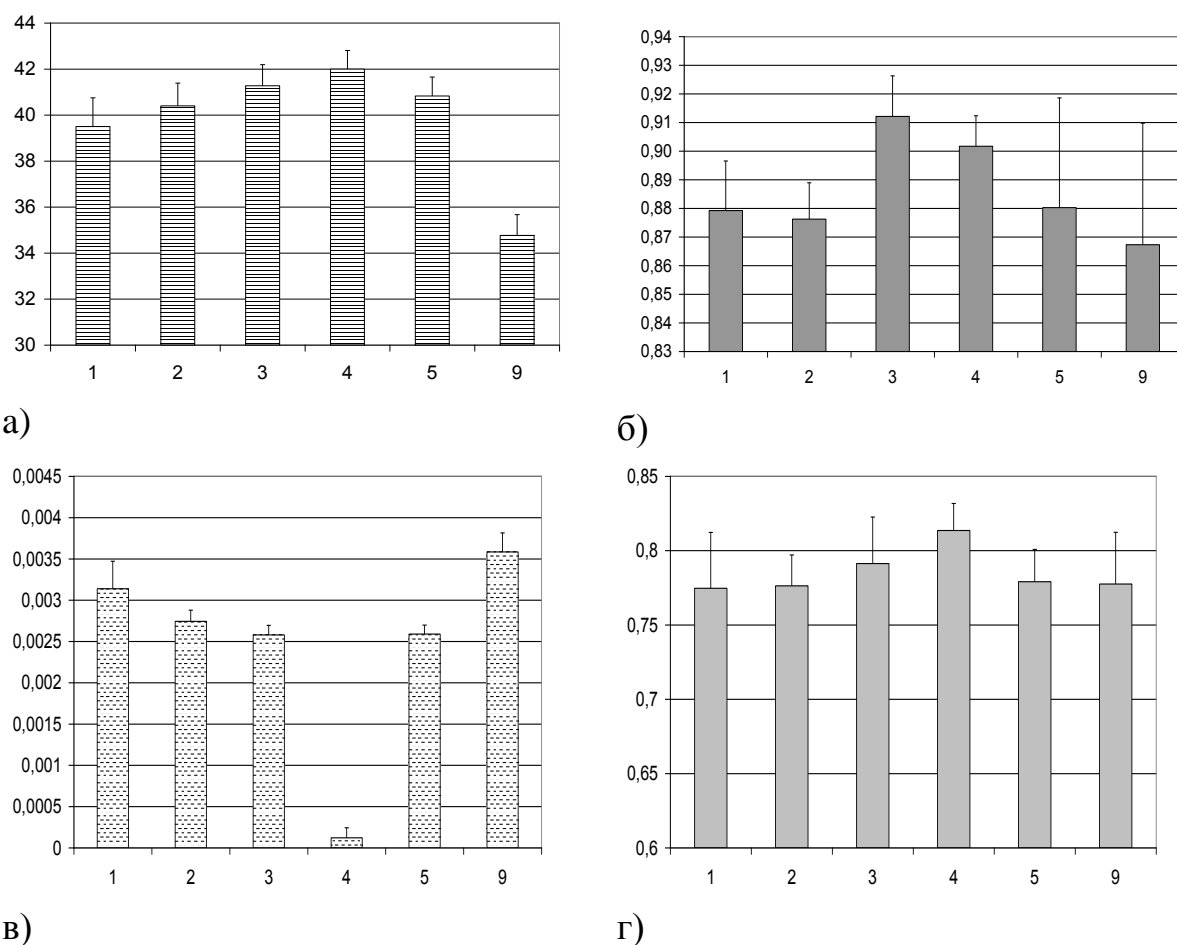


Рис. 1. Средние значения видового богатства (СЗВБ) (а), индексов стабильности видового богатства (СЗИСтВБ) (б), индексов таксономического разнообразия (СЗИТР) (в) и индексов стабильности таксономического разнообразия (СЗИСтТР) (г) со стандартными ошибками на участках № 1 - № 9 (где по оси X номера модельных участков, на оси Y – значения индексов)

Из рис. 1а следует, что наибольшее значение СЗВБ наблюдается на участке №4, который использовался только как сенокосное угодье. За ним следуют участки №№ 3,2,5, которые длительное время использовались как сенокос – пастбищные угодья, и находились под сильной антропогенной нагрузкой. На сенокосном участке №1 этот показатель меньше, чем на предыдущих трёх участках. Это объясняется сильными колебаниями количества видов на участке №1 в отдельные годы, причины которых изложены в работе (Маслов и др. 2017). На пастбищном участке №9 показатель СЗВБ самый низкий, что объясняется наиболее сильной антропогенной нагрузкой на этом участке.

Из рис. 1б видно, что наибольшее значение СЗИСтВБ на участке №3 объясняется более сбалансированным хозяйственным использованием этого участка. Относительно низкое значение СЗИСтВБ на участке №4 объясняется менее сбалансированным хозяйственным использованием растительного сообщества, например, сенокошением в разные сроки. В 1999 году на участке образовалась колея от вывозящих сено грузовиков, которая сохранялась несколько лет. Участки № 1, 2 и 5 имеют относительно более низкие показатели СЗИСтВБ, что говорит о более несбалансированном хозяйственном использовании этих участков. Низкий показатель

СЗИСтВБ имеет сильно нарушенное в ходе пастбы растительное сообщество на участке №9.

Рис. 1в показывает, что максимальное значение СЗИТР достигается для сильно нарушенного участка №9. Это объясняется тем, что при пастбищном использовании увеличивается среднее таксономическое расстояние между видами, и из сообщества выпадают виды из близкородственных таксонов (БТ). На участке №1 наличие видов из БТ выше по сравнению с участком № 9. Увеличение количества видов БТ значительно увеличивается для участков №2, №3, №5. Очень интересно, что на сенокосном участке №4, хотя видовое богатство максимальное, но таксономическое разнообразие существенно ниже. В данном случае наблюдается значительное увеличение БТ, которое и приводит к значительному уменьшению таксономического разнообразия.

Высокий индекс стабильности СЗИСтТР для участка №4 позволяет утверждать (рис. 1г), что присутствие большого количества БТ наблюдается для всего периода мониторинга 1969-2010 гг. Например, на этом участке в структуре сообщества за все годы наблюдений представители класса двудольных и однодольных составляли 80% и 20% соответственно. По значениям СЗИСтТР остальные участки примерно демонстрируют близкий уровень стабильности таксономического разнообразия за все годы мониторинга.

Из приведенного сравнительного анализа следует, что регулярное сенокосное использование (участок 4, рис. 1а и 1в) может приводить к увеличению видового богатства, но к уменьшению таксономического разнообразия. Однако, закономерности противоположные при регулярном использовании участков как пастбище, т.е. при регулярной пастбе уменьшается видовое богатство, но увеличивается таксономическое разнообразие (участок 9, рис. 1а и 1в). Из этого можно заключить, наиболее оптимальное хозяйственное использование лугов заключается в по очередном использовании их как сенокос - пастбище.

Наше исследование показало, что комплексное использование индексов СЗВБ СЗИСтВБ, СЗИТР и СЗИСтТР имеет важное значение, поскольку способствуют выявлению тенденций развития лугового сообщества в зависимости от антропогенного воздействия.

Список литературы

- Ермакова И.М., Сугоркина Н.С.* Методы мониторинга и динамика растительности пойменных лугов реки Угры // Биологические аспекты развития растений. Воронеж: изд. ВГАУ им. К.Д. Глинки, 2001. С. 32-37.
- Ермакова И.М., Сугоркина Н.С.* Мониторинг растительности Залидовских лугов Калужской области. Ч. 1, М.: МПГУ, 2016. 225 с.
- Жигарев И.А.* Оценка стабильности численности популяций мелких млекопитающих. Доклады РАН. 2005. Т. 43, № 6. С. 843-846.
- Маслов Ф.А., Курченко Ф.А., Ермакова И.М., Сугоркина Н.С., Петросян В.Г.* Использование индексов таксономического своеобразие и разнообразия для количественной характеристики динамики таксонов растительных сообществ по данным многолетнего мониторинга (на примере Залидовских лугов Калужской области) // Труды КарНЦ РАН, Серия Экологическая, 2017. № 4. С. 81-92.
- Мэгарран Э.* Экологическое разнообразие и ее измерение. М.: Мир, 1992. 128 с.
- Петросян В.Г.* Принципы и методы оценки разнообразия биологических систем на разных уровнях иерархии с применением Biosystem-96 // Изучение и охрана разнообразия фауны, флоры и основных экосистем Евразии. М.: Наука, 2000. С. 244-256.
- Уранов А.А.* Наблюдения на летней практике. Пособие для студентов. М. Просвещение, 1964. 215 с.

СОСТАВ ПЛЕЙСТОЦЕНОВОЙ МЕГАФАУНЫ ПО НАХОДКАМ В БАССЕЙНЕ РЕКИ ВЯТКИ И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ПАЛЕОГЕОГРАФИЧЕСКОЙ РЕКОНСТРУКЦИИ

В.В. Масютин^{1,2}, И.А. Жуйкова¹

¹Вятский государственный университет, Киров, Россия, zhuikova@yandex.ru

²Вятский палеонтологический музей, Киров, Россия, masutka11@yandex.ru

THE COMPOSITION OF PLEISTOCENE MEGAFUNA BY FINDINGS IN THE VYATKA RIVER BASIN AND ITS SIGNIFICANCE FOR PALEO GEOGRAPHIC RECONSTRUCTION

V.V. Masyutin, I.A. Zhuikova

Особенности формирования территории и природных условий плейстоцена бассейна реки Вятки интересовали многих исследователей. Изучению вопросов развития и реконструкции палеоландшафта посвящено немало работ (Масютин, 2015; Пахомов и др., 2008). Интерес к территории исследования связан с её географическим положением – занимая северо-восточную часть Русской равнины, она находится в непосредственной близости к горной области среднего Урала. Необходимо отметить, что для многих регионов Русской равнины (Нижегородской, Вологодская, Ульяновская область, Республик Татарстан, Удмуртии и Коми) существуют работы, в которых детально рассмотрены находки животных плейстоценового периода (Дмитриев, 2008; Ефимов, 2002; Лежнева, 2011; Попова, 1989 и др.).

Другая интересная особенность Кировской области в том, что на её территории имеются следы ледниковых воздействий, и она разделена на ледниковую и внеледниковую зоны (Энциклопедия земли Вятской, 1997). Мощные моренные образования ледниковой зоны развиты в северо-западной части области. Они плавно переходят в осадки преимущественно водно-ледниковые и остаточные поля морены краевой части ледника. В юго-восточной части области, во внеледниковой зоне, распространены субаэральные покровные и элювиально-делювиальные отложения. Границы максимального оледенения проходят от г. Советск через г. Омутнинск, далее пересекая Вятку и Каму уходят на северо-восток к Уралу.

Территория Вятского края богата остатками плейстоценовой мегафауны, однако степень изученности этих находок весьма различна (Масютин, Жуйкова, 2012). К настоящему времени в музеях накоплен богатый материал по ископаемым млекопитающим позднего плейстоцена (Жуйкова, Масютин, 2015). На основании изучения фондовой коллекции мегафауны плейстоцена Кировского областного краеведческого музея нами была построена карта находок и определены наибольшие места концентрации представителей мегафауны плейстоцена, что позволила провести рекогносцировочный маршрут для изыскания и проведения сбора и изучения ископаемого материала.

Полевые исследования проходили летом 2015 и 2016 г. по рекам Вятка, Чепца, Великая, Быстрица. Самый богатый палеонтологический материал был собран с аллювиальных отложений, и всего несколько костных останков были обнаружен в *in situ*. За время исследования был собран остеологический материал, общий объём составил 104 единицы плейстоценовых животных, которые были предоставлены в Вятский палеонтологический музей для дальнейшего изучения, обработки и непосредственного хранения.

Таблица

Количественная представленность костных остатков млекопитающих плейстоцена в сборах исследовательской экспедиции 2015-2016 годов по Кировской области

| Кости скелета | | Вид | | | | | | | | | | |
|-----------------------|----------------------------|----------------------|---------|--------|-------|------|----------------|-------|---------|------|---------------|----|
| | | Мамонт | Носорог | Лошадь | Бизон | Лось | Олень северный | Кабан | Медведь | Волк | Не определены | |
| Осевой скелет | голова | череп, кости черепа | 1 | | | | 2 | 1 | | | | 3 |
| | | нижняя челюсть | 1 | 1 | | 1 | | | 1 | 1 | | |
| | | роговые отростки | | | | 1 | 1 | | | | | 3 |
| | | зубы | | | | 2 | 3 | | | | | |
| | шейные позвонки | | | 2 | | 1 | | | | | | |
| | крестцовые позвонки | | | | | 1 | 1 | | | | | |
| | не определимые позвонки | | | | | | | | | | | 5 |
| ребро | | | | | 1 | | | | | | 8 | |
| Периферический скелет | грудной конечности | лопатка | | | | 2 | | | | | | 2 |
| | | плечевая кость | 2 | 1 | 2 | 1 | | | 1 | | 1 | |
| | | лучевая кость | | | 1 | 2 | | | | | | 2 |
| | | локтевая кость | | | 2 | 1 | | | | | | |
| | | кости запястья | | | | 4 | | | | | | |
| | кости пясти | | | | 4 | | | | | | | 1 |
| | фрагменты трубчатых костей | | | | | | | | | | | 14 |
| | тазовой конечности | бедренная кость | 1 | 1 | 1 | | | | 1 | | | |
| | | большеберцовая кость | | | 1 | 1 | | | | | | |
| кости плюсны | | | | 2 | 3 | | | | | | 2 | |
| фаланги | | | | 2 | 2 | 1 | | | | | 2 | |
| Всего | | 5 | 5 | 15 | 23 | 8 | 1 | 3 | 1 | 1 | 42 | |

Ископаемый материал представлен всеми частями скелета (черепами, челюстями, костями посткраниального скелета). В основном кости посткраниального скелета хорошей сохранности. Наиболее часто встречающимися находками являются кости, относящиеся к периферическому скелету – 60.6% всех анатомически идентифицированных останков, в том числе 27.9% – кости грудных конечностей, 12.5% – кости тазовых конечностей, кости пальцев (фаланги) – 6.7% и 13.5% – фрагменты трубчатых костей, видовая принадлежность которых пока не установлена. Из общего количества обнаруженных находок – 39.4% относятся к осевому скелету, в том числе 21.1% – к скелету головы (кости черепа и нижней челюсти, роговые отростки и зубы), 9.6% – позвонки из разных отделов позвоночника, 8.7% – рёбра. Также попадались кости со следами далекой транспортировки, сильно окатанные. Костный материал от

черного и темно-коричневого до светло-коричневого, эмаль зубов преимущественно бело-серая, редко черная. Некоторые кости тяжелые, сильно минерализованные, углубления и полости их заполнены мелкой галькой и песком. Все остатки принадлежат представителям мамонтового фаунистического комплекса.

Из таблицы видно, что в видовом многообразии млекопитающих плейстоцена в сборах преобладают костные останки, принадлежащие представителям отряда парнокопытных – 33.7%. В том числе 22.2% относящиеся к семейству полорогих, к семейству оленей 8.6%, из них - лось 7.7%, олень северный 0.9%, к семейству свиней (кабан) – 2.9%. Отряд непарнокопытных составляет 19.3%, среди которых преобладают кости лошади, – 14.5%, меньший процент – 4.8% принадлежит шерстистому носорогу. Представителям отряда хоботных принадлежит 4.8%. Также встречаются останки отряда хищных – 1.8% (медведь 0.9% и волк 0.9%). Отдельно следует отметить наличие в сборах волка. Останки хищников на местонахождениях аллювиального типа крайне редки, поскольку хищники редко выходят на открытые пространства и, следовательно, вероятность их попадания в подобный тафоценоз значительно низок.

Значительная часть находок (40.4%) остаётся не определённой. Точное определение является затруднительным, в виду плохой сохранности самих находок и отсутствия сравнительного материала. Предварительно геологический возраст остеологического материала оценивается в пределах позднего неоплейстоцена. Установить более точную датировку находок будет возможно после результатов проведения радиоуглеродного анализа материалов, найденных в *in situ*.

На основании данных, полученных в ходе нашего исследования и имеющихся в литературных источниках, можно провести реконструкцию ландшафта. Верхние плейстоценовые отложения области, весьма различные как по составу, так и по происхождению, образуют микулинский межледниковый горизонт (110-70 тыс. лет назад) и валдайский ледниковый комплекс (70-15 тыс. лет назад) с межледниковьем в интервале времени 50-25 тыс. лет назад (География Кировской области, 2015). В последнее, валдайское оледенение, хоть ледник и не достиг границ Кировской области, но охлаждающее действие ледника проявлялось, поэтому на территории Кировской области преобладали открытые травянистые ценозы, представленные холодными лугово-степными сообществами с сосново-берёзовыми редколесьями и кустарниковыми зарослями, по долинам рек были развиты луговые фитоценозы (Жуйкова, Пупышева, 2015). Перигляциальные ландшафты давали пищу стадам мамонтов, бизонов, шерстистых носорогов, лошадей, северных оленей. На границах с лесостепью обитали лось, благородный олень, кабан. Среди хищников типичны были волки, лисы, пещерные львы.

Таким образом, на территории Кировской области в неоплейстоцене преобладающим был холодный степной ландшафт с немногочисленной древесной растительностью, которая занимала в основном долины рек и небольшие участки палеорельефа.

Изучение костных останков позволило определить 9 видов представителей мамонтового териокомплекса. Млекопитающие представлены палеоэкологическими группировками как арктическими (северный олень), лесными (лось, кабан, волк, медведь), степными формами (бизон, лошадь), так и эврибионтной группой (мамонт, носорог, лошадь) которые могли обитать, как на открытых (тундра, степь), так и полужакрытых биотах (лесостепь).

По результатам двух полевых исследовательских экспедиций местонахождения можно считать перспективными в палеонтологическом отношении. Самым интересным для дальнейшего изучения и изыскания является берег реки Вятки у п. Мурыгино, д. Наговицыны и район Атарской луки, на реке Чепца заслуживает внимательного обследования район п. Ардаши.

Более подробную информацию по исследованной территории и находкам ископаемой фауны плейстоцена мы сможем получить после появления результатов радиоуглеродного анализа костного материала найденного в коренном береговом обнажении (*in situ*).

Список литературы

- География Кировской области. Атлас-книга / Под. ред. Е.А. Колеватых, А.М. Прокашева, Г.А. Русских. Киров: Кир. обл. тип., 2015. С. 14-15.
- Дмитриев А. И., Заморева Ж.А., Кривоногов Д.М.* Млекопитающие Нижегородской области (прошлое и настоящее). Н. Новгород: Изд-во НГПУ, 2008. 467с.
- Ефимов Д.В.* Остатки млекопитающих позднего плейстоцена на территории Ульяновской области // Природа Симбирского Поволжья. Вып. 3. Ульяновск, 2002. С. 180-186.
- Жуйкова И.А., Масютин В.В.* Состав фаунистического комплекса мегафауны Вятско-Камского Предуралья и его значение для палеогеографических реконструкций // Фундаментальные проблемы квартера, итоги изучения и основные направления дальнейших исследований: Материалы IX Всероссийского совещания по изучению четвертичного периода. Иркутск: Издательство Института географии им. В. Б. Сочавы СО РАН, 2015. С. 158-159
- Жуйкова И.А., Путьшева С.А.* Эволюция ландшафтов Вятско-Камского Приуралья в плейстоцене и голоцене // Фундаментальные проблемы квартера, итоги изучения и основные направления дальнейших исследований: Материалы IX Всероссийского совещания по изучению четвертичного. Иркутск: Изд-во Института географии им. В.Б. Сочавы СО РАН, 2015. С. 160-161.
- Лежнева С.В.* Характеристика находок плейстоценовой фауны Вологодской области: по данным палеонтологической коллекции отдела природы Вологодского государственного музея-заповедника // Вестник НСО. Сер. Физико-математические и естественнонаучные дисциплины. Вологда, 2011. Вып. 9. С. 67-73.
- Находки плейстоценовой фауны на территории Вологодской области. Режим доступа <http://www.rae.ru/forum2011/pdf/article1050.pdf>
- Масютин В.В., Жуйкова И.А.* Находки плейстоценовой мегафауны на территории Кировской области // Исследование территориальных систем: теоретические, методические и прикладные аспекты: материалы Всероссийской научной конференции с международным участием 4-6 октября 2012 г. Киров: Изд-во «Лобань», 2012. С. 448-456.
- Масютин В.В.* Палеоэкологическая реконструкция природной среды Вятско-Камского Предуралья в позднем плейстоцене (по фауне крупных млекопитающих) // Актуальные проблемы региональной экологии и биодиагностика живых систем: Материалы XIII Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. Книга 1. (г. Киров, 1-2 декабря 2015 г.). Киров: Изд-во ООО «Веси», 2015. С. 219-222
- Пахомов М.М., Жуйкова И. А., Прокашев А.М.* Современное состояние, антропогенная трансформация и эволюция ландшафтов востока Русской равнины и Урала в позднем кайнозое // Материалы межрегиональной конференции. Киров: Изд-во ВятГГУ, 2008. 327 с.
- Попова Н.Ю.* Остатки плейстоценовых млекопитающих на территории Удмурской АССР // Фауна и экология животных УАССР и прилежащих районов: Межвуз. сб. науч. тр. / Удм. гос. ун-т им. 50-летия СССР. Ижевск: УдГУ, 1989. С. 60-66
- Энциклопедия земли Вятской, Т. 7. Природа. Киров: «Вятка», 1997. 607 с.

ПРОЛЕПТИЧЕСКОЕ И СИЛЛЕПТИЧЕСКОЕ ВЕТВЛЕНИЕ ПОБЕГОВ У ХВОЙНЫХ

Д.Л. Матюхин

Российский государственный аграрный университет –
МСХА им. К.А. Тимирязева, Москва, Россия,
botanika2@timacad.ru

PROLEPTIC AND SILLEPTIC BRANCHING IN CONIFERS

D.L. Matyukhin

В настоящее время значительное внимание уделяется описанию архитектурных моделей (Hallé et al., 1978, Barthélémy, Caraglio, 2007). Важным признаком, часто определяющим принадлежность к тому или иному классу моделей является ветвление в широком понимании термина (включая верхушечное/боковое, моноподиальное/симподиальное нарастание и др.).

Важной характеристикой ветвления является наличие паузы при отрастании боковых побегов: если паузы нет, говорят о силлептическом ветвлении, если есть – о пролептическом. Ключевым структурным признаком, по которому можно установить силлептическое ветвления, является наличие удлинённого междоузлия – гипоподия – в основании бокового побега (Späth, 1912, Грудзинская, 1960, Hallé et al., 1978, Müller-Doblies, Weberling, 1984, Barthélémy, Caraglio, 2007). В случае пролептического ветвления в основании бокового побега располагается зона метамеров с укороченными междоузлиями и катафиллами (почечными чешуями) в узлах. Эти два варианта ветвления описаны первоначально у тропических древесных цветковых, они же характерны для хвойных, у которых наблюдаются некоторые особенности.

В 1986-2016 гг. на базе коллекций отечественных ботанических садов были изучены вегетативные побеги 252 видов 42 родов хвойных. Только у 11 родов отмечено только пролептическое ветвление, у 31 наблюдается либо только силлептическое, либо сочетание пролептического с силлептическим, либо переходные формы, связанные с особенностями дифференциации побегов.

Типичное пролептическое ветвление наблюдается у рода *Picea* (то же у *Abies*, *Amentotaxus*, *Cephalotaxus*, *Keteleeria*, *Prumnopitys*, *Pseudolarix*, *Pseudotaxus*, *Pseudotsuga*, *Taxus*, *Torreya*). Приросты представлены элементарными побегами, разделёнными кольцами из хорошо выраженных почечных чешуй. Если годичный прирост состоит из нескольких волн роста, то они разделены почечными кольцами (Серебряков, 1952).

Силлептическое у хвойных весьма разнообразно. Оно может быть локализовано в узкой зоне почечного кольца. У *Agathis* боковые побеги возникают в пазухах верхних пар почечных чешуй. Сформированных боковых почек у этого рода вообще нет. У силлептических побегов хорошо выражен гипоподий. Боковые побеги, возникшие как силлептические могут продолжать рост за счёт верхушечных почек пролептически. Очень сходным образом происходит образование силлептических боковых побегов у *Podocarpus totara* и других мелколистных видов рода. Несколько иначе образуются силлептические побеги у Cupressaceae и Podocarpaceae с чешуевидными листьями, например, у *Chamaecyparis*. Боковые побеги формируются регулярно, подобно листьям, через определенное число метамеров (Матюхин, Фролова, 2015). Гипоподий не выражен, катафиллы отсутствуют, так как все листья побегов чешуевидные, а почки открытые, почечных колец нет. Такие системы побегов могут иметь различную симметрию, направление роста и место в структуре кроны. В их состав могут входить

глубоко специализированные побеги: филломорфные ветви (*Calocedrus*, *Chamaecyparis*, *Cupressus* и др.) или филлокладии (*Phyllocladus*).

В связи с такими структурными особенностями побегов как небольшие листья, у хвойных не всегда возможно четко различить пролептическое и силлептическое ветвление. Так, для большинства *Araucariaceae*, *Cupressaceae* и *Podocarpaceae* характерны открытые почки и отсутствие четкой границы между катафиллами и трофическими листьями. Из-за сильной дифференциации побегов в составе особей трудно обнаружить границы приростов. Для *Araucaria araucana* указывают силлептическое ветвление и непрерывный рост (Tourn et al., 1999, Barthélémy, Caraglio, 2007), но число приростов на боковых ветвях первого порядка превосходит число приростов центрального побега. Это легко определяется по зонам уменьшенных листьев. Кроме того у других видов рода (*A. bidwillii*) границы приростов хорошо заметны за счет листьев срединной формации иного строения и независимого роста отдельных участков плагиотропных ветвей.

У родов *Cryptomeria* и *Taiwania* наблюдается плавный переход от признаков типичных для силлептически ветвящихся систем побегов к неясным переходным формам. Ростовые побеги имеют все признаки непрерывного равномерного роста (одинаковые листья и междуузлия, один период роста для всей системы побегов). Трофические побеги имеют один период роста для всей системы побегов, но размеры листьев меняются в соответствии с одновершинной кривой. Эти листья отличаются от других листьев побега только размерами и не являются катафиллами. Возможно, это связано с изначально малым диаметром пазушной структуры или с дифференциацией бокового побега как подчиненной структуры с ограниченным ростом и продолжительностью жизни.

Отчасти аналогичные структуры наблюдаются у листопадных *Cupressaceae*: *Glyptostrobus*, *Metasequoia*, *Taxodium*. Брахибласты, или с современных позиций скорее специфические филломорфные ветви, могут образовываться двумя способами: в результате силлепсиса на разворачивающихся и при этом ветвящихся ростовых побегах (сами брахибласты оказываются осями 2-3-4 порядков) и пролептически из зимующих почек.

У *Pinus* в составе брахибластов имеются плёнчатые чешуевидные листья в ограниченно изменчивом числе и зеленые листья в видоспецифичном постоянном числе. Зеленые листья брахибластов существенно отличаются от чешуевидных по расположению (мутовкой, а не по спирали), поперечным сечением, отсутствием лакун в стеле (Gausson, 1961). У *Pinus* брахибласт состоит из зоны пленчатых чешуевидных листьев и пары или мутовки зеленых листьев, не укладывающихся в листовую спираль. На верхушке брахибласта имеется неактивная апикальная меристема (в случае повреждения апикальных меристем ауксибластов может выходить из состояния покоя и формирует зачатки листьев, а затем почку, которая развивается в новый ауксибласт). Наличие катафиллов вроде бы свидетельствует в пользу пролепсиса, но единство процесса роста позволяет считать это одним из переходных вариантов.

У *Sciadopitys* для взрослых побегов характерно развитие исключительно чешуевидных листьев, в пазухах которых развиваются листоводобные побеги – филлокладии. Зеленые листья имеются только у проростков (семядоли) и ювенильных растений. Ювенильные листья линейные, с нераздельными, в отличие от филлокладиев верхушками, способны к интеркалярному росту. Филлокладий, образован в результате интеркалярного роста зачатка бокового побега с двумя супротивными листьями (предлистьями). Меристема локализована ниже примордиев (Troll, 1937). Сходство филлокладия с ювенильными листьями и семядолями обусловлено гомеозисом. На наш взгляд, филлокладий *Sciadopitys* представляют собой, как и у *Phyllocladus*, тотально

разросшийся зачаток пазушного побега, состоящий только из одного метамера. В данном случае филлокладии отрастают силлептически, на это накладывается силлептическое ветвление ростовых осей.

Таким образом, у хвойных силлептическое ветвление встречается чаще, чем пролептическое. Существуют промежуточные типы ветвления когда затруднено выделение гипоподия и катафиллов. Возможно разрушения синдромов свойств силлепсиса – пролепсиса связано с утратой специализированными побегами способности к неограниченному нарастанию и превращению их в подобия листьев.

Список литературы

- Грудзинская И.А.* Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация. // Ботанический журнал. 1960. Т. 45. №7. С. 968-978.
- Матюхин Д.Л., Фролова А.В.* Структура годичных приростов у форм кипарисовика горохоплодного (*Chamaecyparis pisifera*) с различной длиной листа // Изв. ТСХА. 2015. Вып.4, С. 49-58
- Серебряков И.Г.* Морфология вегетативных органов высших растений М.: Сов. наука, 1952. 392 с.
- Barthélémy D., Caraglio Y.* Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // Ann. Bot. 2007. Vol. 99(3). P. 375–407.
- Gaussen H.* Brachyblastes et pseudophylles // Bul. Soc.his.nat. Toulouse. 1961. Т. 96. P. 22-32.
- Hallé F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B.* Tropical trees and forests. Berlin: Springer-Verlag, 1978. 441 p.
- Müller-Doblies D., Weberling F.* Über Prolepsis und verwandte Begriffe // Beitrage zur Biologie der Pflanzen. 1984. Vol. 59. S. 121–144.
- Späth H.L.* Der Johannistrieb. Inaugural-Dissertation zur Erlangung der Doktorwürde, Friedrich-Wilhelms-Universität. Berlin. 1912.
- Tourn, G. M., Barthélémy D., Grosfeld J.* Una aproximacion a la arquitectura vegetal: conceptos, objetivos y metodologia // Bol. Soc. Argent. Bot. 1999. Vol. 34 (1-2). P. 85-99.
- Troll W.* Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Bd. I, Vegetationsorgane. Teil I. Borntraeger Vlg., Berlin, 1937. 955 S.

ЭТАПЫ ИЗУЧЕНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ГРИБОВ В ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ

А.Г. Медведев¹, С.А. Курочкин²

¹Тверской институт экологии и права, Тверь, Россия, amedvedev2008@mail.ru,

²Тверской государственный университет, Тверь, Россия, ageresksa@mail.ru

STAGES OF STUDYING THE BIODIVERSITY OF MUSHROOMS IN THE TVER REGION⁷

A.G. Medvedev, S.A. Kurochkin

В развитии изучения грибов Тверской области можно выделить несколько этапов. Самый ранний интерес к изучению биоты грибов области, а именно, конец XIX начало XX веков, просматривается в работах В.Г. Траншеля «Флористические экскурсии в Новгородской и Тверской губерниях, проведенные летом 1897 года, работавшими на Бологовской биологической станции», «Список грибов, собранных в Валдайском уезде Новгородской области» (1901), а также в работе А.А. Ячевского «Микологическая флора Европейской и Азиатской России», тома 1 и 2 (1907), где приводятся описания около 500 видов грибов и миксомицетов различных рангов.

Интересно отметить в этот период и работу Тверского общественно-педагогического кружка «Весенние наблюдения природы» (1914), где даны сведения о 6 макромицетах.

Второй этап – это 1939-1979 годы. Период, который большей частью связан с изучением грибов в Центрально-Лесном государственном природном биосферном заповеднике, расположенном на стыке Нелидовского и Андреапольского районов Тверской области. Сюда относятся исследования, связанные с проблемой распада органических веществ в природе, главным образом, под действием грибов. Это работы В.Я. Частухина «Распад растительных остатков в еловых лесах» (1948) и его совместные исследования с М. А. Николаевской, например, «Биологический распад и ресинтез органических веществ в природе» (1969). Информацию о грибах нашего региона в этот период так же можно найти и в работах Л.А. Лебедевой (1949), А.С. Бондарцева (1953), Л.Г. Буровой (1974).

Третий этап – начало 80-х и конец 90-х годов прошлого столетия, отчетливо характеризуется как этап подробного изучения флористического направления, так и изучения отдельных таксономических и экологических групп грибов. Здесь можно выделить продолжающиеся исследования по грибам в заповеднике, работы Ю.К. Новожилова (1980; 1993) по миксомицетам, М.А. Бондарцевой (1986), V.G., Storozhenko, М.А. Bondartseva (1997) по дереворазрушающим грибам, Э.Л. Нездойминога (1983,1996) по грибам рода *Cortinarius* Fr., и видах семейства паутинниковых. Кроме этого, информация об отдельных компонентах биоты грибов Верхневолжья приводится в работах: Т.А. Давыдкиной (1980), М.А. Бондарцевой, Э.Х. Пармасто (1986), И.В. Каратыгина и З.М. Азбукиной (1989), В.А. Мельника (1997), Т.Н. Барсуковой и Е.А. Дунаева (1997) и других, где затрагиваются данные об стереумовых, афиллофоровых, паразитических базидиомицетах, низших грибах и миксомицетах Тверской области. С середины 80-х гг. прошлого столетия кафедры ботаники ТвГУ начала целенаправленное изучение базидиомицетов. Здесь можно выделить работы С.А. Курочкина (1993) и его кандидатскую диссертацию по макромицетам Тверской области (агарикоидные и гастероидные базидиомицеты), а также работы по изучению биоты трутовых и близких к ним видов грибов в Тверском регионе А.Г. Медведева (Медведев, 1996, Курочкин, Медведев, 1998 и др.).

Четвертый этап – с 2000 года и по настоящее время, характеризуется комплексным подходом к изучению микобиоты области, и отдельным группам грибов. Можно остановиться лишь на главных моментах этого периода. 2002 год – первое издание Красной книги области, в которую вошло 18 видов базидиальных грибов. Происходит дальнейшее изучение грибов разных рангов Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника (Стороженко, 2007; Мухина, 2008; Мухина, Гарибова, 2010; Мухина, 2011; Винер, 2012; Семенова, Рахлеева, 2012; Коткова, 2012; 2014; 2015; Семенова, Кураков, 2014; Винер, Кураков, 2015). К настоящему времени на территории заповедника выявлено около 1000 видов грибов, из них около 400 афиллофоровых, в том числе около 200 видов трутовых грибов и выделено на питательных средах и идентифицировано более 200 видов микромицетов.

2005 год. Это диссертация А.Г. Медведева «Трутовые грибы как индикаторы изменений лесных экосистем Тверской области под воздействием антропогенной нагрузки» и его монография по трутовым грибам (2006). Проходят дальнейшие интересные исследования в области гастероидных базидиомицетов (Курочкин, Ребриев, 2005), сумчатых грибов (Попов, Курочкин, 2008), калициоидных грибов (Нотов, Титов, Гимельбрант, 2008; 2009), написана и защищена диссертация А.Н. Лебедева по теме «Биота миксомицетов Тверской области» (2008). Продолжается изучение ежевиковых макромицетов (Курочкин, Коткова, 2011), миксомицетов (Лебедев, 2014), трутовых грибов (Коткова, 2016) и других групп грибов. Переиздается Красная книга Тверской области. Второе издание Красной книги Тверской области

2016 года, где отражено 22 вида макромицетов (Курочкин, Медведев, 2016) и 12 видов миксомицетов (Гмошинский и др., 2016).

Мы попытались обобщить имеющиеся основные в настоящее время сведения о микобиоте Тверской области и распределить их по этапам. Микобиота по приблизительным подсчетам составила свыше полутора тысяч видов грибов.

Список литературы

- Барсукова Т.Н., Дунаев Е.А.* Аннотированный список слизевиков (Mucoromycota) Московской области // Микология и фитопатология. 1997. Т. 31, вып. 2. С. 1-8.
- Бондарцев А.С.* Трутовые грибы европейской части СССР и Кавказа. М., Л.: АН СССР, 1953. 1106 с.
- Бондарцева М.А.* Дереворазрушающие грибы Центрально-лесного заповедника // Новости систематики низших растений. 1986. Т. 23. С. 103-110.
- Бондарцева М.А., Пармасто Э.Х.* Семейства гименохетовые, лахнокладиевые, кониофоровые, щелелистниковые. Л., 1986. (Определитель грибов СССР: Порядок афиллофоровые; Вып. 1. 192 с.
- Бурова Л.Г.* Экологические особенности макромицетов в елово-широколиственных лесах Подмосквья. 1. Влияние древостоя на развитие и распределение макромицетов // Микология и фитопатология. 1974. Т.8. Вып. 5. С. 402-405.
- Винер И.А.* Некоторые особенности развития сообщества ксилобионтных грибов ели разновозрастных ветровалов // Многолетние процессы в природных комплексах заповедников России: матер. Всерос. науч. конф. Великие Луки, 2012. С. 119-124.
- Винер И.А., Кураков А.В.* Смена грибного сообщества фоновых видов трутовых и кортициодных грибов, сопряженная со вторичной сукцессией фитоценозов при зарастании лесом сельхозугодий // Проблемы лесной микологии и фитопатологии. Минск, 2015. С. 57-60.
- Гмошинский В.И., Ершов А.А., Коробков А.Г., Лебедев А.Н., Лебедева М.В., Синитенкова М.А.* Раздел IV. Миксомицеты – Mucoromycetes / Красная книга Тверской области. Изд. 2-е, перераб. и доп. – Тверь: Тверской Печатный Двор, 2016. С.187-198.
- Давыдкина Т.А.* Стереумовые грибы Советского Союза. Л.: Наука, 1980. 143 с.
- Каратыгин И.В., Азбукина З.М.* Определитель грибов СССР. Сем. Устилаговые. Л., 1989. 220 с.
- Коткова В.М.* Дополнения к биоте афиллофоровых грибов (Basidiomycota) Центрально-Лесного заповедника (Тверская область) // Вест. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2012. № 28. С.119-123.
- Коткова В.М.* Дополнения к биоте афиллофоровых грибов (Basidiomycota) Центрально-Лесного заповедника (Тверская область). II // Вест. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2014. № 2. С.145-156.
- Коткова В.М.* Новые данные об афиллофоровых грибах (Basidiomycota) национального парка «Завидово» (Московская и Тверская области). II // Вест. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2015. № 2. С.78-89.
- Коткова В.М.* Новые микологические находки для регионов России.1. //Новости сист. низш. раст. 2016. № 50. С.170-173.
- Курочкин С.А.* Макромицеты тверской области (Агарикоидные и гастероидные базидиомицеты): Дис. ...канд. биол. наук. СПб., 1993. 420 с.
- Курочкин С.А., Коткова В.М.* Ежевиковые грибы Тверской области // Вест. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2011. № 22. С.142-148.
- Курочкин С.А., Медведев А.Г.* Материалы к флоре Тверской области. Ч. 3. Грибы. Тверь, 1998.13. Курочкин С.А., Медведев А.Г. Материалы к флоре Тверской области. Ч. 3. Грибы. Тверь, 1998. 30 с.
- Курочкин С.А., Медведев А.Г.* Раздел III. Грибы – Fungi /Красная книга Тверской области. Изд. 2-е, перераб. и доп. –Тверь: Тверской Печатный Двор, 2016. С. 171-186.
- Курочкин С.А., Ребриев Ю.А.* Гастероидные базидиомицеты Тверской области / Микология и фитопатология. 2005. Т. 39. Вып. 3. С. 55-60.
- Лебедева Л.А.* Определитель шляпочных грибов. М., Л., Сельхозгиз. 1949. - 547 с.
- Матвеев А.В.* Первые данные о миксомицетах Ботанического сада Тверского государственного университета, полученные с использованием метода влажных камер / А.В. Матвеев, А.Н. Лебедев, В.И. Гмошинский // Проблемы и перспективы исследований растительного мира.

- Материалы международной научно-практической конференции молодых ученых (13-16 мая 2014 г., г. Ялта). Ялта, 2014. - С. 119.
- Медведев А.Г.* Трутовые грибы как индикаторы изменений лесных экосистем Тверской области под воздействием антропогенной нагрузки: Дис. ... канд. биол. наук. М., 2005. 150 с.
- Медведев А.Г.* Трутовые грибы окрестностей Твери // Флора и растительность Тверской области. Тверь, 1996. С.102-106.
- Медведев А.Г.* Трутовые грибы как индикаторы изменений лесных экосистем под воздействием антропогенной нагрузки: Монография. Тверь, 2006. 235 с.
- Мельник В.А.* Определитель грибов России. Класс Coelomycetes. СПб., 1997. 281 с.
- Мухина Ю.Г.* Биота агарикоидных базидиомицетов Центрально-Лесного заповедника (Тверская обл.) и устьянской научной станции (Архангельская обл.) // Современная микология в России. Том 2. Материалы 2-го Съезда микологов России. М.: Национальная академия микологии, 2008. С.80-81.
- Мухина Ю.Г.* Материалы к биоте агарикоидных базидиомицетов Центрально-Лесного заповедника // Известия ПГПУ имени В.Г. Белинского. Естественные науки. 2011. №25. С. 295–300.
- Мухина Ю.Г., Гарибова Л.В.* Агарикоидные базидиомицеты различных типов леса Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника (Тверская область) // Хвойные бореальной зоны. 2010. Т. 27, №3-4. С. 338–340.
- Нездойминого Э.Л.* Шляпочные грибы СССР. Род Cortinarius Fr. Л.: Наука, 1983. — 240 с.
- Нездойминого Э.Л.* Семейство паутинниковые. СПб., 1996 (Определитель грибов России: Порядок агариковые; Вып. 1). – 408 с.
- Новожилов Ю.К.* Миксомицеты Центрально-лесного государственного заповедника и Ленинградской области // Микология и фитопатология. 1980. Т. 14, вып. 3. С. 198-201.
- Новожилов Ю.К.* Класс Миксомицеты. СПб., 1993. (Определитель грибов России: Отдел Слизевики; Вып. 1). – 288 с.
- Нотов А.А., Титов А.Н., Гимельбрант Д.Е.* Калициоидные грибы и лишайники национального парка «Завидово» // Вест. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2008. Вып.10, №31 (91). С. 171-188.
- Нотов А.А., А.Н. Титов, Гимельбрант Д.Е.* Калициоидные грибы и лишайники усадеб и старинных сел Тверской области // Вест. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2009. Вып.13, № 14. С. 174-185.
- Попов Е.С., Курочкин С.А.* Дополнения к познанию сумчатых грибов Тверской области // Современная микология в России. Том 2. Материалы 2-го Съезда микологов России. М.: Национальная академия микологии, 2008. С.82-83.
- Семенова Т.А., Кураков А.В.* Микроскопические грибы: разнообразие и распространение в экосистемах южной тайги Центрально-лесного государственного природного биосферного заповедника // Грибные сообщества лесных экосистем. Т. 4. М.-Петрозаводск, 2014. С. 89– 108.
- Семенова Т.А., Рахлеева А.А.* Исследование структуры комплексов микромицетов и микроартропод на разных стадиях разложения древесины ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) // Динамика многолетних процессов в экосистемах Центрально-Лесного заповедника: Труды Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника. Вып.6. Великие Луки, 2012. С. 311-323.
- Стороженко В.Г.* Итоги и перспективы фитопатологических исследований в лесах Центрально-Лесного биосферного государственного заповедника // Комплексные исследования в Центрально-Лесном государственном природном биосферном заповеднике: их прошлое, настоящее и будущее: Труды Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника. Вып. 4. Тула, 2007. С. 43-52.
- Частухин В.Я.* Распад растительных остатков в еловых лесах. I. Макроскопические грибы // Биология почв. I. М., 1948. С. 13-91.
- Частухин В.Я., Николаевская М.А.* Биологический распад и ресинтез органических веществ в природе. Л.: Наука, 1969. 326 с.
- Storozhenko V.G., Bondartseva M.A.* The occurrence of wood destroying fungi on fallen logs in the spruce wildlife forests of the Central-Forest Reserve // Problems of Forest Phytopatology and Mycology: Proc. Intern. Conf. Moscow. 1997. P. 88-90.

**КОМПЛЕКСНЫЙ БИОМОНИТОРИНГ ЭКОСИСТЕМ ВЕРХНЕВОЛЖЬЯ
КАК КОМПОНЕНТ РЕГИОНАЛЬНОЙ СТРАТЕГИИ
СОХРАНЕНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ**

А.Ф. Мейсурова, А.А. Нотов, Л.В. Зуева, В.А. Нотов, Е.А. Андреева, С.А. Иванова
Тверской государственной университет, Тверь, Россия, *alexandrauraz@mail.ru*

**MULTIPURPOSE ECOSYSTEMS BIOMONITORING OF THE UPPER VOLGA
REGION AS A COMPONENT OF THE REGIONAL BIODIVERSITY
CONSERVATION STRATEGY.**

A.F. Meysurova, A.A. Notov, L.V. Zueva, V.A. Notov, E.A. Andreeva, S.A. Ivanova

Сохранение биоразнообразия – одна из наиболее значимых проблем современности, степень актуальности которой ежегодно повышается (Чернов, 1991; Юрцев, 1992; Алешенко и др., 1995). Решение этой проблемы предполагает организацию комплексного биомониторинга экосистем, позволяющего давать объективную оценку состояния живых систем разного уровня и своевременно выявлять тенденции их трансформации. Актуальна разработка и внедрение эффективных моделей на примере модельных регионов. В этом отношении интересна территория Верхневолжья, включающая центральную часть Каспийско-Балтийского водораздела, который представляет один из крупнейших гидроузлов Восточной Европы. Здесь встречаются ландшафты, уникальные в геоморфологическом и ботанико-географическом отношении (Нотов и др., 2016б). В этой связи результаты деятельности по созданию и реализации программы комплексного биомониторинга экосистем данной территории имеют методическое значение. В Тверской области разработана и реализована модель комплексного биомониторинга экосистем Верхневолжья (Мейсурова, Нотов, 2017; Нотов и др., 2017). Анализ ее методических основ и результатов может быть интересен для других субъектов Российской Федерации.

Программа комплексного биомониторинга экосистем Верхневолжья включает два основных раздела. Первый связан с мониторингом биоразнообразия, второй – с оценкой характера распространения экотоксикантов. Методическая и фактологическая база этих направлений была сформирована в рамках тематики научных исследований, проводимых сотрудниками биологического факультета Тверского государственного университета (Нотов и др., 2017).

На подготовительном этапе разработки раздела, посвященного мониторингу биоразнообразия, специалистами кафедры ботаники осуществлена инвентаризация флоры и других компонентов биоты, формирующих растительный покров Верхневолжья (Нотов и др., 2017). Комплексный характер инвентаризация биоразнообразия приобрела с 90-х гг. XX в. Ее объектами стали сосудистые растения, мхи, печеночники, грибы макромицеты, лишайники, миксомицеты, аборигенные и адвентивные растения. Был уточнен видовой состав каждой группы, выявлены редкие и уязвимые виды (Нотов, 2005, Нотов и др., 2016а, б). Полученные материалы послужили основой для организации мониторинга биоразнообразия каждой отмеченной группы (Нотов и др., 2017 и др.). Разработана концепция сопряженного анализа разных компонентов биоты (Нотов 2009б и др.). Она стала методическим фундаментом для выявления особенностей пространственной организации регионального биоразнообразия.

В 2004–2009 гг. завершилось обобщение данных о динамике адвентивной фракции флоры (Нотов, 2009а; Нотов А., Нотов В., 2012 и др.). В 2011 г. создана Черная книга Тверской области (Виноградова и др., 2011). В ней использованы оригинальные способы оценки активности инвазионных видов и общей активности

инвазионной фракции флоры. Сформирована программа ведения Черной книги. Организован мониторинг инвазионной и адвентивной фракций флоры. В этот же период осуществляется специальное изучение индикаторного компонента биологически ценных лесных сообществ (Нотов и др., 2016а и др.) по методике, разработанной в рамках шведско-российского проекта на Северо-Западе Европейской части России (Выявление ..., 2009).

Традиционные для кафедры ботаники Тверского государственного университета флористические и геоботанические исследования были дополнены анализом состояния атмосферы промышленных районов (Meisurova et al., 2011; Мейсурова, 2012; Мейсурова и др., 2016 и др.). Разработан новый подход, основанный на использовании данных Фурье-ИК спектрального анализа индикаторных видов лишайников, который позволяет получить интегральную характеристику уровня загрязнения атмосферы поллютантами (Meisurova et al., 2011; Мейсурова и др., 2016). Он стал активно использоваться не только при анализе промышленных районов, но и при изучении особо охраняемых территорий и уникальных природных комплексов (Meisurova et al., 2011; Мейсурова и др., 2016; Нотов и др., 2017 и др.). Позднее для выявления содержания металлов в разных компонентах среды и биологических объектах была применена атомно-эмиссионная спектроскопия с индуктивно-связанной плазмой (Мейсурова, Нотов, 2017; Нотов и др., 2017).

На основе полученных материалов и данных в 2010–2012 гг. была разработана модель комплексного биомониторинга центральной части Каспийско-Балтийского водораздела, базирующаяся на использовании описанных выше подходов и методов (Мейсурова, Нотов, 2017; Нотов и др., 2017 и др.). Она стала основой для осуществления программы комплексного биомониторинга Верхневолжья. В ходе ее реализации был существенно расширен спектр объектов мониторинга, получены материалы по динамике биоразнообразия и экологическому состоянию разных модельных территорий.

Функционирующая модель биомониторинга экосистем Верхневолжья имеет комплексный характер благодаря реализации нескольких сопряженных программ, контролируемых разными направлениями анализа экосистем. В рамках этих программ продолжается инвентаризация биоразнообразия, определяется активность инвазионной фракции флоры, производится оценка состояния индикаторного компонента биологически ценных лесов, осуществляется интегральный анализ уровня загрязнения по результатам физико-химических исследований биологических объектов и компонентов окружающей среды (Фурье-ИК спектроскопия, атомно-эмиссионная спектроскопия с индуктивно-связанной плазмой). Соотнесение получаемых данных позволяет выявлять основные тенденции динамики состояния биологических систем разного уровня организации. Среди них отдельные организмы, популяции, фитоценозы, флора и растительность природных комплексов и региона в целом. При этом учитываются основные группы факторов, способствующие трансформации биосистем, прежде всего загрязнение окружающей среды, нарушение и фрагментация природных сообществ, биологические инвазии.

В рамках флористической части программы мониторинга сделан акцент на оценку общего состояния биоразнообразия Верхневолжья и его отдельных компонентов. Изучаются природные комплексы и территории разного масштаба. Выясняется уровень видового богатства и специфика разных фракций флоры, выявляются редкие и уязвимые виды. Обобщенные данные о характере распространения инвазионных видов приведены в Черной книге Тверской области. Организован мониторинг инвазионной и адвентивной фракций флоры, проводится специальный анализ индикаторного компонента в старовозрастных коренных лесных сообществах по методике, разработанной в рамках совместного шведско-российского проекта, реализованного на Северо-Западе Европейской России.

Используемые в реализуемой нами модели биомониторинга Верхневолжья подходы позволяют осуществлять достаточно точную оценку состояния биосистем разного уровня. Сочетание разных программ, направленных на интегральную оценку состояния регионального биоразнообразия, с анализом компонентов природной среды с помощью физико-химических методов дают возможность своевременно выявлять динамические тенденции и факторы, способствующие трансформации биосистем (Мейсурова, Нотов, 2017; Нотов и др., 2017). В рамках программы осуществляется инвентаризация основных компонентов биоразнообразия, выяснение активности инвазионной фракции флоры, оценка состояния индикаторного компонента биологически ценных лесов, интегральный анализ уровня загрязнения по результатам физико-химических исследований биологических объектов и компонентов окружающей среды. Используются Фурье-ИК спектроскопия, атомно-эмиссионная спектрометрия с индуктивно-связанной плазмой. Соотнесение получаемых данных позволяет выявлять основные тенденции динамики состояния биологических систем разного уровня организации.

Оригинальность программы биомониторинга Верхневолжья заключается в широком спектре модельных объектов и территорий разного уровня и масштаба. Благодаря этому получаемые результаты дают возможность представить региональное биоразнообразие как целостную сложно организованную систему, которая испытывает воздействие различных антропогенных факторов. Применяемые подходы позволяют достаточно точно оценивать состояние экосистем любого уровня и своевременно выявлять динамические тенденции и факторы, способствующие их трансформации.

В ходе реализации программы биомониторинга экосистем Верхневолжья сформирована фактологическая и методическая основа для проведения в регионе разноплановых исследований. Они сопряжены с деятельностью по ведению Красной и Черной книг Тверской области, созданию Изумрудной книги России, экологического каркаса Верхневолжья, внедрением новых подходов к организации добровольной лесной сертификации, рациональному использованию природных ресурсов.

Созданы все необходимые предпосылки для выявления и охраны биологически ценных лесов и исследования труднодоступных лесных массивов в рамках добровольной лесной сертификации. Проанализирован опыт подобной деятельности в Ленинградской области. Предполагается соотнесение всех проектов по использованию природных ресурсов и промышленным заготовкам леса с результатами, получаемыми в рамках программы биомониторинга. Это лишь небольшая часть разных направлений исследований и практической деятельности, для которых являются значимыми данные по биомониторингу экосистем Верхневолжья.

Таким образом, программа биомониторинга интегрирует исследовательскую деятельность разных структурных подразделений Тверского государственного университета и связана с задачами стратегического развития вуза и региона. Целесообразно более широкое использование описанных подходов и методов в программах биомониторинга, реализуемых в других субъектах Российской Федерации.

Список литературы

- Алещенко Г.М., Букварева Е.Н., Щербakov А.В.* Использование экспертных оценок для анализа территории по критериям биоразнообразия // Успехи соврем. биологии. 1995. Т. 115, вып. 6. С. 645-654.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Нотов А.А.* Чёрная книга флоры Тверской области: чужеродные виды растений в экосистемах Тверского региона. М.: КМК, 2011. 279 с.
- Выявление и обследование биологически ценных лесов на Северо-Западе Европейской части России: Учеб. пособие.* 2009. СПб. Т. 1. 238 с.; Т. 2. 258 с.

- Мейсурова А.Ф. Эпифитные лишайники промышленных районов Тверской области. Тверь: Твер. гос. ун-т, 2012. 186 с.
- Мейсурова А.Ф., Нотов А.А. Модель комплексного биомониторинга экосистем Верхневолжья // Мониторинг состояния и загрязнения окружающей среды. Основные результаты и пути развития: Тез. докл. Всерос. научн. конф. (20–22 марта 2017 г., г. Москва) М.: ИГКЭ Росгидромета и РАН, 2017. С. 256-257.
- Мейсурова А.Ф., Хижняк С.Д., Пахомов П.М. Фурье-ИК спектральный анализ атмосферного загрязнения с использованием лишайников. Тверь: Твер. гос. ун-т, 2016. 155 с.
- Нотов А.А. Адвентивный компонент флоры Тверской области: Динамика состава и структуры. Тверь: ТвГУ, 2009а. 473 с.
- Нотов А.А. Материалы к флоре Тверской области. Ч. 1: Высшие растения. 4-я версия, перераб. и доп. Тверь: ГЕРС, 2005. 214 с.
- Нотов А.А. О проблеме сопряжённого биогеографического анализа разных компонентов биоты // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2009б. Вып. 14. № 18. С. 195-220.
- Нотов А.А., Гимельбрант Д.Е., Степанчикова И.С., Волков В.П. Лишайники Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника. Тверь: Твер. гос. ун-т, 2016а. 332 с.
- Нотов А.А., Зуева Л.В., Нотов В.А., Мейсурова А.Ф., Андреева Е.А. Специфика флоры природных комплексов с озёрными системами юго-западной части Валдайской возвышенности и проблема сохранения биоразнообразия // Вестн. ТвГУ. 2016б. Сер. Биология и экология. № 4. С. 241-266.
- Нотов А.А., Мейсурова А.Ф., Зуева Л.В., Нотов В.А., Андреева Е.А., Иванова С.А. Некоторые итоги реализации модели комплексного биомониторинга экосистем Верхневолжья // Вестн. ТвГУ. 2017. Сер. Биология и экология. № 2. С. 244-269.
- Нотов А.А., Нотов В.А. Флора города Твери: динамика состава и структуры за 200 лет. Тверь: Твер. гос. ун-т, 2012. 256 с.
- Чернов Ю.И. Биологическое разнообразие: сущность и проблемы // Успехи соврем. биологии. 1991. Т. 111, вып. 4. С. 499-507.
- Юрцев Б.А. Эколого-географическая структура биологического разнообразия и стратегия его учета и охраны // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб., 1992. С. 7-21.
- Meisurova A.F., Khizhnyak S.D., Pakhomov P.M. IR spectroscopic study of the chemical composition of epiphytic lichens // Journal of Applied Spectroscopy. 2011. Vol. 78. Iss. 5. P. 711-718.

ОЦЕНКА ФИТОРАЗНООБРАЗИЯ ПРИРОДНЫХ КОМПЛЕКСОВ ЮГО-ВОСТОЧНОГО КРЫМА

Л.П. Миронова

Карадагская научная станция им. Т.И. Вяземского – природный заповедник РАН»,
Феодосия, Республика Крым, Россия, ludamir2015@mail.ru

ESTIMATION OF PLANT DIVERSITY OF NATURE COMPLEXES OF THE SOUTH-EAST CRIMEA

L.P. Mironova

Неоднородность, специфика и разнообразие природных условий Юго-восточного Крыма (ЮВК), обусловили наличие широкого спектра естественных экотопов на территории природных комплексов (ПК), сохранившихся среди антропогенных ландшафтов. В их числе особо примечательны Карадагский горный массив (ПК-1), Енишарские горы с Тихой бухтой (ПК-2), хр. Тепе-Оба с мысом Ильи (ПК-3), хр. Узунсырт с Баракольской котловиной и озером Бараколь (ПК-4), горный массив Агармыш (ПК-5), район Кизилташ, включающий гору Сандык-Кая, хр. Сочарчикон-Кая и Гондарлы-Кая (ПК-6), п-ов Меганом с бухтой Капсель (ПК-7),

горный массив Эчкидаг с Лисьей бухтой (ПК-8). Растительный покров этих территорий складывается сообществами от мезофитных ясенево-скальнодубовых и грабово-скальнодубовых лесов на Агармыше и в районе Кизилташа до ксерофитных опустыненных и полупустынных степей на п-ове Меганом и хр. Узунсырт (Миронова и др. 2013). Особую ценность представляют реликтовые можжевеловые леса и редколесья (*Juniperus deltoides* R. P. Adams /*J. oxycedrus*/, *J. excelsa* M. Bieb.) (ПК-1, 6), буковый лес (*Fagus sylvatica* L. /*F. orientalis*/) (ПК-5), реликтовое фисташковое редколесье (*Pistacia mutica* Fisch. et C. A. Mey.) (ПК-1, 7), галофитные сообщества в Баракольской котловине (ПК-4), фрагменты разнотравно-злаково-ковыльных степей во всех ПК. Соотношение древесных и травяных ценозов на этих территориях различно: на хр. Агармыш и в районе Кизилташа леса занимают 70–85% , на Эчкидаге и Карадаге – около 50%. На хр. Узунсырт и п-ве Меганом преобладают различные типы степных и нагорно-ксерофитных сообществ (75–85%).

Флористические исследования в ЮВК эпизодически проводились с конца 19 века, но выше перечисленные территории были менее доступны и популярны у ботаников, чем Юго-западное Средиземноморье. В начале изучения нами растительного покрова ЮВК (1979 г.) более всего информации имелось о флоре и растительности ПК-1, 5, 8. Лишь фрагментарные сведения встречались в публикациях о растительном покрове ПК-2, 3 и практически они отсутствовали для ПК-4, 6, 7 (Миронова и др. 2013). В ходе многолетней инвентаризации списки флор, включая редкие виды, пополнялись и уточнялись, как с появлением новых находок, так изменениями в понимании объема таксонов в свете новейших исследований в области систематике и таксономии (Ена, 2012). В работе дана качественная и количественная оценка фиторазнообразия ПК, с использованием конспектов флор, (Миронова и др. 2013; Миронова, Фатерыга, 2015) и ряда параметров (табл. 1).

Таблица 1

Характеристика флоры ПК по видовому разнообразию

| № природного комплекса (ПК) | | | | | | | |
|--|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
| Общая площадь ПК в км ² (А) | | | | | | | |
| 21 | 16 | 19 | 18 | 38 | 30 | 37 | 17 |
| Число видов сосудистых растений ПК | | | | | | | |
| 1164 | 650 | 966 | 769 | 834 | 843 | 889 | 913 |
| Число видов сосудистых растений на 1 км ² | | | | | | | |
| 55.4 | 40.6 | 50.8 | 42.7 | 21.9 | 14.7 | 24 | 53.7 |
| *Индекс концентрации видового богатства (In) | | | | | | | |
| 880.3 | 539.8 | 755.4 | 612.6 | 527.9 | 570.7 | 566.9 | 742.0 |

Примечание. *In - рассчитывался по формуле: $In = S / \lg(A)$, где S – число видов, А – площадь в км² ПК (Кожаринов, Морозова, 1997).

Число сосудистых растений на всех изученных территориях колеблется от 769 (ПК-4) до 1164 (ПК-1) видов. Самый высокий индекс концентрации видового богатства и наибольшее число видов на 1 км² отмечены на территории ПК-1, 3, 8. Это связано как с особой спецификой природных условий и значительным разнообразием биотопов, так и со степенью изученности территорий и разницей их площадей. Число видов сосудистых растений на 1 км² понижается при увеличении площади ПК и наименьшего значения достигает на территории ПК-5, 6, 7.

Значимым показателем ценности флоры является наличие в её составе эндемичных и редких видов. Красная книга Республики Крым (2016) (ККРК) включает

297 таксонов сосудистых растений крымской флоры, в том числе все виды Красной книги Российской Федерации (2008) (ККРФ), произрастающие в Крыму, а также отмеченные в международных охранных списках. В пределах сухопутной части 8-ми ПК обнаружено 149 видов ККРК, что составляет 50% охраняемой флоры Крыма. После ревизии крымского флористического эндемизма (Ена, 2012) число эндемиков Крыма (ЭК) на полуострове снизилось до 106 видов и подвидов, из которых менее половины получили охранный статус, в их числе 22 произрастает на территории ПК ЮВК.

Число редких видов ПК ЮВК, имеющих государственный статус охраны (ККРК), колеблется от 65 (ПК-5) до 111 (ПК-1). Видов ККРФ, произрастающих на территории ПК, отмечено от 24 (ПК-4) до 38 (ПК-8), охраняемых эндемичных растений Крыма (ЭК) от 9 (ПК-4, 5) до 18 (ПК-1) (табл. 2).

Таблица 2

Распределение редких видов во флоре ПК ЮВК

| № природного комплекса | | | | | | | |
|---|------|-----|-----|-----|-----|-----|------|
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
| Общая площадь ПК в км ² (А) | | | | | | | |
| 21 | 16 | 19 | 18 | 38 | 30 | 37 | 17 |
| Число редких видов сосудистых растений ККРК во флоре ПК (S) | | | | | | | |
| 111 | 85 | 89 | 70 | 65 | 79 | 84 | 91 |
| % редких видов ККРК от числа сосудистых растений ПК | | | | | | | |
| 9.5 | 12.6 | 9.2 | 9.1 | 7.8 | 9.4 | 9.5 | 10.0 |
| Число редких видов сосудистых растений ККРК на 1 км ² ПК | | | | | | | |
| 5.3 | 5.1 | 4.7 | 3.9 | 1.7 | 2.6 | 2.3 | 5.4 |
| Индекс редкости видов ККРК–ИРВ в %* | | | | | | | |
| 0.5 | 0.8 | 0.5 | 0.5 | 0.2 | 0.3 | 0.3 | 0.6 |
| Число редких видов сосудистых растений ККРФ во флоре ПК | | | | | | | |
| 36 | 29 | 32 | 24 | 25 | 32 | 28 | 38 |
| % редких видов ККРФ от числа сосудистых растений ПК | | | | | | | |
| 3.1 | 4.5 | 3.3 | 3.1 | 3.0 | 3.8 | 3.2 | 4.2 |
| Число редких видов сосудистых растений ККРФ на 1 км ² ПК | | | | | | | |
| 1.7 | 1.8 | 1.7 | 1.3 | 0.7 | 1.1 | 0.8 | 2.2 |
| Число охраняемых крымских эндемиков (ЭК) | | | | | | | |
| 18 | 12 | 10 | 9 | 9 | 15 | 13 | 14 |
| % охраняемых ЭК от числа сосудистых растений ПК | | | | | | | |
| 1.5 | 0.9 | 0.8 | 0.7 | 0.9 | 1.2 | 1.0 | 1.1 |

Примечание. * ИРВ в % рассчитан по формуле: $ИРВ = Ni \cdot 100 / S / A$, где Ni – число видов высшие сосудистые растения ПК, S – число видов, имеющих статус охраны ККРК, A – площадь ПК в км².

Наибольшее значение индекса редкости зарегистрировано на территории ПК-1, 2, 8, но этот показатель не отражает значимость раритетных видов во флоре. Важна информация о числе, численности и состоянии их популяций. Во флоре всех ПК отмечено 27 охраняемых таксонов, в семи ПК – 19, шести – 8, пяти – 18, четырех – 23, в трех – 15. В пределах только двух ПК из 8-ми, зафиксировано 20 видов, представленных небольшим числом популяций: *Arum italicum* Mill. subsp. *albispatham* (Steven ex Ledeb.) Prime (ПК-5, 6), *Asparagus maritimus* (L.) Mill. /*A. litoralis*/ (ПК-3, 7), *Brassica cretacea* (Kotov) Stancov ex Tzvelev (ПК-3, 4), *Cleome ornithopodioides* L. subsp. *canescens* (DC.) Tzvelev (ПК-1, 3), *Crambe pinnatifida* W. T. Aiton (ПК-1, 7), *Crataegus*

tournefortii Griseb. (ПК-1, 5), *Crithmum maritimum* L. (ПК-1, 7), *Elytrigia strigosa* (M. Bieb.) Nevski /*Elytrigia scythica*/ (ПК-1, 5), *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (ПК-3, 8), *Heracleum ligusticifolium* Bieb. (ПК-6, 8), *Neottia ovata* (L.) Bluff et Fingerh. (ПК-5, 8), *Ophrys apifera* Huds. (ПК-3, 6), *Rindera tetraspis* Pall. (ПК-2, 4), *Satureja montana* L. subsp. *taurica* (Velen.) P. W. Ball. (ПК-5, 7), *Stevaniella satyrioides* (Spreng.) Schltx. (ПК-5, 6), *Tulipa sylvestris* L. subsp. *australis* (Link) Pamp. (ПК-2, 6). Заслуживают особого внимание состояние популяций 20 видов, зарегистрированных в пределах только одного ПК: *Allium siculum* (Ucria) Lindl. subsp. *dioscoridis* (Sm.) K. Richt. /*Nectaroscordum meliophilum*/ (ПК-1), *Anthericum lilago* L (ПК-7), *Avena barbata* Pott ex Link (ПК-7), *Coeloglossum viride* (L.) C. Hartm. (ПК-5), *Crataegus pojarkoviae* Kossyeh (ПК-1, единично ПК-2, 4), *Globularia trichosantha* Fisch. Et C.A. Mey. (ПК-5), *Epipactis krymmontana* Kreutz, Fateryga et Efimov (ПК-1), *Lepidium turczaninowii* Lipsky (ПК-3), *Prangos trifida* (Mill.) Herrnst. Et Heyn /*Cachrys alpine*/ (ПК-2), *Phelypaea coccinea* (M. Bieb.) Poir. (ПК-4), *Notholaena marantae* (L.) Desv. (ПК-1), *Rhaponticoides taliewii* (Kleopow) M. V. Agab. et Greuter. (ПК-4), *Scilla siberica* Haw. (ПК-5), *Sternbergia colchiciflora* Waldst. et. Kit. (ПК-3), *Triticum boeoticum* Boiss. (ПК-3), *Vitex agnus-castus* L (ПК-7) и др.

Таблица 3

Площадь ООПТ на территориях изученных ПК ЮВК

| ПК | Статус охраны | км ² |
|----|--|-----------------|
| 1 | Карадагский природный заповедник | 21 |
| 2 | Ландшафтно-рекреационный парк «Тихая бухта» | 15 |
| 3 | Природный парк «Горный массив Тепе-Оба» | 12 |
| 4 | Природный парк «Воздухоплавательный комплекс «Узун-Сырт, г. Климентьева» | 4,8 |
| 5 | Комплексный памятник природы «Агармышский лес» | 12 |
| 6 | Горный массив в районе Кизилташа | 0 |
| 7 | Комплексный памятник природы «Полуостров Меганом» | 6,5 |
| 8 | Ландшафтно-рекреационный парк «Лисья бухта – Эчкидаг» | 15,6 |

До 100 особей насчитывают популяции видов: *Cephalanthera damasonium* (Mill.) Druce, *C. longifolia* (L.) Fritsch, *C. rubra* (L.) Rich., *Dactylorhiza romana* (Sebast.) Soo /*Listera ovata*/, *Stevaniella satyrioides* (Spreng.) Schltr. и др. Популяции 33-х видов представлены разновозрастными особями до 500 экз.: *Glaucium flavum* Crantz, *Ophrys oestrifera* M. Bieb., *Orchis punctulata* Stev. ex Lindl., *Platanthera chlorantha* (Custer) Rehb. и др. Малочисленны популяции, ранее не охраняемых редких для ЮВК видов: *Argusia sibirica* (L.) Dandy /*Tournefortia sibirica*/, *Cakile maritima* Scop. subsp. *euxina* (Pobed.) E. I. Nyarady /*Cakile euxina* / (ПК-1, 2, 3, 7, 8), *Conringia clavata* Boiss. (ПК-1, 2, 4, 7), *Ferula caspica* Bieb. /*Ferula euxina*/ (ПК- 2, 3, 4, 7), *Krascheninnikovia ceratoides* (L.) Gueldenst. /*Ceratoides papposa*/ (ПК-2, 3, 4, 7, 8), *Sedum rubens* L. (ПК-1, 6, 7), *Trachomitum venetum* (L.) Woodson s. l. /*T. tauricum*/ (ПК-2, 3, 7) и др. Многочисленны популяции видов, впервые получивших государственный статус охраны: *Asphodeline taurica* (Pall.) Endl., *Capparis herbacea* Willd., *Genista albida* Willd., *Hedysarum tauricum* Pall. ex Willd., *Hesperis steveniana* DC., *Iris pumila* L., *Juniperus deltoides* R. P. Adams, *Linum pallasianum* Schult., *Scilla bifolia* L., *Sideritis syriaca* L. s. l./ и др. Популяции 19 видов имеют критически низкую численность, 7 – находятся под угрозой исчезновения. Состояние популяций 57 видов характеризуется как нормальное, их численность относительно стабильна. Практически отсутствует информация о состоянии популяций 73 редких

видов. Данные о разнообразии сосудистых растений ПК ЮВК имеют относительную репрезентативность, поскольку инвентаризация флоры продолжается.

Общая площадь исследуемых нами ПК около 200 км², но только 87 км² (44%) её на данный момент имеют статус особо охраняемых природных территории (ООПТ) (табл. 3).

Для сохранения фиторазнообразия в условиях возрастающего антропогенного пресса на природу Крыма необходима объективная оценка состояния растений в местах естественного произрастания и расширение заповедных территорий за счет сохранившихся фрагментов природных экосистем ЮВК.

Латинские названия и объемы таксонов приведены согласно чеклисту А. В. Ены (2012).

Список литературы

- Ена А.В. Природная флора Крымского полуострова. Симферополь: Н. Орианда, 2012. 232 с.
- Кожаринов А.В., Морозова О.В. Система локальных территорий Восточной Европы для организации мониторинга разнообразия флоры // Мониторинг биоразнообразия. М., ИПЭЭ РАН, 1997. С. 94-99.
- Красная книга Республики Крым (Растения, водоросли и грибы). Симферополь: ООО «ИТ «АРИАЛ», 2015. 479 с.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М.: Товарищество научных изданий. КМК, 2008. 885 с.
- Миронова Л.П., Епихин Д.В., Вахрушева Л.П., Каменских Л.П., Шатко В.Г. Характеристика ключевых территорий локальной экосети Восточного Крыма по флористическим данным // Природа Восточного Крыма. Оценка биоразнообразия и разработка проекта локальной экологической сети. Киев, 2013. С. 100-118.
- Миронова Л.П., Фатерыга В.В. Флора высших сосудистых растений Карадагского природного заповедника (сосудистые растения) // 100 лет Карадагской научной станции им Т.И.Вяземского: сборник научных трудов. Симферополь: Н. Орианда, 2015. С. 176-221.

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ ЕЛИ СИБИРСКОЙ НА КОЛЬСКОМ ПОЛУОСТРОВЕ

А.Е. Мишко¹, В.В. Горшков^{2,3}, Н.И. Ставрова²

¹Всероссийский научно-исследовательский институт
цветоводства и субтропических культур, Сочи, Россия,
mishko-alisa@mail.ru,

²Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия,
NStavrova@binran.ru, *VGorshkov@binran.ru*

³Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет
им. С.М. Кирова, Санкт-Петербург, Россия
Vadim-V-Gorshkov@yandex.ru

THE FEATURES OF ONTOGENETIC STRUCTURE FORMATION OF SIBERIAN SPRUCE COENOPOPULATION ON THE KOLA PENINSULA

A.E. Mishko, V.V. Gorshkov, N.I. Stavrova

В современный период на Европейском севере России антропогенная нагрузка на растительные сообщества достигла высокого уровня. Масштабные рубки, пожары и промышленное загрязнение вызвали значительные изменения в растительном покрове. Поэтому изучение особенностей организации сохранившихся северотаежных лесных ценозов, развивающихся в условиях полного отсутствия или низкого уровня антропогенного влияния, представляет большой интерес.

Одним из основных лесообразующих видов Кольского полуострова является ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.). В наиболее удаленных от антропогенного воздействия районах этот вид совместно с сосной обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и березой пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.) формирует уникальные малонарушенные полидоминантные сообщества (Некрасова, 1961; Steijlen, Zackrisson, 1987). Исследование закономерностей их формирования и устойчивого развития невозможно без детального изучения структурной организации ценопопуляций каждого из основных лесообразующих видов.

Цель нашей работы заключалась в анализе особенностей онтогенетической структуры ценопопуляции ели сибирской в малонарушенных северотаежных лесах.

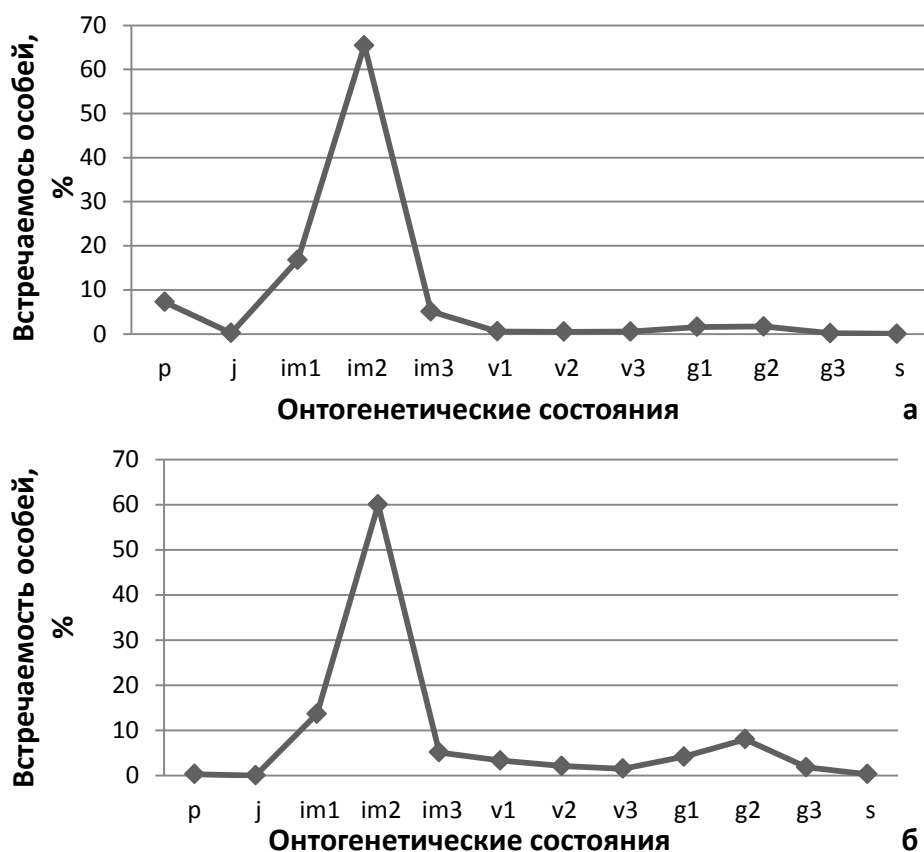


Рис. 1. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Picea obovata* в еловом (а) и елово-сосновом (б) сообществах с давностью пожара 380 лет.

Примечание. Онтогенетические состояния: p – проростки, j – ювенильные, im1 – иматурные начальной стадии, im2 – иматурные промежуточной стадии, im3 – иматурные поздней стадии, v1 – виргинильные начальной стадии, v2 – виргинильные промежуточной стадии, v3 – виргинильные поздней стадии, g1 – генеративные начальной стадии, g2 – зрелые генеративные, g3 – генеративные поздней стадии, s – сенильные.

Исследования выполнены на двух постоянных пробных площадях размером 0,2–0,5 га в кустарничково-зеленомошных еловом и елово-сосновом сообществах с давностью пожара 380 лет. Формула древостоя елового сообщества – 72Е23Б5С, средний возраст ели и березы соответственно 208 и 145 лет, диаметр на высоте 1.3 м – 20.9 и 9.8 см, высота – 17 и 9.6 м, сумма площадей сечений – 9.1 и 2.9 м² га⁻¹, плотность – 267 и 391 экз. га⁻¹. В елово-сосновом сообществе формула древостоя – 41С33Е26Б, средний возраст сосны, ели и березы соответственно 306, 215 и 156 лет, диаметр на высоте 1.3 м – 30.1, 16.4 и 11.1 см, высота – 16.8, 13.9 и 9.7 м, сумма площадей сечений – 4.7, 4.4 и 3.3 м² га⁻¹, плотность – 66, 182, 352 экз. га⁻¹. Для 2647 особей ели сибирской

были определены основные размерные характеристики и онтогенетическое состояние (табл.1). Общая плотность ценопопуляции ели в изученных сообществах составляла 1500 особей га⁻¹ (72E23B5C) и 4500 особей га⁻¹ (41C33E26B).

Таблица

Основные параметры особей *Picea obovata* разных онтогенетических состояний в северотаежном березово-елово-сосновом сообществе с давностью пожара 380 лет.

| Онтогенетические состояния | Основные параметры | | | |
|----------------------------|---------------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|------------------------------------|
| | высота, м | диаметр ствола, см | диаметр ствола на 1.3, см | возраст, лет |
| <i>p</i> | <u>4.0±0.0</u> | | | <u>1.0±0.0</u> |
| <i>j</i> | <u>6.4±3.94</u> 3.0–12.0 | <u>0.11±0.05</u> 0.06–0.16 | | <u>7.2±6.02</u> 2.0–16.0 |
| <i>im1</i> | <u>15.29±5.51</u> 5.3–26.5 | <u>0.36±0.11</u> 0.1–0.6 | | <u>13.13±4.16</u> 4.0–20.0 |
| <i>im2</i> | <u>33.09±14.49</u> 10.0–74.4 | <u>0.75±0.28</u> 0.29–1.6 | | <u>21.03±4.82</u> 11–29 |
| <i>im3</i> | <u>94.11±33.62</u> 46.8–220.0 | <u>2.1±0.91</u> 0.95–7.0 | <u>1.50±1.28</u> 0.5–4.1 | <u>33.12±16.9</u> 21.0–88.0 |
| <i>v1</i> | <u>241.49±70.08</u> 136.0–380.0 | <u>4.69±1.41</u> 2.6–8.9 | <u>2.37±1.17</u> 0.5–6.0 | <u>55.54±12.27</u> 36.0–85.0 |
| <i>v2</i> | <u>394.04±71.72</u> 260.0–520.0 | <u>7.2±1.49</u> 5.0–10.9 | <u>4.66±0.93</u> 3.3–6.6 | <u>75.5±35.24</u> 42.0–169.0 |
| <i>v3</i> | <u>581.33±64.24</u> 460.0–730.0 | <u>10.7±2.12</u> 8.1–16.3 | <u>7.35±1.77</u> 6.0 – 13.4 | <u>86.75±30.74</u> 51.0–267.0 |
| <i>g1</i> | <u>787.42±255.17</u> 350.0–1350.0 | <u>13.58±4.26</u> 6.0–23.2 | <u>9.58±3.31</u> 4.1–15.3 | <u>129.05±52.73</u> 51.0–163.0 |
| <i>g2</i> | <u>1404.75±248.53</u> 890.0–2050.0 | <u>26.22±6.35</u> 15.5–41.0 | <u>19.46±4.17</u> 12.7–29.0 | <u>220.4±60.95</u> 105.0–368.0 |
| <i>g3</i> | <u>1806.0±210.49</u> 1535.0–2210.0 | <u>36.53±6.92</u> 25.5–46.5 | <u>28.05±6.68</u> 19.2–39.2 | <u>289.43±48.45</u> 249.0–371.0 |
| <i>s</i> | <u>1440.0</u> | <u>35.5</u> | <u>25.8</u> | <u>303.0</u> |

Примечание. Над чертой – среднее значение и стандартное отклонение, под чертой – диапазон значений

Стадии онтогенеза были выделены согласно классификации Т.А. Работнова (Работнов, 1950), дополненной А.А. Урановым и его последователями (Уранов, 1967, 1975; Смирнова и др., 1976; Диагнозы и ключи..., 1989; Smirnova et al., 1999).

В ходе изучения онтогенетической структуры ценопопуляции ели сибирской было выявлено, что подавляющее большинство особей находятся в прегенеративном периоде онтогенеза – 86–96% от общего числа исследованных елей (рис. 1). Зарегистрированная в годы исследований доля проростков варьировала от 0 до 7%, ювенильных растений составляла 0.2%. Как и многим северотаежным древесным видам, ели сибирской присущи «волны» возобновления. Период между семенными годами варьирует в диапазоне от 10 до 30 лет (Козубов, 1974; Басов, 1988). Низкая доля проростков и ювенильных растений свидетельствует об отсутствии выраженных волн возобновления на протяжении последних 15 лет. Среди иматурных елей начальной стадии онтогенеза не были найдены растения, возраст которых превышал бы двадцатилетний рубеж. Доля их участия составила ~17% от общего числа.

Наиболее многочисленной категорией в исследованной ценопопуляции является группа особей промежуточной иматурной стадии (60–65%). Их возраст варьирует от

11 до 45 лет. При переходе от промежуточной к поздней имматурной стадии наблюдается резкое снижение численности особей – до 5% от общего числа.

Доля участия особей ели сибирской виргинильного состояния значительно ниже по сравнению с имматурными (2–6%), поскольку лишь небольшая часть растений ели имеет возможность преодолеть этот онтогенетический рубеж. В дальнейшем большинство из них либо относительно быстро переходят к генеративной деятельности, либо достаточно быстро отмирают. Это объясняет более низкую долю участия особей виргинильного состояния по сравнению с имматурными и генеративными (3–14%).

Переход в генеративное онтогенетическое состояние возможен на любой из виргинильных стадий. В связи с этим, мы наблюдаем высокое разнообразие размерных характеристик среди генеративных елей начальной стадии (табл. 1). Доля участия особей генеративного состояния в 2–2,5 раза превышает долю виргинильных. Зрелые генеративные ели являются господствующим компонентом ценопопуляции. Они характеризуются максимальными размерными показателями, долей в общем запасе древесины (57–64%) и продолжительностью жизни (до 370 лет). Доля генеративных елей третьей стадии варьирует от 0.2 до 2% по числу особей и составляет 20–30% в общем запасе древесины.

Что касается сенильных особей, то на исследованной территории они встречаются редко, их доля по числу составляет 0.1 до 0.3%. Постгенеративный период у хвойных видов, как правило, выражен слабо: большая часть растений до конца своей жизни не утрачивают способность к семеношению (Комарова, 2011; Николаева и др., 2011; Евстигнеев, 2014).

Анализ полученных данных показал, что онтогенетические спектры ценопопуляций ели сибирской в малонарушенных еловых и елово-сосновых северотаежных лесах является левосторонними с преобладанием прегенеративных особей (рис. 1), нормальными, полночленными, дефинитивными (Уранов и др., 1969). Индекс возрастности (Уранов, 1975) изученных ценопопуляций отличается низкими значениями ($\Delta=0.064-0.11$), индекс эффективности (ω) по Л.А. Животовскому (2011) составляет 0.2–0.3, индекс восстановления (Глотов, 1998) близок к единице (0.86–0.96).

Полученные данные показывают, что в изученных сообществах с давностью пожара 380 лет сформировались стабильные (стационарные), самоподдерживающиеся ценопопуляции ели сибирской, последовательно пополняющиеся новыми поколениями.

Список литературы

- Басов В. А.. Эколого-географические закономерности семенной продуктивности ели на Европейском Севере // Биолого-технологические основы создания постоянной лесосеменной базы в Коми АССР. Сыктывкар, 1988. С. 21-38.
- Глотов Н.В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде (Ч. 1). Йошкар-Ола, 1998. С. 146-149.
- Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений // Деревья и кустарники. М., 1989. 102 с.
- Евстигнеев О.И. Поливариантность сосны обыкновенной в брянском полесье // Лесоведение. 2014. № 2. С. 69-77.
- Животовский Л.А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
- Козубов Г.М. Биология плодоношения хвойных на Севере. Л., 1974. 134 с.
- Комарова Т.А. Рост и развитие *Abies nephrolepis* (Pinaceae) в Южном Сихотэ-Алине // Растительные ресурсы. 2011. Т. 4. С. 19-33.
- Некрасова, Т.П. Взаимоотношения сосны и ели в лесах Кольского полуострова / Т.П. Некрасова // Леса Кольского полуострова и их возобновление. М. : АН СССР, 1961. С. 63-70.
- Николаева С.А., Велисевич С.Н., Савчук Д.А. Онтогенез *Pinus sibirica* на юго-востоке Западно-Сибирской равнины. Журн. сибир. фед. ун-та. Биология. 2011. Т4 (1). С. 3-12.

- Работнов Т. А.* Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. 1950. № 1. С. 466-483.
- Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ермакова И.М.* Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. 216 с.
- Уранов А.А.* Онтогенез и возрастной состав популяций // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М., 1967. С. 3-8.
- Уранов А.А.* Возрастной спектр ценопопуляции как функции времени и энергетических волновых процессов // Научные доклады высшей школы. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7-34.
- Уранов А.А., Смирнова О.В.* Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74. Вып. 2. С. 119-134.
- Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Zaugolnova L.B., Evstigneev O.I., Popadiouk R.V., Romanovsky A.M.* Ontogeny of a tree // Бот. журн. 1999. Т. 84, №12. С. 8-19.
- Steijlen, I, Zackrisson O.* Long-term regeneration dynamics and successional trends in northern Swedish coniferous forest stand // Can. J. Bot. 1987. V. 65. P. 839-848.

СОХРАНЕНИЕ РАЗНООБРАЗИЯ ЛИХЕНОБИОТЫ И ПРОБЛЕМА УРОВНЯ: СООБЩЕСТВО ИЛИ ЛАНДШАФТ?

Е.Э. Мучник

Институт лесоведения РАН, с. Успенское, Одинцовский р-н, Московская обл., Россия
eugenia@lichenfield.com

CONSERVATION OF THE LICHEN DIVERSITY AND THE LEVEL PROBLEM: COMMUNITY OR LANDSCAPE?

Е.Е. Muchnik

В большинстве российских регионов, расположенных от подзоны южнотаежных лесов до пустынной зоны, происходит фрагментация природного каркаса, в ряде случаев приводящая к утрате качественной полноценности биоты (Соболев, Руссо, 1998). Ввиду высокой степени антропогенной трансформации естественные растительные сообщества Центральной России (далее – ЦР, понимаемой в пределах Центрального Федерального округа) представляют собой различные по площади и уровню сохранности "острова" среди агроценозов, дорог, городов и поселков.

В процессе многолетних (1987–2017 гг.) лихенологических исследований в ЦР, целью маршрутных и, частично, маршрутно-стационарных обследований (в основном, охраняемых территорий различного статуса – заповедников, заказников, памятников природы) было выявление видового разнообразия лишайников. Фактически, нами выявлялись "парциальные флоры", как "естественные флоры любых экологически своеобразных подразделений ландшафта" (Юрцев, Семкин, 1980). В результате выявлено, что видовое разнообразие лишайников довольно слабо зависит от площади обследованной территории. В данном случае нет никакого противоречия с теорией "островной биогеографии" (McArthur, Wilson, 1967; и др.), которая касается не только типичных островов, но и «ложноостровных» (Малышев, 1980) местообитаний, возникающих на материках все чаще в результате фрагментации первоначально обширных природных участков.

Еще в 80-е годы XX в. некоторые авторы (Simberloff, Abele, 1976 и др.) показали, что для отдельных групп живых организмов (растения, насекомые) разнообразие гораздо меньше зависит от площади резервата, нежели для птиц или млекопитающих. Разнообразие лишайников какого-либо участка, в силу некоторых особенностей их биологии, еще менее зависит от площади, так как для выживания лишайников в экстремальных условиях достаточно небольшой экологически приемлемой микрониши, зачастую сравнимой с размерами таллома (Урбанавичюс,

2002). Не имеет большого значения и уровень изоляции, поскольку размножение лишайников, как правило, не зависит от притока генного материала извне.

Видовое разнообразие на изолированных или полуизолированных территориях функционально связано с некоторыми другими параметрами: положительно – с разнообразием местообитаний, возрастом, и отрицательно – с нарушением природы и степенью изоляции (Экология заповедных..., 1997).

Нами установлено (Мучник, 2003), что разнообразие лишайников проявляет зависимость от тех же факторов, которые выделены Б.А. Юрцевым (1982) в качестве определяющих размер площади выявления конкретной флоры: 1) разнообразие местоположений (формы рельефа с учетом слагающих их литологических разностей); 2) степень экологической контрастности спектра местоположений данного ландшафта, литологическое разнообразие, непосредственно влияющее на степень фациальной полнотности ландшафта; 3) конкурентные отношения различных флористических (биотических) комплексов, сменяющих друг друга вдоль экологических градиентов; 4) степень динамичности ландшафтной оболочки, создающая предпосылки для "упаковки" экологических ниш не только в пространстве, но и во времени; 5) антропогенная (отчасти и зоогенная) трансформация ландшафта и растительного покрова; 6) природная история данного участка суши, длительность периода преобладающего развития его биоты, степень контрастности ландшафтно-климатических условий минувших геологических эпох. Со всеми факторами, кроме антропогенного, разнообразие лишайников проявляет положительную связь.

Действующими «инструментами» сохранения биоразнообразия в Российской Федерации являются особо охраняемые природные территории (как Федерального, так и регионального значения) и Красные книги – от «глобальной» (Красная книга..., 2008) до региональных, в Центральной России имеющихся, фактически, для всех регионов. В качестве мер охраны редких видов лишайников во всех изданных к настоящему моменту Красных книгах указываются: 1) сохранение режима ООПТ (в случае произрастания в пределах таковой редкого вида) и 2) поиск новых местообитаний вида и организация их охраны. На практике же возникают некоторые проблемы с применением таких мер в отношении многих видов лишайников.

При проведении мониторинговых исследований в рамках работ по ведению Красных книг на территориях Липецкой, Воронежской, Тамбовской областей, нами установлено значительное влияние естественной динамики растительных сообществ на разнообразие лишайников на протяжении сравнительно небольшого периода времени – 15 лет. Наиболее уязвимыми оказались группировки редких почвенных видов, характерных для сухих лишайниковых или зеленомошно-лишайниковых сосняков. На участках таких сосняков в Цнинском, Челнавском, Иловой-Воронежском, Усманском и других лесных массивах (включая и ООПТ различного статуса – от заповедников до памятников природы регионального значения) происходит естественная сукцессия растительного покрова: рост сосны, внедрение под полог соснового древостоя березы, обогащение бедной песчаной почвы листовным опадом, усиление роста зеленых мхов и сосудистых растений. Вследствие этих процессов редкие эпигейные виды рр. *Cladonia*, *Cetraria*, *Peltigera*, отмечавшиеся ранее на некоторых участках таких сосняков, выпадают из-за смены почвенного, водного, светового режимов и конкуренции со мхами.

Таким образом, несмотря на охрану местообитаний (отсутствие рубок, пожаров, чрезмерной рекреации и других антропогенных воздействий), редкие виды сохранить не удастся. Тем не менее, шанс найти новые местообитания таких видов значительно увеличивается в случае, когда речь идет о крупном лесном массиве, находящемся под охраной на федеральном уровне, например, Воронежском государственном

заповеднике (Воронежская и Липецкая области), вкуче с прилегающим Воронежским заказником федерального значения представляющим значительную часть единого ландшафтного выдела – Левобережного придолинно-террасового ландшафтного района (Физико-географическое..., 1961). Если же под охрану взято только сообщество со статусом, например, «Памятник природы» или участок леса, входящий в «Охраняемую зеленую зону» населенного пункта (частые случаи для Цнинского и Челнавского боровых массивов в Тамбовской области), то исчезновение редких видов вследствие естественной лесной динамики может стать необратимым – антропогенный пресс на неохраемые участки лесных массивов Центральной России чрезвычайно высок.

Несколько иная проблема с сохранением редких видов лишайников на выходах известняков в петрофитно-кальцефитных степных сообществах в Липецкой области. Например, на территории памятника природы «Урочище Крутое» в конце XX вв. произрастали редкие в регионе *Collema crispum* (Huds) Weber ex Wigg., *Lobothallia radiosa* (Hoffm.) Hafellner, *Xanthoria calcicola* Oxner., обитающие на крупных выходах известняка по открытым степным склонам (Мучник, 2001). В режиме памятника природы не было запрета на умеренный выпас и сенокосение, население ближайших населенных пунктов осуществляло эту хозяйственную деятельность. Однако в первом десятилетии XXI в. поголовье крупного рогатого скота в подсобных хозяйствах резко упало, выпас и сенокосение, постепенно, прекратились. При обследовании 2011 года территории урочища упомянутые выше редкие виды не обнаружены – выходы известняков на открытых склонах, где они обитали, сильно заросли высокотравьем и кустарниками вследствие изменившегося режима землепользования (Мучник, 2014). На территории заповедника «Галичья гора», небольшие по площади кластеры которого также включают открытые выходы известняков), практикуется варьирование режимов: на некоторых участках производится частичное удаление кустарников, раз в два года – сенокосение, что позволяет сохранить стабильные экологические условия местообитаний редких видов.

Как видно из вышеизложенного, организация охраны редких видов лишайников в условиях изолированных и полуизолированных «резерватов» должна осуществляться в зависимости от экологических требований объектов охраны. Практически, необходимо учитывать следующие положения теории "островной биогеографии": 1) разные виды требуют различных минимальных территорий, обеспечивающих им реальный шанс на длительное выживание; 2) число видов находится в прямой зависимости от разнообразия экологических условий резервата; 3) несколько маленьких резерватов могут содержать больше видов, чем эквивалентный по площади один. Последнее положение в условиях ЦР остается верным только для степных участков особо охраняемых территорий (ООПТ) федерального уровня в лесостепной зоне – небольшие по площади кластеры государственных заповедников (Галичья Гора, Центрально-Черноземный, «Белогорье») довольно успешно поддерживают разнообразие лишенобиоты (Мучник, 2005) и обеспечивают охрану редких видов с помощью регулирования режимов. Для степных региональных заказников или памятников природы, охраняемых, преимущественно, формально, необходимо принимать во внимание следующее замечание: в небольших резерватах более значительно неблагоприятное воздействие антропогенного фактора и выше темпы "старения" резервата (Soulé, 1989).

Как показано выше, еще более значимо это замечание для охраны лесной лишенобиоты в лесостепной зоне, где, безусловно, действует и основное положение теории (McArthur, Wilson, 1967): число видов, которые резерват способен поддержать в равновесии, является функцией его величины и степени изоляции. Поэтому для охраны лесных видов лишайников лесостепной зоны, а также лесных подзон в пределах ЦР,

предпочтительнее организация крупных ООПТ, охватывающих репрезентативные комплексы зональных ландшафтов.

По некоторым оценкам (Davis et al., 1990), охрана наиболее сохранившихся участков растительных сообществ позволяет защитить от вымирания 85–90 % видового разнообразия. В настоящее время ни в одном зональном выделе Центральной России репрезентативность сети ООПТ в отношении зональных лишенобиот не достигает этих значений, варьируя от 68,9% в зоне лесостепи, наихудшим образом обеспеченной федеральными ООПТ (0,5% от площади зонального выдела) до 78,4% в подзоне южнотаежных лесов, где федеральные ООПТ занимают около 2,6 % площади (Мучник, 2016, с дополнениями).

Поскольку реалии сегодняшнего дня не позволяют надеяться на организацию новых крупных ООПТ федерального уровня в густонаселенных регионах ЦР, определенным выходом является оптимальная организация сети региональных ООПТ, охватывающих наиболее полно спектры региональных ландшафтов. Кроме того, необходим регулярный мониторинг наличия и состояния популяций редких видов лишайников в ранее выявленных местообитаниях, включая ООПТ.

Список литературы

- Davis F.W., Frank W., Stoms D.M., Estes J.E., Szepean J., Scott J.M. An information systems approach to the preservation of biological diversity // Int. J. Geographical Information Systems. 1990. Vol. 4. № 1. P. 55-78.
- McArthur R.H., Wilson E.O. The theory of island biogeography. Princeton, 1967. 203 p.
- Simberloff D.S., Abele L.G. Island biogeographic theory and conservation practice // Science. 1976. Vol. 191, № 224. P. 285-286.
- Soulé M.E. Conservation biology in the twenty-first century: Summary and outlook // Conservation for the twenty-first century. N.Y.; Oxford, 1989. P. 297-303.
- Мальшиев Л.И. Изолированные охраняемые территории как ложноостровные биоты // Журн. общей биол. 1980. Т. 41, №3. С. 338-349.
- Мучник Е.Э. Конспект лишайников степных и остепненных местообитаний Центрального Черноземья // Новости систематики низших растений. СПб., 2001. Т. 35. С. 183-195.
- Мучник Е.Э. Лишайники // Красная книга Липецкой области. Растения, грибы, лишайники. Изд. 2-е, перераб./под ред. А.В. Щербакова. Липецк: Веда социум, 2014. С. 590-674.
- Мучник Е.Э. Роль заповедников и национальных парков в сохранении разнообразия и охране лишенобиоты зональных выделов Центральной России // Тез. Всерос. науч.-практ. конф., посвящ. 25-летнему юбилею биосферного резервата ЮНЕСКО «Национальный парк «Водлозерский» (Петрозаводск, 29 августа – 4 сентября 2016 г.). Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2016. С.160-161
- Мучник Е.Э. Роль особо охраняемых природных территорий Центрального Черноземья в сохранении разнообразия лишенобиоты региона // Состояние особо охраняемых природных территорий европейской части России. Сб. науч. статей, посвящ. 70-летию Хоперского гос. природ. зап. Воронеж, 2005. С. 162-166.
- Соболев Н.А., Руссо Б.Ю. Стартовые позиции Экологической Сети Северной Евразии: рабочая гипотеза // Предпосылки и перспективы формирования экологической сети Северной Евразии / Ред. А.И. Бакка, Н.А. Соболев. Охрана живой природы. Выпуск 1 (9). Нижний Новгород, 1998. С. 22-31.
- Урбанавичюс Г.П. Лишеноиндикация современных и палеоклиматических условий Южного Прибайкалья // Изв. АН. Сер. Географ. 2002. №1. С. 81-90.
- Физико-географическое районирование Центральных Черноземных областей / Ред. Ф.Н. Мильков. Воронеж: Изд.-во Воронеж. ун-та, 1961. 263 с.
- Экология заповедных территорий России/ Ред. В.Е. Соколов, В.Н. Тихомиров. М.: Янус-К, 1997. 576 с.
- Юрцев Б.А. Флора как природная система // Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1982. Т. 87. Вып. 4. С. 3-22.
- Юрцев Б.А., Семкин Б.И. Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов // Бот. журн. 1980. Т.65, № 12. С. 1706-1718.

ФОРМИРОВАНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ТРАВЯНИСТЫХ *OPHIORRHIZA* (RUBIACEAE) В ТРОПИЧЕСКИХ ЛЕСАХ ТАИЛАНДА

А.А. Набатов, И.А. Шанцер

Главный ботанический сад РАН, Москва, Россия

nabatov-andrey@yandex.ru

BIODIVERSITY FORMATION OF HERBACEOUS *OPHIORRHIZA* (RUBIACEAE) IN TROPICAL FORESTS OF THAILAND

A.A. Nabatov, I.A. Schanzer

Род *Ophiorrhiza* (Rubiaceae, Ophiorrhizeae) представлен преимущественно травянистыми растениями, произрастающими в Индо-Малайском регионе, и включает в себя около 150 видов (Darwin, 1976). В настоящее время изученность рода *Ophiorrhiza* всё ещё недостаточна. Региональные таксономические ревизии были проведены только для островов Тихого океана (Darwin, 1976), Китая (Lo, 1990) и Индии (Deb, Mondal, 1997), а филогенетического исследования рода до сих пор никем проведено не было.

Целью настоящей работы является сравнительный анализ генеалогий гаплотипов ядерных и хлоропластных последовательностей *Ophiorrhiza* и оценка полученных результатов с таксономической, филогенетической и филогеографической позиций.

Материалом для исследования послужили высушенные образцы листьев, собранные И.А. Шанцером и др. в разные годы на территории Таиланда, а также образцы *Ophiorrhiza* из Таиланда, Китая и других стран из гербариев L, AAU, BKF и QBG. В анализ также были добавлены последовательности из базы данных GenBank (табл. 1).

Таблица 1

Ядерные (ITS1-5.8S-ITS2) и хлоропластные (интрон гена *rps16*) последовательности *Ophiorrhiza* из базы данных GenBank

| Видовое название | Номер в GenBank |
|--|-----------------|
| ITS | |
| <i>Ophiorrhiza hayatana</i> | AB247339 |
| <i>Ophiorrhiza hirsutula</i> | KX761379 |
| <i>Ophiorrhiza japonica</i> var. <i>amamiana</i> | AB269874 |
| <i>Ophiorrhiza japonica</i> | AB247260 |
| <i>Ophiorrhiza</i> sp. | AB559537 |
| <i>Ophiorrhiza longiflora</i> | AB559536 |
| <i>Ophiorrhiza elmeri</i> | EU145378 |
| <i>Ophiorrhiza pumila</i> | AB247274 |
| <i>Ophiorrhiza kuroiwae</i> | AB247341 |
| <i>Ophiorrhiza mungos</i> voucher | KX761374 |
| rps16 | |
| <i>Ophiorrhiza mungos</i> | KT218866 |
| <i>Ophiorrhiza</i> sp. | KP212863 |
| <i>Ophiorrhiza elmeri</i> | EU145510 |

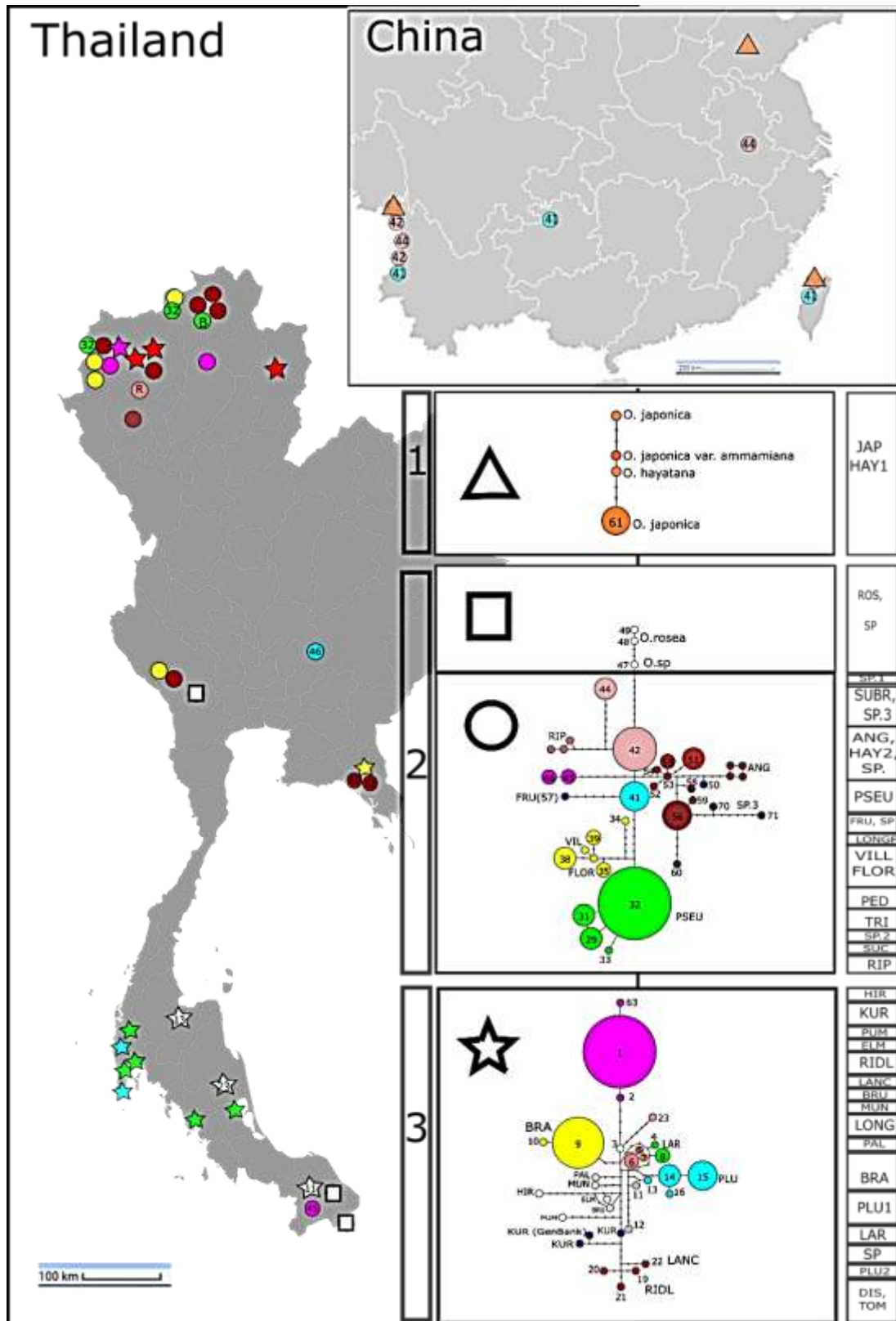


Рис. 1. Географическое распространение таксонов. Сети гаплотипов ITS (программа TCS. Предел парсимонии = 9). Значками обозначены сети, соответствующие кладам на филогенетическом дереве. Цветом выделены крупные подклады. Блоки 1,2,3– номера, клад на филогенетическом дереве, соответствующих сетям. Сокращенное название видов, включенных в клады приведены в блоках справа (в тексте приведены в скобках рядом с полным названием вида).

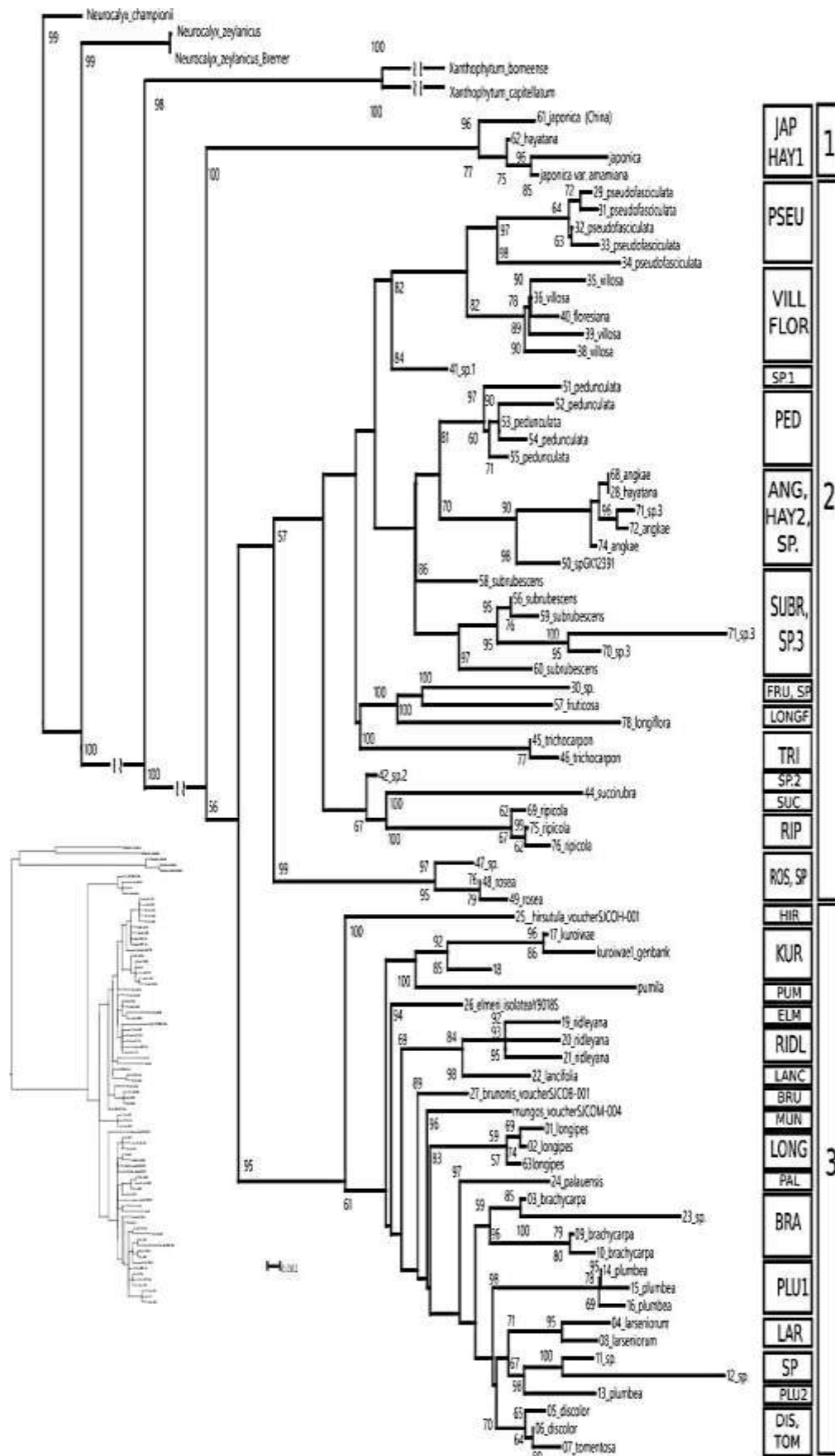


Рис. 2. Филогенетическое дерево гаплотипов ITS, построенное методом максимального правдоподобия (ML) в программе TreeFinder (Jobb G., 2011). Указаны значения бутстреп поддержки более 50%.

Суммарную ДНК выделяли СТАВ методом (Doyle, 1987). Амплификация и секвенирование последовательностей ITS проводилась с использованием праймеров NNC18s10 и C26A (Mort at al, 2007). В окончательное выравнивание ITS вошли 145 последовательностей. Из них 10 последовательностей были загружены из GenBank. Для амплификации и секвенирования последовательностей интрона гена *rps16* использовались праймеры *rpsF* и *rpsR2* (Oxelman at al., 1997).

Выравнивание интрона *rps16* содержит 130 последовательности, 127 из которых были получены нами.

Автоматическое выравнивание последовательностей проводили в программе MAFFT (DoCB, 2005) с последующей коррекцией вручную в программе BioEdit (Hall, T.A., 1999).

На основании полученного выравнивания были построены филогенетические деревья методом объединения соседей Neighbour Joining в программе SplitsTree4 (Huson D.H., Bryant D., 2006) и методом максимального правдоподобия в программе TreeFinder (Jobb G., 2011). Для определения уровня поддержки узлов данными был использован бутстреп-анализ (Felsenstein, 1985), значения поддержки подсчитаны для 1000 псевдореplik. Деревья укореняли с помощью внешней группы, в качестве которой были использованы последовательности *Xanthophytum* и *Neurocalyx* из базы данных GenBank.

Топология полученных нами деревьев была малоинформативна для анализа, поэтому выравнивания были проанализированы методом статистической парсимонии (Templeton et al., 1992, 2001) в программе TCS (Clement et al., 2000) и были построены сети гаплотипов. Также как и для деревьев для укоренения сетей использованы последовательности *Xanthophytum* и *Neurocalyx*.

Данные о географическом расположении таксонов и условные обозначения сети гаплотипов были перенесены на карту (рис. 1).

После анализа данных в программе TCS нами было построено дерево гаплотипов, повторяющее топологию видового дерева в программе TreeFinder (Jobb G., 2011) с последующим редактированием дерева в программе Archaeopteryx (Han M.V., Zmasek C.M., 2009) (рис. 2).

Результаты и обсуждение. В филогенетическом исследовании таксоны 29 видов *Ophiorrhiza* образовали три крупные монофилетические клады, соответствующие сетям гаплотипов (рис.1).

Клада 1, являющаяся базальной, включает в себя *O. japonica* (JAP) и *O. hayatana* (HAY1).

Клада 2 состоит из пяти подклад. Первая подклада включает в себя *O. pseudofasciculata* (PSEU), *O. villosa* (VILL), *O. floresiana* (FLOR) и новый, неописанный ранее вид *O.sp.nov 1* (SP.1). Вторая подклада - *O. pedunculata* (PED), *O. angkae* (ANG), *O. hayatana* (HAY2), *O.sp.*, *O. subrubescens* (SUBR), *O. sp.nov 3* (SP.3). Третья подклада – *O.sp.*, *O. fruticosa* (FRU), *O. longiflora* (LONGF), *O. trichocarpon* (TRI). Четвертая подклада - *O.sp.nov2* (SP.2), *O. succirubra* (SUC), *O. ripicola* (RIP). С высокой бутстреп поддержкой (99) выделяется пятая подклада, состоящая из *O. rosea* (ROS) и *O.sp.*

В Кладе 3 с высокими значениями бутстреп (100) выделяется две подклады. Первая включает в себя *O. hirsutula* (HIR). Во вторую подкладу включены следующие виды: *O. kuroiwae* (KUR), *O. pumila* (PUM), *O. elmeri* (ELM), *O. ridlyana* (RIDL), *O. lancifolia* (LANC), *O. brunonis* (BRU), *O. mungos* (MUN), *O. longipes* (LONG), *O. palauensis* (PAL), *O. brachycarpa* (BRA), *O. plumbea* (PLU1, PLU2), *O. larseniorum* (LAR), *O. sp.*, *O. discolor* (DIS) и *O. tomentosa* (TOM).

На филогенетическом дереве выделяется два парафилиетических таксона: *O. hayatana* расположена в кладе 1 (HAY1, с.-з. Тайвань, пров. Мяоли) и в кладе 2 (HAY2, с.-в. Тайвань, пров. Хуалянь). *O. plumbea* из клады 3 представлена последовательностями PLU1 (западная часть Малаккского п-ова пров. Панг-нга, а также с о. Пхукет) и PLU2 (пров. Сураттхани в восточной части Малаккского п-ова).

Филогенетическое дерево гаплотипов интрона гена *rps16*, построенное методом максимального правдоподобия, имело слабое разрешение и не противоречило топологии дерева ITS.

Объем данных об ареалах определенных таксонов на территории Таиланда не позволяет выявить более-менее четкие границы расселения видов. Тем не менее, топология филогенетического дерева указывает на то, что расселение таксонов имеет направление с севера на юг: распространение таксонов базальной клады *O. japonica* и *O. hayatana* – центральный и южный Китай, юг Японии.

Список литературы

- Clement M., Posada D., Crandall K.A.*. TCS: a computer program to estimate gene genealogies. *Molecular Ecology*. 2000. V. 9(10). P. 1657-1659.
- Darwin P.S.* The pacific species of *Ophiorrhiza* L. (Rubiaceae) // *Lyonia* 1976. V. 1. P. 47-102
- Do C.B., Mahabhashyam M.S., Brudno M., Batzoglu S.* ProbCons: Probabilistic consistency-based multiple sequence alignment // *Genome Res*. 2005. V. 15. P. 330-340.
- Deb D.B., Mondal D.C.* Taxonomic revision of the genus *Ophiorrhiza* L. (Rubiaceae) in Indian subcontinent // *Bulletin of the Botanical Survey India*. 1997. V. 39(1–4). P. 1-148, publ. 2001
- Doyle J.J., Doyle J.L.* A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue // *Phytochemical Bulletin*. 1987. V.19. P.11-15.
- Felsenstein J.* Confidence limits on phylogenetics: An approach using the bootstrap // *Evolution*. 1985. V. 39. P. 783-791.
- Hall T.A.* BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Win. 95/98/NT. *Nucl. Acids. Symp. Ser.* 41:95-98., 1999
- Han M.V., Zmasek C.M.* phyloXML: XML for evolutionary biology and comparative genomics // *BMC Bioinformatics*. 2009. V.10. P. 356.
- Huelsenbeck J., Ronquist F.* MrBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees // *Bioinformatics*. 2001. V. 17. P. 754-755.
- Huson D.H., Bryant D.* Application of Phylogenetic Networks in Evolutionary Studies // *Molecular Biology and Evolution*. 2006. V. 23(2). P. 254-267.
- Jobb G.* TREEFINDER version of March 2011. 2011. Munich, Germany. Distributed by the author at www.treefinder.de
- Kumar, Stecher, Tamura* MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 for bigger datasets, 2015
- Lo H.-S.* Taxonomic revision of the Chinese species of *Ophiorrhiza* (Rubiaceae) // *Bulletin of Botanical Research North-Eastern Forestry Institute*. 1990. V. 10(2). P. 1-82.
- Mort et al.* Inferring phylogeny at low taxonomic levels: utility of rapidly evolving cpDNA and nuclear ITS loci // *American Journal of Botany*. 2007. V. 94(2). P. 173-183.
- Oxelman et al.* Chloroplast *rps16* intron phylogeny of the tribe Sileneae (Caryophyllaceae) // *Pl. Syst. Evol.* 1997. V. 206. P. 393-410.
- Templeton A.R., Crandall K.A., Sing C.F.* A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping and DNA sequence data. III. Cladogram estimation // *Genetics*. 1992. V. 132. P. 619-633.
- Templeton A.R.* Using phylogeographic analyses of gene trees to test species status and processes // *Molecular Ecology*. 2001. V. 10. P. 779-791.

AMANITACEAE В НАЦИОНАЛЬНОМ ПАРКЕ «МАРИЙ ЧОДРА»

Ш.З. Нагуманов

Национальный парк «Марий Чодра», п.Красногорский, РМЭ, Россия

nagumanov2017@yandex.ru

AMANITACEAE IN NATIONAL PARK «MARIY CHODRA»

Sh.Z. Nagumanov

Amanitaceae (мухоморовые) – семейство грибов порядка Agaricales (Агариковых). Некоторые исследователи относят род *Amanita* Мухоморовых к сем. Pluteaceae (Плутеевые), другие объединяют сем. Мухоморовые и Плутеевые в порядок Amanitales (Мухоморовые).

Аманитовые – почти все микоризообразователи с деревьями, за исключением отдельных видов рода *Limacella*. Они обитают в хвойных и лиственных лесах, древесных насаждениях (иногда и в степной зоне), реже в степях, распространены на всех континентах, кроме Антарктиды, большинство видов обитают в Голарктике.

Изучением макромицетов в национальном парке «Марий Чодра» мы занимаемся с 2003 года. За период исследований нами на территории парка выявлено двенадцать представителей семейства мухоморовых (Нагуманов, 2005; Нагуманов, 2015). Большинство представителей этого семейства отмечены в хвойных и смешанных лесах. Чаще всего виды Amanitaceae встречаются вдоль лесных дорог, на опушках леса, в местах подверженных антропогенной нагрузке – наиболее посещаемых грибниками и туристами.

Семейство Amanitaceae – Аманитовые

Amanita pantherina (DC.) Krombh. Мухомор пантерный. Леса разного типа. (Лушмарское л-во, кв.кв. 38, 33; Яльчинское л-во, кв.32). Часто.

A. muscaria (L.) La.m. М. красный. Леса разного типа. (Лушмарское л-во, кв.кв. 30,52; Кленовогорское л-во, кв.40). Часто.

A. citrina Pers. М. поганковый. Леса разного типа, на песчаной почве. (Яльчинское л-во, кв.44; Лушмарское л-во, кв.40). Часто.

A. rubens (Scop.) Quél. М. серо-розовый. Леса разного типа. (Лушмарское л-во, кв.кв. 30,38; Кленовогорское л-во, кв.кв. 53,54). Нечасто.

A. porphyria Alb. & Schwein. М. порфиновый. Леса с участием ели. (Лушмарское л-во, кв.кв.38, 39). Часто.

A. virosa Secg. М. вонючий. Отмечен в лесах с участием ели. (Лушмарское л-во, кв.кв. 38, 39). Нечасто.

A. verna (Bull.) Lam. М. весенний. Встречается в сыроватых хвойных и смешанных лесах. (Лушмарское л-во, кв.кв. 38, 39). Нечасто.

A. phalloides Secg. Бледная поганка. Леса с участием широколиственных пород, преимущественно на осветленных местах. (Кленовогорское л-во, кв16). Нечасто.

A. spissa (Fr.) P. Kumm. М. толстый. В лиственных смешанных лесах. (Кленовогорское л-во, кв.47). Нечасто.

A. vaginata (Bull.) Lam. Поплавок серый. В лиственных смешанных лесах, на богатой перегноем почве, поодиночке или небольшими группами. (Лушмарское л-во, кв. 41). Часто.

A. fulva Fr. П. желто-коричневый. Растет в березняках и хвойных лесах. (Лушмарское л-во, кв.30). Нечасто.

A. crocera (Quél.) Singer. П. шафрановый. В хвойных, лиственных и смешанных лесах с березой и дубом. (Кленовогорское л-во, кв.37). Редко.

Большая часть представителей семейства Amanitaceae являются ядовитыми видами. Целебные свойства мухомора знакомы человеку уже давно. Ученые исследовали эти грибы и выяснили, что в них содержатся алкалоиды и многие другие вещества, которые могут вызвать отравление. Однако, если употреблять эти грибы в разумных количествах, то они оказывают определенное лечебное действие. В основном, мухоморы нашли применение в народной медицине

Известно, что грибы мухоморы способствуют скорейшему заживлению ран, они справляются даже с нарывами и застарелыми язвами, эффективно снимают боль в суставах. Настойка мухомора обладает иммуностимулирующим и противоопухолевым эффектом. В лечебных целях грибы этого семейства употребляют в пищу лоси, медведи, волки и другие животные. Многие виды рода Поплавки являются съедобными или условно съедобными видами грибов.

Список литературы

Нагуманов Ш.З. Список макромицетов НП «Марий Чодра» // Научные исследования в национальном парке «Марий Чодра». Выпуск.1. Йошкар-Ола:МарГУ, 2005. С.60-76.

Нагуманов Ш.З. К списку макромицетов НП «Марий Чодра» // Научные исследования в национальном парке «Марий Чодра». Выпуск.4. Казань: Изд-во:«ЛМ-Групп», 2015. С.16-34.

ОСОБЕННОСТИ ИНТРОДУКЦИИ ЭХИНАЦЕИ ПУРПУРНОЙ В ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

Н.М. Найда

Санкт-Петербургский государственный аграрный университет, Санкт-Петербург,
Пушкин, Россия, nayda.nad@yandex.ru

FEATURES INTRODUCTION OF *ECHINACEA PURPUREA* IN THE LENINGRAD REGION

N.M. Nayda

Сохранение биологического разнообразия растений, в том числе и лекарственных, является одной из важнейших задач нашего времени. Интродукция новых видов лекарственных растений с многочисленными ценными свойствами – это перспективное направление развития лекарственного растениеводства. Без препаратов из растительного лекарственного сырья невозможно представить современную профилактику и лечение многих заболеваний. В России и за рубежом активно применяются следующие лекарственные растения и препараты на их основе: гинкго двулопастное, женьшень, зверобой продырявленный, календула лекарственная, мята перечная, расторопша пятнистая, ромашка аптечная, чеснок, шиповники, элеутерококк колючий, эхинацея пурпурная и др. Запросы в лекарственном сырье удовлетворяются за счет дикорастущих, а также культивируемых лекарственных растений.

Эхинацея пурпурная *Echinacea purpurea* (L.) Moench относится к семейству астровых *Asteraceae*. Родина эхинацеи – Северная Америка, там она встречается в диком виде. Американские индейцы, зная о целебной силе эхинацеи, культивировали ее и использовали в качестве универсального лекарственного средства при самых разных болезнях (Атлас лекарственных растений, 2006; Большой энциклопедический словарь, 2015). Эхинацея пурпурная довольно хорошо изучена и культивируется в Германии, Франции, США, Молдове, Европейской части России. Лекарственным сырьем является трава эхинацеи, а также корневища и корни.

Трава эхинацеи пурпурной содержит полисахариды, эфирные масла, флавоноиды, антоцианы, оксикоричные кислоты (цикориевая, феруловая, кумаровая, кофейная), дубильные вещества, сапонины, полиамиды, эхинацин (амид полиненасыщенной кислоты) эхинолон (ненасыщенный кетоспирт), эхинакозид (гликозид, содержащий кофейную кислоту и пирокатехин), органические кислоты, смолы, фитостерины, алкалоиды туссилягин и изотуссилягин. Корневища и корни эхинацеи содержат инулин (6%), глюкозу (7%), эфирные и жирные масла, фенолкарбоновые кислоты, бетаин-глицин, смолы. Все части растения богаты ферментами, микроэлементами (селен, кобальт, серебро, молибден, цинк, марганец и др.) и макроэлементами (калий, кальций) (Атлас лекарственных растений, 2006; Большой энциклопедический словарь, 2015).

Препараты эхинацеи обладают антибактериальным, противовирусным, противовоспалительным и иммуностимулирующим действием. Их применяют для лечения респираторных, гинекологических и кожных заболеваний, септических процессов, диабета, тиреоидитов. Как противовирусное средство препараты эхинацеи эффективны при гриппе, оспе, полиомиелите, различных герпетических заболеваниях. Также её применяют при лечении лейкопении. За рубежом известно более 70 препаратов эхинацеи, некоторые из них поступают на российский рынок (Атлас лекарственных растений, 2006; Большой энциклопедический словарь, 2015).

Эхинацея – многолетнее травянистое растение высотой 50-100 см, в почве имеет вертикальное короткое корневище с тонкими придаточными корнями. Побегов формирует один или несколько, стебли прямостоячие, цилиндрические, ребристые, ветвистые. Листья в прикорневой розетке черешковые, ланцетно-эллиптические, по краю зубчатые, шероховатые, 3-5 жилками. Цветки в корзинках диаметром 10 см с коническим ложом соцветий. Краевые цветки ложноязычковые, светло- или темно-пурпурные, срединные – трубчатые, оранжево- или темно-пурпурные. Плод – серовато-бурая, четырехгранная семянка с хохолком. Длина семян – 4.0-4.5 мм, ширина – 1.8-2.0 мм, масса 1000 шт. семян колеблется от 2.5 до 5.8 г (Атлас лекарственных растений, 2006; Большой энциклопедический словарь, 2015).

Учитывая все вышесказанное, можно констатировать, что изучение особенностей интродукции эхинацеи пурпурной в новых для нее климатических условиях Ленинградской области актуально и перспективно.

Таблица

Сравнительная характеристика климатических условий естественного ареала эхинацеи пурпурной и Ленинградской области

| Климатические показатели | Естественный ареал – юго-восточная часть С.Америки 33°-47° с.ш. 76°-98° з.д. | г. Санкт-Петербург 60°сш. 30.30° в.д. |
|--|--|---|
| Суммарная солнечная радиация, МДж/м ² | 4610-6915 | 200-3300 |
| Среднесуточная температура самого теплого месяца, °С | +18-+28 | +17.3 |
| Абсолютный минимум температур, °С | -32 | -35.9 |
| Сумма температур выше 10°С | 1900-6000 | 1986-2210 |
| Длительность безморозного периода, дни | 160-220 | 150-160 |
| Среднегодовое количество осадков, мм | 750-1300 | 600-700 |

Наблюдения проводили в питомнике лекарственных и эфирномасличных растений СПбГАУ. Почвы участка – дерново-карбонатные среднесуглинистые, пахотный слой достигает 24 см; его плотность 0.8-1.5 г/см³; плотность твердой фазы почвы – 2.6 г/см³; содержание гумуса – 4.3%; содержание подвижных форм фосфора на 20-30 мг/100 г почвы, рН- 6.8; сумма поглощенных оснований 15 мг-экв/100 г почвы.

Сравнительный анализ природно-климатических условий Ленинградской области и районов естественного произрастания эхинацеи представлен в табл.1. Данные показывают, что климат Ленинградской области более холодный, чем в местах естественного произрастания эхинацеи, лето короткое и прохладное, суммарная солнечная радиация не превышает 3300 МДж/м², а сумма температур выше 10°С колеблется в пределах от 1986° до 2210° С.

Объектом исследования была эхинацея пурпурная сорт Знахарь. Система обработки почвы включала осеннюю вспашку на глубину 27 см, весной проводили боронование и культивацию с боронованием. Посев проводили в конце 3-й декады апреля 2011 г. на делянках шириной 1,5 м и длиной 7,5 м, повторность 3-кратная. Глубина заделки семян 2,0-3,0 см, норма высева 0.6-1.0 г/м². Расстояние между рядками – 60 см, между растениями – 40-50 см. Перед посевом вносили комплексные минеральные удобрения «Кемира-5» (N-10.7%; P₂O₅-8.7%; K₂O -16.0; MgO-2.7%; S-2.75) из расчета – 100 г/м². После посева почву прикатывали. Уход за растениями заключался в прополке и рыхлении, при необходимости проводили прореживание. На второй и последующие годы проводили подкормки в начале вегетации и после скашивания растений. Выделяли следующие фенологические фазы: всходы, появление настоящих листьев, формирования прикорневой розетки; на второй и последующие годы: начало отрастания растений, рост и ветвление главного побега, бутонизация, цветение, созревание плодов.

Первые всходы появились на 25-27 день после посева, полные – на 30-31 день. Начальные этапы роста и развития растений проходили довольно медленно. Так, к середине июня растения имели розетки из 2-3 листьев длиной 5-6 см. В конце 2-й декады июля длина листьев составляла 10-12 см, ширина – 7-8 см, в розетке было от 4 до 8 листьев. В первой декаде сентября высота розеток составляла 30-35 см, число листьев 8-14. Рост и развитие розеточных листьев эхинацеи пурпурной в первый год жизни продолжался до конца сентября, в зиму растения ушли, имея хорошо сформированные крупные розетки длинночерешковых листьев.

Анализ состояния растений после перезимовки (третья декада апреля) показал, что успешно перезимовали и сохранились все растения. На уровне поверхности почвы были видны зеленые шильца свернутых листьев. В этой фазе растения оставались до конца первой декады мая. С наступлением среднесуточных температур выше 14-15°С началось быстрое разворачивание и рост розеточных листьев. Фаза бутонизации наступила в конце июня-начале июля, цветение – середина-вторая декада июля, плодообразование – в августе-сентябре.

Срез надземной части эхинацеи (травы) проводили начиная со второго года жизни растений. Урожайность сухой травы эхинацеи в среднем за 5 лет составила 287.5 г/м². Наибольшими показателями характеризовались 3-й и 4-й годы жизни растений – 345-400 г/м², у 6-летних растений отмечалось небольшое снижение урожайности.

Уборку корневищ и корней эхинацеи проводили на 3-й и 4-й годы жизни растений, урожайность сырого сырья была соответственно 340 и 470 г/м².

В условиях Ленинградской масса 1000 семян составляла в среднем 3.6 г. Семянки часто щуплые беловатые, вызревает лишь небольшая их часть, в основном в корзинках на главных побегах.

Таким образом, изучение эхинацеи пурпурной в течение 6 лет показало, что у нее достаточный эколого-адаптивный потенциал. Природно-климатические условия Ленинградской области вполне обеспечивают нормальный рост и развитие эхинацеи, поэтому её успешно можно возделывать для получения лекарственного сырья. Семеноводство эхинацеи пурпурной в этих условиях бесперспективно.

Список литературы

Атлас лекарственных растений России. М.: ВНИИЛАР, 2006. 345 с.

Большой энциклопедический словарь лекарственных растений: учебное пособие/ под ред. Г.П. Яковлева. 3-е изд., испр. и доп. СПб: СпецЛит, 2015. 759 с.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГИС ПРИ ОЦЕНКЕ АНТРОПОГЕННОЙ ТРАНСФОРМАЦИИ ЭКОСИСТЕМ И ОПРЕДЕЛЕНИИ КЛЮЧЕВЫХ БОТАНИЧЕСКИХ ТЕРРИТОРИЙ (НА ПРИМЕРЕ ФЕРГАНСКОЙ ДОЛИНЫ)

Н.М. Наралиева¹, Ф.И. Каримов², Н.Ю. Бешко²

¹Андижанский государственный университет, Андижан, Узбекистан,
n_naraliev@mail.ru

²Институт ботаники и зоологии Академии наук Республики Узбекистан,
Ташкент, Узбекистан,
natalia_beshko@mail.ru, far19780806@mail.ru

THE APPLICATION OF GIS IN ASSESSMENT OF ANTHROPOGENIC TRANSFORMATION OF ECOSYSTEMS AND IDENTIFICATION OF IMPORTANT PLANT AREAS (BY THE EXAMPLE OF THE FERGANA VALLEY)

N.M. Naraliev, F.I. Karimov, N.Yu. Beshko

Ферганская долина является самым густонаселенным регионом Средней Азии, где проблема сохранения биоразнообразия и природных ландшафтов стоит особенно остро. Эта обширная межгорная впадина площадью более 80 тыс. км², расположенная в верховьях водосборного бассейна реки Сырдарья, представляет собой трансграничную территорию трех стран – Кыргызстана, Таджикистана и Узбекистана (рис. 1). Равнинная часть Ферганской долины (днище межгорной впадины площадью около 22 тыс. км²), своеобразный эксклав Туранской пустынной провинции, разделяющий горные системы Тянь-Шаня и Памиро-Алая, является одним из древнейших земледельческих оазисов в Средней Азии и в настоящее время почти целиком занята антропогенными ландшафтами. Плотность населения здесь превышает 635 чел./км². Сильно деградированные естественные сообщества сохранились лишь на небольших участках. В горной части Ферганской долины основными антропогенными факторами, негативно влияющими на экосистемы, являются чрезмерный выпас скота и вырубка древесно-кустарниковой растительности.

В узбекистанской части Ферганской долины, за исключением 4 государственных памятников природы общей площадью около 30 км², нет охраняемых природных территорий (Исмаатов, 2013), в пределах Кыргызстана имеются один заповедник и два национальных парка, а в таджикстанской части – один заказник на южном склоне Кураминского хребта, суммарная площадь ООПТ составляет менее 1% от площади региона.

Ферганская долина в ее естественных границах, очерченных водораздельными гребнями Кураминского, Чаткальского, Ферганского, Алайского и Туркестанского

хребтов, отличается значительным разнообразием ландшафтов и растительных сообществ, от пустынных до высокогорных. Флора этого региона насчитывает не менее 2625 видов, а показатель эндемизма является одним из самых высоких в Средней Азии (Арифханова, 1967; Тожибаев и др., 2016). Из этого региона был описан целый ряд новых для науки видов растений, многие из них в настоящее время попали в национальные красные списки или в IUCN Red List, а некоторые известны по единственному типовому экземпляру. Уникальной особенностью флоры Ферганской долины является выдающееся видовое разнообразие и высокая степень эндемизма однодольных геофитов, которые представлены здесь 210 видами из 25 родов и 9 семейств (*Amaryllidaceae*, *Araceae*, *Asparagaceae*, *Asphodelaceae*, *Colchicaceae*, *Iridaceae*, *Ixioliriaceae*, *Liliaceae*, *Orchidaceae*) (Каримов, 2016). Представители этой группы растений могут служить индикаторами состояния экосистем. Наличие крупных популяций наиболее уязвимых редких, эндемичных, реликтовых видов, а также декоративных растений - объектов массового сбора, таких как тюльпаны, является показателем малой антропогенной нагрузки. С другой стороны, ряд видов (например, *Eremurus sogdianus* (Regel) Franch. или *Iris sogdiana* Bunge) практически не поедается скотом, и их высокое обилие в растительном покрове свидетельствует о многолетнем перевыпасе.

Эффективным инструментом для комплексного анализа состояния экосистем, оценки степени их антропогенной трансформации, выделения ключевых районов биоразнообразия и планирования природоохранных мероприятий являются геоинформационные технологии.

При анализе антропогенной нарушенности экосистем узбекистанской части Ферганской долины в среде ArcGIS 10.0 были использованы векторные слои размещения населенных пунктов, гидрологической сети, объектов промышленности и инфраструктуры, охраняемых природных территорий. Для оценки изменений площадей сельхозугодий и естественных экосистем применялось визуальное дешифрирование современных спутниковых снимков LANDSAT и векторизация различных геоботанических карт (Верник, Рахимова, 1971, 1977). В результате в пределах узбекистанской части Ферганской долины были выделены участки с высокой, средней и умеренной степенью антропогенной трансформации. На эту основу был наложен слой с точками сбора гербарных образцов однодольных геофитов и редких, эндемичных видов из других семейств, сделанных на изучаемой территории за 100-летний период и хранящихся в фондах Центрального гербария Узбекистана (TASH), а также координаты современных местонахождений этих видов, выявленные нами во время полевых экспедиций. На основании этих данных была проанализирована динамика ареалов этих видов, на основании международных критериев выделены ключевые ботанические территории (Anderson, 2002; Plant Life, 2004) (рис. 1).

Преобразованные человеком территории, представленные в селитебными и агроландшафтами, занимают более 70 % узбекистанской части Ферганской долины, охватывая почти все днище межгорной впадины. Они хорошо идентифицируются на спутниковых снимках (Абдулкасимов и др., 2012). Анализ гербарных сборов, литературных и других данных показывает, что еще в первой четверти XX века здесь существовали популяции таких видов, как *Allium anisotepalum* Vved., *A. elegans* Drobow, *A. ferganicum* Vved., *Asparagus ferganensis* Vved., *Iris oxypetala* Bunge, *I. narynensis* O. Fedtsch., *Ixiolirion ferganicum* Kovalevsk. & Vved., *Fritillaria karelinii* Poljak., *Tulipa ferganica* Vved., *Astragalus austroferganicus* Kamelin, *Dorema microcarpum* Kogovin и др., исчезнувшие в настоящее время.

В полосе северных и южных предгорий Ферганской долины и в равнинной части Центральной Ферганы в пределах Узбекистана еще сохраняются условно-коренные

ландшафты, используемые в основном как пастбища и имеющие среднюю степень антропогенной трансформации. Зачастую это так называемые «бедленды» с засоленными и загипсованными почвами, являющиеся местообитаниями таких эндемичных и редких видов, как *Acanthophyllum albidum* Schischk., *Anthochlamys tianschanica* Pjijn ex Aellen, *Lamyropappus schakaptaricus* (B. Fedtsch.) Knorr. & Tamamsch., *Mogoltavia sewerzowii* Korovin и др. После 2000 года из предгорий Ферганской долины был описан целый ряд новых для науки видов (*Allium chorkessaricum* F.O. Khass. et Tojibaev, *A. haneltii* F.O. Khass., *A. kuramense* F.O. Khass. et Friesen, et R.M. Fritsch, *A. michaelis* F.O. Khass. et Tojibaev, *A. orunbairii* F.O. Khass. et R.M. Fritsch, *A. scharobitdinii* F.O. Khass. et Tojibaev, *Tulipa scharipovii* Tojibaev, и *Tulipa intermedia* Tojibaev et J.J. de Groot, большинство из которых является узкими эндемиками (Тожибаев, Каримов, 2012; Тожибаев и др., 2016). Однако локальные популяции этих и других видов находятся в зоне риска. По мере роста численности населения освоение этих ландшафтов все более усиливается, что приводит к сокращению и постепенному исчезновению не только отдельных популяций, но и растительных сообществ. Так, сравнение современных данных с геоботаническими картами 1970-х годов (Верник, Рахимова, 1971, 1977) показывает значительное сокращение площадей кустарниковых и полынно-бородачовых (*Artemisia tenuisecta* Nevski, *Botriochloa ischaemum* (L.) Henr.) фитоценозов в предгорьях Чаткальского хребта.

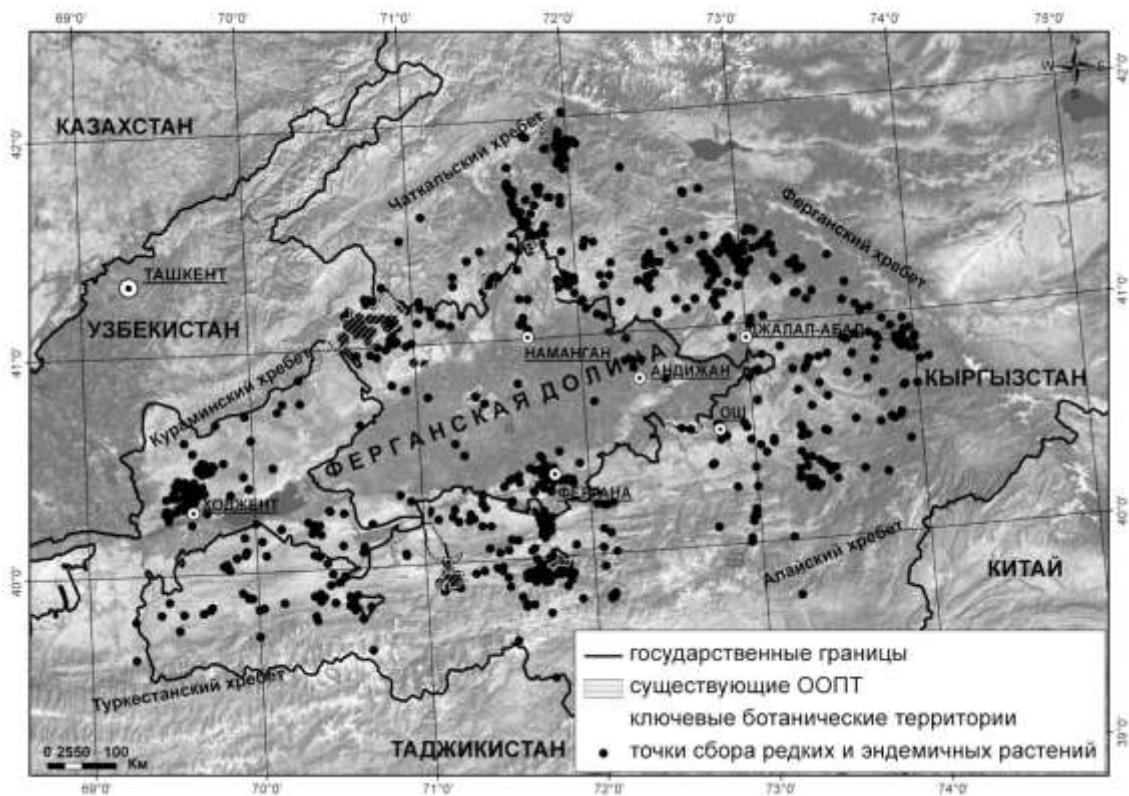


Рис. 1. Распространение угрожаемых видов растений в Ферганской долине.

Экосистемы с относительно низкой степенью антропогенной трансформации в узбекистанской части Ферганской долины сохранились в верхних высотных поясах Кураминского хребта, в административном анклаве Шахмардан на северном склоне Алайского хребта, а в предгорной полосе – только на строго охраняемых приграничных участках. Эти территории являются местообитаниями целого ряда угрожаемых, редких и эндемичных видов. За последние годы из этих районов были найдены несколько новых для науки видов (*Allium tatyanae* F.O. Khass. & F. Karim., *Iris austrotschatkalica*

Тоџибаев, F. Karim. & Turgunov и др.) и ряд новых дополнений для флоры Узбекистана. Важным признаком, помогающим идентифицировать слабо трансформированные территории на спутниковом снимке, является степень покрытия древесно-кустарниковой и травянистой растительности, однако для достоверного их выделения потребовались и достаточно масштабные полевые исследования.

На основании критерия наличия популяций уязвимых видов растений, внесенных в IUCN Red List, Красную книгу Узбекистана, национальных и локальных эндемиков, на участках Ферганской долины с относительно низкой и средней степенью антропогенной трансформации с помощью ГИС были выделены ключевые ботанические территории. Описание некоторых из этих территорий было опубликовано (Мадумаров и др., 2014).

Список литературы

- Абдулжасимов А., Абдуназаров Р., Ярашев К.С. Применение космоснимков при ландшафтном картографировании Кураминского хребта и прилегающих равнин // Молодой ученый. 2012. № 3 (38). С. 131–132.
- Арифханова М.М. Растительность Ферганской долины. Ташкент: ФАН, 1967. 294 с.
- Верник Р.С., Рахимова Т. Естественная растительность и пастбища адыров Наманганской области. Ташкент: Фан, 1982. 90 с.
- Верник Р.С., Рахимова Т. Карта растительности Чустского района Наманганской области УзССР. Масштаб 1:100000. Ташкент, 1977.
- Верник Р.С., Рахимова Т. Схематическая карта пастбищ Янгикурганского района Наманганской области УзССР. Масштаб 1:100000. Ташкент, 1971.
- Исмаилов А.Т. (ред.). Рекомендации по расширению системы охраняемых природных территорий в Узбекистане. Ташкент: Vaktria Press, 2013. 256 с.
- Каримов Ф.И. Однодольные геофиты Ферганской долины. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Ташкент, 2016. 75 с.
- Мадумаров Т.А., Тоџибаев К.Ш., Наралиева Н.М. Ключевые ботанические территории Ферганской долины – бедленды северных предгорий // Вестник Гулистанского университета. 2014. № 3. С. 33–39.
- Тоџибаев К.Ш., Бешико Н.Ю., Попов В.А. Ботанико-географическое районирование Узбекистана // Бот. журн. 2016. Т. 101, № 10. С. 1105–1132.
- Тоџибаев К.Ш., Каримов Ф.И. Эндемичные однодольные геофиты флоры Ферганской долины // Растительный мир Азиатской России. 2012. № 1. С. 55–59.
- Anderson S. Identifying important plant areas – a site selection manual for Europe, and a basis for developing guidelines for other regions of the world. UK, Salisbury: Plantlife International, 2002. 52 p.
- Plantlife: Identifying and protecting the world's most important plant areas. UK, Salisbury: Plantlife International, 2004. 8 p.

ГЕОБОТАНИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ СЕВЕРНОЙ КОРЯКИИ (КАМЧАТСКИЙ КРАЙ): НОВЫЕ ПОДХОДЫ

В.Ю. Нешатаева¹, В.Е. Кириченко², В.Ю. Нешатаев³

¹Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия,
vneshataeva@yandex.ru

²Камчатский филиал ТИГ ДВО РАН, Петропавловск-Камчатский, Россия,
vadim_kir@inbox.ru

³Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет, Санкт-Петербург, Россия, *vn1872@yandex.ru*

GEOBOTANICAL SUBDIVISION OF THE NORTH OF KORYAK LAND (KAMCHATSKY REGION): A NEW APPROACH

V.Yu. Neshataeva, V.E. Kirichenko, V.Yu. Neshatayev

Камчатский край объединяет полуостров Камчатку и Северную Корякию – материковую часть Корякского административного округа. На севере она граничит с Чукотским АО, на западе – с Магаданской областью. Южная граница Северной Корякии проходит по Камчатскому перешейку (от Рекинникской губы до залива Уала),

отделяя южные отроги Корякского нагорья от северной оконечности Срединного камчатского хребта; западная граница – по восточным отрогам Колымского нагорья; северная – по водоразделу Пенжины и Анадыря и далее по югу Хатырского нагорья; восточная – по побережью Берингова моря.

Таблица

Проект геоботанического районирования Северной Корякии

| Полосы | Провинции | Округа | Растительный покров |
|--|--|---|---|
| А. Берингийская кустарниковая (лесотундровая) область | | | |
| Полоса крупнокустарниковой лесотундры | I. Корякская горная провинция крупных стлаников и кустарников | 1. Корякский горный округ | Горные тундры, стланики (<i>Pinus pumila</i> , <i>Alnus fruticosa</i>), ерники (<i>Betula middendorffii</i>), в долинах осоково-пушицевые кочкарники, бугристые болота, ивняки |
| | | 2. Олюторский горно-приморский округ | Горные и приморские тундры, стланики (<i>Pinus pumila</i> , <i>Alnus fruticosa</i> , <i>Sorbus sambucifolia</i>), островные каменноберезовые рощи (<i>Betula ermanii</i>), луга. |
| | II. Пенжинская горно- равнинная тундрово- стланиково-болотная провинция | 3. Парापольский тундрово-болотный округ | Осоково-пушицевые кочкарные тундроболота, стланики (<i>Pinus pumila</i>), ерники (<i>Betula middendorffii</i>), тополевые, ивовые, чозениевые леса. |
| | | 4. Понтанейский горный округ | Горные тундры, стланики (<i>Pinus pumila</i> , <i>Alnus fruticosa</i>), ерники |
| | | 5. Пенжинский тундрово-болотный округ | Осоково-пушицевые кочкарные тундроболота, стланики (<i>Pinus pumila</i>), ивняки, ерники (<i>Betula middendorffii</i>), тополевые, ивовые, чозениевые леса |
| Полоса лиственничной лесотундры | III. Верхне- Пенжинская лесотундровая провинция | 6. Пенжино- Майнинский- лесотундрово- кустарниковый округ | Лиственничные редколесья (<i>Larix cajanderi</i>), стланики (<i>Pinus pumila</i> , <i>Alnus fruticosa</i>), ерники (<i>Betula middendorffii</i>), бело-березовые рощи (<i>Betula platyphylla</i>), тополевые, ивовые, чозениевые пойменные леса |
| | | 7. Верхне- Пенжинский горный округ | Лиственничные редколесья (<i>Larix cajanderi</i>), стланики (<i>Pinus pumila</i> , <i>Alnus fruticosa</i>), долинные белоберезняки (<i>Betula platyphylla</i>) и лиственничники. |
| Б. Евразийская хвойнолесная (таежная) область Восточно-Сибирская подобласть светлохвойных лесов | | | |
| Полоса кустарниковых лиственничных лесов (северотаёжная) | IV. Витимо- Колымская провинция кустарниковых лиственничников | 8. Колымский горный округ | Лиственничники из <i>Larix cajanderi</i> с подлеском из ерника, стланики (<i>Pinus pumila</i>), горные тундры, каменистые россыпи |
| | | 9. Окланский среднегорный округ | Лиственничные леса и редколесья из <i>Larix cajanderi</i> , <i>Pinus pumila</i> , <i>Alnus fruticosa</i> , <i>Betula middendorffii</i> , горные тундры и каменистые россыпи. |

До настоящего времени о растительном покрове севера Корякского округа имелось крайне мало данных, особенно для районов, удаленных от побережий.

Растительность Пенжинского р-на была частично обследована в 1930-х гг. (Сочава, 1932; Городков, 1935а; Тихомиров, 1935). В Олюторском р-не (близ пос. Тиличики и Култушное) в 1960 г. работал геоботанический отряд Камчатской комплексной экспедиции АН СССР, однако их материалы большей частью остались неопубликованными. В 1970–х гг. отряды Биолого-почвенного института ДВО РАН проводили флористические исследования в Олюторском и Пенжинском р-нах, но многие труднодоступные территории не были ими охвачены. В горных районах Корякского нагорья сохранились неизученные районы; практически отсутствуют данные по растительности Ветвейского, Пахачинского, Пылгинского, Олюторского, Пенжинского хребтов, хр. Укэляят, хр. Пикась, Олюторского п-ова, побережья Олюторского залива и др.

В 2011–2017 гг. нами проведены геоботанические исследования в Олюторском и Пенжинском районах севера Корякского округа, затронувшие побережье залива Корфа, п-ов Говена, юго-восточную часть Корякского нагорья, Парапольский дол и долину р. Пенжины. Выполнено около 500 геоботанических описаний, охарактеризованы сообщества лесов, кедровых и ольховых стлаников, кустарниковых ивняков, ерников, горных тундр (Нешатаева, Нешатаев, 2013; Нешатаева и др., 2014, 2016; Кириченко, 2016; Нешатаев и др., 2017; и др.).

Зональная растительность бóльшей части территории Северной Корьяки представлена сообществами кедрового стланика (*Pinus pumila*) и крупными ерниками из березки Миддендорфа (*Betula middendorffii*). Сообщества ольхового стланика (*Alnus fruticosa*) занимают небольшие площади. В горах до высот 200–250 м распространены сообщества кедрового стланика, ольховника и березки Миддендорфа. На высотах 250–400 м развиты лишайниковые и кустарничково-лишайниковые горные тундры. На высотах более 400–500 м преобладают каменистые россыпи, занимающие значительные площади.

Для восточных районов Корякского нагорья характерна инверсия растительных поясов: островные каменноберезовые рощи встречаются небольшими участками на южных склонах на высотах 150–250 м, а сообщества кедрового стланика располагаются как ниже, так и выше них. На аллювиальных дренированных равнинах ниже пояса кедрового стланика распространены лишайниково-кустарничковые тундры с преобладанием *Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum* и ягелей, в сочетании с куртинами кедрового стланика и ерника. Подобную инверсию растительных поясов можно объяснить стеканием холодных воздушных масс с гор в долины, где они вызывают ранние осенние и поздние весенние заморозки, губящие всходы древесных пород. В горах, в местах аккумуляции снега, встречаются сообщества рододендрона золотистого (*Rhododendron aureum*), рододендрона камчатского (*R. camtschaticum*) и филлодоце сизой (*Phyllodoce caerulea*). В межгорных долинах Корякского нагорья распространены осоково-пушицевые кочкарники (с преобладанием *Carex lugens* и *Eriophorum vaginatum*), а также сочетания кустарничковых тундр с кедровым стлаником и ерником. В поймах крупных рек встречаются леса из тополя (*Populus suaveolens*) и чозении (*Chosenia arbutifolia*).

В межгорных долинах и обширных заболоченных депрессиях (Парапольский дол, Пенжинский дол) широко распространены кочкарные осоково-пушицевые «тундроболота» с мёрзлым торфом. По берегам озер и небольших рек обычны заросли кустарниковых ив (*Salix pulchra*, *S. alaxensis*, *S. krylovii*). К поймам крупных рек приурочены леса из ивы удской (*Salix udensis*), ивы Шверина (*S. schwerinii*), чозении и тополя душистого. Леса из ольхи пушистой (*Alnus hirsuta*) встречаются редко.

В бассейне р. Пенжины, в среднем и верхнем течении распространены долинные белоберезовые рощи из *Betula platyphylla* и кустарниковые лиственничные редколесья

из *Larix cajanderi*. На склонах гор (отроги Колымского нагорья, Ичигемский, Ушканий, Снежный хребты) лиственничные редколесья образуют высотный пояс (до 350–400 м.), выше сменяясь поясом кедрового стланика и горными тундрами. На высотах 600–700 м господствуют каменные россыпи.

Изучение ботанико-географических закономерностей Северной Корякии представляет большой теоретический интерес, поскольку она расположена на стыке трех крупных ботанико-географических регионов: Южно-Чукотского округа Арктической тундровой области, Колымского горного округа Восточносибирской подобласти светлохвойных лесов и Камчатской лиственнично-лесной подобласти Евразийской таежной области. Положение северной части Корякского АО в схемах геоботанического и ботанико-географического районирования остается дискуссионным, в связи со слабой изученностью флоры и растительности его территории.

Так, Б.Н. Городков (1935б) относил территорию Северной Корякии к *Подзоне южной лесотундры*, и выделял 2 провинции: 1) пров. *Горно-равнинной Анадырско-Пенжинской депрессии* и 2) пров. *Коряцких гор*. При этом северную часть Анадырско-Пенжинской депрессии он относил к *Подзоне Северной лесотундры*.

По геоботаническому районированию СССР (1947) территория Северной Корякии относится к *Берингийской кустарниковой (лесотундровой) области*. Геоботаническое районирование региона было предложено А.И. Лесковым (1947), выделившим в пределах *Берингийской лесотундровой области* 2 широтных полосы и 5 округов. Северная Корякия отнесена им к двум округам: *Корякскому* и *Парапольскому*. При этом, *Коряцкий округ* объединяет горные районы Корякского нагорья и прилегающие равнины побережья Берингова моря, растительный покров которых отличается.

Ботанико-географическое районирование разработано Б.П. Колесниковым (1961, 1963); он выделял в составе *Берингийской лесотундровой области* 4 округа: *Корякское нагорье*, *Парапольский дол*, *Пенжинский* и *Пенжино-Анадырский* округа, сближая их с горными округами Камчатки. Он не рассматривает Камчатский перешеек в качестве важного ботанико-географического рубежа, т.к. в схеме его районирования южная граница *Парапольского округа* заходит на п-ов Камчатку и идет от пос. Палана на западе до Начикинского мыса на востоке.

Б. А. Юрцев (1966) включает материковую часть Корякского АО в состав *Корякско-Охотской подпровинции Анадырско-Корякской провинции Гипоарктического ботанико-географического пояса*. По его данным, флора и растительность Северной Корякии имеют переходный характер между *Бореальной* и *Арктической* ботанико-географическими областями. Он отмечал, что для приморских районов Северной Корякии характерна экспансия бореальных элементов флоры к северу, а в ее континентальных районах наблюдается обратный процесс "гипоарктизации" – т.е. экспансия континентальных элементов флоры к югу (Юрцев, 1966, 1974). Он указывал, что на территории Корякско-Охотской подпровинции проходит важный ботанико-географический рубеж: граница между полосой «стланиковых тундр» и полосой южных тундр, однако ее широтное положение требует уточнения.

Нами разработан проект нового геоботанического районирования материковой части Корякского АО (таблица), основанного на материалах полевых исследований 2011–2017 гг., анализе космических изображений спутников Landsat, топографических карт, планов лесонасаждений, результатов аэровизуального обследования, литературных и фондовых данных.

Территорию Севера Корякского АО мы относим к 2-м геоботаническим областям, 4 геоботаническим провинциям и 9 геоботаническим округам. Большая часть

территории (7 округов) отнесена к *Берингийской лесотундровой области*, а наиболее западная часть (2 округа) – к полосе лишайниково-кустарниковых лиственничных лесов *Витимо-Колымской провинции Восточно-Сибирской подобласти светлохвойных лесов Евразийской таежной области*, впервые выделенной Я.Я. Васильевым (1947). Для этой провинции характерно широкое распространение горных и долинных лиственничных лесов с подлеском из *Betula middendorffii* и *Pinus pumila*; В горах выражены высотные пояса лиственничников, стлаников, горных тундр.

Работа поддержана РФФИ, проект № 16-05-00736-а.

Список литературы

- Васильев Я.Я.* Восточно-Сибирская подобласть светлохвойных лесов // Геоботаническое районирование СССР. М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1947. С. 50-60.
- Городков Б.Н.* Геоботанический и почвенный очерк Пенжинского района Дальневосточного края // Тр. ДВФ АН СССР. Сер. Ботан. 1935а. Т. 1. С. 7-84.
- Городков Б.Н.* Растительность тундровой зоны СССР. М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1935б. 142 с.
- Кириченко В.Е.* Карта растительности Камчатского края масштаба 1:1000000 // Вопросы географии Камчатки. Петропавловск-Камчатский, 2016. Вып. 14. С. 184–212.
- Колесников Б.П.* Изученность растительного мира Камчатской области и задачи научно-исследовательских работ // Сырьевые ресурсы Камчатской области. М.: Изд-во АН СССР, 1961. С. 143–159.
- Колесников Б.П.* Геоботаническое районирование Дальнего Востока и закономерности размещения его растительных ресурсов // Вопр. Географии Дальнего Востока. Хабаровск, 1963. Вып. 6. С. 158-182.
- Лесков А.И.* Берингийская кустарниковая (лесотундровая) область // Геоботаническое районирование СССР. М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1947. С. 25-26.
- Нешатаева В.Ю., Нешатаев В.Ю.* Растительность побережья залива Корфа (Олюторский р-н Камчатского края) // Тр. XIII Съезда Русского ботанического общества. Т. 2. Тольятти: «Кассандра», 2013. С. 275–277.
- Нешатаева В.Ю., Нешатаев В.Ю., Кораблев А.П., Кузьмина Е.Ю.* Растительность приморских маршей побережья залива Корфа (Олюторский р-н Камчатского края) // Бот. журн. 2014. Т. 99. № 8. С. 868-894.
- Нешатаева В.Ю., Кораблев А.П., Нешатаев В.Ю.* Каменноберезовые леса юга Корякского нагорья на северном пределе распространения // Бот. журн. 2016. Т. 101. № 12. С. 1410-1429.
- Нешатаев В.Ю., Нешатаева В.Ю., Носкова М.Г.* Растительность болот Рамсарского угодья «Парапольский дол» // Материалы конф. «VIII Галкинские чтения». СПб, Изд-во СПбГЭТУ «ЛЭТИ», 2017. С. 83-86.
- Сочава В.Б.* По тундрам бассейна Пенжинской губы // Изв. Гос. геогр. о-ва. 1932. Т. 64. Вып. 4–5. С. 1-24.
- Тихомиров Б.А.* Краткий очерк долинной растительности Пенжинского района // Тр. Дальневост. Фил. АН СССР. Сер. Ботан. 1935. Т. 1. С. 85-112.
- Юрцев Б.А.* Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. Комаровские чтения. Вып. 19. Л.: Наука, 1966. 62 с.
- Юрцев Б.А.* Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л.: Наука, 1974. 159 с.

ПРОБЛЕМЫ И ПУТИ СОХРАНЕНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ВАЛДАЙСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

В.И. Николаев

Национальный парк «Валдайский», Валдай, Новгородская область, Россия,
nikval.cz@mail.ru

PROBLEMS AND WAYS OF BIODIVERSITY CONSERVATION IN VALDAI UPLAND

V. I. Nikolaev

В районе Валдайской возвышенности в силу сложившихся естественных и антропогенных факторов, сформировалось сложное разнообразие природных сообществ, весьма уязвимых к современным условиям природопользования. К числу основных природных особенностей, оказывающих влияние на региональное биоразнообразие относятся:

1. Высокая контрастность и мозаичность валдайских морено-озерных ландшафтов (поозерий) в краевой зоне последнего континентального оледенения, а также водораздельная роль возвышенности и ее ярко выраженная асимметрия: крупный уступ северо-западного склона и пологая покатость на юго-востоке.

2. Положение возвышенности на границе Восточноприбалтийской (Ладожско-Ильменско-Западнодвинской) болотной провинции (Боч, Мазинг, 1979), для которой характерно преобладание крупных верховых болотных массивов по периферии возвышенности и мелких сосново-сфагновых верховых болот в условиях сильно пересеченного холмистого рельефа самой возвышенности. При этом в связи с ярко выраженным асимметричным характером склонов возвышенности, болотные массивы с восточной (пологой) стороны глубже «вклиниваются» к ее центрально-осевой части, тогда как с западной (обрывистой) стороны распространению крупных болот препятствует резко меняющийся характер рельефа.

3. Положение возвышенности на границе широколиственно-хвойных и южнотаежных лесов.

4. Длительная история хозяйственного освоения земель, в результате которой сформировался мелкоконтурный облик валдайских агроландшафтов. На протяжении веков природные условия Валдайской возвышенности были неудобны для быстрого фронтального хозяйственного освоения, что способствовало формированию природно-антропогенных экосистем высокой биологической емкости.

Оценивая территорию Валдайской возвышенности с точки зрения сохранения биоразнообразия, следует выделить четыре типа наиболее значимых в этом отношении местообитаний: сложные водораздельные озерно-речные комплексы; верховые грядово-мочажинные болотные массивы, фрагменты сохранившихся широколиственных и елово-широколиственных лесов; участки староосвоенного лесолугового ландшафта. Для каждого из этих типов местообитаний выделены наиболее чувствительные флагманские виды-индикаторы, по состоянию которых возможно отслеживание состояния всего сообщества организмов, связанных с ними.

Сохранившаяся у южной границы распространения вида, валдайская популяция европейской жемчужницы (*Margaritifera margaritifera* (L.)) характеризуется крайне низкой численностью. Вымирание большей части ее популяций произошло из-за сведения лесов и развития сельского хозяйства вблизи рек, что привело к смыву почвы в реки и разрушению местообитаний жемчужниц (участки с промывным песчано-галечниковым грунтом). Лимитирующим фактором для жемчужницы является низкая

численность лососевых рыб (прежде всего ручьевого форели (*Salmo trutta trutta* m. *fario* L.)), служащих хозяевами для ее личинок (Попов, 2015).

К основным негативным факторам, влияющим на популяции форелей и других уязвимых групп ихтиофауны в бассейнах валдайских рек, относятся: нелегальная добыча рыб, лесозаготовки с нарушением природоохранного законодательства в водосборной зоне нерестово-выростных участков, приводящие к их обмелению и заилению, препятствия на пути миграций рыб (бобровые плотины, водопропускные трубы на месте автомобильных переправ, забитые древесными отходами и др.) (Титов и др., 2016).

Из наземных околоводных позвоночных к данной категории видов следует отнести валдайские популяции чернозобой гагары (*Gavia arctica* (L.)), большого крохалея (*Mergus merganser* L.), скопы (*Pandion haliaetus* (L.)), зимородка (*Alcedo atthis* (L.)), оляпки (*Cinclus cinclus* (L.)) (нерегулярно зимующий вид), выдры (*Lutra lutra* L.). Особого внимания заслуживают колониальные гнездовья серой цапли (*Ardea cinerea* L.), привлекающие новые для региона виды птиц (большой баклан (*Phalacrocorax carbo* (L.)), большая белая цапля (*Egretta alba* (L.))).

В целом для национального парка «Валдайский» водные и околоводные экосистемы служат местообитаниями 27% подлежащих охране видов растений и позвоночных животных Новгородской области. Среди основных конфликтных ситуаций для водных экосистем Валдая в настоящее время наиболее остро стоят коммерческая продажа земель, дачная застройка побережий в прибрежной зоне озер, нарушения гидрологического режима и загрязнение некоторых озер и побережий.

Верховые глядово-мочажинные болота, находящиеся на Валдайской возвышенности у юго-восточных границ своего распространения, служат наиболее ценными орнитологическими местообитаниями в регионе. Такие болотные массивы в силу своей сложной биотопической структуры, позволяют обитать на их территории видам птиц с различными экологическими требованиями. Наиболее уязвимыми к антропогенному влиянию видами верховых болот являются беркут (*Aquila chrysaetos* (L.)) и чернозобая гагара, обитание которых на некоторых валдайских верховых болотах служит наиболее объективным критерием нативности (естественной сохранности) сообществ позвоночных этих ландшафтов. В определенной степени могут маркировать наиболее оптимальные места обитания редких видов птиц токовища глухаря (*Tetrao urogallus* L.), большинство из которых приурочены к верховым болотам и заболоченным соснякам.

К числу основных проблем, связанных с сохранением болотных экосистем Валдая в настоящее время относятся их резко возросшая доступность в связи с широким использованием населением транспортных средств повышенной проходимости, возросший фактор беспокойства в гнездовое время, слабо контролируемая охота и незаконная добыча охраняемых видов животных.

Среди лесных сообществ Валдайской возвышенности наиболее высоким уровнем биоразнообразия обладают елово-широколиственные леса с участием дуба, находящиеся вблизи северных пределов своего распространения. Занимая менее 0.2% площади лесов Новгородской области, они включают 26% региональной флоры (Смирнов, 2010). Среди позвоночных животных с ними связано обитание ряда видов птиц-дуплогнездников, а из млекопитающих – отдельных видов рукокрылых, подземной полевки (*Terricola subterraneus* Selys-Longchamps), желтогорлой мыши (*Sylvaemus flavicollis* Melchior) и др.

В условиях интенсивной лесозаготовительной деятельности на Валдайской возвышенности необходимо усиление контроля за сохранением наиболее экологически ценных лесных массивов.

С традиционным мелкоконтурным агроландшафтом, сочетающим в себе пашню, залежи, сенокосы, пастбища, фрагменты вторичных и условно коренных лесов, связано прямо или косвенно обитание многих видов позвоночных, обычно использующих эти уголья в качестве важных кормовых стаций (тетерев (*Lyrurus tetrix* (L.)), большой кроншнеп (*Numenius arquata* (L.)), бурый медведь (*Ursus arctos* L.), кабан (*Sus scrofa* L.), косуля (*Capreolus capreolus* L.) и др.). В составе исходно лесной фауны млекопитающих (до 60 видов) около 30-40% составляют виды безлесных территорий (Хляп и др., 2017).

Социально-экономические условия, сложившиеся на Валдайской возвышенности, характеризуются глубокими кризисными явлениями, резким сокращением и перераспределением численности населения, изменением занятости людей, миграции молодежи за пределы районов проживания. Большинство районов Валдайской возвышенности – аутсайдеры по численности населения. Стал реальным процесс депопуляции обширных территорий. Так, в Жарковском районе Тверской области к моменту начала исследований автора (1979 г.) проживало 13.5 тыс. человек, а к настоящему времени осталось около 6 тыс. человек.

Население в национальном парке «Валдайский» (21.6 тыс.) в 1990-2010 гг. сократилось на 11% и этот процесс продолжается. Вместе с тем количество рекреантов-дачников во многих местах превысило численность постоянного сельского населения (Павлова, Лисицын, 2012). В этих условиях наблюдается масштабный процесс «рентурализации» агросистем (закустаривание, зарастание лесом, заболачивание) через ряд сукцессионных смен. Площадь пашни в районе национального парка с 1990 г. сократилась на 46% (2.9 тыс. га) (Кузнецов, Пегов, 2010). Потеря луго-полевых местообитаний в результате зарастания древесно-кустарниковой растительностью, способно снизить разнообразие локальной флоры (на 100-150 видов) и фауны (на 15-20 видов) (Белоновская и др., 2017).

С проблемами сохранения биоразнообразия тесно связаны вопросы общепознавательной и эстетической оценки валдайских ландшафтов, для которых наиболее близки такие качества как общая внушительность пейзажа, его пространственное разнообразие, придающим им особую живописность и эстетическую эталонность. Поэтому одним из принципов охраны природы Валдайской возвышенности, по-видимому, должна стать призывная эстетического совершенства этих ландшафтов. Это обстоятельство в совокупности с другими природоохранными критериями ставит данный регион в разряд наиболее приоритетных для обеспечения экологической безопасности и сохранности биоразнообразия Европейской части России.

Список литературы

- Белоновская Е.А., Тишков А.А., Царевская Н.Г., Кренке-мл. А.Н. Сохранение лугов как элемента традиционного агроландшафта национального парка «Валдайский» (Новгородская область) // Вопросы географии. Сб. 143. Географические основы заповедного дела (к 100-летию заповедной системы России). М.: издательский дом «Кодекс», 2017. С. 345-362.
- Боч М.С., Мазинг В.В. Экосистемы болот СССР. Л.: Наука, 1979. 188 с.
- Кузнецов М.П., Пегов С.А. Конфликты природопользования в районе национального парка «Валдайский» // Известия РАН. Серия географическая. 2010. № 4. С. 90-100.
- Павлова М.Н., Лисицын К.С. Развитие поселений и состояние демографической обстановки в Валдайском национальном парке // Полевой сезон-2011: Исследования и природоохранные действия на особо охраняемых природных территориях Новгородской области. Великий Новгород, 2012. С. 138-139.
- Попов И. Ю. Вымирание *Margaritifera margaritifera* (L.) на юге ареала в России и модель природоохранного исследования. Автореф. дис. ... док. биол. наук. СПб., 2015. 34 с.

Смирнов И.А. Оценка биологического разнообразия широколиственных лесов в Новгородской области // Природный, культурно-исторический и туристический потенциал Валдайской возвышенности, его охрана и использование. СПб., 2010. С. 204-208.

Титов С.Ф., Барабанова М.В., Михельсон С.В., Успенский А.А. Ихтиологические исследования в бассейне реки Мста // Полевой сезон – 2015: Исследования и природоохранные действия на особо охраняемых природных территориях Новгородской области. СПб.: Арт-Экспресс, 2016. С. 84-94.

Хляп Л.А., Шварц Е.А., Баскевич М.И., Николаев В.И., Тишков А.А., Леонтьева О.А., Черепанова Е.В., Глазов П.М. Фауна, экология и зоогеография млекопитающих Валдайского поозерья: ретроспектива и современное состояние // Вестник ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2017. № 1. С. 125-159.

ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ПОДВОДНЫХ СВЕТОЛОВУШЕК ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ВИДОВОГО СОСТАВА ПРЕСНОВОДНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Н.Е. Николаева

Тверской государственной университет, Тверь, Россия,

Nikolaeva.NE@tversu.ru

POSSIBILITY OF USE OF UNDERWATER LIGHT TRAP FOR STUDY OF THE SPECIES COMPOSITIONS OF FRESHWATER INVERTEBRATES

N.E. Nikolaeva

Изучение видового разнообразия беспозвоночных животных с помощью различных типов ловушек давно практикуется при проведении научных исследований. Особенную популярность приобрели светоловушки для летающих насекомых. Они применяются для изучения качественного и количественного состава фауны, экологии, поведения, для борьбы с вредителями и т.д. В XX веке было положено начало использованию светоловушек для гидробионтов (Grein, 1912; Николаева, 2009). Подводные светоловушки сильно отличаются друг от друга как по конструкции, так и по назначению. Большая часть их специализирована для лова рыбы в труднодоступных участках. Вторая категория ловушек служит для изучения морских ракообразных, и лишь самая малая доля предназначена для пресноводных беспозвоночных. Наибольший вклад в изучение пресноводных беспозвоночных с помощью подводных светоловушек внесла работа Х. Хангерфорда (Hungerford и др., 1955). Сконструированная им модель светоловушки нашла свое продолжение в исследованиях многих авторов (Николаева, 2009).

Изучение гидробионтов с использованием подводных светоловушек нами было начато в 1999 году (Николаева, 2005, 2007). С 2003 по 2010 год применялась собственная оригинальная модель светоловушки (Николаева, 2007, 2008). С 2004 года источником света служили белые светодиоды (Николаева, 2005). По результатам полевых испытания ловушка может быть рекомендована для осуществления различных научных исследований.

Рассматривая перспективы применения подводных светоловушек для изучения качественного и количественного состава фауны водоемов, мы видим, что этот вопрос уже обсуждался некоторыми учеными (Pieczynski, 1969; Tanimura et al., 2002). Здесь, как и при использовании любой другой ловушки, возникает проблема интерпретации полученных данных, так как на результаты сборов сильно влияют фототропизм и степень активности животных. Светоловушка является орудием сбора, в котором в качестве приманки выступает источник света, соответственно, будут захвачены только

виды с положительным фототропизмом, а виды с отрицательной реакцией на свет или индифферентные к нему останутся неучтенными. При этом соотношения между числом гидробионтов в сборах светоловушки и их абсолютной численностью в водоеме будут различными для каждого вида. Также эти соотношения будут постоянно изменяться под влиянием условий окружающей среды, т.к. направленность и интенсивность фототропизма у гидробионтов зависит от многих факторов. Это как факторы внешней среды (степень освещенности, длина волны, температура, количество и качество пищи, наличие хищников и др.), так и индивидуальные особенности организмов (пол, стадия развития, голод, генетические особенности и др.). В результате наших исследований мы выяснили, что фототропизм может отличаться как у особей одного вида, но обитающих в разных водоемах, так и у особей, населяющих один водоем, но под действием различных факторов (Николаева, 2010, 2014, 2015 а).

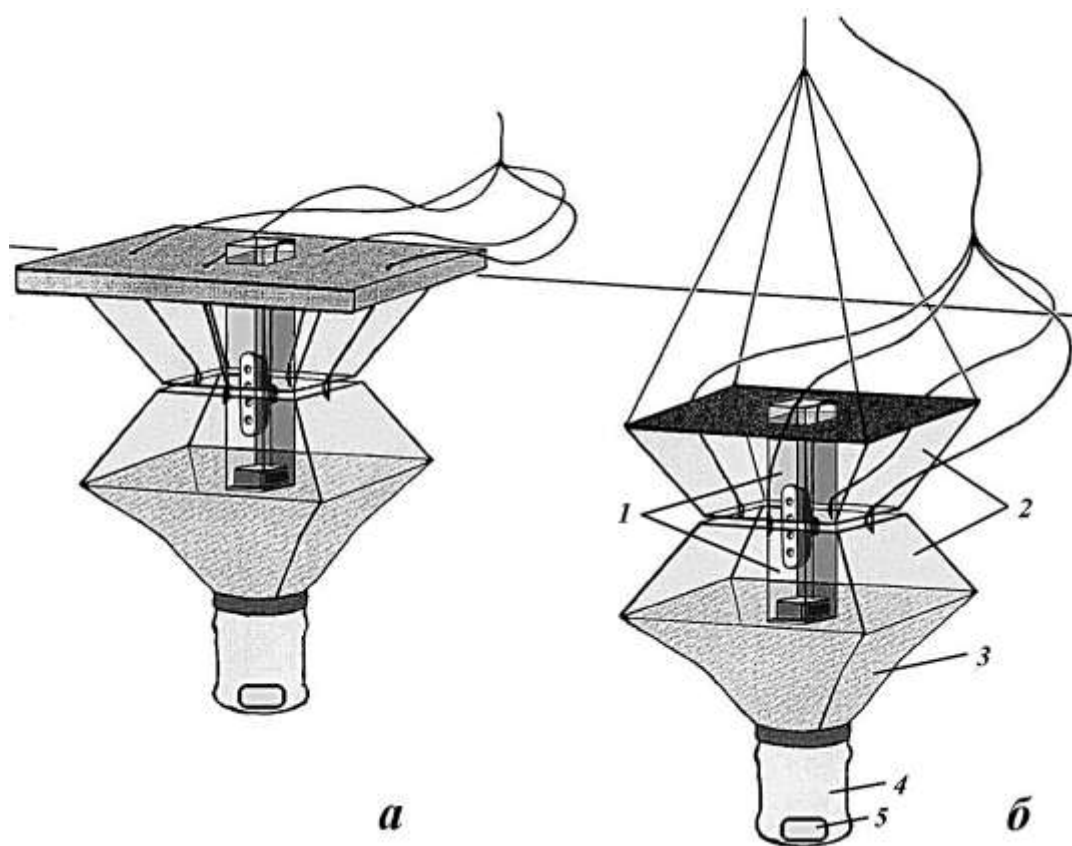


Рисунок 1. Строение и расположение подводной светоловушки (Николаева, 2008):
 а – расположение у поверхности воды; б – расположение в толще воды.
 (1– изолированный от воды источник света; 2 – прозрачные части ловушки; 3 –
 сетчатый мешок; 4 – контейнер для улова; 5 – груз).

Также сильно влияет на результаты сборов интенсивность двигательной активности животных. С теоретической точки зрения, можно получить одинаковое число особей двух видов, когда численность одного вида в два раза больше другого, но двигательная активность в два раза ниже. Кроме того, активность водных обитателей, как и фототропизм, может изменяться в зависимости от различных факторов, например, времени суток (Andrikovics, 1981). Для устранения влияния на результаты сборов эффекта двигательной активности, Е. Пиецзински (Pieczynski, 1969) попытался рассчитать "индекс деятельности", вычисляемый как отношение результатов работы

ловушки к результатам сборов другими методами, например, методом донных проб или сборов сетью. В результате исследований им было установлено, что формами с очень высокой активностью являются имаго жуков и клопов. Высокая активность также характерна для многих водяных клещей. Низкий уровень активности им обнаружен для личинок ручейников и личинок комаров-звонцов (*Chironomidae*). Некоторые авторы (Porter et al., 2008) считают, что нельзя сравнивать абсолютные числа животных, пойманных планктонными сетями и светоловушками из-за различия в объеме выборки и продолжительности времени сбора. Однако ими допускается вариант сравнения пропорций разных видов в сборах ловушки и сетей.

Исходя из вышеизложенного можно сделать вывод, что состав образцов, собранных светоловушкой, никогда не будет зеркально отражать истинную структуру сообщества. Также, из-за большого количества факторов, влияющих на поведение гидробионтов, маловероятно внедрение каких-либо постоянных индексов или коэффициентов. Однако, по нашему мнению, при помощи светоловушек можно примерно оценить качественный состав фауны. По результатам проведенных исследований (Николаева, 2015 а, 2015 б) более 90 % видов, обитающих в водоеме, обнаруживались в сборах светоловушки. Обычно это были животные с высокой или средней двигательной активностью, хищники и виды, использующие для дыхания атмосферный кислород. В большинстве случаев в ловушке оказывались личинки равнокрылых стрекоз, личинки и имаго жуков и клопов, водяные клещи, куколки ручейников. Часто встречались в уловах личинки разнокрылых стрекоз, личинки некоторых ручейников и поденок, брюхоногие моллюски. При изучении этих групп животных светоловушки могут быть рекомендованы для выявления их наличия в водоеме. Попадались редко или вовсе не отмечались в уловах малоподвижные бентосные виды членистоногих, питающиеся детритом, кольчатые черви и двусторчатые моллюски, поэтому для данных видов использование светоловушек окажется малоэффективным.

Количественный состав фауны гидробионтов по результатам уловов светоловушек может быть оценен только очень приблизительно. При этом необходимо учитывать особенности поведения разных видов. Также светоловушки не дают возможности объективно проанализировать динамику численности популяции за небольшой промежуток времени, так как колебания численности гидробионтов в уловах светоловушек обычно объясняются изменением интенсивности положительного фототропизма и не зависят напрямую от численности животных в водоеме (Николаева, 2015 а).

Таким образом, анализируя сборы светоловушки, можно сделать предварительное заключение о фауне, экологии и особенностях поведения гидробионтов. Ловушка позволяет выявить наличие некоторых малочисленных видов, которые могут быть не обнаружены при использовании других методов. Также подводная светоловушка может использоваться при осуществлении долговременных наблюдений за состоянием природных популяций.

Список литературы

- Николаева Н.Е. Возможности использования светодиодов (LED) в качестве источника света в подводной светоловушке для изучения гидробионтов // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2005. Вып. 1. № 4 (10). С. 103-107.
- Николаева Н.Е. Сравнительный анализ эффективности работы трех моделей подводных светоловушек для сбора и изучения гидробионтов // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2007. Вып. 5. № 21 (49). С. 119-123.
- Николаева Н.Е. Новая конструкция подводной светоловушки и ее использование для сбора гидробионтов // Зоол. журн. 2008. Т. 87. № 9. С. 1134-1136.

- Николаева Н.Е.* Основные конструкции подводных светоловушек, предназначенных для сбора и изучения беспозвоночных и позвоночных животных // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2009. Вып. 16. № 37. С. 70-88.
- Николаева Н.Е.* Изменение фототаксиса у моллюска *Planorbis planorbis* под влиянием некоторых факторов внешней среды Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2010. Вып. 20, №32. С.37-44.
- Николаева Н.Е.* Влияние абиотических факторов на изменение фототропизма у брюхоногих моллюсков *Lymnaea lagotis* Schrank и *Segmentina montgazoniana* Borguignat // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2014. №3. С.42-52.
- Николаева Н.Е.* Интенсивность положительного фототропизма у некоторых гидробионтов в естественной среде обитания // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2015 а. № 1. С. 75–83.
- Николаева Н.Е.* Видовой состав пресноводных беспозвоночных, собранных на свет подводных светоловушек // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2015 б. № 3. С. 109-124.
- Andrikovics S.* Further data to the daily migration of the larvae of aquatic insects / S. Andrikovics // Opusc. zool. (Magy.). 1981. № 17-18. P. 49-55.
- Grein K.* Eine elektrische Lampe zum anlocken positiv phototaktischer Seetiere // Bull. Inst. Oceanogr. Monaco. 1912. V. 9, № 242. P. 1-5.
- Hungerford H.B., Spangler P.J., Walker N.A.* Subaquatic light trap for insects and other animal organisms // Trans. Kans. Acad. Sci. 1955. V. 58. № 3. P. 387-407.
- Pieczynski E.* The trap method for ecological studies on water mites (Hydracarina) in lakes / E. Pieczynski // Proc. 2nd Int. Congr. Acarol. 1969. P. 103-106.
- Porter S.S.* Comparison of light traps and plankton tows for sampling brachyuran crab larvae in an Alaskan Fjord / S.S. Porter [et al.] // J. of crust. boil. 2008. Vol. 28. № 1. P. 175-179.
- Tanimura A.* Change in habitat of the sympagic copepod *Paralabidocera antarctica* from fast ice to seawater / A. Tanimura, T. Hoshiari, M. Fukuchi // Polar Biology. 2002. Vol. 25. № 9. P. 667-671.

**КОНЦЕПЦИЯ МОДУЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ
КАК МЕТОДИЧЕСКАЯ ОСНОВА
ФУНДАМЕНТАЛЬНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ БИОРАЗНООБРАЗИЯ**

А.А. Нотов

Тверской государственный университет, Тверь, Россия, anotov@mail.ru

**THE CONCEPT OF MODULAR ORGANIZATION
AS A METHODOLOGICAL BASIS
IN BIODIVERSITY FUNDAMENTAL RESEARCH**

A.A. Notov

Изучение феномена биоразнообразия должно осуществляться на базе системной методологии, в рамках которой разработана общая теория организации (Сетров, 1972; Винограй, 1989, 2013; Урманцев, 2008 и др.). Актуально выявление общебиологических концепций, которые могут стать основой для междисциплинарного синтеза знаний о различных аспектах биоразнообразия и будут способствовать реализации системного подхода к его изучению. Большой интерес представляет концепция модульной организации (Нотов, 1999, 2008; Гатцук, 2008 и др.). Развитие концепции сопряжено с выявлением системной специфики модульных и унитарных организмов, которая обуславливает их своеобразие с позиции всех аспектов анализа биосистем. Понимание этой специфики необходимо для углубления фундаментальных исследований биоразнообразия.

Представления о модульных и унитарных организмах, имеющих принципиально разные модели индивидуального развития, стали оформляться в виде концепции в 80–90-е гг. XX в. (см. Марфенин, 1993, 1999; Гатцук, 2008). Позднее было показано, что

своеобразие онтогенеза модульных живых существ определяют специфику функционирования, репродуктивных систем, механизмов регуляции целостности, экологии и эволюции (Марфенин, 1999, 2002; Нотов, 1999, 2008, 2010; Notov, 2015a, b, 2016a, b). Благодаря этому концепция модульной организации может стать основой для развития фундаментальных исследований биоразнообразия. Модульные организмы характеризуются значительным разнообразием с позиции любого аспекта анализа биосистем. Они представляют разные царства, экоморфологические группы живых существ, типы структурной организации и метаболизма, биосистемы с различным уровнем целостности и степенью морфологического расчленения (Нотов, 2008). Это дает возможность подбирать модельные объекты для изучения любых общебиологических вопросов, в том числе и связанных с проблемой систематизации материалов о феномене биоразнообразия. При рассмотрении любого аспекта биоразнообразия целесообразен сравнительный анализ представителей с унитарной и модульной организацией. Подобный подход позволяет выявлять специфические пути решения сходных биологических задач на базе разных типов организации и общие универсальные закономерности (Нотов, 2008).

Специфика определенного класса систем определяется особенностями связей между элементами, характером организации и формой отношений с системами более высокого иерархического уровня (Сетров, 1972). Структурная и функциональная специфика модульных организмов, своеобразие их индивидуального развития рассмотрены в специальной работе (Нотов, 1999). В дополнение к отмеченным особенностям следует обратить внимание на форму реализации процессов саморепродукции, которая является одним из универсальных для всех живых систем свойств.

Особенности модульных живых существ как объектов репродуктивной биологии обусловлены основными принципами их организации, которые взаимосвязаны с различными признаками. В совокупности они определяют возможность вегетативного и бесполого размножения, органическое единство эмбриогенеза, морфогенеза, ростовых, репродуктивных и регенерационных процессов (Нотов, 2010; Notov, 2015a, b, 2016a, b). В отличие от унитарных, эмбриогенез модульных слабо обособлен от постэмбриональной стадии развития. Его «продолжают» новые морфогенетические циклы, а формирование организма происходит в течение всей его жизни (Нотов, 1999; Гатцук, 2008). Благодаря циклическому морфогенезу и вегетативному размножению репродуктивные системы модульных организмов функционируют менее автономно. Процессы органогенеза могут быть сопряжены у них с размножением. Формирующиеся в результате органогенеза части нередко участвуют в репродукции и дают начало новым индивидуумам. Наряду с этим некоторые структуры, обеспечивающие вегетативное размножение, могут сохранять связь с материнским организмом продолжительное время и выполнять «соматические» функции (корневые отпрыски, выводковые почки у растений). Реализация практически всех морфогенетических программ у модульных объектов ориентирована на увеличение числа частей организма или числа новых индивидуумов. Она в большей или в меньшей степени осуществляет «репродукцию» на разных уровнях биосистемы. Единство морфогенетических и репродуктивных процессов на всех этапах онтогенеза обеспечивается функционированием стволовых клеток (Батыгина, 2014). В метафорическом смысле на протяжении всего генеративного периода в биосистеме реализуются процессы «экзо-» и «эндорепродукции». Они взаимосвязаны и не всегда четко разграничены, что свидетельствует о меньшей, по сравнению с унитарными, определенности границ системы.

Таблица 1

Некоторые системные характеристики популяций, унитарных и модульных организмов

| Признаки | Унитарный организм | Модульный организм | Популяция |
|--------------------------------------|--|---|--|
| СТРУКТУРА | | | |
| Свойства структурных единиц (СЕ) | <i>гетерономность</i> | <i>гомономность</i> | |
| | <i>неравноценность</i> <i>незаменимость</i> | <i>равноценность</i> <i>взаимозаменяемость</i> | |
| | <i>неповторяемость</i> во времени | <i>повторяемость</i> | |
| | <i>низкая</i> степень автономности | относительная <i>автономность</i> | |
| Число однотипных СЕ | <i>уникальность</i> СЕ или <i>определенность</i> их числа | <i>множественность</i> СЕ <i>неопределенность</i> их числа | |
| Характер и сила связей между СЕ | <i>сильные</i> функциональные взаимосвязи | более <i>слабые</i> функциональные связи | |
| | обязательная <i>физическая</i> <i>непрерывность</i> | <i>физическая непрерывность</i> или <i>дискретность</i> рамет при образовании клона | <i>дискретность</i> СЕ отсутствие физической связи |
| ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ | | | |
| Специфика взаимодействия СЕ | большая роль <i>мутуалистических</i> взаимоотношений | более широкое распространение <i>конкурентных</i> взаимоотношений | |
| Механизмы надежности | большая роль " <i>теплого</i> " резервирования | значительная роль " <i>холодного</i> " резервирования структурная и функциональная <i>избыточность</i> | |
| Механизмы регуляции | <i>централизованное</i> <i>управление</i> | регуляция интенсивности функционирования посредством <i>изменения</i> числа образующихся СЕ | |
| РАЗВИТИЕ | | | |
| Специфика ростовых процессов | <i>рост</i> в пределах данной системы <i>ограничен</i> <i>определенность</i> размеров | <i>неограниченность</i> роста в пределах данной системы, <i>неопределенность</i> размеров | |
| Особенности морфогенеза СЕ | <i>одновременное</i> возникновение СЕ | <i>разновозрастность</i> структурных элементов | |
| Степень детерминированности развития | <i>большая</i> детерминированность развития | <i>поливариантность</i> развития динамика численности СЕ в зависимости от условий среды | |
| | продолжительности жизни более определенная | <i>неопределенность</i> общей продолжительности жизни | |

Еще более явно неопределенность границ модульной биосистемы проявляется в некотором сходстве модульных организмов и популяций – систем следующего иерархического уровня. Это сходство затрагивает все основные стороны организации – структуру, функционирование и развитие (см. табл. 1). Модульный организм и популяция обладают способностью многократно в течение всего времени своего существования воспроизводить элементы, из которых они состоят. Их формирование осуществляется в пределах рассматриваемой системы. Постоянное образование элементов не только поддерживает целостность модульного организма и популяции, но и направлено на их развитие. Для унитарных объектов возникновение характерных для системы основных структурных элементов всегда сопряжено с образованием дочернего

индивидуума и соответственно новой системы. Элементы модульного организма и популяции гомономны, функционально равноценны, взаимозаменяемы, относительно автономны (табл. 1). Регуляция сравниваемых систем всегда нецентрализованная (Марфенин, 1993, 2002). Она осуществляется путем изменения интенсивности образования элементов (формообразовательных процессов или скорости размножения соответственно), их числа. Развитие, функционирование и регуляция модульных объектов и популяций связаны с изменением их структуры и состава. В ходе развития и функционирования появляются новые элементы, между ними устанавливаются характерные связи. В отличие от модульных, унитарные организмы – системы с сильными связями между гетерономными, уникальными незаменимыми элементами (табл. 1).

Таким образом, с позиции системного подхода основные особенности и принципы функциональной организации модульных объектов в определенной степени сходны с системами популяционного уровня. Не удивительно, что разные исследователи неоднократно пытались представить как колонию, или метапопуляцию (White, 1979 и др.) и применить к ним в дополнение к морфологическому анализу «демографический» метод, характеризующий количественные соотношения основных структурных элементов разного ранга (см., например, Бологова и др., 1985; Бологова, 1989). В пользу сходства модульных объектов и популяций свидетельствует также возможность конкурентных взаимоотношений между структурными элементами модульного организма. Они проявляются, например, при отмирании и сбрасывании нижних ветвей у *Pinus sylvestris* L., которые затеняются верхними элементами кроны. Динамика процессов гибели структурных элементов дерновины детально описана у *Dactylis glomerata* L. (Бологова и др., 1985; Бологова, 1989).

Еще большим сходством с популяциями обладают модульные объекты, способные к партикуляции и образованию клонов. В данном случае исчезает не только функциональная, но и физическая связь между частями организма. При этом рамы практически невозможно отличить от внешне похожих особей семенного происхождения. Совокупность рамы, на которую распадается организм при клонировании, структурно и функционально сходна с системами популяционного уровня. В этой связи возникают определенные трудности применения понятий «организм», «индивидуум» (Гатцук, 2008). Образование клонов широко распространено у растений, грибов. Похожее обособление элементов колониального организма отмечено у гидроидных полипов при разрушении центральной части колонии (Марфенин, 1993, с. 43).

Некоторые модульные объекты могут быть сходны с системами еще более высокого в иерархии биосистем ценотического уровня. Среди них, например, лишайники, представляющие симбиотические ассоциации, состоящие из организмов, принадлежащих к разным царствам живых существ. Благодаря тому, что целостность таких ассоциаций приближается к организменному, при их изучении и описании традиционно применяют подходы, используемые для биологических организмов. Широкое распространение сложных жизненных циклов со сменой поколений приводит к тому, что на разных этапах индивидуального развития модульный объект нередко выступает в качестве разных бионтов. Они занимают различные экологические ниши, выполняют разные функции в биоценозах (Нотов, 2010). Каждый формирует свою систему взаимосвязей.

Отмеченная выше системная специфика модульной организации определяет своеобразие модульных объектов с позиций всех основных аспектов изучения живых систем и биоразнообразия (Нотов, 1999, 2008). Целесообразна дальнейшая систематизация знаний в этом контексте. Представления о модульной и унитарной

организации должны формировать общую исходную установку при оценке получаемых в рамках каждой конкретной дисциплины или области результатов. Такой подход позволит выявить глубинные, сущностные связи в организации и эволюции разных биосистем (Notov, 2015a, 2016a, b).

Таким образом, концепцию модульной организации можно рассматривать как средство развития теоретического аппарата биологии и фундаментальных исследований биоразнообразия. Её использование будет способствовать синтезу знаний, сопряженных с разными аспектами анализа биосистем.

Список литературы

- Батыгина Т.Б.* Биология развития растений. Симфония жизни. СПб.: ДЕАН, 2014. 764 с.
- Бологова В.Л.* Функциональные и динамические аспекты макроморфологической структуры растительного организма на примере ежи сборной: Автореф. дис... канд. биол. наук. М., 1989. 24 с.
- Бологова В.Л., Григорьева Н.М., Жукова Л.А., Сугоркина Н.С.* Особенности развития особей и динамика ценопопуляций ежи сборной в искусственных ценозах // Динамика ценопопуляций. М.: Наука, 1985. С. 144-158.
- Винограй Э.Г.* Общая теория организации и системно-организационный подход. Томск: Том. ун-т, 1989. 234 с.
- Винограй Э.Г.* Методологический аппарат системного исследования // Социогуманитарный вестник. 2013. № 1 (10). С. 144-159.
- Гатцук Л.Е.* Унитарные и модульные живые существа: к истории развития концепции // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2008. Вып. 9, № 25 (85). С. 29-41.
- Марфенин Н.Н.* Феномен колониальности. М.: МГУ, 1993. 239 с.
- Марфенин Н.Н.* Концепция модульной организации в развитии // Журн. общ. биологии. 1999. Т. 60, № 1. С. 6-17.
- Марфенин Н.Н.* Децентрализованная саморегуляция целостности колониальных организмов // Журн. общ. биологии. 2002. Т. 63, № 1. С. 26-39.
- Нотов А.А.* О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов // Журн. общ. биологии. 1999. Т. 60, №1. С. 60-79.
- Нотов А.А.* Модульная организация как модельный объект в биологических исследованиях // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2008. Вып. 9, № 25 (85). С. 162-176.
- Нотов А.А.* Репродуктивные системы модульных организмов: пути и способы повышения надежности // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2010. Вып. 19, № 27. С. 83-128.
- Сетров М.И.* Основы функциональной теории организации. Л.: Наука, 1972. 165 с.
- Урманцев Ю.А.* Общая теория систем: состояние, приложения и перспективы развития // Practical Science: [электрон. ресурс]. 2008. Режим доступа: <http://www.sci.aha.ru>.
- Notov A.A.* Homeosis and evolution of modular organisms // Paleontol. J. 2015a. Vol. 49, № 14. P. 1681-1690.
- Notov A.A.* Homeosis and reliability of reproductive systems in modular organisms // Biology Bulletin. 2015b. Vol. 42, № 3. P. 196-205.
- Notov A.A.* Pseudocyclic transformation in the evolution of modular organisms and the problem of the integrity of biological systems // Paleontol. J. 2016a. Vol. 50, № 13. P. 1510-1518.
- Notov A.A.* Pseudocyclical similarities and structural evolution of modular organisms // Biology Bulletin. 2016b. Vol. 43, № 3. P. 226-234.
- White J.* The plant as a metapopulation // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1979. Vol. 10. P. 109-145.

**ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЕ ПРОЕКТЫ ШКОЛЬНИКОВ
КАК СРЕДСТВО ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ВОСПИТАНИЯ**
**В.А. Нотов^{1,2}, Г.П. Королёва², Э.М. Гринёва², Т.А. Иванова¹,
М.Е. Горшкова¹, А.З. Эргашева¹, В.П. Холодова¹, В.С. Буянская¹,
М.А. Ванифатов¹, Р.А. Садыхов¹**

¹Средняя общеобразовательная школа № 3 пос. Редкино, Редкино, Россия, *vnotov123@mail.ru*

²Тверской государственный университет, Тверь, Россия,

**RESEARCH PROJECTS OF SCHOOLCHILDREN AS A MEANS
OF ENVIRONMENTAL EDUCATION**

**V.A. Notov, G.P. Koroleva, E.M. Grineva, T.A. Ivanova,
E.M. Gorshkova, A.Z. Ergasheva, V.P. Kholodova, V.S. Buianskaia,
M. A. Vanifatov, R.A. Sadykhov**

Экологические проблемы в российском и мировом масштабе требуют безотлагательного решения (Яблоков, Зименко, 2013). Важным фактором, сдерживающим устойчивое развитие общества и гармонизацию взаимоотношений человека и биосферы, является отсутствие необходимого уровня экологического сознания (Яблоков, Зименко, 2013; Яблоков и др., 2015, 2017 и др.). И как-бы четко не представляли методологи и футурологи дальнейшие пути и стратегии развития биосферы, большая часть экологических проблем останется нерешенной, если мы не сможем повысить эффективность экологического воспитания. Актуален поиск подходов и форм деятельности, которые позволят достигнуть необходимых результатов в решении этой задачи.

Очевидно, что для их получения необходим деятельностный подход и педагогические технологии, ориентированные на развитие творческого потенциала личности (Селевко, 1998). Не случайно в настоящее время большое внимание уделяют проектной деятельности учащихся и студентов, творческой активности обучающихся (Петросова и др., 1999; Попова, Марфенин, 2010; Марфенин, 2012). Исследовательская работа является одной из наиболее сложных форм творчества (Альтшуллер, 1979; Яковлева, 1997). Она предполагает высокий уровень зрелости всех сфер личности (Яковлева, 1997; Селевко, 1998; Крэйн, 2002). Формирование экологического сознания и культуры требует активного вовлечения в образовательный процесс. Для этого необходим значительный по продолжительности подготовительный этап, в течение которого происходит становление стойкой внутренней мотивации и приобретение базовых знаний, умений и навыков (Гершунский, 1998; Селевко, 1998). Особое значение имеют школьные исследовательские проекты по биологии. Именно они являются важным средством формирования экологического сознания (Петросова и др., 1999). При регулярной реализации проектной деятельности в школе формируется также определенная традиция, которая объединяет разные группы и классы, поддерживает атмосферу творчества. Именно эта традиция, а также опыт взаимодействия с вузами и специалистами-исследователями становятся важным фактором успешного выполнения исследовательских проектов.

В средней общеобразовательной школе № 3 пос. Редкино Конаковского района Тверской области проектная деятельность реализуется с 1999 года. Ее развитию способствовало сотрудничество с Тверским государственным университетом (Нотов В., 2004). Подготовительный этап был ориентирован на формирование интереса к предмету и решению творческих задач (Нотов В., 2003, 2004, 2007а). В качестве первого проекта, который объединил усилия учащихся разных классов, был проект по созданию книги «Флора окрестностей поселка Редкино». Он был выполнен на базе

Ботанического сада и кафедры ботаники ТвГУ. После обработки всего собранного материала и анализа всех имеющихся данных специалистами ТвГУ составлены флористические списки по мохообразным и сосудистым растениям. В общей сложности с учетом адвентивных видов было отмечено 789 сосудистых растений и 121 вид мохообразных. Учтены все сборы школьников. Поставлена задача подготовки рукописи книги, отражающей основные результаты проведенных исследований. Создание книги завершилось в 2001 г. (Нотов В., 2003, 2004, 2007а). Презентация книги и ее краеведческая направленность стали важными факторами формирования в школе определенной исследовательской традиции. Реализация проекта «Флора окрестностей поселка Редкино» позволила раскрыть возможности сотрудничества коллективов средней и высшей школы и разработать методические основы выполнения совместных флористических и экологических проектов. Выполнение проекта сыграло большую роль в реализации потенциальных возможностей и интересов его участников. Самая активная участница проекта Е.А. Бошкова заняла первые места на районной и областной олимпиадах, успешно представляла Тверскую область на Всероссийской олимпиаде в г. Иваново. Потом она окончила Тверской государственный университет. В настоящее время Е.А. Бошкова продолжает научно-исследовательскую деятельность в одном из НИИ в г. Пущино.

Следующей темой проектной деятельности в СОШ № 3 пос. Редкино стало изучение редких видов в окрестностях поселка. В рамках школьных проектов исследованы ценопопуляции *Cypripedium calceolus* L., *Neottia nidus-avis* (L.) Rich. (Нотов В., 2007б).

После этого началась подготовка к выполнению проектов, посвященных анализу индикаторных видов биологически ценных лесных сообществ. Для этого были проведены специальные занятия по методике обследования биологически ценных фитоценозов (Выявление ..., 2009; Нотов А. и др., 2012а, б, 2014). В рамках экологического лагеря для учащихся, проведенного в мае–июне 2012 г. на базе ЦЛГПБЗ, был выяснен характер распространения индикаторных видов на экологических тропах, расположенных в окрестностях пос. Заповедный. Выявлены все местонахождения индикаторных видов на экологических тропах ЦЛГПБЗ. С помощью навигатора (Garmin, GPSmap 60CSx) учащимися были определены географические координаты каждого местонахождения. Выяснен состав и характер распределения индикаторных видов, встречаемость эпифитных видов лишайников и мохообразных на разных древесных породах. В общей сложности отмечено 79 местонахождений (Нотов В. и др., 2012, 2013). На экологических тропах в окрестностях пос. Заповедный было выявлено 4 индикаторных вида лишайников, 6 видов мохообразных и 7 видов сосудистых растений. Полученные данные позволили дополнить материалы экскурсий, проводимых на базе экологических троп ЦЛГПБЗ. Было предложено оборудование экологических троп дополнительными аншлагами, содержащими информацию о редких и индикаторных видах.

Проектная деятельность сформировала устойчивый интерес к участию в различных мероприятиях, проводимых в рамках программы экологического просвещения и воспитания, реализуемой в Тверском государственном университете. Школьники регулярно участвовали в различных мероприятиях и экологических акциях, организуемых на базе Ботанического сада ТвГУ. Среди них были календарные праздники, экологические лагеря, проекты «Возьми дерево в свою семью», «Возвращение к корням». Все эти формы работы привлекали большое количество школьников не только города Твери, но и разных учебных заведений Тверской области. Посещая регулярно такие праздники, учащиеся МБОУ СОШ № 3 пос. Редкино приобрели опыт проведения экологических мероприятий. В настоящее время на базе

МБОУ СОШ №3 пос. Редкино реализуется своя программа по экологическому воспитанию.

Важным результатом проектной деятельности учащихся стало укрепление контактов между старшими и младшими классами. Приобретен опыт проведения тематических занятий, мастер-классов, конкурсов и викторин старшими школьниками. Все это существенно повышало интерес к экологическим проблемам, определяло более высокую результативность по дисциплинам «окружающий мир», «природоведение», «биология». Большой резонанс имел конкурс агит-бригад, проведенный учащимися восьмых классов весной 2013 г. Он был посвящен проблеме весенних палов. Благодаря участию школьников разных классов существенно оживилась работа на пришкольном участке.

В настоящее время в СОШ № 3 пос. Редкино начата разработка экологической тропы в муниципальном парке Редкино. Эта тема стала логическим продолжением работ, которые в последнее время ежегодно выполняются в парках и лесопарковых зонах г. Твери в рамках учебных практик студентов направления «Лесное дело» и профиля «Биоэкология». Тесная связь с Тверским университетом и возможность с учащимися анализировать проекты студентов, брать на вооружение оригинальные идеи и интересные варианты художественного оформления информационных щитов тропы, способствовали развитию творческого потенциала школьников. Появился интерес к решению подобных задач. Учащиеся активно изучали материалы по истории поселка и школы, биологии и экологии основных лесообразующих пород Тверского края, искали информацию о лишайниках. Был объявлен конкурс проектов аншлагов для экологической тропы. Школьники подготовили иллюстративные материалы и презентации об основных видах деревьев. Сделан стенд о лишайниках поселка Редкино. Предполагается объединение всех информационных блоков в виде итогового коллективного проекта экологической тропы.

Таким образом, тесное сотрудничество с Тверским университетом и активное участие в проектной деятельности учащихся способствует повышению интереса к изучению родной природы, формированию активной жизненной позиции, что создает необходимые предпосылки для формирования экологического сознания.

Список литературы

- Альтшуллер Г.С.* Творчество как точная наука: Теория решения изобретательных задач. М.: Сов. радио, 1979. 176 с.
- Выявление и обследование биологически ценных лесов на Северо-Западе Европейской части России: в 2 т.* СПб., 2009. Т. 1. 238 с. Т. 2. 258 с.
- Гершунский Б.С.* Философия образования для 21 века. (В поисках практико-ориентированных образовательных концепций). М.: Совершенство, 1998. 608 с.
- Крэйн У.* Теория развития. Секреты формирования личности. СПб.: Прайм – Евразия, 2002. 512 с.
- Марфенин Н.Н.* Чему нас не учат, или какое образование необходимо для устойчивого развития // Экология и жизнь. 2012. № 7. С. 38-42.
- Нотов А.А., Гимельбрант Д.Е., Степанчикова И.С., Потемкин А.Д., Павлов А.В., Нотов В.А., Волков В.П.* Мониторинг охраняемых территорий Тверской области на основе данных об индикаторных видах биологически ценных лесных сообществ // Лихенология в России: актуальные проблемы и перспективы исследований: Тр. Второй Междунар. конф. (Санкт-Петербург, 5–8 нояб. 2014 г.). СПб., 2014. С. 124–129.
- Нотов А.А., Потемкин А.Д., Гимельбрант Д.Е., Волков В.П., Павлов А.В.* Возможности использования ГИС-технологий для выяснения характера распространения индикаторных видов лишайников и мохообразных // Динамика многолетних процессов в экосистемах ЦЛГПБЗ. – Великие Луки, 2012а. С. 328-356.
- Нотов А.А., Потемкин А.Д., Гимельбрант Д.Е., Волков В.П., Павлов А.В., Нотов В.А.* Индикаторные виды лишайников и мохообразных старовозрастных коренных лесных сообществ как элемент мониторинга экосистем заповедников и национальных парков //

Многолетние процессы в природных комплексах заповедников России: Материалы Всерос. науч. конф. Великие Луки, 2012б. С. 132-139.

Нотов В.А. Из опыта организации конкурса экологического плаката в РСШ №3 (Конаковский р-н, Тверская обл.) // Ботанические исследования в Тверском регионе. Вып. 1. Тверь: Изд-во ГЕРС, 2003. С. 137-141.

Нотов В.А. Об итогах реализации исследовательского проекта «Флора окрестностей поселка Редкино», выполненного на базе Ботанического сада ТвГУ и РСШ №3 // Жизнь в гармонии: ботанические сады и общество: Материалы Междунар. конф. (Тверь, 19–22 сент. 2004 г.). Тверь: ГЕРС, 2004. С. 169-170.

Нотов В.А. Исследовательская деятельность школьников по проекту «Флора окрестностей поселка Редкино» // Материалы науч. конф. студентов и аспирантов, апр. 2007 г. Тверь: Твер. гос. ун-т, 2007а. С. 63-64.

Нотов В.А. Опыт изучения орхидных в рамках исследовательской деятельности школьников // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. – 2007б. Вып. 4, № 8 (36). С. 43–45.

Нотов В.А., Нотов А.А., Петрова О.Н., Перевертайло А.С., Иванова К.В., Кравчук Л.Е., Усова Д.А., Волкорезова А.М., Белоножко И.М. Анализ индикаторных видов старовозрастных коренных лесных фитоценозов на экологических тропах ЦЛГПБЗ // Биоразнообразие: проблемы изучения и сохранения: Материалы Междунар. науч. конф. (г. Тверь, 21–24 нояб. 2012 г.). Тверь: ТвГУ, 2012. С. 300-303.

Нотов В.А., Нотов А.А., Петрова О.Н., Перевертайло А.С., Иванова К.В., Кравчук Л.Е., Усова Д.А., Волкорезова А.М., Белоножко И.М. Индикаторные виды старовозрастных коренных лесных фитоценозов на экологических тропах ЦЛГПБЗ // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Материалы V Междунар. науч. конф. (г. Йошкар-Ола, 9–13 дек. 2013 г.). Йошкар-Ола, 2013. Ч. 2. С. 269-273.

Петророва Р.А., Голов В.П., Сивоглазов В.И. Методика обучения естествознанию и экологическое воспитание в начальной школе. М.: Академия, 1999. 176 с.

Попова Л.В., Марфенин Н.Н. Уровневая реализация программ высшего экологического образования // Высшее образование сегодня. 2010. № 4. С. 97-99.

Селевко Г.К. Современные образовательные технологии. М.: Нар. образование, 1998. 255 с.

Яблоков А.В., Зименко А.В. Экологические проблемы России требуют решения // Вестник экологического образования в России. 2013. Т. 4. № 70. С. 12-16.

Яблоков А.В., Левченко В.Ф., Керженцев А.С. Очерки биосферологии 1. Выход есть: переход к управляемой эволюции биосферы // Philosophy and Cosmology. 2015. Т. 14. № 1 (14). С. 91–117.

Яблоков А.В., Левченко В.Ф., Керженцев А.С. Очерки биосферологии. 3. О гармонизации взаимоотношений человека и биосферы // Philosophy and Cosmology. 2017. Т. 18. С. 52–83.

Яковлева Е.Л. Психология развития творческого потенциала личности. М.: Моск. психол. соц. ин-т; Флинта, 1997. 222 с.

ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ПОДХОД К ИЗУЧЕНИЮ И ОЦЕНКЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ

Г.Н. Огуреева

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия,
ogur02@yandex.ru

ECOLOGICAL-GEOGRAPHICAL APPROACH TO THE STUDY AND ASSESSMENT OF BIODIVERSITY

G.N. Ogureeva

Биологическое разнообразие включает многообразие всех форм жизни на Земле – биологических видов и биологических сообществ. Каждый вид и сообщество, как совокупность популяций видов, адаптированы к совокупности условий существования, т. е. к местообитанию (биотопу), а единство биотопа и биоценоза лежит в основе концепции экосистем в экологии. Разнообразие видов показывает богатство эволюционных и экологических адаптаций видов к различным средам. Видовое

разнообразии экосистем рассматривается как основной показатель устойчивости всей экосистемы.

Территория России имеет сложную структуру биотического покрова, который представлен широким рядом зональных на равнинах и высотно-поясных экосистем в горах. Среди возможных путей регионального анализа биоразнообразия страны мы выбрали концепцию биомов, как сочетаний экосистем разного уровня, биота которых наиболее эффективно использует абиотические компоненты среды вследствие определенной, исторически обусловленной к ним адаптации.

Концепция биомной (экосистемной) организации биосферы (Walter & Breckle, 1991) и теория геосистем (Сочава, 1979) с использованием комплексного эколого-географического подхода при интерпретации данных (Огуреева, 2012) взята за основу в изучении географии биоразнообразия страны. Биом рассматривается как крупная зональная экосистема, объединяющая ряд взаимосвязанных, меньших по размеру экосистем, отражающих взаимодействие климата с региональной биотой и субстратом. Биом более полно отражает экологический потенциал территории, чем его компоненты (растительный покров и животное население) в отдельности. Зональные (зонобиомы) и горные (оробиомы I порядка) биомы представлены экосистемами региональной размерности в пределах зон на равнинах и в соответствии с типами высотной поясности в горах. Региональный биом как ключевое понятие в концепции экосистем занимает центральное место в изучении региональной специфики биоты и оценке биоразнообразия (табл. 1).

Таблица 1

Схема уровней биомной организации биосферы; классификация наземных экосистем (по Walter & Breckle, 1991)

| БИОСФЕРА | | |
|---|----------------------------|----------------------------------|
| Геобиосфера: биомы | | |
| <i>горные</i> | <i>равнинные</i> | <i>азональные</i> |
| Оробиом I порядка (класс типов поясности) | Зонабиом Субзонабиом | Педобиом |
| Оробиом II порядка (группа типов поясности) | Группа региональных биомов | Лито- и псаммобиом |
| Региональный оробиом (тип поясности) | Биом регионального уровня | Биом (компонент ландшафта) |
| Горный пояс | Комплекс биогеоценозов | Локальный азональный комплекс |
| Биогеоценоз | Биогеоценоз | Биогеоценоз |

Предлагаемая классификационная схема биомной организации биосферы принята за основу при разработке тематического содержания и легенды научно-справочной карты «Биомы России» (1:7 500 000) (2015), изданной в серии карт природы для высших учебных заведений в системе географо-экологического образования. Карта представляет собой первый опыт совместного отображения закономерностей пространственной дифференциации биотического покрова (растительности и животного населения) биомов на региональном уровне. Карты биомов относятся к группе интегральных биогеографических карт, где прослеживается стремление к более глубокому познанию природы и закономерностей развития

биотического покрова посредством комплексного рассмотрения взаимосвязанных компонентов – растительности и животного населения.

Биом регионального уровня представляет совокупность климаксовых растительных сообществ и животного населения, отражающих биоэкологический потенциал равнинных и горных территорий, а также ряда сопутствующих сообществ, существующих в незональных условиях. Региональные биомы формируются как части зональных и высотно-поясных подразделений, т.е. существуют при определенном соотношении тепла и влаги. Они занимают центральное место в исследовании и картографическом отображении региональной специфики биоты.

Растительность региональных биомов как географических вариантов зонального биома рассматривается в ранге формаций в пределах зонального типа растительности, что находит отражение в структуре и характеристике животного населения. По мнению Ю. Одума (1986), определенная жизненная форма или группа жизненных форм климатически обусловленной климаксовой растительности характерна для каждого биома. Помимо зонального типа растительности биом включает также эдафические климаксы и различные сукцессионные сообщества, в которых доминируют иные жизненные формы, представляя естественные части биома. Таким образом, экологическая структура территории и биологическое разнообразие по основным группам организмов и ценотическим комплексам отражается в характеристике биома.

Легенда карты организуется в соответствии с рубрикацией трех уровней: *зоно- и оробиломы (субзонобиомы и оробиломы второго порядка) – географические группы биомов – биомы регионального уровня* и эколого-географического подхода к их соподчинению. В пределах биомов регионального уровня различаются географические варианты: подзональные в равнинных биомах (среднетаюные, северотаежные и др.) и варианты высотно-поясных спектров в горных биомах. Региональные биомы и их варианты являются единицами картографирования. Легенда включает 35 равнинных биомов и 31 оробилом (в горах). Как региональные выделы они получают соответствующие географические названия.

Для каждого биома составлена характеристика, приведенная на карте. Использование биомов в качестве опорных единиц учета биоразнообразия дает возможность интегрального анализа ботанической и зоогеографической информации о биоте, а также сопряженного изучения биотических и абиотических компонентов экосистем (табл. 2). Специфика биотического покрова биомов определяется биоклиматическими показателями: количеством солнечного тепла (средние годовые температуры воздуха и сумма активных температур воздуха ($\sum t > 10^\circ$), количеством осадков и режимом их выпадения. Перераспределение этих показателей происходит в конкретных условиях биома в зависимости от ландшафтной структуры и высоты местности. Биоклиматические данные по биомам в виде климадиаграмм вынесены на карту.

Региональные особенности местных популяций организмов на этом уровне складываются из количественных характеристик флоры и фауны. Количественные показатели биоразнообразия также выведены непосредственно на карту. Для количественной оценки *флористического разнообразия* биомов (слева в табл.2) выбраны три группы растений: сосудистые, мохообразные и лишайники. Число видов сосудистых растений указано по двум показателям: в расчете на площадь в 100 км² (1) и общее число видов для биома (2); количество видов мохообразных (3), включая листостебельные мхи, печеночники и антоцеротовые, и число видов лишайников (4). Приводимые оценки по количеству видов не претендуют на исчерпывающую полноту, но имеют целью дать общее (сравнительное) представление о порядке количества видов на территории биомов. Данные взяты из известных публикаций и сводок, далеко

не равнозначных по оценкам разнообразия. В силу малой изученности разнообразия мохообразных, лишайников для некоторых биомов показано количество видов по данным экспертных оценок потенциального богатства видов этих групп. *Фаунистическое разнообразие* приводится для четырех классов наземных позвоночных животных (справа в табл. 2): 1) млекопитающие, 2) птицы, 3) рептилии, 4) амфибии.

Полная характеристика региональных биомов помещена в сопроводительном тексте к карте. Здесь приводятся основные и региональные сводки по количественной оценке биоты. Ботаническая характеристика отражает пространственную структуру растительного покрова с определением эколого-ценотического спектра (состав преобладающих, сопутствующих и специфичных сообществ с перечислением фоновых и дифференциальных видов). Структура биомов по занимаемой растительными формациями площади дана по расчетам карте растительного покрова из космоса (Барталев и др., 2011).

В зоогеографическом отношении региональные биомы представляют собой оригинальные комбинации типов (биотопических) территориальных группировок животного населения, которые характеризуются сходством их взаимного расположения в пространстве (соотношением занимаемых ими площадей) и близостью эколого-таксономического состава видов. Распределение особо охраняемых природных территорий в стране, как известно, весьма неравномерно. Для биомов приводятся сведения об особо охраняемых природных территориях федерального уровня.

Таблица 2

Характеристика Прибалтийско-Ветлужского регионального биома на карте «Биомы России» (м. 1: 7 500 000)

| | | | | |
|----|---|---|--|--|
| 15 | Балтийско-Ветлужский региональный биом: а- среднетаежный б- южнотаежный | а | | а |
| | | 1) 450-500 2) 1400 3) 500 4) 900 (1200) | | 1) 46-50 2) 151-165 3) 6 4) 6 |
| | | б | | б |
| | | 1) 500-600 2) 1800 3) 420 4) 1000 (1300) | | 1) 51-55 2) 166-180 3) 6 4) 9 |

Карта региональных биомов дает обзорную информацию для территории России, что позволяет в образовательном процессе на основе сравнительного анализа биомов проследить географию биоразнообразия страны, отдельных видов и фитоценозов с выявлением фоновых, редких и уникальных ботанических объектов. Для горных биомов можно получить представление о фиторазнообразии для оробиома в целом и в пределах высотных поясов, что необходимо для определения стратегии охраны генофонда. Карта может служить основой для получения дальнейших знаний о биоразнообразии биомов на видовом и экосистемном уровнях, для инвентаризации биоты, для разработки и обоснованию природоохранных мер.

Список литературы

Барталев С.А., Егоров В.А., Ершов Д.В., Исаев А.С., Лупян Е.А., Плотников Д.Е., Уваров И.А. Спутниковое картографирование растительного покрова России по данным спектро-радиометра MODIS // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2011. Т. 8. № 4. С. 285-302.

Карта «Биомы России» в серии карт природы для высшей школы. М.1:7 500 000 (настенная). Научн. ред. проф. Г.Н. Огуреева. Коллектив авторов (всего 17 человек); место издания: ООО "Финансовый и организационный консалтинг" Москва, 2015.

Огуреева Г. Н. Эколого-географический подход к изучению разнообразия и географии наземных экосистем //Вопросы географии. Моск. отд. РГО Т.134. Сб. Актуальная биогеография. М.: Издательский дом «Кодекс», 2012. С. 58-80.

Одум Ю. Экология. М., 1986. Том 1. 328 с.

Сочава В. Б. Растительный покров на тематических картах. Новосибирск: Наука, 1979. 190 с.

Walter H., Breckle S.-W. Ökologische Grundlagen in globaler Sicht. Stuttgart: G. Fischer. 1991. 586 p.

**ПОЛИАНДРИЯ И АНДРОМОНОЭЦИЯ:
ВЗАИМОСВЯЗЬ МЕРИЗМА ЦВЕТКА И ТИПОВ ПОЛОВОЙ
ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ В СЕМЕЙСТВЕ ARALIACEAE**

А.А. Оскольский^{1,2}, Д.Д. Соколов³, М.С. Нуралиев³

¹University of Johannesburg, Johannesburg, South Africa, aoskolski@uj.ac.za,

²Ботанический институт им. В.Л. Комарова, Санкт-Петербург, Россия,
aoskolski@binran.ru

³Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия,
sokoloff-v@ya.ru, max.nuraliev@gmail.com

**POLYANDRY VS ANDROMONOECY:
RELATIONSHIPS BETWEEN FLORAL MERISM AND SEXUAL EXPRESSION
IN ARALIACEAE**

A.A. Oskolski, D.D. Sokoloff, M.S. Nuraliev

Андромоноэция – это такой тип разделения полов, при котором на одном растении встречаются как гермафродитные, так и мужские либо функционально мужские цветки. Принято считать, что андромоноэция обеспечивает независимое распределение ресурсов растения для выполнения мужских и женских функций. На примере рода *Solanum* показано, что утрата плодолистиков в некоторых цветках при переходе к андромоноэции позволяет использовать освободившиеся ресурсы для формирования более крупных плодов из других цветков без сокращения пыльцевой продуктивности растения (например, Miller, Diggle, 2007).

Эволюционный переход от гермафродитизма к андромоноэции обычно рассматривается как результат неравного распределения ресурсов в пределах соцветия между цветками, раскрывающимися в разное время. Считается, что цветки, распускающиеся первыми, получают больше ресурсов, чем те, которые раскрываются после них, что способствует недоразвитию плодолистиков у последних цветков (напр., Diggle, 2003).

Кроме того, предпосылкой перехода к андромоноэции может служить межцветковая протерандрия. Этим не вполне удачным термином принято обозначать пространственное и временное разделение мужской и женской фаз между разными частями сложного соцветия у протерандрических видов (Schlessmann, 2010). Так, у представителей Ариасеae цветки в сложных зонтиках, расположенных на осях второго порядка, нередко раскрывают пыльники уже после утраты рецептивности рылец у цветков в зонтике первого порядка. Подобным образом, цветки в зонтиках третьего порядка раскрываются после завершения женской фазы у цветков из зонтиков второго порядка того же соцветия. Их женская фаза протекает, однако, уже после завершения мужской фазы у всех цветков соцветия, а потому шансы их успешного опыления резко

понижаются. Этим и можно объяснить утрату плодолистиков, нередко наблюдаемую у цветков из зонтиков третьего порядка (напр., Демьянова, 2010; Schlessmann, 2010).

Указанные представления об адаптивной роли андромоноэзии и способах ее эволюционного становления были развиты на объектах, для которых характерна стабильность плана строения цветка, а именно постоянство числа тычинок и плодолистиков в нём. Те же самые биологические задачи, связанные с перераспределением ресурсов, могут быть, однако, решены и путем изменения меризма андроцея и/или гинецея гермафродитных цветков, т.е. без перехода к андромоноэзии. Так, увеличение размера плодов может быть достигнуто не только путем укрупнения плодолистиков, но и увеличением их числа. Поддержание достаточной пыльцевой продуктивности может осуществляться не только путем утраты плодолистиков и формирования мужских цветков, но и через увеличение числа тычинок в обоеполюх цветках и/или числа пыльцевых зёрен в пыльниках. Можно предположить, таким образом, что неизомерные изменения меризма андроцея и гинецея могут выступать как способ перераспределения ресурсов для выполнения мужских и женских функций, альтернативный переходу к андромоноэзии. В отличие от андромоноэзии, однако, изменения меризма цветка едва ли сопряжены с разделением времени прохождения мужской и женской фазы у цветков из различных частей соцветия. Если это действительно так, то уместно предположить, что неравная полимеризация андроцея и гинецея может выступать как способ увеличения размеров плода у растений, не имеющих межцветковой дихогамии.

Для проверки этих гипотез мы проанализировали связи между меризмом андроцея и гинецея, типами половой дифференциации, наличием межцветковой дихогамии и размером плода у 168 видов из 30 родов, относящихся к семейству Araliaceae. Андромоноэзия известна в нескольких группах в составе этого семейства (Schlessmann, 2010). Вместе с тем, меризм цветка аралиевых варьирует в широких пределах: хотя пентамерный план строения цветка (иногда с димерным гинецеом) весьма обычен в этом семействе, сильная полимеризация андроцея и гинецея известна как минимум в четырех линиях эволюции семейства (Nuraliev et al., 2010). Данные о меризме цветка, размере плода, типе половой дифференциации, а также наличии/отсутствии межцветковой дихогамии были взяты из литературных источников, а также из наших собственных наблюдений.

Связь между наличием крупных плодов и андромоноэзией (показанная, например, для двух секций рода *Solanum* (Miller, Diggle, 2007)), не нашла подтверждения на нашем материале. Крупные плоды (от 15 мм в ширину) были отмечены у 15 видов, принадлежащих к родам *Plerandra*, *Polyscias* (подроды *Tetraplasandra* и *Indokingia*), *Osmoxylon*, *Trevesia*, а также к азиатской кладе *Schefflera*. У большинства из них (14 видов) укрупнение плода сопряжено с полимеризацией гинецея. Двенадцать из 15 крупноплодных видов гермафродитны. Лишь у одного вида (*Polyscias flynnii*) отмечено сочетание андромоноэзии и сравнительно крупных плодов (10-16 мм в диаметре), развивающихся из олигомерного гинецея (5 плодолистиков). Кроме того, андромоноэзия отмечена у трех крупноплодных видов *Plerandra*, имеющих полимерный гинецей.

Полимерия андроцея и гинецея, производная от их пентамерии, сопряжена у Araliaceae с гермафродитизмом и с отсутствием межцветковой протерандрии. Среди 19 видов из родов *Plerandra*, *Polyscias* (подрод *Tetraplasandra*), *Osmoxylon*, *Aralia*, *Trevesia*, а также из азиатской клады *Schefflera*, имеющих полимерные цветки с (почти) изомерными кругами андроцея и гинецея, только у одного вида (*Plerandra plerandroides*) отмечено сочетание андромоноэзии и межцветковой дихогамии. Утрата изомерии в результате увеличения числа тычинок в полимерных цветках характерна

для 25 видов из родов *Polyscias* и *Plerandra*. Андромоноэция отмечена у пяти из этих видов (*Polyscias flynnii* и четырех видов *Plerandra*), но ни у одного из них она не сочетается с межцветковой дихогамией.

Относительное увеличение числа тычинок может быть достигнуто не только путем увеличения числа тычинок, но и путем уменьшения числа плодолистиков вплоть до формирования (псевдо)мономерного гинецея. Гинецей с одним плодолистиком характерен для некоторых гермафродитных видов *Polyscias* из подродов *Arthrophyllum* (4 вида) и *Maralia* (2 вида), но иногда встречается также у *Osmoxylon micranthum*. В отличие от видов с полимерным андроцеом, виды с (псевдо)мономерным гинецеом (по крайней мере все изученные виды из подрода *Arthrophyllum* и как минимум один вид из подрода *Maralia*) характеризуются межцветковой дихогамией. Таким образом, при сокращении числа плодолистиков

Вместе с тем, наши данные подтверждают сопряженность андромоноэции с межцветковой дихогамией (Schlessmann, 2010), которая отмечена у 30 из 35 видов, имеющих мужские и обоеполые цветки. Исключением служат уже упомянутые *Polyscias flynnii* и четыре вида *Plerandra*. Следует заметить, что эти виды *Plerandra* характеризуются очень сильной полимерией андроцея из-за наличия большого числа кругов тычинок: у *P. pickeringii* число тычинок достигает 350-500. Вероятно, недоразвитие гинецея у этих видов *Plerandra* имеет место у цветков, раскрывающихся и созревающих позже, чем другие цветки в составе простых зонтиков. Переход к андромоноэции у них может быть связан с необходимостью увеличения пыльцевой продуктивности в связи с использованием пыльцы как аттрактанта для опылителей. Для проверки этой гипотезы, однако, требуются дополнительные наблюдения.

Таким образом, полученные результаты подтверждают наше предположение о том, что неизомерная полимеризация андроцея и гинецея у Araliaceae выступает как способ перераспределения ресурсов для выполнения женской (укрупнение плодов) и мужской (увеличение числа тычинок) функций. В отличие от андромоноэции, увеличение меризма андроцея и гинецея независимо от времени прохождения мужской и женской фазы у цветков в разных частях соцветия, т.е. от межцветковой дихогамии (чего нельзя сказать о случаях сокращения числа плодолистиков в олигомерных гинецеях). Вместе с тем, неизомерная полимеризация андроцея и гинецея не выступает как альтернатива андромоноэции: оба модуса могут сочетаться при необходимости увеличить число тычинок (пыльцевую продуктивность?) на одном растении.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 15-04-05836).

Список литературы

Демьянова Е.И. Антэкология. Пермь: Перм. гос. ун-т, 2010. 116 с.

Diggle P.K. Architectural effects on floral form and function: A review // Deep morphology: Toward a Renaissance of Morphology in Plant Systematics. Ruggell, Lichtenstein: Gantner, 2003. P. 63-80.

Miller J.S., Diggle P.K. Correlated evolution of fruit size and sexual expression in andromonoecious *Solanum* sections *Acanthophora* and *Lasiocarpa* (Solanaceae) // American Journal of Botany. 2007. Vol. 94. P. 1706-1715.

Nuraliev M.S., Oskolski A.A., Sokoloff D.D., Remizowa M.V. Flowers of Araliaceae: structural diversity, developmental and evolutionary aspects // Plant Diversity and Evolution. 2010. Vol. 128. P. 247-268.

Schlessmann M.A. Major events in the evolution of sexual systems in Apiales: ancestral andromonoecy abandoned // Plant Diversity and Evolution. 2010. Vol. 128. P. 233-245.

**ВСТРЕЧАЕМОСТЬ И ИНВАЗИОННАЯ АКТИВНОСТЬ ВИДОВ РОДА
ALCHEMILLA L. ЮЖНО-УРАЛЬСКОГО ЗАПОВЕДНИКА
(РЕСПУБЛИКА БАШКОРТОСТАН)**

Д.В. Пакина, А.В. Чкалов

Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет
им. Н.И. Лобачевского, Нижний Новгород, Россия
botanic5@yandex.ru

**AN OCCURENCE AND INVASIVE ACTIVITY OF *ALCHEMILLA*-SPECIES
IN THE YUZHNO-URALSKI RESERVE (BASHKORTOSTAN)**

D.V. Pakina, A.V. Chkalov

Поскольку род Манжетка — один из самых многочисленных родов мировой флоры, значительная часть видов которого является апомиктическими, изучение и характеристика их биологических особенностей связана с определёнными трудностями: видовую принадлежность представителей сложно установить в полевых условиях, поэтому исследования этого рода требуют значительное число гербарных сборов.

Несмотря на то, что род достаточно тщательно изучался на Южном Урале монографами рода (Юзепчук, 1955; Тихомиров, 1989), в ходе экспедиционных исследований, проведенных в июне 2016 г. на территории Южно-Уральского заповедника, были обнаружены новые виды манжеток для Республики Башкортостан, также были найдены новые местонахождения редких видов (неопубликованные данные). Таким образом, задача изучения разнообразия видов манжеток на этой территории по-прежнему актуальна. Южно-Уральский заповедник расположен в центральной, наиболее высокой и орографически сложной части Южного Урала. Поэтому нами предпринята попытка охарактеризовать ряд биологических свойств апомиктических видов манжеток на территории с такими разнообразными условиями.

Целью данной работы является характеристика встречаемости и инвазионной активности видов рода *Alchemilla* L. (Манжетка) на территории Южно-Уральского заповедника.

Задачи:

- выделить основные типы местообитаний, освоенных манжетками в Южно-Уральском заповеднике;
- оценить частоту встречаемости видов;
- охарактеризовать инвазионную активность видов;
- выявить приуроченность определенных видов манжеток к конкретным местообитаниям.

По результатам исследований, проведенных на территории заповедника, были выделены основные группы местообитаний, освоенных манжетками:

- 1) субальпийские луга;
- 2) среднегорные луга;
- 3) обочины дорог и придорожные луговины;
- 4) берега рек и ручьёв;
- 5) лесные поляны и опушки.

В первом столбце дан перечень видов с указанием частоты встречаемости. Одной звездочкой (*) отмечены очень редкие виды (отмечены менее, чем в 15% точек сбора), ** – редкие виды (отмечены менее, чем в 30% точек сбора), *** – виды со средней встречаемостью (отмечены менее, чем в 60% точек сбора), # – часто встречающиеся виды (отмечены в 60% и более точках сбора). Во втором столбце указаны местообитания (по выделенным типам местообитаний), в которых отмечен

каждый из видов. В третьем столбце обозначена инвазионная активность (способность к расселению) видов. Её мы оценивали, исходя из занимаемых видами местообитаний: способности вселяться в нарушенные местообитания, и разнообразия освоенных ими типов местообитаний. Буквой «В» обозначены виды, обладающие высокой инвазионной активностью (ими освоены как естественные типы местообитаний, так и нарушенные); «Н» – с низкой (отмечены в одном, притом ненарушенном типе местообитаний); «С» – со средней инвазионной активностью (отмечены только в нарушенных местообитаниях, но не в естественных, либо в нескольких естественных, но не в нарушенных).

Таблица 1

Встречаемость, экологические особенности и инвазионная активность видов

| Вид | Местообитания | Инвазионная активность |
|--------------------------------------|---------------|------------------------|
| <i>A. acutiloba</i> Opiz*** | 2, 3, 4 | В |
| <i>A. altaica</i> Juz.*** | 2, 3, 4 | В |
| <i>A. atrifolia</i> Zamelis # | 1, 2, 3, 4, 5 | В |
| <i>A. baltica</i> G. Sam. ex Juz.*** | 1, 2, 3 | В |
| <i>A. breviloba</i> H. Lindb.* | 2 | Н |
| <i>A. cinerascens</i> Juz.** | 2, 4, 5 | С |
| <i>A. conglobata</i> H. Lindb.** | 2, 3 | В |
| <i>A. crassicaulis</i> Juz.** | 1, 3 | В |
| <i>A. cymatophylla</i> Juz.** | 1, 3 | В |
| <i>A. devestiens</i> Juz.* | 2 | Н |
| <i>A. exsculpta</i> Juz.* | 2 | Н |
| <i>A. hyperborea</i> Juz.* | 1 | Н |
| <i>A. iremelica</i> Juz.** | 1, 2, 3 | В |
| <i>A. integribasis</i> Juz.* | 3 | С |
| <i>A. leiophylla</i> Juz. # | 1, 2, 3, 4, 5 | В |
| <i>A. lessingiana</i> Juz.** | 2, 3 | В |
| <i>A. longipes</i> Juz.** | 2, 5 | С |
| <i>A. macroclada</i> Juz.* | 2 | Н |
| <i>A. micans</i> Buser** | 2, 3, 4 | В |
| <i>A. monticola</i> Opiz** | 1, 2 | С |
| <i>A. oligantha</i> Juz.** | 1, 2 | С |
| <i>A. pseudocalycina</i> Juz.** | 2, 4 | С |
| <i>A. rhiphaea</i> Juz.* | 1 | Н |
| <i>A. rigescens</i> Juz. # | 2, 3, 4, 5 | В |
| <i>A. sarmatica</i> Juz.** | 1, 2, 4 | С |
| <i>A. semilunaris</i> Alechin* | 2 | Н |
| <i>A. schmakovii</i> Czkalov* | 2 | Н |
| <i>A. sibirica</i> Zamelis** | 2, 4 | С |
| <i>A. stellaris</i> Juz.* | 1 | Н |
| <i>A. strictissima</i> Juz.* | 2 | Н |
| <i>A. subcrenata</i> Buser* | 2 | Н |
| <i>A. submamillata</i> Juz.* | 2 | Н |
| <i>A. tichomirovii</i> Czkalov* | 2 | Н |

Примечание. Расшифровку обозначений см. в тексте.

Результаты анализа видового состава манжеток в различных типах местообитаний, их инвазионной активности и частоты встречаемости в заповеднике, представлены в табл. 1. В результате исследований мы установили, что во флоре Южно-

Уральского заповедника имеется небольшое количество (9%) часто встречающихся видов (*A. trifolia*, *A. leiophylla*, *A. rigescens*). С учетом того, что эти виды занимают достаточно большой диапазон местообитаний (см. табл. 1), они могут быть и массовыми (что подтверждается количеством этих представителей в сборах). В целом это можно связывать с их ценотической «выносливостью». Всего три представителя (9%) отнесены к видам со средней встречаемостью. Редкими можно считать 13 видов (39.5%), а очень редкими 14 видов (42.5%). Среди последних можно отметить восточно-европейские виды (*A. devestiens*, *A. semilunaris*, *A. schmakovii*, *A. stellaris*, *A. tichomirovii*), нередко встречающиеся на равнинах Восточной Европы и имеющие на Урале восточную границу своего ареала, в связи с чем их редкость вполне объяснима. Также обращают на себя внимание уральские виды, многие из которых с гораздо большей частотой отмечаются на Среднем Урале (Пакина, Чкалов, 2017): (*A. exsculpta*, *A. hyperborea*, *A. rhiphaea*, *A. submamillata*), – а здесь они редуют, т.е. в целом имеют довольно локальное распространение.

Говоря о приуроченности видов к местообитаниям следует отметить, что упомянутые выше ценотически выносливые виды обладают и более широким спектром освоенных местообитаний, и гораздо более обширными ареалами, проникая на равнины Восточной Европы и Западной Сибири (что является, конечно, взаимосвязанными явлениями). Характеризуя видовой состав в нарушенных местообитаниях, мы можем отметить, помимо упомянутых выше обыкновенно встречающихся видов, ряд широко распространенных (с евро-азиатским и северо-европейско-западно-сибирским ареалами) синантропных видов: *A. baltica*, *A. conglobata*, *A. cymatophylla*, *A. micans*. Также здесь наблюдаются уральские по происхождению виды (*A. iremelica*, *A. lessingiana*), вид же с преимущественно сибирским распространением (*A. integribasis*) отмечен только в нарушенных местообитаниях, что недвусмысленно свидетельствует о роли антропогенного фактора для его распространения. Наиболее специфичными (говоря только о выделенных нами) группами местообитаний для Урала следует считать субальпийские луга. Отмечаются здесь преимущественно уральские виды (например, *A. crassicaulis*, *A. iremelica*, *A. oligantha*), некоторые из них, например, *A. hyperborea* и *A. rhiphaea* строго к ним приурочены, что может свидетельствовать о значении высокогорных поясов для их миграции. Обнаружение здесь *A. sarmatica* и *A. cymatophylla*, видов с исключительно широкими ареалами, которые в данной флоре на удивление редки, могут также свидетельствовать об их миграции по высокогорьям, как и находка *A. stellaris*, мигрировавшей, правда, в противоположном направлении.

Наиболее дискуссионным является выделение нами групп видов по способности к инвазии. В целом, такую способность можно считать свойством вида (хотя известны случаи естественной и искусственной селекции, приведшие к возникновению инвазийных типов из прежде неинвазийных), иначе говоря, демонстрировавшаяся однажды видом высокая инвазионная активность тем самым относит его к видам с высокими инвазионными способностями. При этом можно различать инвазионную активность вида, как его способность к распространению в конкретных условиях, и инвазионные способности, как свойство вида. Полноценному проявлению его способностей могут препятствовать: 1) исторические причины – позднее время вселения (т.е. наличие к тому конкретному моменту режима «ценотической замкнутости», в связи с чем для оценки инвазионных способностей особое значение приобретают нарушенные местообитания); 2) отсутствие подходящих местообитаний; 3) присутствие близких экологически видов-конкурентов. Несовпадение инвазионной активности и способностей вида может служить способом выявления скрытых факторов. В данной флоре обращает на себя внимание относительно низкая активность

широко распространённых синантропных *A. monticola* и *A. subcrenata*, что подчёркивает слабую нарушенность растительного покрова изучаемой территории. Данным исследованием выявлены высокие инвазионные способности *A. trifolia*, *A. leiophylla*, *A. rigescens*. Отсутствие при этом *A. leiophylla* в Западной Сибири (в отличие от двух других видов) может свидетельствовать о позднем проникновении её в данную флору, т.е. возникновением первоначально в Среднем Поволжье (Чкалов, Воротников, 2009). Низкая инвазионная активность *A. hyperborea* и *A. rhiphaea* в противоположность Среднему Уралу говорит об очень позднем времени проникновения их в данную флору, что позволяет считать их достаточно молодыми видами.

Список литературы

- Пакина Д.В., Чкалов А.В. Род *Alchemilla* L. (*Rosaceae*) во флоре Висимского заповедника (Свердловская область) // Бюллетень Брянского отделения РБО. 2017. №1 (9). С. 8-12.
- Тихомиров В.Н. *Alchemilla* L. – Манжетка // Определитель высших растений Башкирской АССР. Сем. Brassicaceae – Asteraceae. М.: Наука, 1989. С. 76-85.
- Чкалов А.В., Воротников В.П. Опыт выделения флорогенетических групп манжеток (*Alchemilla* L., *Rosaceae*) Центральной России // Ботанический журнал. 2009. Т. 94, №9. С. 1279-1294.
- Юзепчук С.В. Новые виды и список манжеток Уральской флоры // Ботанические материалы из гербария БИН АН СССР. 1955. Л.Т. 17. С. 242-259.

ИНВАЗИОННЫЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ НА ТЕРРИТОРИИ ООПТ В БРЯНСКОЙ ОБЛАСТИ

Н. Н. Панасенко

Брянский государственный университет, Брянск, Россия, panasenkobot@yandex.ru

INVASION SPECIES OF PLANTS IN THE TERRITORY OF SPNA IN BRYANSK REGION

N.N. Panasenکو

Изучение инвазионных процессов на территории ООПТ представляет особый интерес, так как, большинство инвазий связано с нарушениями растительного покрова, в связи, с чем интересно рассмотреть характер инвазионных процессов на особо охраняемых природных территориях, где влияние человека часто минимально.

Материалы о распространении 24 инвазионных видов растений собраны во время флористических и геоботанических исследований в 2008-2017 гг. на территории 23 ООПТ, расположенных в Брянской области: «Заповедник Брянский Лес», «Заказник Клетнянский», «Заказник Карачевский», «Овраги Верхний и Нижний Судки», «Роща Соловьи», «Озеро Круглое и партизанский лес», «Орловские дворики», «Хотылево», «Куява», «Бечино», «Дюнные всхолмления», «Галое болото», «Меловицкие склоны», «Болото Рыжуха», «Ревны», «Шумовец», «Марковские горы», «Зеленинский лес», «Неруссо-Севный», «Старинный парк в Ляличах», «Озеро Солька», «Соколий бор», «Узровские дубы».

В таблице приведены сведения о встречаемости заносных растений на территории ООПТ и их суммарные маршрутные баллы активности. Маршрутные баллы активности приводятся по следующей шкале:

- вид отмечен на маршруте в антропогенных местообитаниях: редко (1 балл), изредка (2), нередко (3), часто (4);

Встречаемость инвазионных видов растений на территории ООПТ

| Виды растений | Суммарные маршрутные баллы активности на территории ООПТ | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | СА |
|------------------------------|--|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|------|----|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 | |
| <i>Acer negundo</i> | 16 | 31 | 32 | 38 | 36 | 15 | 5 | 34 | 2 | 16 | 18 | 1 | | | 24 | 2 | 44 | 25 | 14 | 6 | 15 | 15 | | |
| <i>Acorus calamus</i> | 13 | 17 | | | 17 | | | | | | | 13 | | | | | | | 13 | | | | | |
| <i>Amelanchier spicata</i> | 1 | 13 | | 1 | | 13 | | | | 18 | 13 | 13 | | | | | | | | | | | | |
| <i>Aster x salignus</i> | 1 | 2 | | 19 | 17 | | | | | | | | | | 9 | | | | | | | 1 | | |
| <i>Bidens frondosa</i> | 31 | 16 | 8 | 12 | 44 | | | 17 | 13 | 14 | 1 | | 13 | 2 | 2 | 13 | 14 | | 14 | | 16 | 16 | 14 | |
| <i>Echinocystis lobata</i> | 32 | 16 | 16 | 16 | 22 | | | 14 | 14 | 14 | | | 10 | | 13 | 13 | 14 | 13 | 33 | | 13 | 14 | 14 | |
| <i>Eragrostis albensis</i> | 2 | 2 | 1 | 1 | 1 | | | 17 | | | | | | | | | | | 13 | | 1 | 13 | | |
| <i>Erigeron canadensis</i> | 17 | 24 | 24 | 18 | 25 | 9 | 13 | 16 | 24 | 15 | 17 | 3 | 24 | 7 | 15 | 9 | 15 | 15 | 14 | 9 | 22 | 22 | 17 | |
| <i>Erigeron annuus</i> | 17 | 33 | 33 | 19 | 28 | 21 | 14 | 19 | 24 | 16 | 25 | 14 | 24 | 7 | 16 | 21 | 16 | 16 | 15 | 23 | 23 | 23 | 18 | |
| <i>Festuca arundinacea</i> | 2 | 3 | 2 | 2 | | | | 2 | | | | 1 | 1 | | | 1 | 2 | 9 | | | | | 1 | |
| <i>Heracleum sosnowskyi</i> | | | 1 | | 1 | | | 9 | | | | | 13 | | | | | 1 | | | | | | |
| <i>Impatiens grandiflora</i> | 1 | | | 21 | 9 | | | | | | | | | | | | | | | | | | 5 | |
| <i>Impatiens parviflora</i> | 2 | | 1 | 16 | 31 | | | 5 | 1 | | | | | | 5 | | | | | 6 | | | 8,4 | |
| <i>Juncus tenuis</i> | 1 | 2 | 3 | 2 | 3 | | | 2 | 2 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | | 1 | 1 | 2 | 2 | 2 | 1,7 | |
| <i>Lupinus polyphyllus</i> | 1 | 2 | | 1 | 1 | 1 | | 1 | | | | | 17 | | | | | | | | | | 3,4 | |
| <i>Oenothera biennis</i> | 16 | 24 | 15 | 1 | 16 | 8 | | 14 | 8 | 2 | 14 | 7 | 5 | 7 | 7 | 7 | 2 | 7 | 14 | 2 | 8 | 8 | 16 | |
| <i>Oenothera rubricaulis</i> | 7 | | | | 16 | | | | | 1 | 14 | | | | | | 1 | 1 | | | | | 13 | |
| <i>Robinia pseudoacacia</i> | 1 | 2 | 1 | 10 | | | | | | | | | | | 2 | | | | | | | | 3,2 | |
| <i>Salix fragilis</i> | 1 | 1 | 2 | 18 | 2 | | | 2 | | | 13 | 13 | | | 13 | | 2 | 17 | | 14 | | 13 | 8,9 | |
| <i>Sambucus racemosa</i> | 1 | 13 | | | | | | 13 | 5 | | 13 | 5 | | | | | | | | 13 | | | 9 | |
| <i>Solidago gigantea</i> | | | 9 | 9 | | | | 1 | | | | | | | | | | | | | | | 6,3 | |
| <i>Solidago canadensis</i> | 2 | 17 | 40 | 34 | 2 | | | 35 | | | | | 13 | | | 1 | 1 | | | | 7 | | 15,2 | |
| <i>Xanthium album</i> | 31 | | | 1 | 13 | | | 17 | | | | | | | | 1 | | | 31 | | | | 15,6 | |
| <i>Zizania latifolia</i> | | | | | | | | | | | 19 | | | | | | | | | | | | 19 | |

Условные обозначения: 1. Заповедник Брянский Лес; 2. Заказник Клетнянский; 3. Заказник Карачевский; 4. Овраги Верхний и Нижний Судки; 5. Роща Соловьи; 6. Озеро Круглое и партизанский лес; 7. Орловские дворики; 8. Хотылево; 9. Куява; 10. Бечино; 11. Дронные всхолмления; 12. Галое болото; 13. Меловицкие склоны; 14. Болото Рыжуха; 15. Ревны; 16. Шумовец; 17. Марковские горы; 18. Зеленинский лес; 19. Неруссо-Северный; 20. Старинный парк в Лялчихах; 21. Озеро Солька; 22. Соколий бор; 23. Узрелые дубы. СА – средняя активность.

- вид отмечен на маршруте в полуестественных сообществах, где встречается с невысоким обилием: редко (5), изредка (6), нередко (7), часто (8);

- вид отмечен на маршруте в полуестественных сообществах, где доминирует: редко (9 балл), изредка (10), нередко (11), часто (12).

- вид отмечен на маршруте в естественных сообществах, где встречается с невысоким обилием: редко (13), изредка (14), нередко (15), часто (16).

- вид отмечен на маршруте в естественных сообществах, где доминирует: редко (17 балл), изредка (18), нередко (19), часто (20). Если вид встречается в разнообразных местообитаниях баллы суммируются.

На территории всех ООПТ отмечены только *Erigeron annuus* и *E. canadensis*, часто встречались *Oenothera biennis* (22 ООПТ), *Acer negundo* (20), *Juncus tenuis* (20), *Bidens frondosa* (18), *Echinocystis lobata* (17), причем у всех этих видов, кроме *Juncus tenuis*, высокий средний маршрутный балл активности.

Максимальное число инвазионных видов отмечено на территории памятников природы в г. Брянске: «Овраги Верхний и Нижний Судки» (19), «Роща Соловьи» (18 видов). Для ООПТ с большой площадью и заброшенными и жилыми населенными пунктами («Заповедник Брянский Лес» (16 видов), «Заказник Клетнянский» (19), «Заказник Карачевский» (15) также отмечено большое число заносных видов.

Juncus tenuis, *Festuca arundinacea*, *Eragrostis albensis*, *Impatiens parviflora* распространяются вдоль дорог и их внедрения в естественные сообщества единичны. Распространение *Salix fragilis*, *Robinia pseudoacacia*, *Aster* × *salignus*, как правило, ограничено местами произрастания в населенных пунктах.

Bidens frondosa, *Erigeron annuus*, *E. canadensis*, *Echinocystis lobata*, *Oenothera biennis*, *Xanthium albinum* нашли «свои экониши» и «де факто» являются компонентами естественных сообществ и их натурализация на территории региона практически завершена.

К наиболее опасным биологическим загрязнителям территорий изученных ООПТ можно отнести *Solidago canadensis*. За последние десятилетия золотарник канадский успешно распространяется вдоль линейных магистралей и по залежам. Высокая семенная продуктивность, хорошая всхожесть семян, широкая экологическая амплитуда и конкурентоспособность способствует внедрению золотарника в разнообразные природные сообщества и их преобразование. Так на территории г. Брянска инвазия *Solidago canadensis* существенно изменила облик, флористический состав и структуру сообществ на склонах балок Верхний и Нижний Судки.

Из естественных местообитаний наиболее инвазибельны биотопы речных долин: прирусловые валы, береговые обрывы, отмели. Так на территории заповедника «Брянский Лес» наибольшее число инвазий зарегистрировано в пойме р. Нерусса, по обрывистым берегам, отмелям и пойменным лугам. Речные отмели и обрывы представляют экологический коридор для распространения и внедрения в растительные сообщества адвентивных видов: *Acer negundo*, *Bidens frondosa*, *Erigeron annuus*, *E. canadensis*, *Oenothera biennis*, *Xanthium albinum*. На лугах *Bidens frondosa*, *Erigeron annuus*, *E. canadensis* приурочены к участкам с нарушенной дерниной.

В лесных сообщества инвазии минимальны, в пойменных широколиственных лесах на пороях кабанов отмечена *Bidens frondosa*, по антропогенным нарушениям вдоль тропинок и вблизи дорог встречается *Impatiens parviflora*. В березняках встречается *Lupinus polyphyllus*, *Solidago canadensis*, *Erigeron annuus*. В сосняках изредка встречается *Amelanchier spicata* и *Sambucus racemosa*, по вывалам произрастает *Erigeron canadensis*.

Внедрение заносных растений в естественные сообщества связано с нарушениями растительного покрова. Антропогенные нарушения: противопожарные

полосы, кострища, ЛЭП, дороги и тропинки. Зоогенные нарушения: сбины от копыт косуль и кабанов, порои кабанов, лисиц, тропы бобров, песчаные муравейники. Естественные нарушения: аллювиальные отложения, береговая и оползневая эрозия, вывалы деревьев.

Успешность инвазии определяется интенсивностью заноса диаспор, особенностями размножения, конкурентноспособностью и экологической амплитудой вида-вселенца.

Исследование выполнено при поддержке гранта РФФИ № 16-54-00036.

**ЗАВИСИМОСТЬ ИНТЕНСИВНОСТИ ФОТОСИНТЕЗА *LAURUS NOBILIS* L.
ОТ ФАКТОРОВ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ (ТВ, I-ФАР, ДВОЗ.), ТЕМПЕРАТУРЫ
ЛИСТЬЕВ, ТРАНСПИРАЦИИ И ИХ ИЗМЕНЕНИЕ В ХОДЕ ВЕГЕТАЦИИ
В УСЛОВИЯХ ЮБК**

**А.В. Паштецкий, Ю.В. Плугатарь, О.А. Ильницкий, С.П. Корсакова,
М.С. Ковалев, А.Т. Гиль**

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН, Ялта,
Республика Крым, РФ, *pashteckiy@gmail.com*

**DEPENDENCE OF A PHOTOSYNTHESIS INTENSITY *LAURUS NOBILIS* L.
FROM ENVIRONMENTAL FACTORS (TA, I-FAR, PA), LEAVES'
TEMPERATURE, TRANSPIRATION AND THEIR CHANGE DURING A
VEGETATION PERIOD
IN THE CONDITIONS OF THE SOUTHERN COAST OF THE CRIMEA**

**A.V. Pashtetsky, Y.V. Plugatar, O.A. Ilnitsky, S.P. Korsakova,
M.S. Kovalyov, A.T. Gil**

Физиологические процессы в растении протекают при совместном воздействии большого количества внешних факторов. Для выявления зависимостей интенсивности фотосинтеза изучаемых видов от основных факторов внешней среды (Тв.°С, Тл. °С – температура воздуха и листа соответственно; I-ФАР, мкмоль/м²*с – фотосинтетически активная радиация; Дв, кПа – дефицит влажности воздуха), а также интенсивности транспирации – Е, мг/м²*с нами была проведена серия опытов в условиях открытого грунта с регистрацией этих параметров.

Результаты наших исследований на *Laurus nobilis* L. дают возможность получить численные коэффициенты нелинейных регрессионных уравнений взаимосвязей (моделей) величины нетто-фотосинтеза с основными факторами внешней среды (освещенностью и температурой воздуха, дефицитом влажности воздуха), а также температурой и транспирацией листа, учитывая действие и взаимодействие этих факторов (Ильницкий 2016).

СО₂-газообмен является функцией отклика на воздействие вышеуказанных факторов. Поверхности функции отклика Pn, построенные в координатах XYZ, и 10 проекций срезов этой поверхности плоскостями, перпендикулярными оси Z позволяют для каждой допустимой комбинации перечисленных выше факторов получить соответствующую этому сочетанию величину фотосинтеза. Наибольший интерес представляет последний срез, выше которого располагается примерно 10% наблюдений в этой области, ограниченной линией проекции среза. Эта область называется зоной оптимума (Дроздов 2003; Дроздов 1995; Larcher 2003), в нее попадают точки, имеющие значения более 90% от максимального фотосинтеза. Анализ рассчитанных уравнений

позволил определить условия и уровни потенциальных максимумов и границы областей оптимумов фотосинтеза. На рис. 1. показана поверхность квадратичной функции $P_n=f(I, T, D)$ и контуры срезов на плоскости. Контур верхнего среза показывает свето-температурные условия потенциальных максимумов и границ оптимумов фотосинтеза $P_n=f(I, T)$. Из рис.1А (левая сторона графика) видно, что оптимум фотосинтеза в августе находится при температуре воздуха 18-25°C и $I= 900-1800$ мкмоль/м²*с. Он достигал $P_n= 9,5-11$ мкмоль/м²*с.

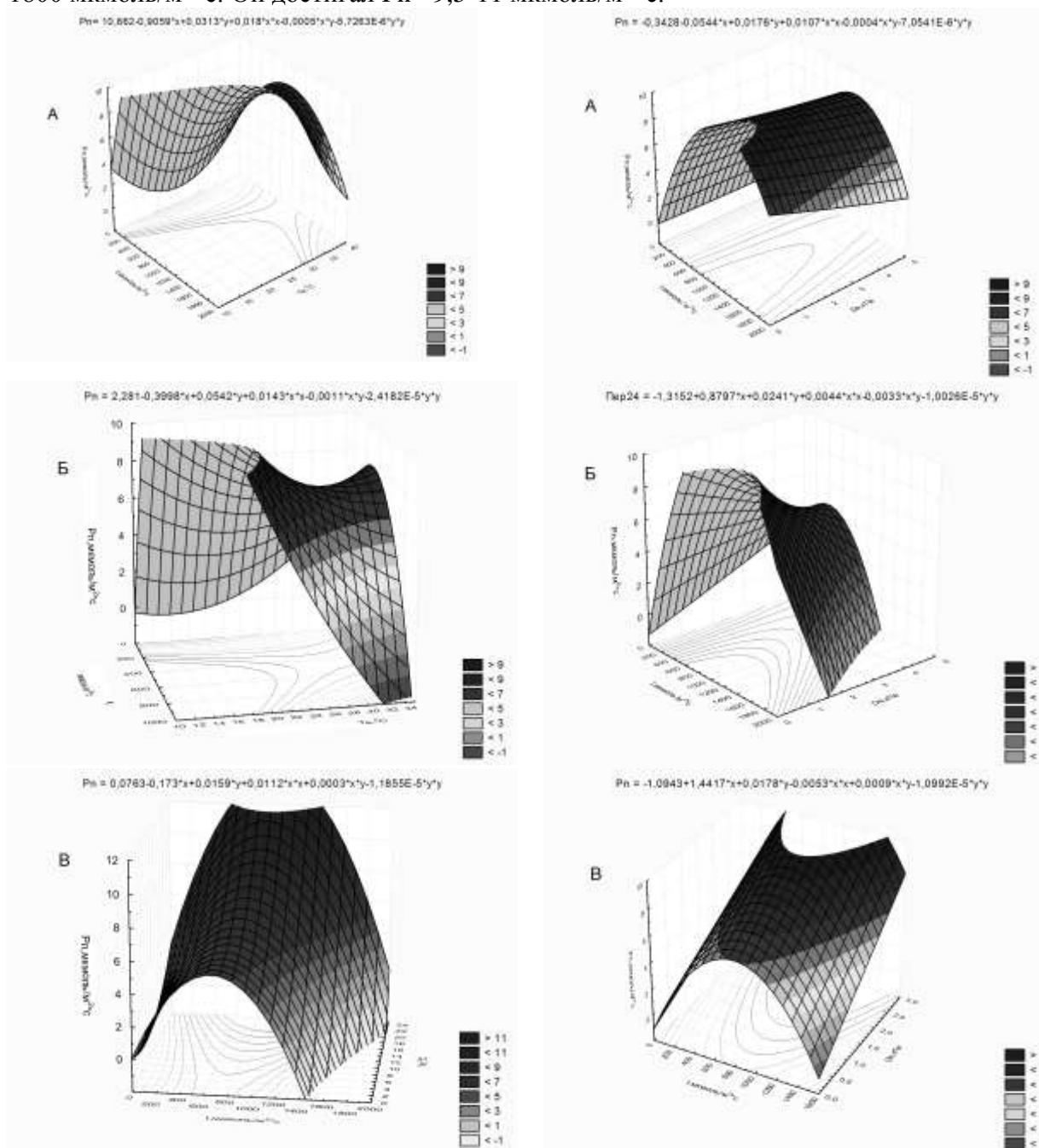


Рис. 1. Поверхность квадратичной функции $P_n=f(I, T, D)$ – графики слева и $P_n=f(I, D, T)$ – графики справа, где: А – август, Б – сентябрь, В – октябрь месяцы и контуры срезов на плоскости Тв-И, Дв-И. Вверху графика – численные коэффициенты нелинейных регрессионных уравнений этих зависимостей (моделей)

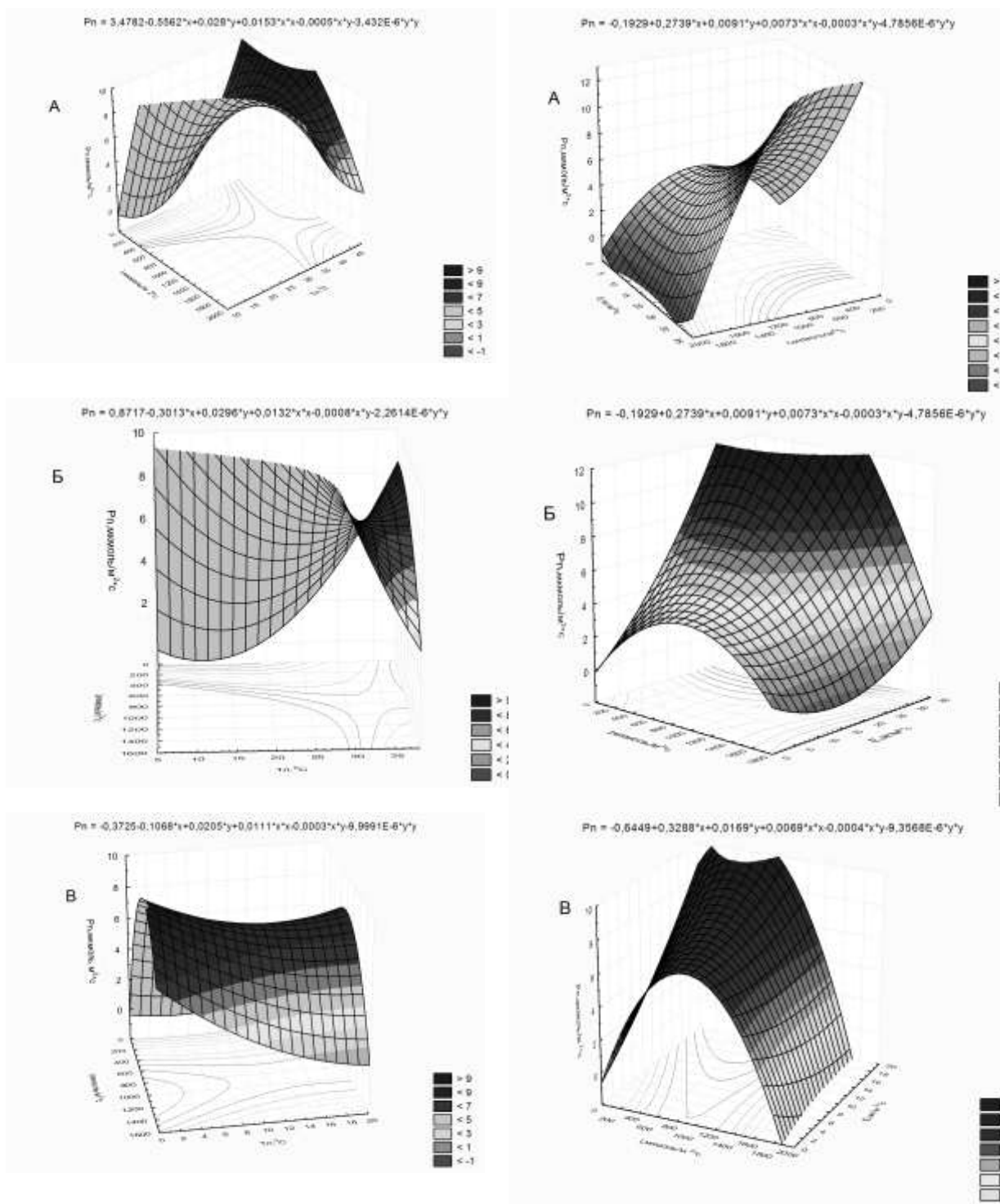


Рис. 2. Поверхность квадратичной функции $P_n=f(I, T_{л})$ – графики слева и $P_n=f(I, E_{л})$ – графики справа, где: А – август, Б – сентябрь, В – октябрь месяцы и контуры срезов на плоскости $T_{л}-I$, $E_{л}-I$. Вверху графика – численные коэффициенты нелинейных регрессионных уравнений этих зависимостей (моделей).

В сентябре (рис.1Б) эти значения равнялись: $T_{в}=19-24^{\circ}\text{C}$, $I=700-1600$ $\text{мкмоль}/\text{м}^2 \cdot \text{с}$, $P_n=8-10$ $\text{мкмоль}/\text{м}^2 \cdot \text{с}$ соответственно.

В октябре (рис.1В) – $T_{в}=13-21^{\circ}\text{C}$, $I=400-1200$ $\text{мкмоль}/\text{м}^2 \cdot \text{с}$, $P_n=7,5-10$ $\text{мкмоль}/\text{м}^2 \cdot \text{с}$.

Анализ этих результатов показывает, что по мере изменения периода вегетации растения с августа по октябрь, климатических условий, старения листьев изменяются и

температурно-световые оптимумы интенсивности фотосинтеза (см. выше).

Зависимости $P_n=f(I, D)$ за тот же период вегетации показаны с правой стороны графика. Оптимум фотосинтеза в августе (рис. 1А) находится при $D_v=0,13-1,3$ кПа, $I=700-1800$ мкмоль/м²*с и составляет $P_n= 8-11$ мкмоль/м²*с.

В сентябре (рис. 1Б) эти параметры равны: $D_v=0,95-1,4$ кПа, $I=600-1900$ мкмоль/м²*с, $P_n= 8-9,5$ мкмоль/м²*с.

В октябре (рис. 1В) – $D_v=1,15-2,1$ кПа, $I=450-1200$ мкмоль/м²*с, $P_n= 7-9$ мкмоль/м²*с.

Изменение оптимумов зависимости $P_n=f(I, D)$ объясняется теми же причинами: изменением периода вегетации растения с августа по октябрь, климатических условий, старением листьев.

На рис. 2 показана поверхность квадратичной функции $P_n=f(I, T_l, E_l)$ и контуры срезов на плоскости. Контур верхнего среза показывает условия потенциальных максимумов и границ оптимумов фотосинтеза $P_n=f(I, T_l)$. Из рис. 1А (левая сторона графика) видно, что оптимум фотосинтеза в августе находится при температуре листа $21-27^\circ\text{C}$, $I= 900-1600$ мкмоль/м²*с и достигает $P_n=10-11$ мкмоль/м²*с.

В сентябре (рис. 2Б) эти значения составляли: $T_l=20-26^\circ\text{C}$, $I=750-350$ мкмоль/м²*с,

$P_n=9-10$ мкмоль/м²*с соответственно.

В октябре (рис. 2В) – $T_l=17-20^\circ\text{C}$, $I=700-1000$ мкмоль/м²*с, $P_n= 8-9$ мкмоль/м²*с.

Температура листа играет важную роль во многих процессах, происходящих в листьях растения.

Для различных видов растений существует некоторое генетически детерминированное критическое значение этого параметра. Было показано, что *Laurus nobilis* L. обладает высоким потенциалом фотосинтеза для акклиматизации к повышенной температуре восточных средиземноморских экосистем при условии, что вода остается фотосинтетически активной во время сухого сезона (Badger 1982).

Анализ результатов наших исследований показал (рис. 2А слева), что для *Laurus nobilis* L. критической является температура 32°C .

Важную роль во многих процессах, происходящих в листьях растения, играет транспирация. Нами проведена серия опытов, позволяющих найти зависимости между различными факторами внешней среды и транспирацией, а также определить оптимумы на протяжении периода вегетации. На рис. 2А. справа показана поверхность квадратичной функции $P_n=f(I, E_l)$ и контуры срезов на плоскости в августе. При $E_l=25-30$ мг/(м²*с), $I=500-1600$ мкмоль/м²*с он равнялся $P_n= 10-12$ мкмоль/м²*с.

В сентябре (рис. 2Б) эти значения равнялись: $E_l=22-28$ мг/м²*с, $I=400-1000$ мкмоль/м²*с, $P_n= 9-11$ мкмоль/м²*с соответственно.

В октябре (рис. 2В) – $E_l=14-18$ мг/м²*с, $I=450-900$ мкмоль/м²*с, $P_n= 8-9,5$ мкмоль/м²*с.

Анализ результатов измерений (Таблица 1) показывает, что оптимальное значение P_n за время август-октябрь уменьшилось на 21%. При этом оптимальное значение интенсивности транспирации за это время уменьшилось на 40%, температуры воздуха

(T_v) – на 16%, дефицита влажности воздуха (D_v) – на 87,14%, температуры листа (T_l) – на 26% и освещенности ФАР (I) – на 17,8%.

Проведенные исследования подтверждают причины этих изменений: изменение фаз вегетации растения, климатических условий, старения листьев, что приводят к изменению температурно-световых оптимумов интенсивности фотосинтеза.

Анализ полученных результатов показывает, что по мере изменения фаз вегетации растения с августа по октябрь, климатических условий, старения листьев

изменяются и температурно-световые оптимумы интенсивности фотосинтеза (см. Таблицу).

Таблица 1

Динамика изменения оптимумов нетто-фотосинтеза, транспирации, температуры листа и факторов внешней среды на протяжении периода вегетации (август-октябрь 2016)

| Измеряемый параметр, единица измерения | Время измерения, дата | | |
|---|-----------------------|-----------------|----------------|
| | Август, 09-13 | Сентябрь, 12-16 | Октябрь, 25-27 |
| Тв, °С | 18-25 | 19-24 | 13-21 |
| Дв, кПа | 0,15-1,3 | 0,95-1,4 | 1,15-2,1 |
| I, мкмоль/м ² *с | 900-1800 | 750-1600 | 450-1300 |
| Тл, °С | 21-27 | 20-26 | 17-20 |
| Ел, мг/м ² *с | 25-30 | 22-28 | 13-18 |
| Рп, мкмоль/м ² *с | 9,5-12 | 9-10 | 8,5-9,5 |

Для различных видов растений существует некоторое генетически детерминированное критическое значение оптимальной температуры фотосинтеза. Было показано, что *Laurus nobilis* L. обладает высоким потенциалом фотосинтеза для акклиматизации к повышенной температуре. При температуре воздуха выше оптимальной интенсивность фотосинтеза резко падает. Анализ результатов наших исследований показал, что для *Laurus nobilis* L. она равна 32°С.

Исследованиями установлено, что оптимальное для прохождения физиологических процессов в растении значение Рп за период август-октябрь уменьшилось на 51,73%. При этом, оптимальное значение интенсивности транспирации за это время уменьшилось на 78%, температуры воздуха – на 17%, дефицита влажности воздуха – на 89,14%, температуры листа – на 28,58% и освещенности ФАР I – на 31,58%.

Список литературы

- Дроздов С.Н., Курец В.К. Некоторые аспекты экологической физиологии растений.- Петрозаводск: ПетрГУ, 2003. 172 с.
- Дроздов С.Н., Попов Э.Г., Курец В.К. и др. Влияние света и температуры на нетто-фотосинтез и дыхание *Betula pendula* var. *pendula* и *Betula pendula* var. *carelica* (Betulaceae) // Ботан. журн. 1995.- Т. 80, No 3.- С. 60–64.
- Ильницкий О.А., Плугатарь Ю.В., Корсакова С.П., Ковалев М.С., Паиштецкий А.В. Зависимость засухоустойчивости *Nerium oleander* L. от факторов внешней среды в условиях Южного берега Крыма // Труды Никитского ботанического сада. 2016. Т. 142. С. 139-149.
- Badger M.R., Björkman O., Armond P.A. An analysis of photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants: temperature acclimation in the desert evergreen *Nerium oleander* L. / Plant Cell Environ. 1982. Vol. 5. P. 85-99.
- Larcher W. Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups / Heidelberg: Springer-Verlag, 2003. 506 p.

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ МИНЕРАЛЬНЫХ ОСТРОВОВ СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ЗАПОВЕДНИКА ПОЛИСТОВСКИЙ

Е.А. Петрова¹, О.В. Галанина^{1,2}, Д.А. Вальцев³

¹Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия,
petrova.a.ea@gmail.com

²Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия,
OGalanina@binran.ru

³Полистовский государственный природный заповедник, Бежаницы, Россия

MINERAL ISLANDS VEGETATION OF THE NORTHERN PART OF POLISTOVSKY NATURE RESERVE

E.A. Petrova, O.V. Galanina, D.A. Valtsev

Одной из особенностей таких обширных болотных систем как Полистовско-Ловатская является наличие на ее территории островов – участков минерального грунта с лесной растительностью и окруженных болотными участками. Минеральные внутриболотные острова представляют собой зону контакта леса и болота, где активно проявляются процессы заболачивания. Вопрос о взаимоотношениях леса и болота давно интересует болотоведов, однако непосредственно минеральным болотным островам в литературе уделяется крайне незначительное внимание.

И. Д. Богдановская-Гиенэф (1969) описывает некоторые острова Полистовско-Ловатской болотной системы как «курганообразные песчаные холмы, разбросанные поодиночке среди равнины». Д. Майков (Мауков, 2005) характеризует историю природопользования и современное состояние растительности минеральных островов Рдейского заповедника, созданного для охраны северо-восточной и восточной частей системы.

Исследования проводились в июне 2017 г. в Полистовском заповеднике (Псковская область), охватывающем западную часть Полистовско-Ловатской болотной системы. В ходе работ было обследовано 9 минеральных островов, расположенных в северной части заповедника, к северо-востоку от Ратчинской возвышенности. Для изучения растительного покрова островов выполнялись геоботанические описания, составлялись списки флоры. Были заложены и описаны почвенные разрезы, отобраны проб почв.

На изученной нами территории встречаются как небольшие низкие, уплощенные островки без выраженного микрорельефа (о-ва Круглый, Горбатый, Волков, Безымянный-1), так и чуть более крупные и высокие острова, возвышающиеся над плоской поверхностью окружающих болотных пространств (о-ва Криман, Хвощевик, Тёмный).

Растительный покров описанных на минеральных островах сообществ разнообразен. На плоских островах и пониженных краевых участках выпуклых островов могут встречаться как сосновые сообщества, так и сообщества с неоднородным древостоем с участием *Populus tremula*, *Picea fennica*, *Alnus glutinosa*, *Quercus robur*. В приподнятых частях островов – «грив» древостой представлен *Pinus sylvestris*, *Populus tremula*, *Quercus robur*. Также встречается *Tilia cordata*, редко входящая в древесный ярус, однако образующая иногда густой подлесок (о-ва Тёмный, Криман). Для кустарникового яруса характерен *Juniperus communis*, образующий иногда обильные насаждения и достигающий 6 м, а также *Rosa sp.* Также отмечена *Salix aurita*, по периферии окружающая острова.

Для травяно-кустарникового яруса (ТКЯ) пониженных плоских участков островов характерен *Phragmites australis*, *Calamagrostis canescens*, *Equisetum palustre*, *E.*

hyemale. Заметим, что остров Хвощевик назван так не случайно, на нем произрастают плотные заросли хвоща зимующего.

В сосновых сообществах также присутствуют кустарнички (*Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*). Моховый покров представлен как зелеными, так и сфагновыми мхами. В ТКЯ возвышенных островов (о. Криман и о.Хвощевик) преобладают *Lathyrus vernus*, *Calamagrostis arundinacea*, *Rubus saxatilis*, *Pteridium aquilinum*. Здесь моховый покров представлен зелеными мхами и занимает незначительную площадь, располагаясь на пристволовых повышениях и в окраинных частях островов.

Некоторые из исследованных минеральных островов подвергались различным нарушениям как зоогенного (о-в Хвощевик), так и антропогенного характера (о-ва Криман, Темненький, Волков).

Наиболее богатым по числу зарегистрированных видов растений явилось березово-сосновое хвощово-кустарничково-зеленомошное сообщество, описанное на о-ве Хвощевик (53 вида). Остров довольно высокий, на нем отмечены многочисленные ямы и норы барсука. Богатством видового состава характеризуется осиново-вейниково-хвощовое сообщество с елью во 2-м ярусе и обильным можжевельником на о. Волков (48 видов). Данный остров плоский, заболачивающийся, также имеет признаки нарушений. Сомкнутость древостоя на этих островах неравномерная, не превышает 0,2.

Наиболее бедные по видовому составу сообщества встречены на островах Темненький (26 видов) и Криман (21 вид). Древостой здесь характеризуется большей сомкнутостью – от 0,4 (Темненький) до 0,7 (Криман).

На болотных островах были найдены орхидные. Крупная популяция тайника овального (*Listera ovata*) произрастает на о-ве Горбатый, а популяция любки двулистной (*Platanthera bifolia*) – на о-в Криман. Вблизи о-ва Круглый на осоково-сфагновом участке болота встречен пальчатокоренник (*Dactylorhiza* sp.). На о-ве Темненький был обнаружен Петров крест чешуйчатый (*Lathraea squamaria*), занесенный в Красную книгу Псковской области.

В целом, можно отметить, что низкие и плоские небольшие островки подвергаются интенсивным процессам заболачивания. Из древостоя происходит выпадение крупных деревьев – дуба и осины; по периферийным частям островов наблюдается формирование древесного яруса из ольхи черной. Границы острова и болота на таких островах достаточно размыты, наблюдается внедрение в состав сообществ сфагновых мхов (*Sphagnum squarrosum*, *Sph. riparium*, *Sph. fimbriatum*), болотных кустарничков (*Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*), осок (*Carex nigra*, *C. globularis*, *C. lasiocarpa*) и пушицы (*Eriophorum vaginatum*). Иная ситуация на более крупных островах. Здесь растительные сообщества находятся в более стабильном состоянии, чему способствует возвышенный рельеф, препятствующий заболачиванию окраинных частей и экспансии сфагнов.

Список литературы

- Богдановская-Гиенэф И.Д. Закономерности формирования сфагновых болот верхового типа на примере Полистовско-Ловатского болотного массива. Л., 1969. 190 с.
- Maykov D. Inside Mires: The Nature and Current Status of Mineral Inner-mire Islands in Rdeysky Nature Reserve in Western Russia / Sketches of Russian Mires. Stapfia 85, zugleich Kataloge der OÖ. Landesmuseen Neue Serie 35. 2005. P. 313-321.

О ЖИЗНЕННОЙ ФОРМЕ ВЬЮНКА ПОЛЕВОГО

Л.В. Петухова, Е.Н. Степанова

Тверской государственный университет, Тверь, Россия,
Petukhova.LV@tversu.ru, Stepanova.EN@tversu.ru

О ЖИЗНЕННОЙ ФОРМЕ ВЬЮНКА ПОЛЕВОГО

L.V. Petukhova, E.N. Stepanova

Вьюнок полевой (*Convolvulus arvensis* L, сем. *Convolvulaceae*Juss.) широко распространенный сорняк, которому посвящено достаточно много исследований, касающихся, прежде всего, разработки методов по борьбе с ним (Протасова и др., 2009; Стецов и др., 2012 и др.). Несмотря на известность растения, жизненная форма растения до сей поры четко не определена. Большинство исследователей относят вьюнок к корнеотпрысковым (Жизнь растений, 1981). Отмечается, что главный корень углубляется в почву до 2 – 6 м и дает изгибающиеся горизонтальные корни, на которых развиваются почки, дающие начало новым побегам (корнеотпрыскам)» (Воробьев и др., 1972; Стецов и др., 2012). Часто приводятся рисунки, которые не могут служить доказательством приводимой характеристики, так как содержат ошибки.

В определителе М.И. Нейштадта (1963) читаем: «вьюнок обладает ветвистым подземным корневищем, достигающим 35 см длины. От него отходят далеко вглубь длинные боковые корни». Понятно, что такое описание ничуть не определяет, какая же жизненная форма характерна для этого растения.

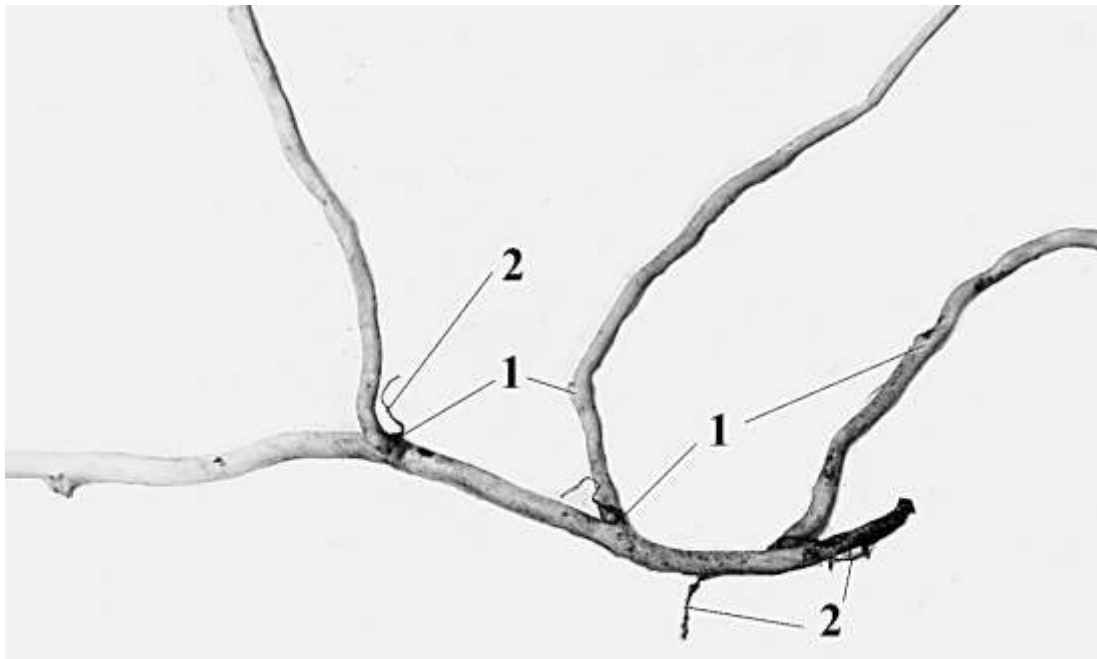


Рис. 1. Фрагмент гипогеегенного корневища вьюнка полевого:
1 – узел, 2 – придаточные корни

Наши наблюдения показали, что вьюнок полевой – длиннокорневищное растение с гипогеегенным корневищем, диаметром до 5 мм. Длина междуузлий колеблется в зависимости от ритма развития от 10 до 105 и более мм. Корневище интенсивно ветвится. При переходе в надземный побег приобретает антоциановое окрашивание. Придаточные корни – тонкие, до 1,5 мм в диаметре, узловые, подузловые, как правило по два в узле (рис. 1).

Доказательствами тому, что подземные органы представлены корневищем, могут быть не только морфологические признаки, но и анатомические. На рис. 2 приведен фрагмент поперечного среза корневища вьюнка. Четко выражена стеблевая структура. По слабо выраженным граням расположены пять – шесть биколлатеральных проводящих пучков, соединенных, благодаря работе межпучкового камбия, кольцо древесневших элементов. В центре хорошо выражена сердцевина. Мощность коры и сердцевины зависит от диаметра органа. В перициклической зоне в виде прерывистого кольца дифференцированы склеренхимные волокна (рис. 3). В.Н. Вехов с соавторами (1980), рассматривая структуру стебля у *Calystegia sepium* (L.) R. Br., считает их протафлоэмами. На наш взгляд, этого не может быть, так как первичная флоэма располагается в изолированных пучках.

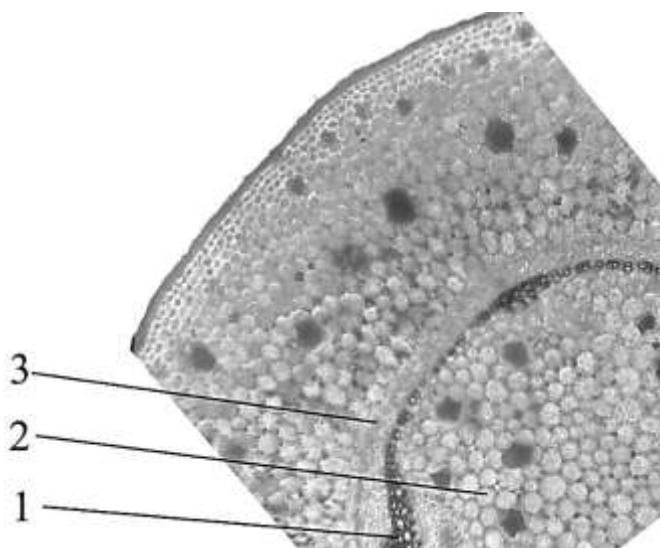


Рис. 2. Фрагмент поперечного среза корневища вьюнка полевого:
1 – биколлатеральный проводящий пучок, 2 – сердцевина, 3 – склеренхима

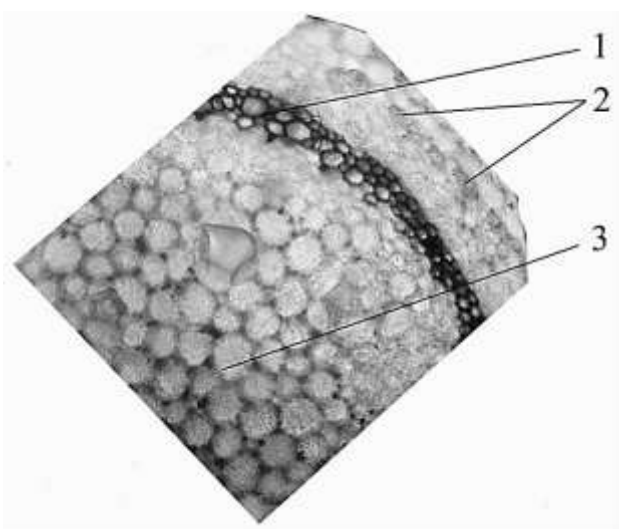


Рис. 3. Фрагмент поперечного среза центральной части корневища вьюнка полевого:
1 – биколлатеральный проводящий пучок,
2 – перициклическая склеренхима, 3 – сердцевина

Корневища располагается на разной глубине в почве, что связано с ее обработкой. Большая часть длины находится у поверхности.

Придаточные корни – тонкие, три – тетрархные, со слабой камбиальной активностью, сохраняющие первичную кору (рис. 4). На корнях такой мощности не могут закладываться придаточные почки.

Таким образом, не вызывает сомнений, что жизненная форма вьюнка – длиннокорневищная. При анализе часто приводимые рисунки, доказывающие корнеотпрысковость вьюнка (рис. 5), возникает вопрос: как основание главного корня оказывается на такой глубине? Никакая контрактильная способность не может обеспечить такое погружение.

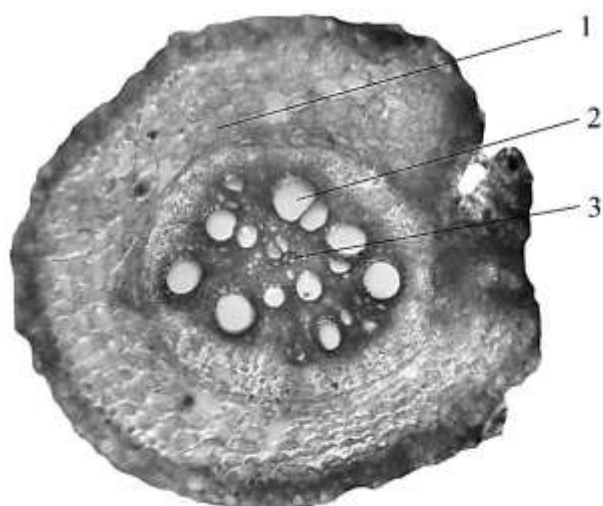


Рис. 4. Фрагмент поперечного среза центральной части корневища вьюнка полевого: 1 – первичная кора, 2 – вторичная ксилема, 3 – первичная ксилема

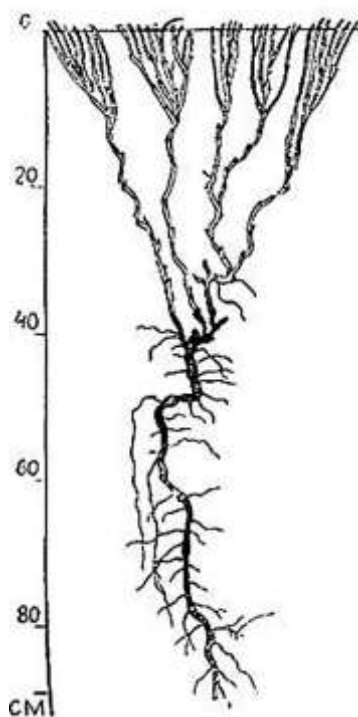


Рис. 5. Внешний вид подземных органов вьюнка полевого (по Воробьеву и др., 1972)

Список литературы

- Вехов В.Н., Лотова Л.И., Филин В.Р.* Практикум по анатомии и морфологии растений высших растений. М.: Изд-во Моск. Ун-та, 1980. 196 с.
- Воробьев С.А., Буров Д.И., Егоров В.Е., Груздев Г.С.* Земледелие. М.: Колос, 1972. 512 с.
- Жизнь растений.* Т. 5 (2). М.: Просвещение, 1981. 511 с.
- Нейштадт М.И.* Определитель растений средней полосы Европейской части СССР. М.: Просвещение, 1963. 645 с.
- Протасова Л.Д., Ларина Г.Е.* Конкурентноспособность сорных растений в агроценозе // *Агрехимия.* № 6. 2009. С. 67-85.
- Стецов Г.Е., Садовникова Н.Н.* Вьюнок плевой и борьба с ним // *Аграрный сектор.* № 1 (11). 2012. С. 34-37.

РАЗНООБРАЗИЕ СТРОЕНИЯ И ВЕТВЛЕНИЯ КОРНЕЙ У ОДНОДОЛЬНЫХ

М.Е. Площинская

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия,
ploshinskaya@rambler.ru

VARIETY OF THE STRUCTURE AND BRANCHING OF ROOTS IN MONOCOTYLEDONES

M.E. Ploshinskaya

Эволюция корней высших растений до сих пор остается одной из наименее изученных областей филогении. Согласно палеоботаническим данным, подтвержденным исследованиями современных растений, корень независимо возникал как минимум дважды – в группах таксонов Lycophytes, куда относятся современные плауновидные, и Euphylllophytes, объединяющую папоротникообразные и семенные растения. Однако, каким образом проходила эволюция корня в пределах этих групп, до сих пор неизвестно. Анатомическое строение корней у современных Euphylllophytes отличается высоким единообразием: радиальный проводящий пучок с определенным планом строения, эндодерма с поясками Каспари, эндогенное боковое ветвление. У папоротникообразных и большинства семенных растений корни первичного строения имеют узкие олигоархные проводящие пучки, для которых характерно малое число тяжей ксилемы и флоэмы, постоянное для каждого конкретного вида. Некоторое отличие в строении корней свойственно только представителям подкласса Monocotyledones (Liliidae), представляющего собой обособленную ветвь филогенетического дерева. Корни однодольных имеют широкие полиархные проводящие пучки, с большим и часто нестабильным даже в пределах корневой системы одного растения числом тяжей флоэмы и протоксилемы. Число тяжей прото- и метаксилемы в полиархных пучках, как правило, не совпадает.

Морфогенез боковых корней у всех Euphylllophytes также очень сходен и включает асимметричные деления клеток с обособлением инициальных клеток бокового корня, быстрые последовательные деления инициальных клеток и их производных с формированием очага меристем - примордия бокового корня, и дифференциацию постоянных тканей нового корня с присоединением его проводящих тканей к проводящим тканям материнского корня. Но, тем не менее, эволюция эндогенного ветвления корней, по-видимому, шла разными путями. Так, у представителей Pterydophyta, большая часть корней которых имеет диархные проводящие пучки, инициальные клетки боковых корней закладываются в эндодерме

напротив тяжелой протоксилемы. Вторичное утолщение у папоротников отсутствует. У голосеменных и двудольных покрытосеменных корни с олигоархными проводящими пучками (2–5 тяжелой протоксилемы), примордии боковых корней закладываются в перицикле, строго напротив тяжелой протоксилемы (Lloret, Casero, 2002). У этих растений такое положение боковых корней обусловлено наличием и положением камбия; иное их расположение невозможно из-за наличия в корне мощного массива вторичных проводящих тканей.

Потеря однодольными способности к образованию камбия в корнях оказалась ключевым признаком, обусловившим отличия в их анатомическом строении. Аномальные формы вторичного утолщения, возникшие в стеблях однодольных, в корнях оказались структурно невозможными вследствие особенностей дифференцировки тканей радиального проводящего пучка (Тимонин, 1995). В процессе эволюции корни, постоянно сохраняющее первичное строение, приобрели широкие проводящие пучки с большим числом тяжелой проводящих тканей и часто с массивом одревесневающей паренхимы в центре. Отсутствие вторичного утолщения привело также к возникновению нестройной детерминации положения инициальных клеток боковых корней в перицикле. Разнообразии строения радиальных проводящих пучков и способов ветвления корней однодольных представляет большой интерес в связи с их возможной филогенией.

Сем. Acoraceae и другие семейства пор. Alismatales по современным молекулярно-филогенетическим данным представляют собой рано дивергировавшие таксоны однодольных, расположенные в основании родословного дерева. Представители Acoraceae, являющегося сестринским семейством по отношению ко всем остальным однодольным, имеют анатомическое строение корней, по некоторым признакам сходное со строением корней двудольных. Типичный полиархный проводящий пучок тем не менее имеет небольшое число тяжелой проводящих тканей (7–8), число тяжелой прото- и метаксилемы совпадает, в дифференцированной эндодерме отсутствуют U-образные утолщения, свойственных многим высшим однодольным. Примордии латеральных корней закладываются строго напротив тяжелой протоксилемы, и проводящие ткани бокового корня соединяются с этим тяжом так же, как и у двудольных. Подобное строение корней с небольшими различиями свойственно представителям пор. Alismatales в целом. Для сем. Araceae (напр., *Calla*) характерны пентархные проводящие пучки, по строению почти не отличающиеся от таковых у двудольных. В сем. Butomaceae центр полиархного проводящего пучка занят одним очень крупным сосудом метаксилемы, что характерно для однодольных, но U-образные утолщения в эндодерме отсутствуют, а внутренние слои первичной коры, примыкающие к эндодерме, часто одревесневают, что свойственно папоротникам, а не семенным растениям. В сем. Alismataceae также встречаются пентархные проводящие пучки (напр., *Alisma*), но с одним крупным сосудом метаксилемы в центре. U-образные утолщения в эндодерме не образуются, но в дифференцированных корнях перицикл и эндодерма иногда полностью одревесневают. Род *Scheuchzeria* из сем. Scheuchzeriaceae имеет корни характерного для однодольных строения: полиархный проводящий пучок с одревесневшей паренхимой в центре, число тяжелой протоксилемы превышает число тяжелой метаксилемы, эндодерма с типичными U-образными утолщениями. Для всех изученных нами представителей пор. Alismatales характерна инициация боковых корней напротив тяжа протоксилемы и присоединение ксилемы нового корня именно к этому тяжу.

В порядке Liliales s. str. встречаются виды с триархными проводящими пучками (напр., *Paris*). Эндодерма равномерно одревесневает, боковые корни закладываются напротив тяжа протоксилемы, их проводящая система присоединена к этому тяжу.

Строение корней у представителей пор. Liliales, несомненно, заслуживает более подробного изучения.

Анатомия корней у представителей пор. Asparagales, самого крупного и разнообразного порядка однодольных, также отличается высоким разнообразием. Так, в сем. Convallariaceae некоторые представители (напр., *Convallaria*) имеют полиархные радиальные проводящие пучки типичного для однодольных строения (6–8 тяжей ксилемы), эндодерма имеет U-образные утолщения. У других представителей того же семейства (напр., *Polygonatum*) корни имеют тетрархные или даже триархные проводящие пучки. Тем не менее, это типичные проводящие пучки корней однодольных: в центре пучка расположен крупный элемент метаксилемы, эндодерма имеет U-образные утолщения. Представители сем. Alliaceae (напр., *Allium*) имеют пентархные проводящие пучки, весьма напоминающие проводящие пучки двудольных. В сем. Iridaceae полиархные проводящие пучки имеют около 10 тяжей ксилемы, U-образные утолщения в эндодерме и паренхиме в центре. У всех представителей порядка инициация латеральных корней происходит напротив тяжа ксилемы с присоединением его проводящих тканей к этому тяжу.

Строение корней у представителей пор. Poales в литературе рассматривают как наиболее типичное для однодольных. *Zea mays* из сем. Poaceae традиционно используют как модельный объект для изучения морфогенеза корней, другие культурные злаки также изучены очень хорошо (Bell, McCully, 1970, Kutschera et al., 2009). Для сем. Poaceae в целом характерны полиархные проводящие пучки, имеющие 10–13 тяжей протоксилемы, число тяжей метаксилемы, как правило, меньше. В центре расположен массив паренхимы, часто одревесневающей. У всех представителей имеются типичные U-образные утолщения в эндодерме, клетки перицикла частично одревесневают. Сходным образом устроены корни у представителей сем. Cyperaceae, Juncaceae, Typhaceae. Различаются они главным образом числом тяжей флоэмы и протоксилемы, которое у некоторых видов может возрасти до 20–25. Число тяжей метаксилемы, как правило, не превышает 10.

Корни представителей пор. Poales отличаются от корней остальных однодольных главным образом особенностями ветвления. Инициальные клетки примordia бокового корня обособляются в перицикле в произвольном месте между двумя соседними тяжами протоксилемы, т.е. напротив тяжа флоэмы. Так как число тяжей протоксилемы часто весьма велико, вследствие чего они сближены, между ними расположено всего 5–7 клеток перицикла, из которых, вероятно, любая может стать инициальной бокового корня. Делящиеся инициальные клетки сопровождаются делениями в соседних клетках перицикла и эндодермы, а позднее и стелярной паренхимы с образованием многоклеточного примordia бокового корня, который располагается между двумя полюсами протоксилемы. Так как боковой корень относительно крупный и имеет такое же анатомическое строение, как и материнский, при таком их взаимном расположении тяжи ксилемы бокового корня удобно и выгодно присоединять не к одному, а к двум тяжам протоксилемы материнского корня. Такое соединение проводящих систем главного и бокового корней встречается в сем. Poaceae (*Zea*, *Hordeum*, *Agrostis*, *Glyceria* и др.), Cyperaceae (*Carex*, *Eriophorum*), и Juncaceae (*Luzula*, *Juncus*). Совершенно уникально расположение боковых корней в сем. Typhaceae (*Typha*). Полиархный проводящий пучок представлен 18–20 тяжами протоксилемы и флоэмы и 10 крупнопросветными элементами метаксилемы. Боковые корни также весьма крупные, и их инициальные клетки, в отличие от других представителей Poales, обособляются напротив тяжей протоксилемы. Далее по мере роста примordia и дифференциации его собственной проводящей системы, ксилема бокового корня присоединяется к тому тяжу протоксилемы, возле которого он

сформировался, а также к двум соседним тяжам. Таким образом, у *Typha* проводящая система бокового корня связана с тремя тяжами протоксилемы материнского корня.

Сравнение корней однодольных разного систематического положения показывает, что у базальных представителей подкласса в анатомии корня присутствуют черты строения как однодольных, так и двудольных. Наличие признаков обоих подклассов, и не только в корнях, характерно также для базальных таксонов двудольных (напр., *Nymphaeales*). В пор. *Liliales* и *Asparagales*, несмотря на большое разнообразие признаков, корни имеют вполне типичное для однодольных анатомическое строение. Однако положение боковых корней относительно проводящей системы главного корня и способ соединения их ксилем оказались очень консервативными признаками, неизменными у этих таксонов, так же как у папоротников, голосеменных и двудольных. У голосеменных и двудольных подобная стабильность ветвления обусловлена структурным запретом. У папоротников устойчивость способа ветвления также имеет конструкционные причины, поскольку диархная ксилема проводящих пучков не позволяет располагать боковые корни иначе, несмотря на отсутствие вторичного утолщения. А вот у однодольных изменения в положении боковых корней структурно возможны.

Каким образом в эволюции возникло присоединение ксилемы бокового корня к двум тяжам протоксилемы и почему такой вариант ветвления был реализован только в пор. *Poales*, неизвестно. Несомненно, пор. *Poales* один из самых специализированных и своеобразных среди однодольных, но строение полиархных проводящих пучков примерно одинаково у всех однодольных. Возможно, такое взаимное расположение корней объясняется сближением тяжей протоксилемы при увеличении их числа, но у некоторых *Poaceae* (напр., *Zea*) число тяжей протоксилемы невелико (7–8), однако расположение ксилемы корней двух порядков ветвления такое же. В этом случае мы должны предполагать у злаковых исходно очень большое число тяжей протоксилемы и флоэмы и их последующую редукцию у *Zea* и других злаков прохожего строения. Изучение этих вопросов может дать представление о направлениях эволюции полиархного проводящего пучка в подклассе *Monocotyledones*.

Работа выполнена в рамках госзадания МГУ имени М.В.Ломоносова (тема № АААА-А16-116021660045-2).

Список литературы

Тимонин А.К. Почему до сих пор не описан процесс вторичного утолщения в корнях однодольных? К вопросу о роли структурных запретов в эволюции // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 2. С. 12-20.

Bell J.K., McCully M.E. A Histological Study of Lateral Root Initiation and Development in *Zea mays* // *Protoplasma*. 1970. Vol. 70. P. 179-205.

Kutschera L., Lichtenegger E., Sobotik M. *Wurzelatlas der Kulturpflanzen gemäßigter Gebiete mit Arten des Feldgemüsebaues* // Frankfurt am Main: DLG-Verlags-GmbH. 2009. 527 S.

Lloret P., Casero P. Lateral root initiation. In: *Plant roots: the hidden half*. 2002. Eds.: Y. Waisel, A. Eshel, U. Kafkafi. New York: Marcel Dekker, Inc. P. 198-242.

ВОЗМОЖНОСТЬ ИНВАЗИЙ ПРИ ПОСАДКАХ ДИКОРОСОВ В ЕСТЕСТВЕННЫЕ ФИТОЦЕНОЗЫ

Г.А. Полякова, П.Н. Меланхолин

Институт лесоведения РАН, Москва, Россия,
park-galina@mail.ru; p_n_melankholin@mail.ru

THE POSSIBILITY OF INVASIONS AT PLACES OF SICKS IN NATURAL PHYTOCENOSIS

G.A. Polyakova, P.N. Melancholin

В 1970-80 гг. в Московском регионе осуществлялись опытные и производственные посадки дикоросов на территории Москвы и Московской области, большая часть из них не прижилась (Полякова, Меланхолин, 2013а; 2013б). В разное время посадками занимались любители ботаники. Местами наблюдается случайный занос растений.

Allium ursinum L.* произрастает в широколиственных лесах (Губанов и др., 2002). Наилучшего развития черемша достигает в естественных широколиственных насаждениях Тульских засек. В Трансильвании и в Закарпатье черемша обильна в дубо-грабовых и грабово-буковых лесах (Старостенкова, 1978; Kovács 2007).

В Серебряноборском опытном лесничестве Института лесоведения РАН на питомнике травянистых растений в 1976 г. была посажена черемша. В настоящее время под кустами сирени доминантами напочвенного покрова, наряду с черемшой является *Aegopodium podagraria*. Численность популяции достигает более 700 экз. на 2 м², в том числе генеративных - 75. На второй площадке под редкими молодыми ивами доминантами напочвенного покрова в начале наблюдений являлись *Aegopodium podagraria*, черемша, *Galeobdolon luteum*, *Chamaenerion angustifolium*, *Urtica dioica*. За годы наблюдений усохли ивы, несколько снизилось обилие черемши, сныти, зеленчука и иван-чая. Максимальная численность побегов черемши на площадке 2 м² составила более 500 экз., в том числе генеративных – 140 экз.

В Серебряноборском опытном лесничестве в старовозрастном дубняке лещиновом обнаружена популяция черемши площадью около 1300 м². В центре этого пятна другие виды растений напочвенного покрова – единичны (*Galeobdolon luteum*, *Equisetum pratense*). На площадке 2 м² имеется 476 экз. черемши, в том числе генеративных – 30. В Измайлове, во влажной долине речки Серебрянки, под пологом густого насаждения из ольхи черной, черемша была посажена более 30 лет тому назад сотрудниками ГБС РАН. Абсолютный доминант травяного покрова – черемша, обильна - *Impatiens parviflora*. На площадке 5 м² численность

*Названия растений даны по Маевский (2006)

побегов составляет 1100-1400 экз., из них 40-270 генеративных. За годы наблюдений площадь занятая черемшой увеличилась многократно. В Тропаревском лесопарке на прогалине во влажной долине ручья в густом травяном покрове доминируют черемша, зеленчук и *Filipendula ulmaria*. На площадке 2 м² зафиксировано 317 побегов черемши, из которых – 19 генеративных. Все известные нам местонахождения черемши в ближнем Подмосковье и в Москве это посадки. Там, где черемша образует густые заросли, ее спутниками являются неморальные виды, несколько меньше ольшаниковых и травяно-болотных видов. Обычными спутниками черемши являются *Galeobdolon luteum* и *Filipendula ulmaria*.

Dentaria bulbifera L. - зубянка луковичная или клубненосная произрастает в широколиственных лесах. В Московской области встречается только в Егорьевском районе в разновозрастном березово-липовом лесу, а также в березняках и осинниках

(Киселева, 2008). *Dentaria bulbifera* произрастает также на южной границе лесостепи правобережной Украины совместно с *Allium ursinum*, *Asarum europaeum*, *Pulmonaria obscura* и *Stellaria holostea* (Острівна, 2007). Зубянка луковичная обнаружена в Серебряноборском опытном лесничестве под пологом старовозрастного дубняка лещинового рядом с посадками черемши. В густом травяном покрове доминирует *Carex pilosa*. На площадке 6 м² отмечено 24 генеративных и 128 вегетативных побегов зубянки. Этот участок непосредственно примыкает к большому пятну с абсолютным доминированием *Allium ursinum*. Известно, что *Dentaria bulbifera* неплохо приживается при посадке ее луковичками (Gustafsson et al., 2002). По-видимому, это был случайный занос луковичек с посадочным материалом черемши.

Lunaria rediviva L. – лунник оживающий. Изредка встречается в тенистых, преимущественно широколиственных лесах, по облесенным склонам оврагов, в поймах рек, на известковых склонах (Киселева, 2008; Полякова, Меланхолин, 2010). В Ивановской области лунник встречается в долине р. Волги во влажных и сырых лесах из серой ольхи, ольхи клейкой и вяза, а также в липняках (Голубева, 1994). В 70-е гг. прошлого столетия лунник высаживался в городских и подмосковных лесопарках, где большей частью прижился (Евсеева, 2003). На территории Серебряноборского лесничества лунник был посажен на питомнике травянистых растений в 70-е годы. Лунник внедрился под полог старовозрастного сосняка со вторым ярусом с преобладанием черемухи. Травяной покров негустой, обильны *Mercurialis perennis*, *Galeobdolon luteum*, *Anemone ranunculoides*, *Oxalis acetosella*, *Lunaria rediviva*. В одной особи лунника от 1 до 17 побегов, из них генеративных 2-4. На втором участке лунник произрастает под пологом аналогичного древостоя, в густом травяно-кустарничковом покрове доминируют *Vinca minor* и лунник, обилен *Galeobdolon luteum*. За 7 лет наблюдений количество особей лунника на площадке 4 м² уменьшилось с 16 до 6, а количество генеративных побегов возросло с 4 до 43. В последние годы лунник стал продвигаться дальше в прилегающий лес.

На территории Измайловского лесопарка лунник сажали в 1970-е годы. Небольшая популяция лунника обнаружена под пологом густого средневозрастного кленовника. В травяном покрове, доминируют сныть и зеленчук. На площадке размером 1 м² обнаружено 16 особей, в них 18 генеративных побегов и 10 – вегетативных. За долгие годы лунник не внедрился ни на сырую прогалину, ни на относительно сухой луг, расположенные неподалеку. На ООПТ Лохин остров лунник обнаружен в липо-дубняке пролесниковом с густым подлеском с преобладанием черемухи. Наибольшего обилия лунник достигает на влажных почвах в негустых насаждениях, особенно под ольхой серой.

Chaerophyllum aureum L. - бутень золотистый произрастает в Крыму и на Кавказе, встречается в буковых, грабово-буковых, ясенево-кленовых, дубовых лесах, на полянах (Петрова, 2015). Бутень был обнаружен в лесопарке Кусково (Полякова, Меланхолин, 2010). Наибольшего обилия достигает на узких прогалинах и под редким пологом насаждений. Проективное покрытие травяного покрова 100%. В высокорослом травяном покрове доминируют *Chaerophyllum aureum*, *Aegopodium podagraria*, *Alliaria petiolata*. На открытых пространствах бутень менее обилен.

Carex colchica J. Gay - осока колхидская произрастает преимущественно на песках, в том числе разбитых и подвижных (Песчаные степи...). В Серебряноборском опытном лесничестве осока обнаружена вдоль лесной дороги. По соседству расположен заброшенный питомник травянистых растений, вполне вероятно, что осока попала туда с посадочным материалом. За последние годы идет заметное увеличение пятна с абсолютным доминированием осоки. Проективное покрытие травяного покрова около 50%, кроме осоки, в 2010 г. были обильны *Galium mallugo*, *Silene nutans*. В 2015

г., при неизменном проективном покрытии, заметно участие только *Elytrigia intermedium* и *Galium mallugo*. На площадке 1 м² обнаружено 704 побега осоки.

Corydalis ochotensis Turcz. - хохлатка охотская. Произрастает на Дальнем Востоке, в Китае и Японии, в смешанных лесах, по берегам ручьев и рек (Михайлова...). В 1970-е годы хохлатка охотская была посеяна на питомнике травянистых растений в Серебряноборском опытном лесничестве. За прошедшие годы она распространилась вдоль дорожек, идущих через старый сосняк. Обычными спутниками хохлатки являются *Urtica dioica*, *Oxalis acetosella*, *Impatiens parviflora*, *Aegopodium podagraria*, *Silene dioica*, *Glechoma hederacea*. Численность хохлатки на 1 м² - 3 генеративные особи и 67 вегетативных. Хохлатка имеет неустойчивую численность, в зависимости от изменений сомкнутости древесного яруса. В Измайловском лесопарке вся популяция хохлатки расположена по откосам дороги, которая пересекает средневозрастный сомкнутый черنوольшаник. В травяном покрове преобладают *Aegopodium podagraria*, *Urtica dioica*, *Impatiens parviflora*. Численность хохлатки колеблется по годам от 6 до 100 экземпляров. Обычно цветут единичные экземпляры.

Echinops sphaerocephalus L. - мордовник шароголовый произрастает преимущественно на откосах холмов, в прибрежных песках и в степи. (<http://www.referatbank.ru/referat...>). Как заносное растение отмечен в Москве и Подмосковье (Полякова, Меланхолин, 2010; Флора Лихоборки). На территории Москвы две группы мордовника обнаружены в Нагатинской пойме на открытых пространствах, явно на насыпном грунте. Основными спутниками мордовника являются *Calamagrostis epigeios*, *Artemisia vulgaris*, *Elytrigia repens*, *Poa pratensis*. На учетной площадке 6 м² - 33 особи, в том числе 15 генеративных. В Серебряноборском опытном лесничестве, на заброшенной прогалине в густом травяном покрове доминируют *Urtica dioica* и *Echinops sphaerocephalus*. За 8 лет наблюдений численность мордовника из-за повреждений заметно колебалась. Максимально составляла около 40 особей на 10 м², из которых 26 генеративных. Одновременно мордовник активно осваивал прилегающие участки пустыря.

Заключение.

Из всех изученных видов растений наиболее агрессивным является бутень золотистый. Заметное внедрение в естественные фитоценозы наблюдается у лунника оживающего. Хохлатка охотская укоренилась в Серебряноборском опытном лесничестве в неширокой полосе вдоль лесных дорог на относительно хорошо освещенных участках. Мордовник может прижиться на хорошо освещенных пустырях. Осока колхидская явно размножается преимущественно вегетативно и далеко от места заноса не распространяется. Черемша, посаженная в благоприятные условия, постепенно захватывает прилегающие территории, но скорость ее распространения невелика. Занесенная с черемшой зубянка прижилась, но агрессивного захвата территории не наблюдается.

Список литературы

- Голубева М.А. К вопросу о распространении *Lunaria rediviva* L. (лунника оживающего) в Ивановской области // Материалы научной конференции "V Полесские чтения". г. Плес. 1994.С. 47-52.
- Григорова Н.Б., Митрошенкова А.Е. Геоботаническая характеристика памятника природы «Дубовый древостой смешанный с липой и кленом» (Красноярский район, Самарская область). www.scienceforum.ru/2013/222/2605. (Дата обращения 16.12.2015)
- Губанов И.А., Киселева К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. Иллюстрированный определитель растений Средней России. М. Т-во научн. изд. КМК, 2002. Т.1. 450 с.

- Евсеева Н.Н. Перспективы восстановления численности некоторых охраняемых растений: автореф. дис...канд. биол. наук. ГБС. М., 2003. 18 с.
- Киселева К.В. *Lunaria rediviva* L. – Лунник многолетний, оживающий // Красная книга Московской области 2-е изд. М. Т-во научн. изд. КМК, 2008. С. 597.
- Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. 10-е изд. М.: Т-во научн. изд. КМК. 2006. 600 с.
- Михайлова М.А. Конспект двух новых секций рода *Corydalis* DC. (Fumariaceae). https://binran.ru/files/journals/Novitates/2014_45/NSPV-45_7-Mikhailova.pdf. (Дата обращения 19.04.2017)
- Петрова С.Е. Онтогенез и возрастная структура ценопопуляций *Chaerophyllum aureum* L.– чужеродного вида зонтичных Средней России во вторичном ареале (Московская область) // Вестник РУДН. Серия "Экология и безопасность жизнедеятельности". 2015. № 3. С. 7-19.
- Песчаные степи и растительность бугристых песков Понтической провинции. http://ukhtoma.ru/geobotany/steppe_01.htm. (Дата обращения 25.12.2015)
- Полякова Г.А., Меланхолин П.Н. Возможности использования местных и интродуцированных растений напочвенного покрова при озеленении городов и реставрации парков. Научные основы экологии мелиорации и эстетики ландшафтов. Материалы Международной научно-практической конференции 17-21 мая 2010 г. С. 264-269.
- Полякова Г.А., Меланхолин П.Н. Современное состояние заброшенных посадок местных видов травянистых растений в Подмосковье // Бюлл. МОИП. Отдел биол. 2013. Т. 118, № 3. С. 57-62.
- Полякова Г.А., Меланхолин П.Н. Возможности натурализации некоторых видов травянистых растений в Подмосковье// Бюлл. ГБС. 2013. № 3. С. 41-46.
- Старостенкова М.М. Лук медвежий. Биологическая флора Московской области. Вып. 3. М.: Изд-во МГУ. 1978. С. 52-61.
- Флора Лихоборки. <http://lihoborka.narod.ru/monitoring/flora.htm>. (Дата обращения 12.04 2017)
- Gusafsson C., Ehrlén J., Eriksson O. Recruitment in *Dentaria bulbifera*; The Roles of Dispersal, Habitat Quality and Mollusc Herbivory // *Journal of Vegetation Science*. Vol. 13, No. 5, 2002. Pp. 719-724. <http://www.referatbank.ru/referat/preview/15707/referat-biologiya-hozyaystvennoe-znachenie-mordovnika.html>. (Дата обращения 12.04 2017)
- Kovács J. Data to the vegetation biology and coenological relations of *Allium ursinum* L. stands in eastern. // *Transylvania Kanitzia*. 2007. Vol. 15. P. 63-76.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ МЕСТООБИТАНИЙ *CREPIS SIBIRICA* L.

Т.А. Полянская

Национальный парк «Марий Чодра», п. Красногорский, Республика Марий Эл

ECOLOGICAL FEATURES OF LOCALITIES *CREPIS SIBIRICA* L.

Т.А. Polianskaya

Скерда сибирская (*Crepis sibirica* L.) – многолетнее травянистое короткостебельное растение, гемикриптофит, с розеточными вегетативными и полурозеточными генеративными побегами с европейско-азиатским ареалом (Черепанов, 1964). Растение встречается на опушках, в зарослях кустарников, в оврагах, на пойменных лугах в восточной части парка. Настой из травы в народной медицине используют при заболеваниях желудка, порошок из сухих побегов применяют наружно в виде припарок при фурункулезе, карбункулах (Растительные ресурсы ..., 1993).

Цель данной работы: выявить экологическое разнообразие ценопопуляций (ЦП) скерды сибирской в разных частях ареала с помощью амплитудных экологических шкал Д.Н. Цыганова (1983).

Таблица 1

Экологические характеристики ценопопуляций *Grepis sibirica* L.
по шкалам Д.Н. Цыганова (1983)

| Диапазон шкалы | Экологическая позиция вида по шкале фактора | Самарская область | Республика Башкортостан | Республика Марий Эл | Обобщенные показатели | К _{эс.эф.} % |
|----------------|---|-----------------------------------|-------------------------------------|----------------------------|-------------------------------------|-----------------------|
| Tm (1-17) | 3-11 | <u>7,47 - 7,96*</u> 0,04 | <u>7,00 - 10,00</u> 0,18 | <u>7,71-8,0</u> 0,02 | <u>7,00 - 10,00</u> 0,18 | 34 |
| Kn (1-15) | 7-15 | <u>5,50 - 9,14</u> 0,25 | <u>8,00 - 10,00</u> 0,14 | <u>8,30-8,39</u> 0,01 | <u>5,50 - 10,00</u> 0,31 | 51 |
| Om (1-15) | 5-10 | <u>7,57 - 7,73</u> 0,02 | <u>7,00 - 8,19</u> 0,09 | <u>8,09-8,21</u> 0,01 | <u>7,00 - 8,19</u> 0,09 | 22 |
| Cr (1-15) | 2-10 | <u>7,23 - 7,47</u> 0,02 | <u>5,00 - 8,00</u> 0,21 | <u>7,14-7,39</u> 0,02 | <u>5,00 - 8,00</u> 0,21 | 34 |
| Hd (1-23) | 9-14 | <u>11,71 - 12,50</u> 0,04 | <u>10,72 - 14,32</u> 0,16 | <u>12,78-13,05</u> 0,01 | <u>10,72 - 14,32</u> 0,16 | 62 |
| Tr (1-19) | 5-10 | <u>5,69- 6,27</u> 0,04 | <u>5,37 - 9,00</u> 0,20 | <u>5,87-5,91</u> 0,01 | <u>5,37 - 9,00</u> 0,2 | 62 |
| Nt (1-11) | – | <u>5,55 - 5,69</u> 0,02 | <u>4,00 - 8,00</u> 0,37 | <u>6,07 - 6,76</u> 0,06 | <u>4,00 - 8,00</u> 0,37 | – |
| Rc (1-13) | – | <u>6,57 - 7,45</u> 0,08 | <u>4,00 - 10,0</u> 0,47 | <u>6,80-6,95</u> 0,01 | <u>4,00 - 10,00</u> 0,47 | – |
| Fh (1-11) | 5-7 | <u>5,00 - 5,75</u> 0,08 | <u>3,65 - 7,00</u> 0,31 | <u>5,19-5,31</u> 0,01 | <u>3,65 - 7,00</u> 0,31 | – |
| Lc (1-9) | 1-3 | <u>3,81- 3,93</u> 0,02 | <u>2,00 - 6,00</u> 0,46 | <u>4,61-4,70</u> 0,01 | <u>2,00 - 6,00</u> 0,46 | – |

Примечание. климатические шкалы: Tm – термоклиматическая, Kn – континентальности климата, Om – омброклиматическая, Cr – криоклиматическая, Lc – освещенности-затенения, Hd – увлажнения почв, Tr – солевого режима почв, Nt – богатства почв азотом, Rc– солевого режима почв, fH – переменности увлажнения; PEV – потенциальная экологическая валентность, * – реализованная экологическая валентность, жирным шрифтом показано расширение потенциального экологического диапазона, К_{эс.эф.} – коэффициент экологической эффективности

Онторморфогенез *C. sibirica*, произрастающей на Алтае изучен Е.Л.Нухимовским (2002). Онтогенез *C. sibirica* описан нами (Полянская, 2014).

Для получения экологических параметров местообитаний ЦП скерды сибирской флористические списки сосудистых растений соответствующих геоботанических описаний были обработаны с использованием компьютерной программы EcoScaleWin (Грохлина, Ханина, 2006) по десяти амплитудным шкалам Д.Н. Цыганова (1983). В результате обработки геоботанических описаний фитоценозов по данным шкалам получены реальные диапазоны местообитаний ЦП этого вида. Экологическое разнообразие оценивалось с помощью фракций экологической валентности, предложенных д.б.н., проф. Л.А. Жуковой (Экологические шкалы..., 2010).

По классификации Л.А.Жуковой по **термоклиматической шкале (Tm)**, определяющей распределение тепла, *Crepis sibirica* является мезовалентным видом (PEV = 0,53). Нами наибольшие показатели реализованной экологической валентности по этой шкале получены для *Crepis sibirica* (REV = 0,18) в Республике Башкортостан (табл. 1).

С помощью шкалы **Kn** Д.Н.Цыганова мы определили потенциальные экологические амплитуды исследуемого вида по отношению к режиму континентальности климата. Нами уточнена левая граница экологического диапазона до 5,50 (промежуточного между морским и субматериковым климатом) и получены наибольшие коэффициенты экологической эффективности – 51 % в Самарской области (табл. 1).

По **омброклиматической шкале (Om)**, показывающей соотношение осадков и испарения, позиция этого вида гемистеновалентна ($PEV = 0,40$). В исследуемых частях ареала скерды сибирской реальные диапазоны местообитаний соответствуют потенциальным диапазонам Д.Н. Цыганова (1983),.

По **криоклиматической шкале (Cr)**, показывающей действие низких температур, скерда сибирская является гемизвтривалентом. ЦП этого вида изучены нами в диапазоне от 5,00 (довольно суровых зим) до 8,00 (мягких зим) баллов. Наибольшие показатели REV по этой шкале нами получены для скерды сибирской в Республике Башкортостан ($REV = 0,21$) (табл. 1).

Таким образом, полученные экологические амплитуды ЦП данного вида по климатическим шкалам соответствуют потенциальным диапазонам Д.Н.Цыганова (1983). Исследуемые ЦП по данному фактору имеют невысокую реализованную экологическую валентность.

Основными причинами, определяющими распространение этого вида в пределах своего ареала, являются почвенные факторы, довольно узки позиции этого вида по шкалам: увлажнения почв (**Hd**; $PEV = 0,26$), по шкале солевого режима почв (**Tr**, $PEV = 0,32$). По шкалам (богатства почв азотом **N** и по шкале кислотности почв (**Rc**) позиции этого вида Д.Н.Цыгановым не определены.

По **шкале увлажнения почв (Hd)** более широкие диапазоны увлажнения почв, чем предложенные Д.Н. Цыгановым (1983), нами выявлены у скерды сибирской в Республике Башкортостан: правая граница экологического диапазона увеличена нами до 14,32 (сыро-лесолугового увлажнения) баллов (табл. 1).

По **шкале солевого режима почв (Tr)** *Crepis sibirica* стеновалента с особенно низкими потенциальными интервалами ($PEV = 0,32$), полученные реальные диапазоны по этой шкале соответствуют потенциальным диапазонам Д.Н. Цыганова (1983).

По шкале **богатства почв азотом (Nt)** нами впервые определены экологические позиции скерды сибирской – от 4,00 (бедных азотом почв) до 8,00 (промежуточного между достаточно обеспеченными и богатыми азотом почвами).

По **шкале кислотности почв (Rc)** для исследуемого вида нами также впервые установлены позиции – от 4,00 баллов (сильно кислых / кислых почв) до 10,00 баллов (нейтральных / слабощелочных почв) (рисунок).

По шкалам: освещенности **LC** и переменности увлажнения **FH** этот вид занимает стеновалентные позиции. Результаты исследований показали, что изучаемые экологические особенности ЦП скерды сибирской по этим шкалам в основном соответствуют потенциальным диапазонам Д.Н.Цыганова (1983) (табл. 1).

По **шкале переменности увлажнения (fH)** у скерды сибирской в сторону уменьшения действия фактора нами расширена граница экологического диапазона (до 3,65 баллов – относительно устойчивого увлажнения/слабо переменного увлажнения (табл. 1)..

С помощью шкалы **освещенности-затенения (Lc)** Д.Н. Цыганова (1983) установлены потенциальные амплитуды модельных видов и их экологические валентности. По этой шкале только скерда сибирская является стеновалентным видом ($PEV = 0,33$).

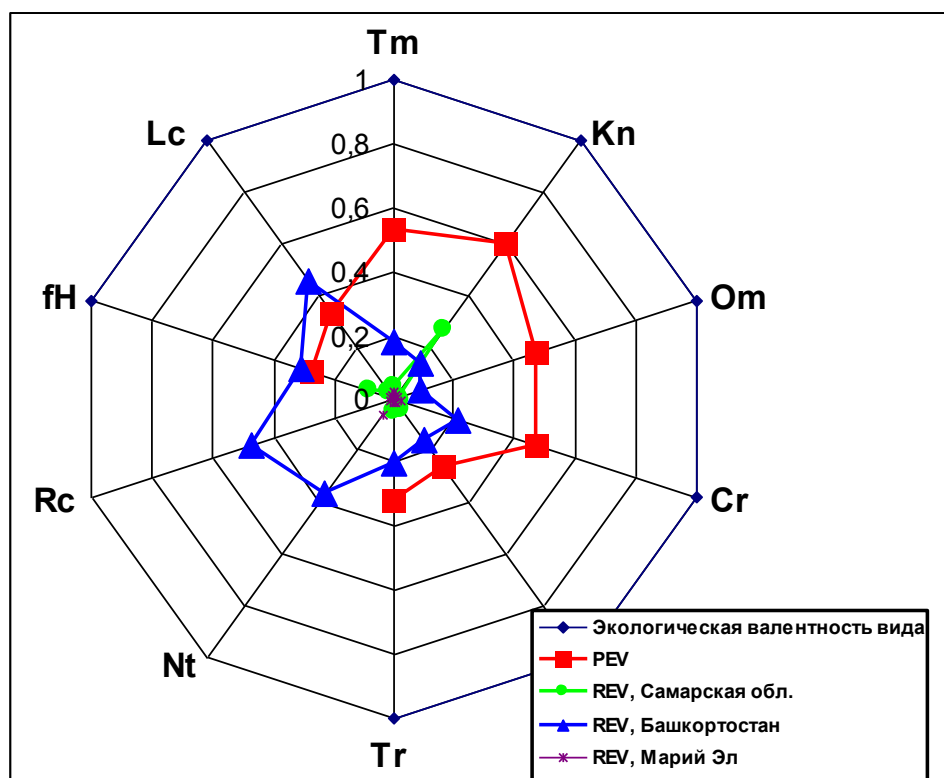


Рисунок. Фрагменты фундаментальных и реализованных экологических ниш *Crepis sibirica*

Таким образом, большинство исследованных ЦП скерды сибирской в различных районах произрастания существуют в довольно узких режимах климатических факторов. По десяти экологическим шкалам подтверждены позиции большинства исследуемых нами ЦП. По почвенным шкалам эти виды занимают более широкие экологические диапазоны, чем предложенные Д.Н. Цыгановым (1983). Нами уточнены экологические характеристики по шкалам: Кп, Нд, Nt, Rc, fH, Lc.

Наибольшие показатели коэффициента экологической эффективности выявлены по шкалам увлажнения почв и солевого режима почв (62 %).

Список литературы

- Грохлина Т.И., Ханина Л.Г. Автоматизация обработки геоботанических описаний по экологическим шкалам // Сборник Материалов II Всероссийской научной конференции «Принципы и способы сохранения биоразнообразия». Йошкар-Ола: МарГУ, 2006. С. 87-89.
- Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений: Габитус и формы роста организации биоморф. – М.: Оверлей, 2002. Т.2. 855 с.
- Полянская Т.А. Структура ценопопуляций растений Вг эколого-ценотической группы лесной зоны Европейской России: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Казань, 2014. 33 с.
- Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. Семейства *Asteraceae* (*Compositae*). СПб.: Наука, 1993. С.352.
- Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 198 с.
- Черепанов С.А. Род Скерда – *Crepis* L. // Флора СССР. Л.: АН СССР, 1964. Т. XXIX. С. 608-630.
- Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений: монография / Л.А.Жукова, Ю.А.Дорогова, Н.В.Турмухаметова, и др. Йошкар-Ола: МарГУ, 2010. 368.

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ И ОТНОСИТЕЛЬНОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ ЕЛИ НА ВОСТОКЕ ЕВРОПЫ И В СИБИРИ

П.П. Попов

Институт проблем освоения Севера СО РАН, Тюмень, Россия, *ipospopov@mail.ru*

GEOGRAPHICAL DIFFERENTIATION AND RELATIVE POSITION OF SPRUCES POPULATIONS IN THE EAST OF EUROPE AND SIBERIA

P.P. Popov

Ель европейская *Picea abies* (L.) Karst. и ель сибирская *P. obovata* Ledeb., включая их промежуточную форму, называемую елью финской *P. fennica* (Regel) Kom., образуют обширный ареал на территории Европы и Северной Азии до побережья Охотского моря (Соколов и др., 1977; Schmidt-Vogt, 1977). Независимо от таксономического положения елей в ботанике, в природе их популяции постепенно изменяются в общем направлении с юго-запада – северо-восток. Основным морфологическим признаком различия елей европейской и сибирской со времен Ледебура (то есть с 1840-х годов) считается форма семенных чешуй (Teplouchoff, 1868; Теплоухов, 1982; Регель, 1883; Вольф, 1925; Данилов, 1943; Правдин, 1975). Изменчивость ее большой степени, как и у других видов рода *Picea*, обусловлена генетическими факторами (Khalil, 1974, 1984; Попов, 1997). У ели европейской верхняя (наружная) часть чешуй угловато-заостренная, у ели сибирской близка к округлой. Различия в форме семенных чешуй наблюдаются по видам елей, их популяциям и деревьям в пределах популяций. В большей степени это явление выражено на востоке Европы (Попов, 2013, 2014, 2015), где, как считается, ель европейская сменяется елью сибирской (Комаров, 1934; Сукачев, 1938; Бобров, 1971; Правдин, 1975). В результате визуальной (субъективной) оценки формы семенных чешуй нередко получались несопоставимые данные даже для одних и тех же районов (Правдин, 1975; Орлова, Егоров, 2010). Цель работы – изучение географической дифференциации популяций елей европейской и сибирской на обширных пространствах их общего ареала от Украинского Закарпатья до Якутии на основе биометрических показателей формы семенных чешуй.

Объективным приемом оценки формы семенных чешуй елей можно считать определение коэффициентов сужения (*coefficient of narrowing* – C_n) и вытянутости (*coefficient of projection* – C_p) их верхней части (Попов, 1999). Коэффициент C_n определяется отношением ширины чешуйки (d) на 0.1 наибольшей ее величины (D) от верхнего края к ней же, обычно в процентах: $C_n = d : D \times 100$, коэффициент C_p определяется отношением расстояния от верхнего края (h) до положения наибольшей ширины (D) к ней же: $C_p = h : D \times 100$. Определяли также отклонение анализируемых популяций (*med.*) от «эталонных» популяций елей европейской (*evr.*) из Украинского Закарпатья (Карпатский биосферный заповедник) и сибирской (*sib.*) из Восточной Сибири (Попов, 2012) по величине квадрата дистанции Махаланобиса (Squared Mahalanobis Distances – SMD) с помощью дискриминантного анализа (Боровиков, 1998). Определяли также относительное расстояние (положение) елей (*evr.*, *med.*, *sib.*) на общей (горизонтальной) шкале (Root 1) изменчивости. Число особей в выборках (по 100 шт. и более) достаточно велико (22 тыс. деревьев в 125 выборках), все показатели статистически высоко достоверны.

Наблюдается большая изменчивость показателей формы семенных чешуй по популяциям. Средний показатель C_n по выборкам оказывается в пределах 24–70 %. Коэффициент его географической вариации равен 26 %. Для C_p эти показатели равны 38–81 и 20.5 % соответственно. Географическая изменчивость показателя C_n – C_p

значительно больше ($-57...+31$ %), коэффициент вариации составляет 40 %. В географической изменчивости показателей C_n и C_p оказывается большое сходство, которое характеризуется высоким уровнем корреляции: $\eta = 0.977 \pm 0.0191$; $R = -0.952 \pm 0.0276$. Уравнения линейной регрессии имеют вид: $C_n = -1.22C_p + 112.97$; $C_p = -0.742C_n + 88.56$. Ошибка уравнений равна 0.555.

Наиболее информативным показателем дифференциации особей и популяций является разность коэффициентов сужения и вытянутости семенных чешуй ($C_n - C_p$). На всей обследованной территории выделяются 9 районов распространения популяций разных фенотипов (Попов, 2013): *P.e.*, *P.eem.*, *P.em.*, *P.emm.*, *P.m.*, *P.mms.*, *P.ms.*, *P.mss.*, *P.s.*, различающихся в среднем на 10 % показателя $C_n - C_p$ ($-54, -40, -30, -20, -10, 0, 10, 20, 27$ % соответственно). Выделяемые группы (фенотипы) популяций различаются по средним показателям формы семенных чешуй и SMD от «эталонных» популяций елей европейской и сибирской (таблица, рисунок).

В западном районе I, занимающем Украинские Карпаты и западные районы Беларуси, ель характеризуется наибольшими показателями заостренности семенных чешуй и наибольшей дистанцией от популяций из Восточной Сибири, но практически не отличается от ели из Закарпатья. В районе II, располагающемся к северо-востоку от района I, ель почти также далека от ели сибирской и очень близка к ели европейской. Популяции ели в районах III и IV характеризуются постепенным уменьшением заостренности формы семенных чешуй, уменьшением дистанции от ели сибирской, но ближе к ели европейской. Ель в районе V по величине дистанции Махаланобиса (SMD) и Root 1 находится примерно на одинаковом положении (расстоянии) от «эталонных» популяций елей европейской и сибирской.

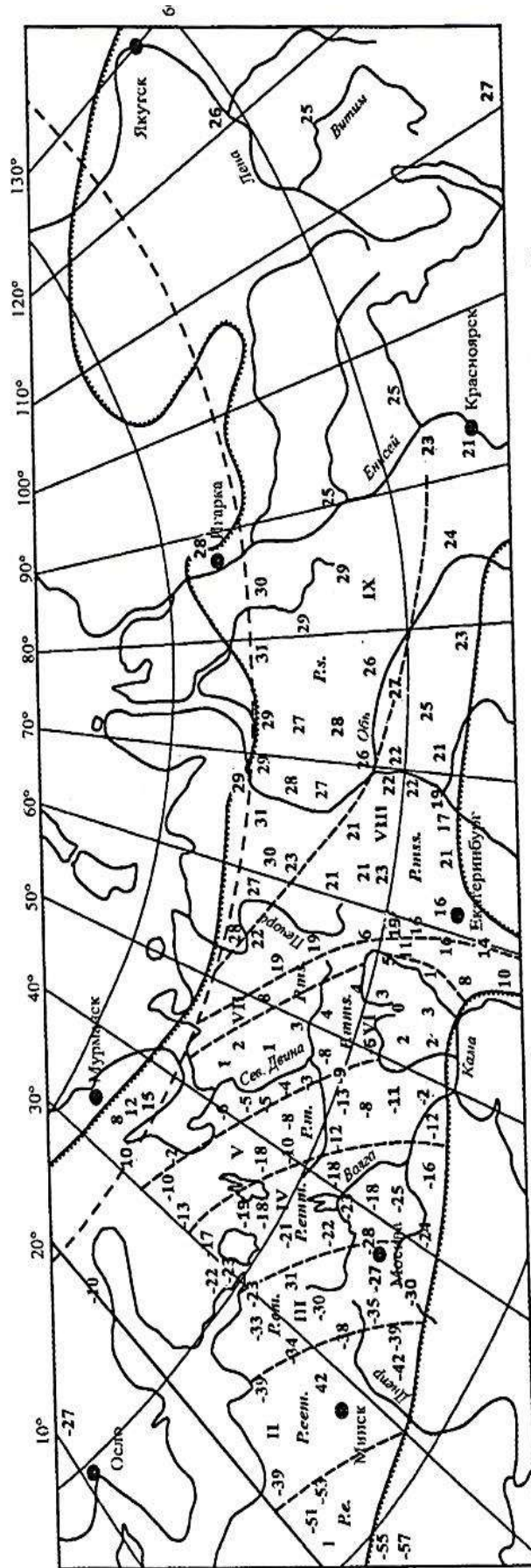
Район VI занимает обширную территорию: всё междуречье р. Вятки и Камы, район Северной Двины. Среднее значение показателя $C_n - C_p$ находится в пределах от -5 до $+5$ %. Показатели C_n и C_p почти равны (по 50 %). Популяции ели в этом районе несколько ближе к ели сибирской, чем к европейской. Популяции в районе VII занимают весьма узкую полосу территории: от горловины Белого моря к верхнему течению р. Вычегды и далее территорию за р. Камой, в юго-восточной части примерно до Екатеринбурга, к этому же району относится и Мурманская область. Популяции в этом районе еще ближе к ели сибирской и дальше от ели европейской.

Таблица

Средние показатели формы семенных чешуй и относительное положения популяций ели разных групп (фенотипов)

| Район | N | n | ПФСЧ | | | SMD | | Root 1 |
|-------|----|------|-------|-------|-------------|----------------|----------------|--------|
| | | | C_n | C_p | $C_n - C_p$ | <i>evr-med</i> | <i>sib-med</i> | |
| I | 4 | 841 | 25 | 79 | -54 | 0.19 | 98.33 | -2.33 |
| II | 6 | 945 | 30 | 70 | -40 | 3.24 | 65.00 | -2.00 |
| III | 10 | 1790 | 34 | 64 | -30 | 7.94 | 46.99 | -1.13 |
| IV | 14 | 1963 | 38 | 58 | -20 | 15.04 | 34.31 | -0.30 |
| V | 12 | 2466 | 43 | 53 | -10 | 24.91 | 23.61 | 0.76 |
| VI | 21 | 4232 | 50 | 50 | 0 | 33.51 | 9.75 | 1.71 |
| VII | 10 | 2003 | 55 | 45 | 10 | 54.34 | 4.73 | 2.88 |
| VIII | 19 | 3032 | 62 | 42 | 20 | 78.92 | 0.99 | 3.85 |
| IX | 29 | 4742 | 67 | 40 | 27 | 109.7 | 0.19 | 4.98 |

Примечание. N – число выборок, n – число особей в выборках; ПФСЧ – показатели формы семенных чешуй: C_n – коэффициент сужения, C_p – коэффициент вытянутости верхней части семенных чешуй; SMD – квадрат дистанции Махаланобиса популяций (*med*) от «эталонных» популяций ели европейской (*evr*) и сибирской (*sib*).



Географическая изменчивость популяций елей европейской и сибирской на востоке Европы и в Сибири по средним показателям разности коэффициентов сужения и вытянутости семенных чешуй ($C_n - C_p$). Пояснения в тексте.

Территория района VIII имеет своеобразную конфигурацию. В районе южнее полуострова Канин (в пределах ареала ели) полоса территории узкая, постепенно расширяясь к верхней половине р. Печоры. На Урале до р. Иртыша и Оби эта полоса становится наиболее широкой, далее она несколько сужается и занимает пространство к югу от 60° с. ш. до границы ареала ели. Восточный предел распространения популяций этой группы ограничивается, по-видимому, р. Енисеем примерно до устья р. Ангары. Популяции в этом районе почти не отличаются от «эталонной» популяции ели сибирской и очень далеки от ели европейской. Далее на всем пространстве к северу и к востоку распространены популяции «чистой» ели сибирской (район IX), то есть без генетического влияния ели европейской. В этих популяциях среднее значение показателя $C_n - C_p$ равно 27 (25–31), $C_n - 67$, $C_p - 40$ %, и они практически идентичны «эталонной» популяции ели сибирской и очень далеки от ели европейской.

Выделяемые группы популяций ели по районам существенно различаются по средним показателям формы семенных чешуй и относительного расстояния от «эталонных» популяций ели европейской из Закарпатья и ели сибирской из Восточной Сибири. Географическая изменчивость популяций по обсуждаемым показателям имеет большое сходство со многими биологическими и лесоводческими признаками (Попов, 2005; Попов, Зенкова, 2009), которое может быть использовано при выделении внутривидовых таксоном и в лесоводстве.

Список литературы

- Бобров Е.Г. История и систематика рода *Picea* A. Dietr. // Новости систематики высших растений. 1971. Вып. 7. С. 5-40.
- Боровиков В.П. Популярное введение в программу STATISTICA. М.: КомпьютерПресс, 1998. 267 с.
- Вольф Э. Хвойные деревья и кустарники европейской и азиатской части СССР. Л.: Ленингр. лесн. ин-т, 1925. 173 с.
- Данилов Д.Н. Изменчивость семенных чешуй *Picea excelsa* // Ботан. журн. 1943. Т. 28. № 5. С. 191–202.
- Комаров В.Л. Класс хвойные (*Coniferales*) / Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1934. Т. 1. С. 130–195.
- Орлова Л.В., Егоров А.А. К систематике и географическому распространению ели финской (*Picea fennica* (Regel) kom., Pinaceae) // Новости систематики и высших растений. 2010. Т. 42. С. 5-23.
- Попов П.П. Форма семенных чешуй в полусибирском потомстве ели // Лесоведение. 1997. № 6. С. 54-57.
- Попов П.П. Географическая изменчивость формы семенных чешуй ели в Восточной Европе и Западной Сибири. Лесоведение. 1999. № 1. С. 68-73.
- Попов П.П. Ель европейская и сибирская: структура, интерградация и дифференциация популяционных систем. Новосибирск: Наука, 2005. 231 с.
- Попов П.П., Зенкова Е.Л. Сходство в географической изменчивости ели по фенотипическим и генетическим признакам // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2009. № 10. С. 126-132.
- Попов П.П. «Эталонные» популяций для дискриминантного анализа в сплошном ареале елей европейской и сибирской // Экология. 2012. № 1. С. 16–21.
- Попов П.П. Фенотипическая структура популяций *Picea abies* и *P. obovata* (Pinaceae) на востоке Европы // Ботан. журн. 2013. Т. 98. № 11. С. 1384-1402.
- Попов П.П. Закономерности региональной дифференциации популяций елей европейской и сибирской. Новосибирск: Наука, 2014. 216 с.
- Попов П.П. Кластерные группы, структура и относительное положение популяций ели на востоке Европы // Экология. 2015. № 2. С. 95-102
- Правдин Л.Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР. М.: Наука, 1975. 176 с.
- Регель Э. Русская дендрология. 2-е изд. Вып.1: Хвойные. СПб, 1883. 68 с.
- Соколов С.Я., Связева О.С., Кубли В.А. Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л.: Наука, 1977. 163 с.

Сукачев В.Н. Дендрология с основами лесной геоботаники. Л.: Гослестехиздат, 1938. 576 с.
Теплоухов Ф.А. Известия о деятельности Лесного общества (Сообщение о коллекции еловых шишек в Лесном отделе Политехнической выставки) // Лесн. журн. 1872. Вып. 6. С. 86-91.
Khalil M.A.K. Genetics of cone morphology in white spruce (*Picea glauca*) // Canad. J. Bot. 1974. V. 52. № 1. P. 15-21.
Khalil M.A.K. Genetics of cone morphology of Black spruce (*Picea mariana* Mill. B.S.P.) in Newfoundland, Canada // Silvae genet. 1984. V. 33. № 4-5. P. 101-109.
Schmidt-Vogt H. Die Fichte. Taxonomie. Verbreitung. Morphologie. Ökologie. Waldgesellschaften. Hamburg; Berlin: Paul Parey, 1977. Bd.1. 647 S.
Teplouchoff Th. Ein Beitrag zur Kenntniss der sibirischen Fichte – *Picea obovata* Ledeb. // Bull. Imp. Natural de Moscou. 1868. Bd. 41. Ht 3. S. 244-252.

АДВЕНТИЗАЦИЯ БИОТЫ ЦЕНТРАЛЬНЫХ РАЙОНОВ ЕВРАЗИИ (НА ПРИМЕРЕ ИРКУТСКОЙ ОБЛАСТИ)

В.А. Преловский, Ю.С. Малышев

Институт географии им. В.Б. Сочавы СО РАН, Иркутск, Россия
biomgeo@irigs.irk.ru

ADVENTIZATION OF THE BIOTA OF CENTRAL AREAS OF EURASIA (ON THE EXAMPLE OF THE IRKUTSK REGION)

V.A. Prelovskiy, Yu.S. Malyshev

Процессы внедрения чужеродных видов в региональные биотические комплексы, расширение спектра синантропных видов, приводящие к росту унификации сообществ на значительных территориях, в последнее время приобретают нарастающий характер. Все более явной становится тенденция к «космополитизации» биоты, что создает новую ситуацию, требующую серьезной трансформации идеологической и методической основы биогеографического и экологического анализа. Набирающий силу процесс смешения биоты, сочетающийся с обеднением аборигенных сообществ и ростом их неполноценности, по сути, предопределяет все большую утрату специфики организации региональной биоты и делает все менее предсказуемыми их реакции на антропогенные воздействия и глобальные климатические изменения (Малышев, Преловский, 2010). Процесс адвентизации биоты нужно рассматривать в широком контексте трансформации ландшафтного покрова и биотических сообществ, как составную часть изменений сетевой организации биостромы, возмущения динамики и развития биоты волновой природы. При этом весьма важно учитывать, что процесс адвентизации биоты идет с самоусилением, одни таксоны тянут за собой другие.

Ситуация в экологии складывается весьма непростая. Современные флоры и фауны, как и закономерности их функционирования и развития, значительно отличаются от прошлых аналогов. Практически вся биологическая сфера сейчас состоит из подсистем эрзац природы. Аборигенные флоры и фауны становятся экспонатами для знакомства и все больше отдаляются от большинства центров промышленного развития. Это имеет отношение почти ко всем зональным экосистемам. Флоры и фауны в ряде случаев уже настолько адвентизированы, что теперь мыслить лишь моделями аборигенных сообществ – значит тешить себя небезопасными иллюзиями. В районах давнего и плотного освоения процессы смешения флор и фаун часто заходят настолько далеко, что возникают сложности в выделении аборигенных и адвентивных элементов. В азиатской части России такие зоны пока имеют очаговый характер, однако отчетливо прослеживаются аналогичные тенденции в развитии ситуации. Недостаточный учет этого в природоохранном

планировании и оценке последствий масштабного хозяйственного освоения таежных территорий, на фоне усиливающихся процессов унификации и синантропизации биоты, могут быть весьма серьезными, как для отдельных регионов, так и для биосферы и человеческой цивилизации в целом (Мальшев, 1990; Шварц и др., 1993).

Ключевую роль в адвентизации местных и региональных флор и фаун играет синантропный комплекс видов, включающий большое число факультативных и потенциальных синантропов. Населенные пункты и их окружение, трассы прохождения линейных сооружений являются экологическими руслами расселения видов животных разной степени синантропизации. Проникновение чужеродных видов в новые районы происходит чаще всего именно по каналам антропогенно измененных местообитаний. Происходит закрепление вида в условиях, обеспеченных имеющимися у них преадаптациями (Плешанова, 2005). В процессе приспособления к новым условиям может происходить и сдвиг экологической ниши вида, последствием чего может стать его расселение за пределы первоначальных резерватов (на первом этапе – в рамках того же типа антропогенно трансформированных местообитаний, а затем в малонарушенную природную среду). Поэтому особую важность приобретает проблема влияния синантропных комплексов биоты на окружающие территории, населенные еще слабо измененными сообществами, поскольку натурализация чужеродных видов может приводить к радикальному изменению структуры зооценозов. Скорость и масштабы распространения отдельных видов животных могут быть весьма значительными. Пример с восточноевропейской полёвкой (*Microtus rossiaemeridionalis* Ognev), которая за четверть века широко расселилась в Прибайкалье, проникнув по дачным и коттеджным поселкам даже в пределы таежных ландшафтов, может быть яркой тому иллюстрацией (Мальшев, 2013). Процессы синантропизации биоты являются определяющими в тенденции к адвентизации региональных флор и фаун с перспективой их необратимой трансформации и утраты аборигенного своеобразия.

Процессы трансформации флоры и растительности, пожалуй, изучены в большей степени, нежели фауны и животного населения, поэтому масштабы адвентизации растительного покрова выявляются более наглядно. Прогноз тенденций изменения населения животных вследствие расширения числа чужеродных видов вряд ли возможен без учета масштабов и специфики изменений растительности, которая, являясь ведущим звеном в экосистемах, в значительной степени определяет аналогичные изменения в животном населении, способствуя его адвентизации и синантропизации. Примечательно, что доля адвентивных видов во флоре уже достигает предельных значений (вплоть до 70% в больших европейских городах (Королева, Оливериусова, 1993)). Города и другие населенные пункты, таким образом, выступают как очаги, а зоны их концентрации как русла (инвазионные коридоры) распространения чужеродных видов флоры и фауны. Основными путями распространения новых видов остаются автомобильные и железные дороги. Для адвентивной флоры г. Иркутска эти показатели выше, чем по области – 322 вида или 28,7% от общего числа встреченных видов (Виньковская, 2005), но пока еще несопоставимы с европейскими городами России. В Сибири зоны трансформации биоты, связанные с проникновением чужеродных видов, пока локализируются в районах давнего хозяйственного освоения, однако отчетливо прослеживаются тенденции к расширению территориальных масштабов адвентизации фауны. В отличие от Европейской части страны, Иркутская область испытывает меньшее и не столь длительное антропогенное влияние, а также удалена от крупных международных центров торговли, вследствие чего число выявленных адвентивных видов биоты здесь значительно ниже, но имеются тенденции к их увеличению. Так ежегодно на территории области регистрируется до 5 новых видов растений (Конспект флоры..., 2008). Основу адвентивной флоры области представляют виды, прошедшие через интродукцию и длительное культивирование (126 видов), еще 17 видов представлены как природными, так и адвентивными популяциями.

Процессы появления новых видов фауны не столь значительны, но тоже требуют особого внимания. В первую очередь это относится к фауне беспозвоночных животных, чье появление менее заметно, но оказываемый вред хозяйству и биоценозам может быть довольно значительный. Появление новых видов рыб и млекопитающих в основном связано с их случайным завозом в регион или намеренной акклиматизацией. Появление новых видов птиц чаще всего связано с расширением их гнездовых ареалов, каких-либо природно-климатических изменений или разрушений зоогеографических барьеров, вследствие антропогенной деятельности.

Таблица 1

Соотношение аборигенных и инвазийных видов флоры и фауны Иркутской области

| Таксономическая группа | Кол-во видов на территории Иркутской обл. | Количество адвентивных видов | |
|------------------------|---|------------------------------|------|
| | | абсолютное | в % |
| Сосудистые растения | 2295 | 372 | 16,2 |
| Рыбы | 60 | 8 | 13,3 |
| Птицы | 401 | 37 ¹ | 9,2 |
| Млекопитающие | 80 | 10 (2) ² | 12,5 |

Примечание. 1 – без учета залетных видов; 2 – для двух видов известны случаи выпуска не встречающихся в области подвидов.

Оценивая соотношение адвентивных и аборигенных видов биоты области (табл. 1) можно отметить, что состояние местной флоры и фауны не столь катастрофическое, чем в других регионах России, особенно её пограничных территорий. Комплекс проблем, возникающих в связи с усилением процессов адвентизации биоты весьма широк. Для их решения необходимо проведение работ по предварительному анализу ситуации. Исходя из положения Иркутской области в зональном и биогеографическом отношениях, степени трансформации биоты соседних территорий, можно оценить основные направления экспансии чужеродных видов, существующие и потенциальные масштабы этих процессов в широтном и меридиональном плане. Уже накопленные сведения позволяют в первом приближении оценить сохранность и масштабы фрагментации аборигенных сообществ, зональные и биомные ограничения расселения чужеродных видов, степень полночленности и «закрытости» сообществ по систематическим и экологическим группам, выделить участки территорий, в которых будут преимущественно концентрироваться пришлые виды животных и т.д. Мониторинг биоинвазий представляет не только прикладной интерес, но несет в себе и фундаментальную составляющую. Ускорение процессов адвентизации фаунистических и растительных комплексов в какой-то мере воссоздает в ускоренном режиме исторические процессы трансформации региональных флор и фаун за счет усиливающихся миграционных процессов. Представляет интерес спектр вовлеченных в расселение видов разных систематических групп, пути и скорость их расселения, сохранение или изменение видами своих ландшафтных предпочтений, роль физико-географических преград, взаимодействие с аборигенными систематически близкими видами, степень трансформации структуры сообществ, её специфика в разных условиях и многое другое.

Таким образом, тенденция к адвентизации и унификации биоты, как в стране, так и на территории области является устойчивой, процессы взаимного перемешивания флор и фаун в перспективе будут только усиливаться. Можно предполагать, что процессы взаиморотации биоты будут характеризоваться существенной асимметричностью – вселенцев в разные участки Сибирского региона будет гораздо больше, чем примеров проникновения сибирских видов на иные территории. Традиционные флористический и фаунистический анализы постепенно будут все более уступать место анализу и прогнозу, а также оценке последствий трансформации биоты. В определенной мере усилятся позиции формальных методов, поскольку конкретные

(парциальные) флоры и фауны все в большей степени будут дрейфовать в сторону в значительной мере случайного набора видов, представляющих группы, самые различные по происхождению и местонахождению исходных ареалов. Тем не менее, будет усложняться экологическая и географическая подоплека данного явления, и возрастет её роль в анализе происходящих процессов, а ещё в большей степени в прогнозировании развития ситуации и оценке ожидаемых последствий. Здесь базовую роль могут сыграть накопленные ранее знания, как аутэкологического, так и синэкологического плана.

Список литературы

- Виньковская О.П.* Флора Иркутской городской агломерации и ее динамика за последние. 125 лет. Автореф. дисс. канд. биол. наук. Пермь, 2005. 24 с.
- Конспект флоры Иркутской области (сосудистые растения)* / В.В. Чепинога и др. Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та, 2008. 327 с.
- Королева Е.Г., Оливерюсова Л.* Экологические подходы к классификации городских территорий в природоохранных целях // Биоиндикация в городах и пригородных зонах. М.: Наука, 1993. С. 11-14.
- Мальшев Ю.С.* К вопросу о формировании нового участка ареала восточноевропейской полевки *Microtus rossiaemeridionalis* Ognev в Прибайкалье // Байкальский зоологический журнал. 2013. № 1. С. 105-108.
- Мальшев Ю.С.* Эволюционно-экологические подходы к анализу урбоэкологических проблем // Городская среда: принципы и методы геоэкологических исследований. Иркутск, 1990. С. 11-82.
- Мальшев Ю.С., Преловский В.А.* Пространственное прогнозирование в зоогеографии: проблемы, методические основы и информационные ресурсы // География и природные ресурсы. № 3. 2010. С. 125-132.
- Плешанова Г.И.* Экология синантропных насекомых Восточной Сибири: явление синантропизации, экологические закономерности формирования фауны, система мониторинга и защиты. Иркутск, 2005. 166 с.
- Шварц Е.А., Белановская Е.А., Второв И.П., Морозова О.В.* Интродуцированные виды и концепция биоценотических кризисов // Успехи современной биологии. 1993. Вып. 113. № 4. С. 387-401.

ОПЫТ ПРИМЕНЕНИЯ ДВУХ МЕТОДИК ОПИСАНИЯ ТРАВЯНО-КУСТАРНИЧКОВОГО ЯРУСА НА ПОСТОЯННЫХ ПРОБНЫХ ПЛОЩАДЯХ В ЕЛЬНИКАХ ЦЕНТРАЛЬНО-ЛЕСНОГО ЗАПОВЕДНИКА

М.Ю. Пукинская, К.В. Щукина, Д.С. Кессель, А.П. Кораблев

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия,

pukinskaya@gmail.com, vyatka_ks_72@mail.ru, dasha_kessel@mail.ru,

korablev.anton@yandex.ru

EXPERIENCE OF APPLICATION OF TWO METHODS OF STUDY OF THE HERB LAYER ON THE SCIENTIFIC PERMANENT PLOTS IN SPRUCE FORESTS OF CENTRAL FOREST RESERVE

M.U. Pukinskaia, K.V. Shchukina, D.S. Kessel, A.P. Korabliev

Целью настоящего исследования является мониторинг состояния растительного покрова на постоянных пробных площадях (далее - ППП) Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника (ЦЛГБЗ). В 1972 г. в ходе работ по лесоустройству ЦЛГБЗ сотрудниками заповедника и БИН РАН было заложено 20 ППП, отражающих типологическое разнообразие и динамику лесных экосистем (Житлухина и др., 2005). В 1984 г. были проведены повторные описания

существующих пробных площадей и заложены новые ППП. Мониторинговые площадки закладывались в разных типах леса и имели разную площадь (от 100 до 700 м²). На ППП было сделано таксационное описание древостоя, проведен пересчет подроста лесообразующих пород и подлеска, описан напочвенный покров. Учет травяно-кустарничкового и мохового яруса проводился по стандартной методике на площадках размером 50*50 см, равномерно-случайно размещенных в пределах ППП (50-100 рамок на ППП). С 2015 г. проводятся повторные описания ППП 1972 и 1984 гг. (Кораблёв и др., 2016; Кораблёв и др., 2017).

Чаще всего, описание травяно-кустарничкового яруса (ТКЯ) в лесу проводят методом заложения пробных (или учетных) площадок, последние могут иметь разные размеры (0,25 - 1 м²), а их количество зависит от особенностей фитоценоза, от целей исследования и необходимой точности учета (Раменский, 1938; Методы изучения..., 2002). Может варьировать и способ размещения учетных площадок по пробной площади (Учебная полевая практика..., 2012). В задачи нашего исследования входит сравнение двух методик учета ТКЯ в распадающихся ельниках ЦЛГБЗ. В 2015 и 2017 гг. описания напочвенного покрова проводились по методике, применявшейся при первичном описании ППП. В 2016 г. была апробирована методика описания сообществ, основанная на принципе nested-desing (McCune B. et al., 2002).

В 2016 г. исследования были выполнены на пяти ППП: в липняково-ясменниковых (ППП 6, 12, 20), неморально-кисличном (ППП 5) и в черничном (ППП 10) ельниках. На изученной территории в результате локального распада елового древостоя формируются участки с различной видовой структурой, которая определяется в первую очередь типом условий местопроизрастания. В зеленомошной группе (черничном и неморально-кисличном ельниках) в окнах обычно формируются еловые или рябиновые древостои; в сложном ельнике (липняково-ясменниковые) – липовые, реже кленовые древостои. В соответствии с этими особенностями на ППП выделялись однородные по составу и строению древесного яруса контуры и в них закладывали от 5 до 8 мониторинговых площадок (МП) размером 100 м² (10x10 м) (рис. 1).

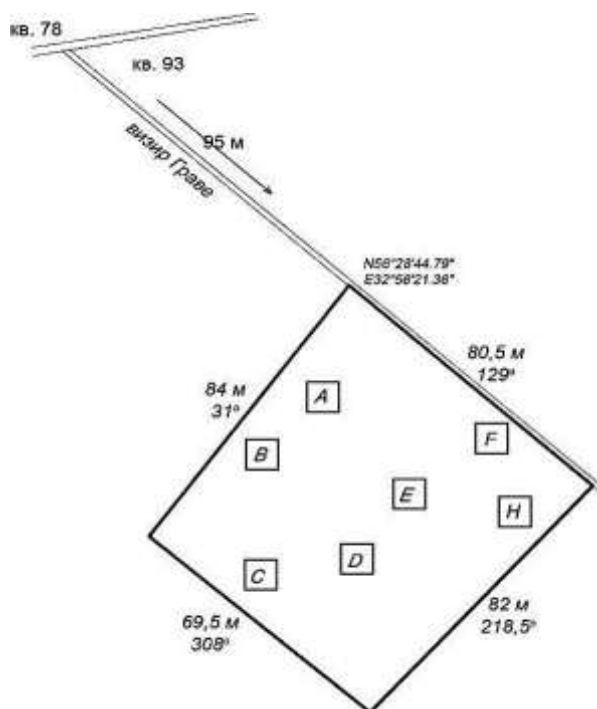


Рис. 1. Пример размещения мониторинговых площадок (схема ППП № 12).

Геоботанические описания нижних ярусов на ППП выполняли на площадках (рамках 0,5x0,5 м), закладываемых в регулярном порядке на МП (рис. 2), всего по 20 площадок на каждую МП. Площадки нумеровали в порядке, приведенном на рис. 2, начиная с первого угла площадки. Первым считали угол, расположенный на север или северо-запад от центра площадки.

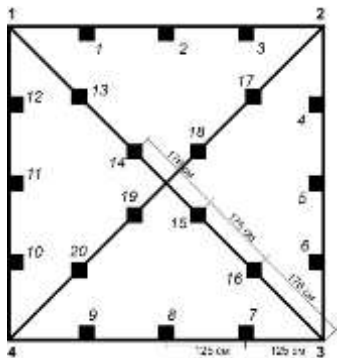


Рис. 2. Размещение и нумерация площадок 0,5x0,5 м на мониторинговой площади 10x10 м.

При каждом описании в рамке выявляли полный состав видов сосудистых растений, мхов и лишайников, указывали проективное покрытие (в %) каждого вида и общее проективное покрытие видов в каждом ярусе. К каждой рамке указывали микрорельеф поверхности. В камеральный период описания по каждой МП сводили в общую таблицу и вычисляли среднее проективное покрытие для каждого вида.

Используемая методика имеет очевидные преимущества: подобное заложение учетных площадок позволяет дать каждой из них точную пространственную привязку, и, следовательно, дает возможность повторить расположение пробных площадок при следующем обследовании. Кроме того, такая схема распределения учетных площадок позволяет детально охарактеризовать напочвенный покров в каждом однородном контуре с доминированием определенной древесной породы и выявить мозаичность напочвенного покрова. Следует отметить, что количество учетных площадок на одну ППП возрастает, по сравнению со стандартной методикой и составляет в большинстве случаев 140 (до 160) уч. пл..

На стадии обработки материалов полевого сезона 2016 г. было отмечено некоторое снижение числа видов ТКЯ в сравнении с предыдущими годами. Оно предположительно связано с концентрированным размещением геоботанических рамок и их строгим расположением, что вносит, кроме пространственной автокорреляции, долю случайности в фиксируемом составе участка растительного покрова, попавшего в рамку. Для каждой ППП было проведено сравнение списков видов ТКЯ 1972-1984 гг. со списками 2016 г., которое показало отсутствие от 2 до 7 видов, обычных и обильных в этих контурах в прошлые годы. Это такие виды, как *Cinna latifolia* (Trevir.) Griseb., *Galium triflorum* Michx., *Circaea alpina* L., *Actaea spicata* L., *Linnea borealis* L., *Solidago virgaurea* L., *Mycelis muralis* (L.) Dumort., *Fragaria vesca* L., *Mercurialis perennis* L., *Festuca altissima* All. и др. В ходе сплошного осмотра ППП в 2017 г. часть из этих видов была обнаружена, что может свидетельствовать об их наличии и в предыдущий сезон (см. Таб. 1).

Таким образом, процент видов, не попавших в учетные площадки при применении методики описания, основанной на принципе nested-desing, составил 3 – 7 видов (7-19 %), тогда как при использовании стандартной методики не выявленными

остается от 0 – 2 видов (0 - 8%), как правило, с низкой встречаемостью и незначительным проективным покрытием.

Обе методики дают сходные результаты в выявлении общих закономерностей динамики еловых сообществ. Бореальные типы ельников (сфагново-черничный и черничный) более стабильны, несмотря на умеренное изреживание древостоев, травяно-кустарничковый ярус остается практически неизменным. Неморально-кисличные сообщества показывают единый тренд в изменениях нижних ярусов, характеризующийся увеличением доли широколиственных пород, что приводит к появлению и увеличению участия видов неморального разнотравья (Кораблев и др., 2016, 2017).

Таблица 1

Изменение общего числа видов на ППП в разные годы

| ППП № / год | Общее число видов, обнаруженных в 1972 | Общее число видов, обнаруженных в 1984 | Общее число видов, обнаруженных в 2016 | Число видов, обнаруженных в 2017 в ходе осмотра ППП | Суммарное количество видов |
|-------------|--|--|--|---|----------------------------|
| 5 | 22 | 19 | 25 | 5 | 30 |
| 6 | 39 | 36 | 36 | 7 | 43 |
| 10 | 16 | – | 25 | 3 | 28 |
| 12 | 35 | 28 | 29 | 7 | 36 |
| 20 | 32 | 26 | 26 | 2 | 28 |

Плюсами апробированной методики (основанной на принципе nested-desing) являются ее точная воспроизводимость и выявление особенностей строения ТКЯ каждого однородного контура. К очевидным минусам следует отнести ее избыточную трудоемкость и концентрированное расположение учетных площадок, при котором переходные зоны между однородными контурами (МП) и однотипные контуры (в случае заложения ПП только в одном из них) остаются не охваченными обследованием. Для исследования динамики ТКЯ в старовозрастных ельниках и выявления полного флористического состава методика равномерно-случайного заложения учетных площадок по всей ППП является более предпочтительной.

Список литературы

- Житлухина И.Т., Минаева Т.Ю., Шапошников Е.С.* Система постоянных пробных площадей как методическая основа для изучения динамики растительности в Центрально-Лесном Заповеднике // Методические рекомендации по ведению мониторинга на особо охраняемых природных территориях. М. 2005. С. 19-33.
- Методы изучения лесных сообществ. СПб., 2002. 240 с.
- Кораблёв А.П., Волков В.П., Катютин П.Н., Кессель Д.С., Пукинская М.Ю., Щукина К.В.* Долговременная динамика сообществ еловых лесов на постоянных пробных площадях Центрально-Лесного заповедника // Стационарные экологические исследования: опыт, цели, методология, проблемы организации: Материалы Всероссийского совещания. Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник, 2016. Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2016. С. 76-81.
- Кораблёв А.П., Волков В.П., Кессель Д.С., Пукинская М.Ю., Щукина К.В.* Факторы дифференциации напочвенного покрова в неморальных ельниках (из *Picea abies* L.) Центрально-Лесного заповедника // Вклад заповедной системы в сохранение биоразнообразия и устойчивое развитие: Материалы Всероссийской конференции. Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник, 2016. Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2017.

Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. — М.: Сельхозгиз, 1938. 620 с.

Учебная полевая практика по геоботанике: учебно-методическое пособие // Красноярск: Сиб. федер. ун-т, 2012. 30 с.

McCune B., Grace J.B. Analysis of Ecological Communities. Oregon, Glenden Beach: MjM Software Design, 2002. 300 p.

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЭПИФИТНЫХ ЛИШАЙНИКОВ ГОРОДА КАЛИНИНГРАДА

А.В. Пунгин¹, Д.А. Парфёнова²

¹Балтийский федеральный университет им. И. Канта, Калининград, Россия,

APungin@kantiana.ru,

²Балтийский федеральный университет им. И. Канта, Калининград, Россия, Golysheva-darya@mail.ru

SPECIES DIVERSITY OF KALININGRAD EPIPHYTIC LICHENS

A.V. Pungin, D.A. Parfenova

Введение. Хозяйственная деятельность человека влияет на биоразнообразие как природных, так и урбанизированных территорий, приводя к сокращению численности и исчезновению различных видов растений. Лишайники, будучи одной из наиболее чувствительных к загрязнению и уязвимых групп организмов, являются индикаторами экологического состояния окружающей среды.

За последнюю четверть века появилось много работ, посвященных исследованию лишенофлоры урбанизированных территорий. Первые сведения о флоре лишайников города Калининграда были опубликованы немецкими ботаниками более чем 150 лет назад (Ohlert, 1863). Несмотря на это, лишенофлора административного центра Калининградской области остается мало изученной, а имеющиеся сведения фрагментарны (Пунгин, Петренко, 2013; Пунгин и др., 2015).

В связи с этим целью данного исследования являлось изучение видового разнообразия эпифитной лишенофлоры города Калининграда.

Методы исследования

Для учета эпифитной лишенофлоры в городе Калининграде был выбран стандартизированный метод оценки разнообразия эпифитных лишайников (VDI 3957 Blatt 13, 2005), используемый для биоиндикации качества атмосферного воздуха (Pungin, Dedkov, 2017; Pungin et al., 2017), разработанный Союзом немецких инженеров (VDI – Verein Deutscher Ingenieure). Территория города Калининграда была разделена на квадраты учета площадью 1 км² (рис. 1).

Сбор материала проводился в центральной части города в полевой сезон 2016 - 2017 года. Обследована территория площадью 21 км². Учет лишайников проводился в каждом квадрате на 10 отдельно стоящих, пряморастущих, здоровых деревьях с максимально представленной эпифитной лишенофлорой: *Fraxinus excelsior* L., *Tilia cordata* Mill., *Populus nigra* L., *Acer platanoides* L., *A. pseudoplatanus* L., *A. saccharinum* L., *A. negundo* L. Обработка и видовая идентификация лишайников проводились на базе Балтийского федерального университета имени Иммануила Канта, образцы хранятся в гербарии (KLGU).

Результаты и обсуждение

В результате проведенного исследования в центральной части города Калининграда было выявлено 56 видов (табл. 1), таким образом, видовой состав

эпифитной лишенофлоры областного центра был дополнен 14 видами (Пунгин, Петренко, 2013; Пунгин и др., 2015; Pungin, Dedkov, 2017).

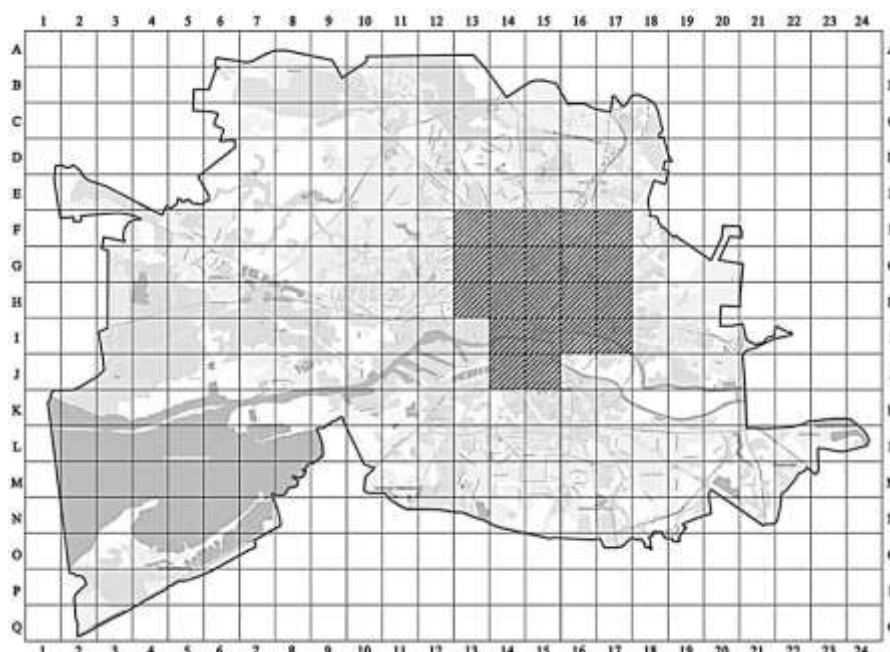


Рис. 1. Карта-схема города Калининграда (штриховкой обозначены обследованные квадраты)

Наибольшее число видов лишайников было обнаружено в квадратах G17 и H13 (31 и 32 вида). В квадрате H13 расположен Центральный парк, основанный еще в конце восемнадцатого века. На территории парка произрастают уникальные виды листоватых и кустистых лишайников - *Flavoparmelia caperata* (L.) Hale, *Parmeliopsis ambigua* (Wulfen) Nyl., *Platismatia glauca* (L.) Culb. & C. Culb., *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf, *Usnea filipendula* Stirton, не обнаруженные нигде более в центральной части города. В свою очередь, в квадрате G17 (окрестности ул. Куйбышева) обнаружены единичные талломы таких видов, как *Pertusaria albescens* (Hudson) Choisy & Werner и *Punctelia subrudecta* (Nyl.) Krog. Мы считаем, что данные территории являются своего рода рефугиумами, где представители эпифитной лишенобиоты все ещё способны пережить неблагоприятные экологические условия урбосреды и, в последующем, при условии улучшения экологической обстановки, вновь расселиться на территории Калининграда.

Наименьшее число – 12 видов, обнаружено в квадрате I16 (табл. 1). Значительное снижение числа видов в квадрате, по-видимому, можно объяснить присутствием крупных автомобильных дорог на данном участке (Московский проспект и Второй эстакадный мост), высокой автотранспортной нагрузкой и, следовательно, большими выбросами загрязняющих веществ.

Интересными находками являются лишайники Пунктелия Джекера – *Punctelia jeckeri* (Roem.) Kalb и Пунктелия грубоватая *P. subrudecta* (Nyl.) Krog., обнаруженные впервые на территории города Калининграда и Калининградской области (Дедков и др., 2007). Основная область распространения рода *Punctelia* (в целом примерно 35 видов) находится в Африке, а также Северной и Южной Америке. Они распространены от умеренной зоны широколиственных лесов до Средиземноморья, обладают субатлантической тенденцией расширения ареала и заселяют умеренно кислую кору лиственных деревьев, выбирают хорошо освещенные и слабо- или незвофицированные местообитания (Wirth et al., 2013).

Таблица 1

Эшфитные лишайники центральной части города Калининграда

| Виды | Квадраты учета | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|----------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|--|
| | F13 | F14 | F15 | F16 | F17 | G13 | G14 | G15 | G16 | G17 | H13 | H14 | H15 | H16 | H17 | H18 | |
| <i>Amandinea punctata</i> (Hoffm.) Coppins & Scheid. | + | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Bacidia rubella</i> (Hoffm.) A. Massal. | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Buellia griseovirens</i> (Turner & Borrer ex Sm.) Almb. | | | + | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Caloplaca holocarpa</i> (Hoffm. ex Ach.) M. Wade | | | | | | | | | + | | | | | | | | |
| <i>Candelaria concolor</i> (Dickson) Stein | + | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Candelariella reflexa</i> (Nyl.) Lettau | + | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>C. vitellina</i> (Hoffm.) Mull. Arg. | + | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>C. xanthostigma</i> (Ach.) Lettau | + | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Cladonia fimbriata</i> (L.) Fr. | + | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Evernia prunastri</i> (L.) Ach. | + | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Flavoparmelia caperata</i> (L.) Hale | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Hyperphyscia adglutinata</i> (Florke) H. Mayrh. & Poelt | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Hypocenomyce scalaris</i> (Ach. ex Lilj.) M. Choisy | + | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Hypogymnia physodes</i> (L.) Nyl | + | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>H. tubulosa</i> (Schaerer) Hav. | + | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Lecania cyrtella</i> (Ach.) Th. Fr. | + | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>L. naegelii</i> (Hepp) Diederich & v. d. Boom | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Lecanora carpinea</i> (L.) Vainio | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>L. chlorotera</i> Nyl. | + | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>L. conizaoides</i> Nyl. ex Crombie | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>L. dispersa</i> (Pers.) Sommerf. | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>L. expallens</i> Ach. | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>L. hagenii</i> (Ach.) Ach. | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>L. saligna</i> (Schrader) Zahlbr. | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>L. symmetrica</i> (Ach.) Ach. | + | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Lepraria incana</i> (L.) Ach. | + | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Melanictia fuliginosa</i> (Fr. ex Duby) O. Blanco et al. | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>M. subaurifera</i> (Nyl.) O. Blanco et al. | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Melanohalea elegantula</i> (Zahlbr.) O. Blanco et al. | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>M. exasperatula</i> (Nyl.) O. Blanco et al. | + | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Parmelia sulcata</i> Taylor | + | | | | | | | | | | | | | | | | |

P. jeckeri обнаружена в двух местах (квадрат G14 и H15) на стволе *Tilia cordata* Mill. И *Acer platanoides* L. На территории России данный вид встречается на севере Европейской части и на Кавказе (Список ..., 2010), занесен в Красную книгу Санкт-Петербурга с категорией статуса редкости RE(0) – вероятно, исчезнувшие в регионе (Перечень ..., 2014). Пунктелия грубоватая обнаружена на стволе *Fraxinus excelsior* L. В России вид известен на Южном Урале, Кавказе, в Южной Сибири и Юге Дальнего Востока, вид отмечается в Красных книгах Красноярского края, Иркутской области, Республики Бурятия (База биоразнообразия ..., 2017), а также в Красных книгах сопредельных государств: Белоруссии, Литве и Эстонии (Lilleleht et al., 1998; Красная книга ..., 2005; Rašomavičius, 2007).

Примечательным является то, что виды лишайников рода Пунктелия постепенно расширяют свой ареал обитания с юга на север. Например, на территории центральной и южной Германии за последние 10-15 лет появилось три новых теплолюбивых вида: *P. borreeri* (Sm.) Krog, *P. jeckeri* (Roum.) Kalb и *P. subrudecta* (Nyl.) Krog. Это связывают с климатическими изменениями в экосистемах – повышением среднегодовой температуры и уменьшением влажности воздуха (Insarov, Schroeter, 2002; Cezanne et al., 2008; Vogel, 2009).

Заключение

В результате проведенного исследования список эпифитной лишайнофлоры города Калининграда был пополнен 14 видами и насчитывает 56 видов лишайников. На обследованной территории обнаружены участки с высоким видовым разнообразием и уникальной лишайнобиотой – квадраты G17 и H13 (Центральный парк и окрестности улицы Куйбышева). Для города данные местообитания лишайников являются рефугиумами и требуют внимания со стороны администрации Калининграда, для обеспечения сохранности древесных насаждений и контроля за трансформацией среды (развитие инфраструктуры, герметизация почво-грунтов асфальтом и тротуарной плиткой).

Также при изучении лишайнобиоты областного центра были обнаружены два новых для Калининградской области вида: *Punctelia jeckeri* (Roum.) Kalb и *P. subrudecta* (Nyl.) Krog.

Полученные данные представляют интерес не только для изучения биоразнообразия лишайников Калининградской области, но России в целом.

Настоящая работа выполнена при поддержке Программы повышения конкурентоспособности БФУ им. И. Канта «5-100».

Список литературы

База биоразнообразия - *Punctelia subrudecta* (Nyl.) Krog // Информационно-аналитическая система «Особо охраняемые природные территории России», 2017. URL: <http://oort.aagi.ru/bio/24520> (дата обращения: 24.06.2017).

Дедков В.П., Андреев М.П., Петренко Д.Е. Аннотированный список лишайников Калининградской области // Биоразнообразие Калининградской области. Ч. 1: Грибы, лишайники, плауны, хвощи и папоротники Калининградской области. Калининград, 2007. С. 95-159.

Красная книга Республики Беларусь: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений // Минск, 2005.

Перечень объектов животного и растительного мира, занесенных в Красную книгу Санкт-Петербурга // Распоряжение об утверждении перечня объектов животного и растительного мира, занесенных в Красную книгу Санкт-Петербурга. Правительство Санкт-Петербурга. Комитет по природопользованию, охране окружающей среды и обеспечению экологической безопасности. Распоряжение от 21 июля 2014 г. N 94-р.

Пунгин А.В., Дедков В.П., Петренко Д.Е., Фещенко Ю.В., Яковлева С.А., Чапликин В.В.

- Лихенофлора ботанического сада Балтийского федерального университета им. И. Канта // Вестник Балтийского федерального университета им. И. Канта – Калининград: Изд-во БФУ им. И. Канта, 2015. – Вып. 1: Естественные науки. С. 78-86.
- Пунгин А.В., Петренко Д.Е.* К вопросу об изучении лихенофлоры Калининграда // Вестник Балтийского федерального университета им. И. Канта – Калининград: Изд-во БФУ им. И. Канта, 2013. – Вып. 7: Естественные науки. С. 103-109.
- Список лихенофлоры России.* СПб.: Наука. 194 с.
- Cezanne R., Eichler M., Kirschbaum U., Windisch U.* Flechten als Anzeiger des Klimawandels // *Sauteria*. 15. 2008. S. 159-174.
- Inсарov G., Schroeter B.* Lichen monitoring and climate change // *Monitoring with Lichens—Monitoring Lichens*. Springer Netherlands. 2002. P. 183-201.
- Lilleleht V. et al.* Red data book of Estonia // *Threatened plants, fungi and animals ETA-Looduskaitse Komisjon*, Tartu, Estonia. 1998. 150 s.
- Ohlert A.* Verzeichniss Preussischer Flechten // *Schriften der Königlichen Physikalisch-oekonomischen Gesellschaft zu Königsberg*. 1863. S. 6-34.
- Pungin A. and Dedkov V.* Assessment of air quality by lichen indication method in the central part of Kaliningrad // *Research Journal of Chemistry and Environment*. Vol. 21 (2). 2017. P. 32-39.
- Pungin A., Windisch U., Skrypnik L., Chaika C., Feduraev P.* Biomonitoring von Eutrophierungswirkungen in Kaliningrad (Russland) mit Flechten und Baumrinden // *Gefahrstoffe - Reinhaltung der Luft* 77. Nr. 4, 2017. S. 137-142.
- Rašomavičius V. et al.* Lietuvos raudonoji knyga // Kaunas: Lututė. 2007.
- VDI 3957 Blatt 13.* Biologische Messverfahren zur Ermittlung und Beurteilung der Wirkung von Luftverunreinigungen auf Flechten (Bioindikation). Kartierung der Diversität epiphytischer Flechten als Indikator für Luftgüte // Berlin: Beuth 2005.
- Vogel S.* Flechten auf straßenbegleitenden Bäumen an ausgewählten Standorten in Düsseldorf [Lichens on trees at a particular road in Dusseldorf] // *Archive for Lichenology*. 2009. T. 2. C. 1-15.
- Wirth V., Hauck M., Schultz M.* Die Flechten Deutschlands // Stuttgart, Ulmer. 2013. S. 1244.

МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ЗАПРЕТЫ В ЭВОЛЮЦИИ ЦВЕТКА

М.В. Ремизова, Д.Д. Соколов

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия,
margarita.remizowa@gmail.com

DEVELOPMENTAL CONSTRAINTS IN FLORAL EVOLUTION

M.V. Remizowa, D.D. Sokoloff

Структурное разнообразие цветков, как известно, определяется филлотаксисом, симметрией, числом органов, степенью и типом их срастания друг с другом, положением завязи и т.д. Так, элементы цветка могут быть расположены по спирали или мутовчато (кругами), срастаться могут одноименные и разноименные категории органов, само срастание может быть постгенитальным или конгенитальным, положение завязи может быть верхним и нижним. Тем не менее, не все мыслимые варианты сочетаний вышеуказанных особенностей, формирующие пространство логических возможностей, оказываются реализованными «на практике». Иными словами, у покрытосеменных имеются морфогенетические запреты, препятствующие одновременному появлению в одном и том же цветке определенных сочетаний признаков.

Наиболее показательны в этом отношении цветки со спиральным филлотаксисом. Расположение органов по спирали существенно затрудняет любое их срастание друг с другом. Это объясняется разновозрастностью органов, расположением

их на разных радиусах и, как правило, неустойчивым их числом (Endress, 2006). Таким образом, разнообразие спиральных цветков сводится к числу и наличию органов определенного типа и расположению их на вытянутом, плоском или вогнутом цветоложе. Характерно, что цветки со спиральным филлотаксисом обычно не развивают двойной околоцветник, однако наружные и внутренние элементы простого околоцветника могут достаточно сильно отличаться друг от друга (Endress, 2003). Это можно было бы объяснить трудностью в разграничении зон экспрессии генов, отвечающих за развитие чашелистиков и лепестков. При спиральном расположении элементов и отсутствии длительного пластохрона при заложении органов, относящихся к разным категориям, ожидать такие трудности достаточно логично. Однако в спиральных цветках (даже с предположительно равными пластохронами между заложением всех органов) околоцветник, андроцей и гинецей строго отграничены друг от друга и органы «переходного» типа, как правило, не обнаруживаются. Приходится признать, что удовлетворительного объяснения феномену простого околоцветника в спиральных цветках нет. Кроме того, спиральные цветки, как правило, не могут быть моносимметричными (зигоморфными). Радиальную (точнее, близкую к радиальной) симметрию задают непосредственно характер морфогенеза и расположение органов. Радиальная симметрия спиральных цветков отчасти обусловлена и их положением в соцветиях – такие цветки чаще одиночные или в метельчатых соцветиях, т.е. являются по положению терминальными. Терминальные цветки не могут быть моносимметричными, так как в ходе морфогенеза они «опираются» на характер расположения окружающих структур, которые в данном случае не создают того морфогенетического градиента, который возникает между осью соцветия и кроющим листом бокового цветка (Endress, 1999).

Циклические цветки дают широкий набор возможностей для срастания органов друг с другом, так как при круговом расположении они расположены на одном уровне (элементы одного круга) или на одних радиусах (органы на одной ортостихе), в пределах круга все органы часто одновозрастные, а между кругами разделены одинаковыми пластохронами (но не обязательно!). Иными словами, циклические цветки более синорганизованы, что открывает возможность для срастаний (Endress, 2006).

Широко известной и общепринятой является точка зрения об исходности спирального филлотаксиса в цветках с дальнейшим переходом его в циклический в ходе эволюции. Принято считать, что этот переход не был скачкообразным. Промежуточным состоянием считают гемициклические цветки. Можно выделить два типа гемициклических цветков: со сменой спирального филлотаксиса на циклический (спироциклические) и наоборот (циклоспиральные). Примечательно, что циклоспиральный цветок недавно выбран в качестве иллюстрации предкового для всех покрытосеменных типа цветка (Sauquet et al., 2017). В данной работе для реконструкции эволюции морфологических признаков авторы использовали молекулярно-филогенетические деревья, на которые картировали 27 морфологических признаков цветков. Эволюцию каждого признака рассматривали отдельно, в результате выявили предковое и производное состояния каждого из них. По совокупности полученных данных сделан вывод, что цветок ближайшего общего для всех современных покрытосеменных предка был радиально симметричный, обоеполый, с простым околоцветником из более 10 листочков, андроцеом из 10 или более тычинок и гинецеом из не менее чем 5 плодолистиков. Все элементы были свободными. При этом листочки околоцветника и тычинки располагались циклически (тримерными кругами), а плодолистики – по спирали. Авторы отмечают, что в комбинации все вышеуказанные признаки не встречаются ни у одного современного или ископаемого растения. Sauquet et al. (2017) проанализировали огромный массив данных – в матрицу вошли признаки цветка у 792 вида растений из 63 порядков и 372 семейств, что

составляет 98% и 86% от всего разнообразия современных растений. В полученной реконструкции настораживают особенности циклоспирального филлотаксиса.

Существование цветков с «переменным» филлотаксисом сомнению не подвергается, однако обычно смена филлотаксиса происходит на границе околоцветника и андроцея. Цветков с таким филлотаксисом немного. В качестве примера циклоспирального цветка можно привести цветок *Magnolia*, а в качестве спироциклического – *Nelumbo*. А насколько часто встречаются цветки, в которых смена филлотаксиса происходит на границе андроцея и гинецея? Простой просмотр матрицы, использованной Sauquet et al. (2017), позволил обнаружить всего 4 случая таких цветков, что составляет менее 1% от всех рассмотренных видов. Случайно ли это? При ближайшем рассмотрении даже эти 4 случая следует отнести к сомнительным и неверным интерпретациям. Вероятно, существует морфогенетический запрет на смену филлотаксиса при переходе к гинецею. Пример с реконструкцией Sauquet et al. (2017) еще раз показывает, что для реконструкций цветка предкового типа нежелательно разбивать цветок на отдельные признаки, как того требуют методы компьютерной обработки данных. Необходимо либо анализировать цветки как целое (что на данный момент с использованием компьютера недоступно), либо учитывать морфогенетические корреляции и запреты.

Следующий важный набор морфогенетических корреляций связан с формированием гинецея. При спирально расположенных плодолистиках ценочкарпный гинецей (за редчайшими исключениями) не формируется. Срастание возможно только при круговом расположении плодолистиков. Наличие того или иного типа срастаний в гинецее связано в первую очередь со строением самих плодолистиков, а именно с наличием асцидиатной и пликатной зон. Постгенитальное срастание плодолистиков, за редчайшими исключениями, возможно только при наличии пликатной зоны, так как именно здесь находятся «липкие» поверхности эпидермы, компетентные (на определенной стадии развития) к постгенитальному зарастанию брюшного шва и срастанию соседних плодолистиков. Асцидиатные же зоны плодолистиков либо остаются свободными, либо срастаются конгенитально. У однодольных растений к гинецею приурочены так называемые септальные нектарники, которые находятся на боковых поверхностях плодолистиков в пликатной или асцидиатной зонах. Расположение нектарников в пликатной зоне коррелирует с постгенитальным срастанием между плодолистиками и замыканием брюшного шва, т.е. гинецей в области с нектарниками не может быть одногнездным. Септальные нектарники, как правило, интернализированы, т.е. представляют собой мешкообразную полость в септах с отверстием для выхода нектара. Интересно, что внешний край этой полости никогда не образуется в результате постгенитального срастания (Remizowa et al., 2010). Иными словами, компетентны к постгенитальному срастанию только участки, расположенные по вентральным краям. Часто интернализация септальных нектарников достигается за счет образования нижней завязи, так, что нектарник ограничен снаружи бокалом нижней завязи. При верхней завязи у нектарника также имеется изначально сплошная внешняя стенка, которую можно рассматривать как вырост цветоложа (тогда основания плодолистиков будут сильно скошенными) или как верхний край скошенной к центру синасцидиатной зоны. Принимая первую интерпретацию, приходится признать, что гинецеи с верхней завязью и интернализированными нектарниками возникли в результате вторичного перехода к верхней завязи. Приуроченность нектарников к асцидиатной зоне плодолистика (на боковых и брюшной поверхностях) приводит к формированию базального апокарпного участка в гинецее (выше они могут срастаться только постгенитально). Интернализация таких нектарников путем перехода к нижней завязи приводит к тому, что в центре гинецея в базальном участке нижней завязи находится единственная трехлучевая нектарная полость. Потеря септальных нектарников в асцидиатной зоне, также как и в пликатной, приводит к конгенитальному срастанию плодолистиков.

Часто дискуссии вызывает интерпретация гинецеев с нижней или полунижней завязью и свободными боковыми и брюшными поверхностями плодолистиков. Такой гинецей можно наблюдать у некоторых Rosaceae (например, *Cotoneaster*), и у представителей семейства Hydrocharitaceae. У некоторых Hydrocharitaceae с области завязи не зарастают даже брюшные швы. Некоторые авторы признают такие гинецеи апокарпными, считая, что плодолистики прикрепляются на сильно вогнутом цветоложе, а сами основания плодолистиков сильно скошенные. Часть авторов интерпретирует такие гинецеи как ценокарпные, считая, что спинки плодолистиков конгенитально приросли либо к вогнутому цветоложу, либо к цветочной трубке. Расхождение в интерпретациях вызвано трудностями принципиального разграничения вариантов формирования бокала нижней завязи, так как в морфогенезе бокал нижней завязи и все заключенные в него структуры образуются как единое целое. Апокарпные версии менее представлены в литературе, так как существуют представления о запрете на образование нижней завязи при апокарпном гинецее. Особенно очевидным такой запрет представляется при мономерном гинецее. Действительно, у многих бобовых и розоцветных при наличии бокаловидного гипантия единственный плодолистик остается свободным. Предполагая морфогенетический запрет на формирование нижней завязи при апокарпном гинецее, Кедров (1969) пришел к выводу, что все мономерные гинецеи с нижней завязью следует признать псевдомономерными. Морфогенетический запрет на формирование нижней завязи при полимерном апокарпном гинецее действительно имеет место, но, на наш взгляд, ограничивается только случаями спирального расположения плодолистиков (за некоторыми исключениями), так как при спиральном филлотаксисе вообще возникают сложности со срастанием органов. В случае циклического расположения плодолистиков этот запрет «не работает». Представим, что при полимерном апокарпном гинецее в цветоложе «погружается» каждый отдельный плодолистик или гинецей целиком, структуры развиваются сросшимися изначально. Результат будет автоматически интерпретирован как ценокарпный гинецей. Таким образом, запрет получается чисто терминологическим (Соколов, 2015). С мономерными гинецеями не все так однозначно. При наличии у плодолистика асцидиатной зоны, на наш взгляд, формированию нижней завязи при единственном плодолистике ничто не препятствует. Поэтому если нет свидетельств наличия стерильных плодолистиков, мономерный гинецей может быть интерпретирован как таковой и при нижней завязи, например у *Hedyosmum* (Chloranthaceae). При наличии у плодолистика пликатной зоны формирование нижней завязи в мономерном гинецее невозможно. В случаях, когда единственный плодолистик заключен в гипантий и предпосылки для перехода к нижней завязи вроде бы созданы, этот плодолистик или целиком пликатный или в его завязи присутствует длинная пликатная зона, которая находится внутри гипантия. Морфогенетический запрет на формирование нижней завязи в мономерном гинецее из пликатного плодолистика связан, видимо, с технической невозможностью постгенитального замыкания брюшного шва при переходе к нижней завязи или с особенностями роста пыльцевых трубок.

Не меньший интерес представляют локальные морфогенетические запреты, формирующиеся в пределах конкретных семейств. Один из примеров дало изучение высокополимерного цветка *Tupidanthus* (Araliaceae, Sokoloff et al., 2007). Цветки *Tupidanthus* имеют то же число кругов, что и у остальных аралиевых, при этом число элементов андрогенеза и гинецея значительно превышает таковое у большинства остальных представителей семейства. Изменение числа кругов гинецея у Araliaceae невозможно (морфогенетический запрет), поэтому увеличение числа органов имело место только в пределах круга. Архитектура гинецея у аралиевых такова, что при «стандартном» числе плодолистиков (5), тяжи проводниковой ткани в определенном месте встречаются друг с другом, формируя внутренний компитум. При значительном увеличении числа плодолистиков образование внутреннего компитума при сохранении

радиальной симметрии геометрически невозможно, так как плодолистики и тяжи проводниковой ткани оказываются сильно удалены друг от друга. Для того, чтобы сохранить внутренний компитум, цветоложе становится складчатым, плодолистики выстраиваются вдоль линии, так чтобы их брюшные стороны были максимально близко друг к другу, симметрия цветка становится билатеральной.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, проект 15-04-05836.

Список литературы

- Соколов Д.Д. Корреляции между типом гинецея и положением завязи в цветках покрытосеменных растений: роль морфогенетических и терминологических запретов // Журн. общ. биол. 2015. Т. 76, № 2. С. 146-160.
- Кедров Г.Б. К определению типа гинецея // Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол., почв. 1969. № 6. С. 44-47.
- Endress P.K. Symmetry in flowers – Diversity and evolution // Int. J. Plant Sci. 1999. Vol. 160 (suppl.). P. S3–S23.
- Endress P.K. Morphology and angiosperm systematics in the molecular era // Bot. Rev. 2003. Vol. 68. P. 545-570.
- Endress P.K. Angiosperm floral evolution: Morphological developmental framework // Adv. Bot. Res. 2006. Vol. 44. P. 1-61.
- Remizowa M.V., Sokoloff D.D., Rudall P.J. Evolutionary history of the monocot flower // Ann. Missouri Bot. Gard. 2010. Vol. 97. P. 617-645.
- Sauquet H., von Balthazar M., Magallón S., Doyle J.A., Endress P.K., Bailes E.J., Barroso de Morais E., Bull-Hereñu K., Carrive L., Chartier M., Chomicki G., Coiro M., Cornette R., El Ottra J.H.L., Epicoco C., Foster C.S.P., Jabbour F., Haevermans A., Haevermans T., Hernández R., Little S.A., Löfstrand S., Luna J.A., Massoni J., Nadot S., Pamperl S., Prieu C., Reyes E., dos Santos P., Schoonderwoerd K.M., Sontag S., Soulebeau A., Staedler Y., Tschan G.F., Wing-Sze Leung A., Schönenberger J. The ancestral flower of angiosperms and its early diversification // Nature Communications. 2017. Vol. 8. 16047.
- Sokoloff D.D., Oskolski A.A., Remizowa M.V., Nuraliev M.S. Flower structure and development in *Tupidanthus calyptratus* (Araliaceae): an extreme case of polymery among asterids // Plant Syst. Evol. 2007. Vol. 268. P. 209-234.

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ФЛОРЫ ГОРОХОВЕЦКОГО ОТРОГА

Р.В. Репкин

Владимирский государственный университет им. А.Г. и Н.Г. Столетовых,
Владимир, Россия
repkinerom75@mail.ru

SPECIES DIVERSITY OF FLORA GOROKHOVETS SPUR

R.V. Repkin

Гороховецкий отрог является его наиболее высокой (до 192 м) восточной окраинной частью Коврово-Касимовского карстового плато –широким клином врезающейся между долинами рек Клязьмы и Суворови на востоке Владимирской области между городами Вязники и Гороховец. Эта территория издавна привлекала людей, которые основывали здесь свои поселения, начиная с мезолита и неолита. Территория Гороховецкого отрога подверглась длительному и интенсивному воздействию хозяйственной деятельности, которая привела к серьезным изменениям в ландшафтной структуре, проявившимся в сведении коренных широколиственных и смешанных лесов под сельскохозяйственные угодья и в развитии овражно-балочной эрозии. В настоящее время многие земли, ранее использовавшиеся в сельском хозяйстве, оказались не востребованными и в условиях умеренного климата с

избыточным увлажнением стали зарастать малоценными древесно-кустарниковыми и сорными растениями.

Наиболее возвышенные в рельефе участки Гороховецкого отрога заняты культивируемыми угодьями и пост аграрными землями на дерново-подзолистых почвах тяжелого механического состава. Южные и юго-восточные пологие склоны отрога также хорошо освоены сельским хозяйством, развивающемся на светло серых лесные и переходных почвах, но рассечены сетью оврагов и балок, в которых берут начало многочисленные притоки реки Суворощь. Крутые склоны северной экспозиции, обращённые к реке Клязьма – преимущественно покрыты лесом и очень сильно эродированы. Глубина оврагов и балок здесь превышает 60 - 80 м., а абсолютные перепады высот достигают 120 м. Здесь распространены разнообразные ассоциации луговых (злаково-разнотравные луга, ксероморфные злаковые луга, таволговые луга) и лесных сообществ (сосново-дубово-березовые смешанные леса, березняки, ельники) и другие ассоциации, развивающиеся на дерново-подзолистых почвах, разного механического состава, а также на аллювиальных, смытых и намытых почвах в нижних частях склонов отрога.

Отрог отличается достаточно высоким флористическим разнообразием, на его территории произрастают более 740 видов растений, что составляет более 55 % видов сосудистых растений, зарегистрированных на территории Владимирской области (1371 вид). В общем видовом разнообразии растений преобладают травянистые формы, которые составляют более 92 % всех представленных видов. По результатам наших исследований выявлено 66 видов древесно-кустарниковых форм растений, многие из которых являются одичавшими и натурализовавшимися.

Существенных географических различий в распространении растений, в пределах исследованной территории, не выявлено. Но около 12 % видов произрастающих на территории отрога представлены повсеместно. Это типичные для всего региона виды растений: Сосна обыкновенная (лат. *Pinus sylvestris*), Береза повислая, или бородавчатая (*Bétula péndula*), Дуб черешчатый (*Quércus róbur*), Ива козья (*Sálix cáprea*); Пижма обыкновенная (*Tanacétum vulgáre*), Хвощ полевой (*Equisétum arvénse*), Ежа сборная (*Dáctylis glomeráta*), Вейник наземный (*Calamagróstis epigéios*), Лютик едкий (*Ranúnculus ácris*), Одуванчик лекарственный (*Taráxacum officinále*) и многие другие представители различных семейств. Древесные сообщества растений преобладают по крутым склонам оврагов, балок и коренного берега реки Клязьмы, а также по низинной и заболоченной долине реки Суворощь. Некоторые виды флоры встречаются вблизи населенных пунктов, распространение других приурочено к пахотным и сельскохозяйственным угодьям. Часто встречаются заносные и интродуцированные виды. Так, Борщевик Сосновского (*Heracléum sosnówskyi*) встречается у ферм и вдоль обочин дорог, Клен американский, или ясенелистный (*Acer negúndo*) распространяется в окрестностях населенных пунктах и в последние годы «уходит» в поймы рек и овраги. В посевах у села Пировы-Городищи встречаются редкие для данной территории Сокирки полевые, или рогатые васильки (*Consolida regalis*). На поляне лесного склона коренного берега реки Клязьмы у Гороховца отмечена натурализация Лилии-саранки (*Lilium mártagon*). В пойме Клязьмы около Гороховца встречается у северной своей границы ареала Тюльпан Биберштейна (*Tulipa biebersteiniana*), занесенный в «Красную книгу Владимирской области».

Анализ флоры по таксономическому и систематическому подходу позволил выявить на территории отрога 83 семейства сосудистых растений, для которых определено следующее количество видов: 1. Более 40 видов – Сложноцветные (79 видов), Злаковые (62), Розоцветные (46); 2. 20 – 39 видов – Бобовые (33), Осоковые (29), Крестоцветные (26), Гвоздичные (25), Зонтичные (22), Лютиковые (22),

Гречишные (21), Губоцветные (20); 3. 10 – 19 видов – Подорожниковые (17), Бурачниковые (16) и ещё 7 семейств; 4. 3 – 9 видов – 28 семейств; 5. 1– 2 видов – 36 семейств.

Представители семейств Сложноцветные и Злаковые являются самыми типичными и широко распространенными растениями для данного района, а тридцать пять семейств, таких как Камнеломковые, Кизилые, Кисличные, Молочайные, Синюховые и др. представлены одним – двумя видами.

Виды, когда-либо описанные, для данной территории различными авторами представляют особый интерес для исследователей, т.к. это могут быть виды, занесенные в Красную книгу, так и не встречающиеся здесь в настоящее время. Например, по литературным данным Авран лекарственный (*Gratiola officinalis*) и Шлемник копьелистный (*Scutellaria hastifolia*) встречались ранее у г. Вязники, в настоящее время на данной территории не отмечены и занесены в «Красную книгу Владимирской области» как редкие виды (категория охраны 3). Так-же краснокнижными являются Двулепестник парижский (*Circaea lutetiana*), Бутень клубненосный (*Chaerophyllum bulbosum*), Гирчовник татарский (*Conioselinum tataricum*), Подлесник европейский (*Sanicula europaea*), Одноцветка одноцветковая, или крупноцветковая (*Moneses uniflora*), Первоцвет весенний, или Примула весенняя (*Primula veris*), Мытник Кауфмана (*Pedicularis kaufmannii*), Бубенчик лилиелистный (*Adenophora liliifolia*), Колокольчик широколистный (*Campanula latifolia*) – мезо- и гигромезофиты, растущие по лесным оврагам и склонам. Небольшие хищные гидрофитные растения Пузырчатку среднюю и малую (*Utricularia macrorhiza*, *Utricularia minor*), подлежащих охране, можно встретить здесь в стоячих водах малых водоёмов. Татарник колючий (*Onopordum acanthium*) отмечался в начале XX века около г. Вязники. Горечавка легочная (*Gentiana pneumonanthe*) изредка встречалась и, возможно встречается в нижней части южного склона отрога на лугах у реки Суворощь, там же встречается, занесённая в Красную книгу, Горечавка крестовидная (*Gentiana cruciata*). Среди новых для данного района видов отмечаются: Колостяк кистистый (*Léymus racemosus*), впервые описан в 2007 году на вершине пологого склона железнодорожной насыпи станции Вязники и Тимьян ползучий, или Чабре́ц обыкновенный (*Thýmus serpyllum*) отмечен на обочине шоссе у д. Коурково. Вдоль путей сообщения можно встретить и ещё один вид Чабреца – Тимьян блошиный (*Thymus pulegioides*), охраняемый в области (категория 4).

Флора Гороховецкого отрога отличается видовым разнообразием, присутствием большого количества редких и охраняемых видов, но претерпевает изменения, вызванные естественными сукцессионными причинами и изменениями в системе природопользования, происходящими в хозяйстве области.

Список литературы

- Репкин Р.В., Савельев О.В. Флористическое разнообразие Гороховецкого отрога Владимирской области. Международная научно-практическая конференция «Экология речных бассейнов». / под ред. Т.А. Грифионовой Владимир, 2013. С. 271-274.
- Серегин А.П. Флора Владимирской области: Конспект и атлас / А.П. Серегин, при участии Е.А. Боровичева, К.П. Глазуновой и др. Тула: Граф и К., 2012. 620 с.
- Шанцер И.А. Растения средней полосы Европейской России. Полевой атлас. 2-е изд. М.: Т-во научных изданий КМК. 2007. 470 с.
- Красная книга Владимирской области / Администрация Владим. обл., Департамент природопользования и охраны окружающей среды, Гос. автоном. Учреждение «Единая дирекция особо охран. прир. территории Владим. обл.». Владимир: Транзит-ИКС, 2010. 400 с.

**ПРОГРЕССИРУЮЩИЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ
(НА ПРИМЕРЕ КАЛУЖСКОЙ ОБЛАСТИ) – ИЗМЕНЕНИЯ ЗА 100 ЛЕТ**

Н.М. Решетникова

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва, Россия,
n.m.reshet@yandex.ru

**PROGRESSIVE PLANT SPECIES (ON THE EXAMPLE OF KALUGA REGION) –
CHANGES IN 100 YEARS**

N.M. Reshetnikova

В России только в работах XXI века стали обсуждать изменения состава флоры – вначале адвентивной, а затем и аборигенной (Серегин, 2012, 2013; Щербаков, 2011). Тенденции изменения численности видов, которые выявлены нами в Калужской области, наблюдаются и в сопредельных регионах. Во флоре Владимирской области проведен аналогичный анализ на основе данных, полученных методом сеточного картирования (Серёгин, 2014). Большое число совпадений динамики численности отдельных видов на разных территориях дополнительно убеждают в достоверности полученных данных. Лучше изучены исчезающие виды, а на многие факты прогресса аборигенных видов мы обратили внимание впервые.

Основой для сравнения современной и исторической флоры стало сочетание анализа архивных данных и современных полевых работ. Сравнение с материалами конца XIX — начала XX века осуществлено на основе 17 источников и коллекций, с середины до конца XX века имеются работы 12 научных коллективов и отдельных исследователей. Изучен гербарный материал по Калужской области в фондах гербариев МНА, MW, KLN, MOSP, LE и Калужском областном краеведческом музее. Динамика флоры в регионе выявлена на основе современных исследований в подробно и достоверно изученных в прошлом местах: обследовано около 230 участков, по которым имелись сведения с конца XIX века. Всего обследовано более 450 участков на территории области, многие из них изучены несколько раз в разные годы. Коллективом исследователей были обобщены данные по флоре региона (Калужская флора..., 2010), и материалы по редким видам (Материалы..., 2015), изменения распространения каждого вида стало предметом специального исследования (Решетникова, 2016).

Под распространением мы понимаем частоту вида (как число маршрутов или точек) и освоенные им местообитания.

При сравнении современных данных с историческими для выявления характера изменения частоты вида используются следующие параметры (для разных видов возможен учет разных характеристик): 1) число точек и районов в Калужской губернии, откуда был известен вид (на основе исторических данных — в первую очередь материалы А.Ф. Флёрова (1912) и А.К. Скворцова (2005), и число современных точек — по нашим описаниям, а для редких видов и данным других исследователей флоры (Материалы..., 2015); 2) число современных районов произрастания и число районов, где он был известен ранее; 3) долины рек, в которых зарегистрирован вид в настоящее время и ранее; 4) сравнительные данные для близких видов — если один вид был указан как обыкновенный, а другой как редкий, то можно сравнивать, сохранилось ли это соотношение распространения в настоящее время; 5) сравнительная частота вида в коллекциях, присланных В.Я. Цингеру из Калужской и Смоленской губерний: «дробное число, которое имеет знаменателем полное число коллекций из губернии, а числителем — число тех, в которых находился рассматриваемый вид» (Цингер, 1885).

Виды разделены на четыре категории: стабильные – чье распространение не меняется, исчезающие, динамичные – чья численность непостоянна, и прогрессирующие.

При анализе редких охраняемых в области 220 видов в среднем для каждого вида число не подтвержденных старых указаний мест нахождения относится к числу современных примерно как 2:3⁴ (Материалы..., 2015) (всего для 223 видов проанализировано 3664 точки произрастания, из них современных – 2259, ранее были известны 619 из них). Если число старых не подтвержденных указаний превышает число современных — это говорит о том, что численность вида сокращается. Если число современных указаний в два и более раз больше не подтвержденных — вид стабилен или прогрессирует. Эти две категории мы различали на основе сохранения места произрастания вида (или района — для малолетних видов). К категории динамичных относятся виды, утраченные в одних местообитаниях, но заново зарегистрированные в новых, где ранее, несмотря на то, что территория была изучена, вид не находили.

Некоторые противоречия при анализе удалось разрешить при учете числа административных районов области, в которых вид зарегистрирован. Это позволило отделить виды, спорадически распространенные по всей территории, от видов, встречающихся часто, но только в одном районе. Для малолетних видов (или для менее изученных районов и местообитаний) нередко точку произрастания повторить не удастся, а район произрастания сохраняется, что позволяет сделать вывод о сохранении характера их распространения. Границы административных районов определяются историческими, а значит и географическими, ландшафтными, естественными границами на территории области. При рассмотрении встречаемости каждого вида по районам мы рассматриваем все указания вида (одно или несколько) из одного административного района как район дислокации вида (всего для 223 видов – 1286 района, из них современных 893, ранее было известно 538, причем в 281 уже около 100 лет назад). Соотношение не подтвержденных и современных данных для охраняемых видов по районам (Материалы..., 2015) — примерно 1:2. Это означает, что для них утрачена треть районов произрастания, что подтверждает их уязвимость. Если для вида все или подавляющее большинство указаний районов произрастания современные, то это говорит о его стабильности или прогрессе. Если число «старых» указаний районов равно или больше современных — очевидно сокращение численности.

Материалы о характере местообитаний видов получены на основе старых флористических сводок (Цингер, 1885; Флёров, 1912; Сырейщиков, 1927), гербарные коллекции (MW, МНА, KLH) и собственные современные материалы. Нередко при изменении численности вида, меняются и местообитания вида в регионе, для некоторых растений изменение местообитаний заметно и без изменения численности (Решетникова, 2016).

По результатам анализа изменения распространения видов у одних видов численность сокращается, а у других растет (Решетникова, 2016). Основные три фактора, которые влияют на распространение видов, — это изменение климата (большее число солнечных дней, выпадение более интенсивных осадков в более короткие сроки, повышение температуры в августе и др.); эвтрофикация, в первую очередь вызванная изменениями хозяйственного режима; образование новых местообитаний (насыпные дороги, насыпи железных дорог, постройка водохранилищ или обширных мелководных прудов, карьеров и др.). Все эти три фактора

⁴ При ином числе описаний могло получиться другое соотношение исторических и современных данных, поэтому эти числа применимы только к Калужскому региону.

способствуют в настоящее время прогрессу видов, широко распространенных южнее, и исчезновению растений, связанных с олиготрофными, бореальными местообитаниями (за некоторыми исключениями). Впервые в отношении водной флоры это было подробно показано в работах А.В. Щербакова (2011).

Сильнее меняется численность видов, находящихся на границе сплошного распространения (по А.В. Щербакову, «видов северного тяготения» или «видов южного тяготения»), изменения факторов окружающей среды скорее на них сказываются; как правило, они включаются в списки охраняемых растений региона. При этом для большинства видов на границе распространения наблюдаются те же тенденции в изменении численности по всей Средней России.

Наиболее заметен прогресс у видов, местообитания которых находятся в основном в долинах рек, и в первую очередь по долине Оки. «Окская флора» проникает в Калужской области на север и юг по долинам рек Жиздра, Угра, Протва и других более или менее крупных рек и имеет много общего с флорой расположенного в центре региона Мещовского ополья. По-видимому, имеют место различные пути миграции южных видов: из ополья и малых рек с юга на Оку или, наоборот, с Оки в Мещовское ополье.

Подвижность долинных флор отмечал еще А.Ф. Флёрв (1910). Формирование комплекса «Окской флоры» продолжается и сейчас. Причины успешного возобновления более южных видов — это природные факторы, моделирующие более южные условия существования, и постоянный занос диаспор как естественным водным путем (с половодьем), так и при воздействии человека. Если раньше одним из основных транспортных путей были крупные реки, то сейчас путями миграции видов стали железные и в меньшей степени автодороги. В первую очередь это определяется тем, что большинство дорог в настоящее время насыпные, а каждая насыпь, построенная на щебне и дренированная, создает условия, аналогичные условиям на склонах речных долин, поэтому некоторые растения, ранее приуроченные к речным долинам, сейчас широко распространились по всей территории области. С постройкой ж.-д. насыпей, возможно, связано распространение встречающихся в долинах рек следующих видов: *Falcaria vulgaris*, *Elytrigia intermedia* и возможно адвентивных *Anisantha tectorum*, *Arrhenatherum elatius*, *Cardaminopsis arenosa*, *Lathyrus tuberosus*. С постройкой насыпных дорог связано расселение *Anthyllis vulneraria* и *Anthemis arvensis*, *Trifolium campestre* и даже *Poa compressa*, *Carex hirta*, *Rumex obtusifolius* и др.

Климатические факторы также определяют продвижение южных видов на север по долинам рек. Возможно, климатическим фактором можно объяснить продвижение на север по Средней России: *Sisymbrium loeselii*, *Lactuca serriola*, *Erysimum hieracifolium*, *Pyrus communis*, *Epilobium tetragonum*, *Cornus sanguinea*, *Thymus marschallianus*, возможно, *Alliaria petiolata*, *Corydalis marschalliana* и др.

Прогревание водоемов определяет увеличение численности редких видов: *Salvinia natans*, *Potamogeton acutifolius* и *Trapa natans*, продвижение к северу *Lemna gibba*, *Ceratophyllum submersum*.

Изменение хозяйственного режима в лесах, общее повышение доступного азота (за счет разложения ветровалов и вывалов) определяют прогресс именно нитрофильных видов в лесах (процесс сильнее выражен в долинах рек): *Silene dioica*, *Stellaria nemorum*, *Alliaria petiolata*, *Lunaria rediviva*, *Torilis japonica*, и очевидно, на лугах тоже, но большинство нитрофильных луговых видов были известны и ранее.

Многие прогрессирующие виды связаны распространением с Мещовским опольем, причем прогрессируют не виды открытых склонов, а растения, обитающие на опушках: *Carex montana*, *Dianthus superbus*, *Hypericum hirsutum*, *Nepeta pannonica*, *Inula*

hirta, *Serratula tinctoria* и др., редкие растения открытых склонов нередко исчезают: *Linum flavum*, *Veronica spuria*, *Aster amellus*, *Senecio erucifolius*.

Расселение ряда растений сопровождается изменением или расширением освоенных ими типов местообитаний, например: *Allium rotundum*, *Rumex obtusifolius*, *Alliaria petiolata*, *Vicia tetrasperma*, *Trifolium campestre*, *Epilobium tetragonum*, *Chaerophyllum bulbosum*, *Dracocephalum thymiflorum* и др..

У некоторых видов колебания численности могут быть связаны с расселением близкого адвентивного или даже аборигенного вида в их местообитаниях (*Lepidium ruderales* и *L. densiflorum*, *Matricaria chamomilla* и *M. discoidea*, *Xanthium strumarium* и *X. albinum*, *Symphytum officinale* и *Symphytum asperum* и гибриды × *Symphytum*, *Stellaria uliginosa* и *S. crassifolia*, *Chaerophyllum bulbosum* и *Ch. prescottii*).

В результате примерно из 1000 видов, которые можно отнести к аборигенной флоре Калужской области, за 100 лет существенно изменилось распространение более 210 видов, что составляет 1/4 - 1/5 часть, у половины флоры наблюдаются отличия в частоте и местообитаниях. Если учесть, что за это время флора пополнилась более чем 150 натурализовавшимися на территории области адвентивными видами, облик и состав растительного покрова ее значительно изменились за сравнительно небольшой в историческом плане срок. Показательно, что сообщества, близкие к климаксовым, в частности широколиственные леса, изменились меньше, хотя и в них отмечены новые (по сравнению с началом XX века) виды, например, *Torilis japonica*, а также *Arctium nemorosum*, *Dipsacus pilosus* (Решетникова, Бобровский, 2016)

Флора Средней России сложилась в результате длительного процесса формирования в условиях определенных режимов землепользования. Наблюдающееся в последнее время их изменение приводит к исчезновению или сокращению одних типов местообитаний и связанных с ними видов растений, и значительному расширению других. Приведенные выше данные свидетельствуют о высокой скорости этого процесса. Это необходимо учитывать при разработке стратегии сохранения биоразнообразия. Иногда для максимально полного сохранения видового состава важнее не прекращать хозяйственную деятельность, а поддерживать разнообразие существующих режимов использования территории.

Список литературы

- Калужская флора: аннотированный список сосудистых растений Калужской области / Н.М. Решетникова, С.Р. Майоров, А.К. Скворцов, А.В. Крылов, Н.В. Воронкина, М.И. Попченко, А.А. Шмытов. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 548 с., 212 с. цв. ил.
- Материалы к Красной книге Калужской области: данные о регистрации сосудистых растений за 150 лет с картограммами распространения. / Н.М. Решетникова, А.В. Крылов, Е.М. Сидоренкова, Н.В. Воронкина, М.И. Попченко, А.А. Шмытов, Р.А. Романова. Калуга: ООО «Ваш Дом», 2015. 448 с.: ил.
- Серёгин А.П. Новая флора национального парка «Мещёра» (Владимирская область): Конспект, атлас, характерные черты, динамика в распространении видов за десять лет (200-2012). Тула, 2013. 296 с., 819 карт.
- Серёгин А.П. Флора Владимирской области: Конспект и атлас. Тула, 2012. 620 с.
- Серёгин А.П. Флора Владимирской области: анализ данных сеточного картирования. М., 2004. 441 с.
- Скворцов А.К. Материалы к флоре Калужской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2005аТ. 110, вып. 2. С. 73- 80.
- Сырейчиков Д.П. Определитель растений Московской губернии / Д. П. Сырейчиков. М.: Изд. О-ва изуч. Моск. губ., 1927. 294 с.
- Решетникова Н.М. Динамика флоры средней полосы европейской части России за последние 100 лет на примере Калужской области). Дисс. на соиск. уч. ст. док. биол. наук. М., 2016.. Рукопись. 599 с ГБС им. Н.В. Цицина РАН.

Решетникова Н.М., Бобровский М.В. Анализ изменения флоры сосудистых растений заповедника «Калужские засеки» // Ботанический журнал (в печати) // Ботанический журнал, 2016. Т.101, № 11, С. 1321-1344.

Флёров А.Ф. Окская флора: (В 4 ч.) // Тр. СПб. бот. сада. 1906–1910. Т. 27, вып. 1- 3.

Флёров А.Ф. Флора Калужской губернии. В 3-х частях. Калуга, 1912. Ч.1.: Литература по флоре Калужской губернии. 61с. Ч.2.: Собственные исследования. 435 с. Ч.3.: Список растений Калужской губернии. 264 с.

Цингер В.Я. Сборник сведений о флоре Средней России. М., 1885. 520 с.

Щербаков А.В. Гидрофильная флора сосудистых растений как модельный объект для инвентаризации и анализа флоры (на примере Тульской и сопредельных областей). Дисс.на соис. уч. ст док биол. наук. М., 2011. Рукопись. Кафедра высших растений МГУ им. М.В. Ломоносова.

БИОГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОРЯДКА CELASTRALES: ЧТО ОН ДАЕТ В ПОНИМАНИИ ФИЛОГЕНИИ ТАКСОНА?

И.А. Савинов

Московский государственный университет пищевых производств, Москва, Россия,
savinovia@mail.ru

BIOGEOGRAPHICAL ANALYSIS OF REPRESENTATIVES OF THE CELASTRALES: WHAT DOES IT GIVE IN UNDERSTANDING OF TAXON PHYLOGENY?

I.A. Savinov

Знание закономерностей географического распространения организмов наряду с данными сравнительной морфологии (с оценкой степени примитивности/продвинутой таксонов по комплексу признаков) и молекулярной филогенетики являются ключевыми для понимания различных аспектов происхождения и эволюции крупных таксонов. Порядок Celastrales (Бересклетоцветные) – интересный и еще недостаточно изученный таксон двудольных, имеющий пантропическое распространение с небольшим числом видов в умеренных широтах. Он включает около 100 родов и 1300 видов. Для решения многих эволюционных вопросов важно обратиться к исторической биогеографии, позволяющей выяснять особенности формирования современных ареалов организмов.

В работе были проанализированы некоторые подходы, модели и концепции в исторической биогеографии, важные для выяснения прародины и деталей расселения представителей порядка Celastrales (включая время и место его происхождения): 1) лежащая в основе современной викариантной биогеографии концепция Дж. Гукера (1860) об автохтонном развитии флоры южного полушария; 2) теория отесненных реликтов, основоположником которой является А. Уоллес (1876); 3) концепция «экваториальной помпы» Ф. Дарлингтона (формообразовательные процессы происходят на экваторе, а затем реликты выдавливаются на север); 4) концепция фитоспрединга С.В. Мейена (1987); 5) концепция «зональной стратификации» В.В. Жерихина (1978) (появление климатической зональности). При ближайшем и тщательном рассмотрении становится очевидным, что они не только не противоречат друг другу, а скорее являются взаимно дополняемыми. Детали современного географического распространения представителей порядка проанализированы в соответствии со схемой флористического районирования А.Л. Тахтаджяна (1978), с учетом данных предшественников («межконтинентальное» распространение по Croizat, 1952; «субкосмополитичное» - по Good, 1953). Также было учтено распространение эндемичных представителей и критически проанализированы данные по реликтовым таксонам, следуя экспертному мнению А.Г. Еленевского и В.И. Радыгиной (2002).

Особый интерес представляет накопление и осмысление фактов, свидетельствующих либо в пользу гипотезы А.Л. Тахтаджяна (1970) о Северо-Восточной Гондване как прародины цветковых растений (и порядка Celastrales в том числе), либо гипотезы Р.Н. Raven и D. Axelrod (1974) о Западной Гондване.

Среди представителей порядка есть небольшое число родов, имеющих собственно пантропическое распространение (*Celastrus*, *Elaeodendron*, *Euonymus*, *Gymnosporia*, *Hippocratea*, *Maytenus*, *Microtropis*, *Perrottetia*, *Salacia*), и довольно большое количество родов, характерных лишь для Старого (*Bhesa*, *Catha*, *Campylostemon*, *Glyptopetalum*, *Kokoona*, *Lophopetalum*, *Monimopetalum*, *Pleurostyliia*, *Pottingeria*, *Pterocelastrus*, *Sarawakodendron*, *Siphonodon*, *Tripterygium*, *Xylonymus*) или Нового Света (*Acanthothamnus*, *Cheiloclinium*, *Cuervea*, *Fraunhoferia*, *Goniodiscus*, *Gyminda*, *Mortonia*, *Moya*, *Myginda*, *Ortosphenia*, *Paxistima*, *Plenckia*, *Pristimera*, *Schaefferia*, *Rhacoma*, *Zinowiewia*, *Wimmeria*). Род *Parnassia* с примерно 70 видами характерен для Голарктики (Центр разнообразия – Китай), а род *Brexia* с 11 видами – для Мадагаскара и близлежащих островов. Семейство Stackhousiaceae с 3 родами встречается в Австралии и на островах Малезии. Ареал всего порядка включает бореальные, умеренные, умеренно-теплые, субтропические и тропические области Евразии (особенно на крайнем востоке-юго-востоке), островную Юго-Восточную Азию, Австралазию (включая многочисленные острова Микронезии, Меланезии и Полинезии, а также Гавайские о-ва), Новую Зеландию, большую часть Северной и Южной Америки, острова Атлантического океана, тропические районы Западной, Восточной и Южной Африки, Мадагаскар и другие острова Индийского океана. В целом, в мире можно выделить четыре главных центра родового и видового разнообразия таксона: 1) Восточная и Юго-Восточная Азия (около 350 видов из 24 родов, эндемичных родов - 13), 2) Восточная и Юго-Восточная тропическая Африка и Мадагаскар (около 350 видов из 44 родов, эндемичных родов - 31), 3) Центральная и Южная Америка (около 450 видов из 36 родов, эндемичных родов - 26), 4) Австралазия (Австралия и Океания, 150 видов из 24 родов, эндемичных родов — 13). Важно подчеркнуть, что в Африке представлен ряд родов, общих у нее, с одной стороны, с Америкой (таких 4), а с другой – с Азией и Австралазией (таких тоже 4). Кроме того, наиболее архаичные роды бересклетовых, за редкими азиатскими исключениями, встречаются также в Восточной Африке и на Мадагаскаре. Специфика последнего по набору уникальных родов и их возможные филогенетические связи стали предметом специального исследования наших коллег (Vason et al., 2016), показавших предполагаемое родство малагасийских бересклетовых с африканскими, азиатскими, американскими и австралийскими представителями.

Для анализа деталей распространения представителей разных родов можно использовать предложенную автором классификацию типов ареала бересклетовых, сгруппированных по географическим элементам (хорологическим группам, всего – 34). Критический анализ всех имеющихся данных по реликтовым таксонам (особенно дальневосточным видам *Euonymus*) позволил существенно уменьшить их число. К реальным реликтам можно отнести, например, евразийский вид *Euonymus nanus* Bies., а также североамериканский *Paxistima myrsinites* (Pursh) Raf.

Обращает на себя особое внимание факт высокого родового эндемизма в пределах таких регионов, как Восточная Африка (особенно из Капского царства: *Maurocena*, *Putterlickia*, *Lauridia*, *Empleuridium*, *Gloveria*, *Putterlickia*, *Robsonodendron* + *Wilczekra*), Мадагаскар (*Brexiella*, *Brexiopsis*, *Evonymopsis*, *Hartogiopsis*, *Polycardia*, *Ptelidium*, *Salvadoropsis*), Новая Каледония (*Dicarpellum*, *Lecardia*, *Peripterygia*, *Salaciopsis*, *Menepetalum*), а также присутствие отдельных представителей в Микронезии, Меланезии и Полинезии, а также на Гавайских островах. Много необычных эндемичных родов и в Австралии (*Apatophyllum*, *Hexaspora*, *Herdaiianthera*, *Hypsophila*, *Denhamia*, *Psammotoma*, *Tripterooccus*, *Macgregoria*). Интересно, что немногие роды отличаются пантропическим распространением, процент региональных

эндемиков на этом таксономическом уровне – около 30%. В то же время на видовом уровне свойственен более высокий процент эндемиков во всех основных регионах Земли (особенно в Китае, Мьянме, Малазии, Австралии, В-ЮВ Африке и Мадагаскаре, Мексике). По-видимому, многие названные здесь регионы следует рассматривать в качестве вторичных центров видообразования семейства Celastraceae (и порядка Celastrales в целом), чему есть исторические причины (в частности, формирование сложных горных систем типа Гималаев, островной Малазии и перешейка между двумя Америками). Прародиной бересклетовых, основываясь на проведенном географическом анализе, можно назвать Восточную Тропическую Африку (географически – в пределах Восточно-Африканского нагорья), которая в отношении флоры семейства Celastraceae является как бы связующим звеном между Америкой, с одной стороны, и Азией и Австралией – с другой. Относительная древность таксона подтверждается наличием близких родов и видов не только на отдаленных друг от друга материках, но и также на множестве сильно изолированных островах, особенно в Тихоокеанском бассейне. В целом, это соответствует гипотезе Р.Н. Raven, и D.I. Axelrod (1974) о Западной Гондване как прародине для представителей порядка. Впрочем, в дальнейшем не исключен активный обмен видами между частями Западной и Восточной Гондваны через Мозамбикский пролив посредством плодов и семян (с помощью животных и воды).

В свете очень популярной в современной биогеографии викариантной модели, многие африканские представители таксона занимают базальное положение на филогенетическом дереве, что является косвенным доказательством развиваемой здесь «африканской» гипотезы возникновения бересклетоцветных. Кроме того, в пределах хорошо поддержанных молекулярными данными клад (=монофилетических групп) представители из Старого света занимают базальное положение относительно родственных видов из Нового света. Полагаю, что идея африканской прародины таксона не противоречит концепции фитоспредиинга С.В. Мейена (1987), а также идеи «внеэкваториального персистирования».

История формирования бересклетовых России и сопредельных государств.

В Восточную Азию бересклетовые попали, судя по всему, на границе олигоцена и миоцена. Отсюда дальнейшее их расселение шло в двух направлениях: 1) на север Азии и оттуда через Центральную Азию в Европу и на Кавказ, 2) через Берингию в Северную Америку. Любопытно, что североамериканские бересклеты не являются ближайшими родственниками европейских видов и принадлежат к другим секциям. Максимальное видовое разнообразие российских бересклетовых наблюдается сейчас на Дальнем Востоке (Савинов, 2009): здесь встречаются 13 видов из 2 родов (для сравнения: всего для флоры России – 18 видов из 2 родов). Весьма вероятно, что их предки проникли сюда из Восточной Азии, по-видимому, в раннем - среднем миоцене, когда произошла последняя инвазия субтропических растений к северу, особенно проявившаяся в пределах всей восточной окраины Азии (Ахметьев, 1993), которая сопровождалась крупнейшей в неогене морской трансгрессией, что, по-видимому, способствовало проникновению бересклетовых по побережьям и долинам крупных рек, а также интенсивным процессом видообразования среди многих родов древесных растений (*Fagus*, *Quercus*, *Carpinus*, *Acer*), что имело место и в Celastraceae. По-видимому, разорванные ареалы многих видов бересклета возникли вследствие географической дифференциации теплолюбивой арктиотретичной флоры, последовавшей в миоцене (за счет мощной аридизации климата в Центральной Азии), а также разрыва сплошной полосы пребореального широколиственного леса Евразии и последующей редукции в нем восточноазиатских элементов в начале плиоцена (Попов, 1963; Камелин, 1998). Между прочим, виды *Euonymus* умеренных широт являются очень теплолюбивыми растениями. Так, они являются не просто типичными представителями подлеска дальневосточных лесов, а растут главным образом в хорошо освещенных местах, особенно на опушках. По сравнению с близкими южными видами

у дальневосточных наблюдаются более поздние фенологические сроки распускания листьев, цветения и окончания плодоношения, сохраняющиеся и в условиях культуры; они приурочены главным образом к речным долинам, солнечным опушкам лесов, с богатыми почвами. В том случае, если они «уходят» под полог леса, мы наблюдаем резко сниженное или вовсе отсутствующее семенное возобновление. Таким образом, во флорогенетическом отношении виды *Euonutis* являются молодыми элементами флоры Российского Дальнего Востока, Южной Сибири, Средней Азии, Кавказа и Европы, появившись здесь в один из периодов потепления климата. Гораздо более древние таксоны Celastraceae концентрируются в Восточной Азии и Африке.

Список литературы

- Ахметьев М.А.* Фитостратиграфия континентальных отложений палеогена и миоцена Внетропической Азии. М.: Наука, 1993. 142 с.
- Еленевский А.Г., Радыгина В.И.* О понятии «реликт» и реликтомании в географии растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2002. Т. 107, вып. 3. С. 39-49.
- Камелин Р.В.* Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). Барнаул: АлГУ, 1998. 240 с.
- Попов М.Г.* Основы флорогенетики. М.: АН СССР, 1963. 135 с.
- Савинов И.А.* Таксономический обзор семейства Celastraceae R.Br. во флорах России и Украины // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2009. Т. 114. Вып. 2. С. 58-68.
- Тахтаджян А.Л.* Происхождение и расселение цветковых растений. Л.: Наука, 1970. 146 с.
- Тахтаджян А.Л.* Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 248 с.
- Vaccon C.D., Simmons M.P., Archer R.H., Zhao L.-C., Andriantiana J.* Biogeography of the Malagasy Celastraceae: Multiple independent origins followed by widespread dispersal of genera from Madagascar // Molec. Phylog. Evol. 2016. Vol. 94. Pp. 365-382.
- Croizat L.* Manual of phytogeography or an account of plant-dispersal throughout the world. Hague: Uitgeverij Dr. W. Junk, 1952. VIII, 587 p.
- Good R.* The geography of the Flowering plants. London: Longmans, Green and Co, 1953. 452 p.
- Raven P.H., Axelrod D.I.* Angiosperm biogeography and past continental movements // Ann. Miss. Bot. Gard. 1974. Vol. 61. № 3. P. 539.

ПРОБЛЕМЫ СОХРАНЕНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ПРИ ИСКУССТВЕННОМ ВОЗОБНОВЛЕНИИ В СОСНЯКАХ

Н.П. Савиных, О.Н. Пересторонина, С.В. Шабалкина

Вятский государственный университет, Киров, Россия, botany-vsuv@yandex.ru

PROBLEMS OF BIODIVERSITY CONSERVATION IN ARTIFICIAL RENEWAL IN PINE FORESTS

N. P. Savinykh, O. N. Perestoronina, S. V. Shabalkina

Активное использование древесных ресурсов в последние десятилетия, привело к резкому сокращению лесов, особенно в транспортно доступных местах. Территории высокопродуктивных лесов после сплошных рубок заняты искусственными посадками. Особи видов, существовавших здесь ранее, имеют низкую жизнеспособность или совсем уходят из состава сообщества. Биоразнообразие падает. Особенно опасны сплошные рубки с последующими искусственными посадками в пределах особо охраняемых природных территорий (ООПТ). Они проводились массово в большом числе ООПТ до придания им охранный статус в прошлом веке.

Именно такой территорией является «Медведский бор» у поселка Медведок Нолинского района Кировской области. Сосновые леса в регионе встречаются фрагментарно и приурочены к песчаным террасам вдоль речных долин. Крупные

массивы их имеются в юго-восточной части области, в левобережье реки Вятки и в бассейнах ее притоков.

Медведский бор – один из них, реликтовое сообщество ксеротермической эпохи послеледникового времени, расположенное на материковых песчаных дюнах: сосновый лес с присутствием во флоре и фауне степных и неморальных элементов, площадью 6 921.05 га (55 кварталов) и цепью озер карстового происхождения. В соответствии с Перечнем лесорастительных зон Российской Федерации и Перечнем лесных районов Российской Федерации (Приказ..., 2014) леса всего Нолинского района Кировской области относятся к району хвойно-широколиственных (смешанных) лесов зоны хвойно-широколиственных лесов европейской части Российской Федерации.

Основу остепненных боров Медведского бора в голоцене составляли выходцы из южных популяций *Pinus sylvestris* (Видякин, 1998). Они представлены особями с высокими жизненностью и товарными качествами древесины. Современный состав сосновых лесов ООПТ сформировался в ходе последующего микроэволюционного процесса в этих популяциях, происходящего под влиянием естественного отбора, направляемого спецификой абиотических условий (главным образом особенностей строения ландшафта) и биологических особенностей *P. sylvestris* (прежде всего способностей к расселению и закреплению – прорастанию семян), дополнительных миграций растений из рефугиумов Южного и Среднего Урала, а также искусственным возобновлением с использованием саженцев разного происхождения.

Анализ лесотаксационных материалов показал, что 15.4 % ООПТ «Медведский бор» занято лесными культурами. По всей вероятности, насаждения были сформированы саженцами, полученными из семян не местной репродукции. Наибольшие площади искусственных посадок были произведены в 30–40-е и в 60-е годы XIX века. Поэтому целью исследования стал анализ отдельных сообществ лесных культур для выявления их состояния. Для этого были осмотрены многие площади лесных культур, а в сентябре 2016 г. в 54 выделе 113 квартала, где в 1961 г. проведены искусственные посадки, заложены две мониторинговые площадки размером (10×10) м². Согласно зонированию территории ООПТ этот выдел включён в зону регулируемого лесопользования.

При анализе состояния сообщества мы пользовались основными нормативными документами. Согласно п. 37 Приказа Министерства природных ресурсов РФ от 16 июля 2007 г. № 183 «Об утверждении Правил лесовосстановления» – «на вырубках таежной зоны и зоны хвойно-широколиственных лесов на свежих, влажных и переувлажненных почвах первоначальная густота культур, создаваемых посадкой семян, должна быть не менее 3 тысяч на 1 гектаре, на сухих почвах и в лесостепной зоне – 4 тысяч штук на 1 гектаре». При достижении молодняком семилетнего возраста на 1 га должно быть от 2 000 в брусничных, кисличных и черничных типах лесов, до 2 500 особей в лишайниковых и вересковых борах. Высота подроста этого возраста должна составлять не менее 0.8–1.2 м (Приложение 17 к Приказу..., 2016).

В правилах ухода за лесами (приказ Министерства природных ресурсов РФ от 16.07.2007 г. № 185 «Об утверждении Правил ухода за лесами») предусмотрены возрастные периоды проведения рубок и виды ухода за лесными насаждениями (табл. 1).

Результаты и обсуждение. Мониторинговые площадки расположены рядом: первая – на склоне северо-западной экспозиции, вторая – на склоне юго-восточной экспозиции. Их сравнительная характеристика приведена в таблице 2. На первой проведено прореживание *Pinus sylvestris* L., а также спилены растения, относящиеся к не основным лесобразующим породам в Медведском бору – *Betula pendula* Roth. и *Picea × fennica* (Regel) Kom.

Очевидно, что данное насаждение является очень густым (по: Мелехов, 1980), согласно бонитировочной шкале, предложенной М. М. Орловым (Анучин, 1982), имеет III–IV классы. В соответствии с приложениями Наставления по рубкам ухода в равнинных лесах европейской части России (1993) в различных типах сосновых насаждений к 55-летнему возрасту основной лесообразующей породы на 1 га оптимально нахождение 630–830 деревьев. Их высота должна быть 17.6–24.1 м.

Таблица 1

Нормативы режима рубок ухода за лесом в сосновых насаждениях

| Виды рубок ухода за лесом | Возраст сосновых насаждений, лет | Минимальная сомкнутость крон до ухода/ после ухода |
|---------------------------|----------------------------------|--|
| Осветления | До 10 | 0.8/0.6 |
| Прочистки | 11-20 | 0.8/0.6 |
| Прореживания | 21-60 | 0.8/0.6 |
| Проходные рубки | Более 60 | 0.8/0.7 |

Полученные нами данные значительно отличаются от разработанных наставлений. В возрасте 56 лет при пересчёте на 1 га здесь растёт/росло 6400 на одной и 6700 на другой площадках высотой в среднем 8.9–14,1 м. Это свидетельствует о несвоевременном проведении уходов за культурами, что снижает необходимые товарность и качество древесины, а также увеличивает сроки её получения.

Запланированное 20%-ное (даже 50%-ное, проведённое нами) прореживание не обеспечивает достижения необходимых параметров состояния леса. Поэтому прореживание необходимо проводить в значительно больших объемах.

По данным З. Я. Нагимова (2016) нарушения в проведении рубок ухода влияют на возрастную динамику запасов стволовой древесины. Древостои, формирующиеся по линии густых, имеют преимущество в запасе лишь до 40 лет. В возрасте 120 лет запас редких насаждений на 89.2 м³ (21.9 %) выше, чем густых. При меньшем числе деревьев полндревесность их стволов компенсируется за счет возрастания их средних диаметров и высот.

Густота древостоя влияет на динамику прироста по запасу древесины: чем больше первоначальная густота древостоев, тем раньше наступает кульминация текущего прироста и меньше его абсолютная величина. В густых древостоях наибольшее значение этого показателя наблюдается в 30–40 лет, а в редких – в 40–50 лет. На основании этого очевидна несостоятельность изученных сообществ как продуктивных.

Вызывает тревогу и состав подроста из ели и березы и почти полное отсутствие в составе травяно-кустарничкового яруса степных и неморальных видов. Это свидетельствует о естественной трансформации соснового леса и в этих местах.

В ООПТ «Медведский бор» произрастают редкие для Кировской области степные растения: *Pulsatilla flavescens* (Zucc.) Juz.; *Dianthus arenarius* L.; *Dianthus borbasii* Vandas; *Dianthus fischeri* Spreng.; *Gypsophila paniculata* L.; *Silene borysthena* (Grun.) Walters; *Potentilla humifusa* Willd.ex Schlecht; *Centaurea sumensis* Kalen; *Jurinea cyanoides* (L.) Reichenb; *Koeleria glauca* (Spreng.) DC. s. l. и другие. Они существуют в виде полночленных ценопопуляций при полноте древостоев 04–05. Лишь некоторые из них, как *Centaurea sumensis* Kalen., остаются некоторое время в посадках лесных культур в стратегии специализированного пациента (Шишкина, Савиных, 2016). Своевременное осветление и прореживание лесных культур способны поддержать

некоторые степняки в местах искусственного воспроизведения и других лесохозяйственных мероприятий и способствовать проникновению другие.

Таблица 2

Характеристика мониторинговых площадок

| <i>Критерий</i> | <i>Площадка № 1</i> | <i>Площадка № 2</i> |
|--|---|--|
| Название ассоциации | Сосняк-зеленомошник | Сосняк-зеленомошник |
| Сомкнутость крон | 0,5 | 0,5 |
| Проективное покрытие мёртвого покрова, % | 8 | 8 |
| Число деревьев | 64, из них 35 спилены | 67 |
| Число деревьев (на 1 га) | 6400/2900 | 6700 |
| Диаметр ствола, см: | | |
| – живых деревьев | <u>5.0–18.2*</u> 14.1±5.6 | <u>3.7–18.9</u> 8.9±3.6 |
| – спиленных деревьев | <u>2,6–16,7</u> 8,6±3,5 | – |
| Высота растений, м: | | |
| – живых деревьев | <u>7.0–17.0</u> 12.6±2.5 | <u>6–15.0</u> 10.1±2.4 |
| – спиленных деревьев | <u>4.9–17.4</u> 10.5±2.8 | – |
| Запас древесины на 100 м ² | 2.85 м ³ | 2.10 м ³ |
| Количество изъятого запаса со 100 м ² | 1.07 м ³ | – |
| Видовой состав подроста | <i>Picea × fennica</i> | <i>Picea × fennica, Betula pendula, Abies sibirica</i> |
| Видовой состав подлеска | <i>Chamaecytisus ruthenicus</i> | <i>Chamaecytisus ruthenicus, Juniperus communis</i> |
| Видовой состав травяно-кустарничкового яруса | <i>Vaccinium vitis-idaea, Polygonatum odoratum, Carex digitate, Pyrola chlorantha</i> | <i>Vaccinium vitis-idaea, Polygonatum odoratum, Carex digitate, Pyrola chlorantha, Pulsatilla patens, Calamagrostis arundinacea, Hieracium umbellatum, Solidago virgaurea, Viola rupestris</i> |
| Видовой состав мохово-лишайникового яруса | <i>Dicranum scoparium, Pleurozium schreberi, Cladina arbuscula</i> | <i>Dicranum scoparium, Pleurozium schreberi, Cladina rangiferina</i> |
| Видовой состав эпифитов | <i>Hypogymnia physodes, Evernia mesomorpha</i> | |

Примечание. * в числителе указан диапазон значений, в знаменателе – среднее и ошибка средней

Кроме того, искусственные посадки на месте вырубленных площадей меняют генофонд сосны Медведского бора. В результате уменьшается популяция высокопродуктивных сосен. Формирующиеся загущенные посадки не способствуют развитию полноценных деревьев и препятствуют существованию в них степных видов трав.

Таким образом, для сохранения биоразнообразия в сосняках при их искусственном возобновлении необходимо: 1) восстановление сообществ в районах, особенно хвойно-широколиственных лесов, саженцами, выращенными из семян местной репродукции;

2) проведение своевременных мероприятий по уходу за лесными культурами для восстановления исходных сообществ с видами всех присутствующих для них ярусов растительности;

3) при формировании плана освоения лесов в сосняках, особенно на ООПТ, необходимо увеличивать процент изъятия древесины до состояния обеспечения нормального функционирования сообщества (полнота 0,4–0,5) без ограничения процента выборки.

Список литературы

- Анучин Н.Г. Лесная таксация: учеб. для вузов. М.: Лесная промышленность, 1982. 552 с.
- Видякин А.И. Миграция в голоцене и популяционная структура *Pinus sylvestris* L. на востоке европейской части России // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола. 1998. Ч. 2. С. 4-12.
- Мелехов И.С. Лесоведение. М., 1980. 406 с.
- Нагимов З.Я. Ход роста сосновых древостоев разной густоты на Среднем Урале // Леса России и хозяйство в них. 2016. № 2 (57). С. 47-54.
- Наставление по рубкам ухода в равнинных лесах европейской части России (утв. Приказом Рослесхоза от 29.12.1993 № 347)
- Приказ Министерства природных ресурсов и экологии РФ от 29 июня 2016 г. N 375 «Об утверждении Правил лесовосстановления»
- Приказ Министерства природных ресурсов РФ от 16.07.2007 г. № 185 «Об утверждении Правил ухода за лесами»
- Приказ Министерства природных ресурсов РФ от 18.08.2014 № 367 (ред. от 21.03.2016) «Об утверждении Перечня лесорастительных зон Российской Федерации и Перечня лесных районов Российской Федерации»
- Шишкина Н.И., Савиных Н.П. Структура ценопопуляций *Centaurea sumensis* Kalen. на северо-восточной границе ареала // Теоретическая и прикладная экология. 2016. №3. С. 95-100.

ФИТОЦЕНОТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ СТЕПНОЙ БИОТЫ ПРИКАСПИЙСКОЙ НИЗМЕННОСТИ (В ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ)

И.Н. Сафронова

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия,
irasafroнова@yandex.ru

PHYTOCOENOTIC DIVERSITY OF STEPPE BIOTA OF THE CASPIAN LOWLAND (IN THE EUROPEAN PART OF RUSSIA)

I.N. Safronova

Значительная часть Прикаспийской низменности лежит в степной зоны, южная граница которой между возвышенностью Ергени и р. Волгой идет в северо-восточном направлении от 46°35' с. ш., пересекает Волгу между поселками Никольское и Пришиб около 47°40' с. ш. и далее на восток примерно совпадает с 48° с. ш.

Природные условия степной зоны на Прикаспийской низменности довольно однообразны. В основном, это равнинная территория с суглинистыми и супесчаными почвами, на которой преобладают отложения четвертичных трансгрессий Каспийского моря. Лишь солянокупольные структуры Заволжья имеют более выраженный рельеф (г.

Улаган у озера Эльтон и г. Большое Богдо у озера Баскунчак) с выходами отложений палеозоя, мезозоя и кайнозоя.

Степная зона делится на три широтные подзоны. На Прикаспийской низменности к востоку от р. Волги (в Заволжье) выражены две из них - средняя с сухими дерновиннозлаковыми степями на каштановых почвах и южная с опустыненными полынно-дерновинозлаковыми степями на светлокаштановых почвах, к западу от р. Волги выделяется только одна – южная подзона. (Лавренко, 1956, 1980; Левина, 1964; Лавренко и др., 1991; Сафронова, 2010).

В средней подзоне зональным ковылем естественной растительности является *Stipa lessingiana*⁵ (ковылок), но в настоящее время ковылковые степи, практически, полностью распаханы. Старые залежи, на которых ковылок доминирует, встречаются редко и небольшими массивами. Довольно часто только в средней подзоне на залежах встречаются сообщества житняковой (*Agropyron cristatum*) формации. Обычны типчаковые (*Festuca valesiaca*), мятликовые (*Poa bulbosa*) и полидоминантные злаковые залежи с участием *Stipa lessingiana*, *Festuca valesiaca*, *Poa bulbosa*, *Koeleria cristata*. Редко отмечены тонконоговые (*Koeleria cristata*) залежи, на засоленных почвах - вострецовые (*Leymus ramosus*).

Большие площади занимают разнотравно-злаковые залежи: типчаковые (*Festuca valesiaca*), житняковые (*Agropyron cristatum*), злаковые полидоминантные с пятнами обилия таких видов многолетнего разнотравья, как *Phlomis tuberosa*, *Silene viscosa*, *Verbascum phoeniceum*, *Ornithogalum fischerianum*.

В сухостепном Заволжье заметную роль в пространственной структуре растительного покрова на залежах играют, не только злаковые, но и полукустарничковые сообщества: ромашниковые (*Tanacetum achilleifolium*) и сантоникополынные (*Artemisia santonica*).

На молодых залежах доминируют малолетники. Только в средней подзоне встречаются полынные залежи с обилием *Artemisia sieversiana*, однолетниковые с обилием *Chorispora tenella*, *Thlaspi arvensis* и др. МОРТУКОВЫЕ (*Eremopyrum orientale*) залежи есть и южнее, но в средней подзоне они более многовидовые, при незначительном преобладании мортука над другими видами.

На пастбищах в средней подзоне покров представлен, в основном, сообществами двух формаций: мятликовой (*Poa bulbosa*) и сантоникополынной (*Artemisia santonica*). Полукустарничковая полынь *A. santonica* очень характерна для прикаспийской части сухостепного Заволжья: сантоникополынники занимают значительные площади, а кроме того, *A. santonica* часто является содоминантом в типчаковых и мятликовых степях (пастбищных вариантах), в ковылковых (на залежах).

В южной подзоне зональным ковылем полукустарничково-дерновиннозлаковых степей является *Stipa sareptana* (тырсик). Целинные степи почти не сохранились, однако есть пространства, на которых распространены вторичные лерхополынно-тырсиковые степи (*Stipa sareptana*, *Artemisia lerchiana*). Залежи занимают большие площади и имеют разный возраст. В настоящее время на них преобладают не тырсиковые, а злаковые степи с содоминированием *Artemisia lerchiana* и *A. austriaca* или *Artemisia lerchiana*, *Tanacetum achilleifolium*: пустынножитняковые (*Agropyron desertorum*), типчаковые (*Festuca valesiaca*), ковылковые (*Stipa lessingiana*), тырсиково-ковылковые, полидоминантные злаковые (*Agropyron desertorum*, *Festuca valesiaca*, *Poa bulbosa*), мятликовые (*Poa bulbosa*), мятликово-вострецовые (*Leymus ramosus*, *Poa bulbosa*).

⁵ Названия растений даются по С. К. Черепанову (1995).

В южной подзоне не меньшие площади, чем залежи, занимают пастбища. На них доминируют полынники, обычно с обилием мятлика (*Poa bulbosa*). Из полынников преобладают лерхополынники (*Artemisia lerchiana*). Часто полынники сформированы двумя полынками: вместе с *Artemisia lerchiana* обильна *A. austriaca* или *A. taurica* или *A. pauciflora*. Встречаются прутняковые лерхополынники (*Artemisia lerchiana*, *Kochia prostrata*). Кроме лерхополынников на пастбищах к западу от р. Волги характерны ромашниковые (*Tanacetum achilleifolium*) сообщества, чернополынники (*Artemisia pauciflora*, *Poa bulbosa*) и таврическополынники (*Artemisia taurica*, *Poa bulbosa*). При перевыпасе возникают итсигековые (*Anabasis aphylla*), костровые (*Anisantha tectorum*), мортуковые (*Eremopyrum orientale*, *E. triticeum*), бассиевые (*Bassia sedoides*), петросимониевые (*Petrosimonia* spp.), рогоплодниковые (*Ceratocarpus arenarius*) сообщества.

Несмотря на то, что южная подзона в Заволжье по площади меньше, чем к западу от р. Волги (между возвышенностью Ергени и Волгой), по спектру растительных сообществ она более разнообразна, благодаря природным условиям (наличию солянокупольных структур) и заповедным территориям (Богдинско-Баскунчакскому заповеднику и Эльтонскому природному парку).

В Богдинско-Баскунчакском заповеднике на известняках горы Большое Богдо разнообразны сообщества формаций *Agropyron desertorum* и *Artemisia taurica*; с выходами песчаников связаны сообщества формаций *Agropyron fragile* и *Artemisia marschalliana*; на выходах третичных глин очень разнообразны сообщества полукустарничков: *Artemisia lerchiana*, *Artemisia pauciflora*, *Camphorosma monspeliaca*, *Atriplex cana*, *Anabasis salsa*, *Kochia prostrata*. На шлейфах горы на песчаных почвах отмечены перистоковыльные (*Stipa pennata*) и тырсовые (*Stipa capillata*) степи (Сафронова, 2012, 2013). По берегам соленых озер характерны сообщества гипергалофитов: *Halocnemum strobilaceum*, *Atriplex verrucifera*, *Limonium suffruticosum*, *Suaeda physophora*.

Итак, растительный покров Прикаспийской низменности в Европейской части России в настоящее время очень динамичен, так как в значительной степени сформирован вторичными сообществами на залежах и пастбищах. Наиболее характерными для этой территории в пределах двух подзон степной зоны являются сообщества трех злаковых (*Stipa lessingiana*, *Festuca valesiaca*, *Poa bulbosa*) формаций и четырех полукустарничковых (*Artemisia lerchiana*, *A. pauciflora*, *A. santonica*, *Tanacetum achilleifolium*). Большие площади занимают малолетниковые неустойчивые сообщества.

Только в средней подзоне сухих дерновиннозлаковых степей распространены сообщества формации *Agropyron cristata*. Только в южной подзоне опустыненных полукустарничково-дерновиннозлаковых степей заметную роль в растительном покрове играют сообщества формаций *Stipa sareptana*, *Agropyron desertorum*, *Artemisia taurica*.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 15-05-06773).

Список литературы

- Лавренко Е. М. Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей // Растительный покров СССР: Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР». М. 1 : 4 000 000. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. Т. 2. С. 595-730.
- Лавренко Е. М. Степи // Растительность Европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. С. 203-272.
- Лавренко Е. М., Карамышева З. В., Никулина Р. И. Степи Евразии. Л.: Наука, 1991. 146 с.
- Левина Ф. Я. Растительность полупустыни Северного Прикаспия и ее кормовое значение. М.; Л.: Наука, 1964. 336 с.

Сафронова И. Н. О подзональной структуре растительного покрова степной зоны в Европейской части России // Бот. журн. 2010. Т. 95, № 8. С. 1126-1133.

Сафронова И. Н. Общие закономерности растительного покрова Богдинско-Баскунчакского заповедника // Состояние и многолетние изменения природной среды на территории Богдинско-Баскунчакского заповедника. Монография. Волгоград: ИПК «Царицын», 2012. С. 103-129.

Сафронова И. Н. Растительные сообщества горы Большое Богдо // Исследования природного комплекса окрестностей озера Баскунчак. Сборник научных статей. Волгоград: Волгоградское научное издательство, 2013. С. 82-117.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и Семья, 1995. 992 с.

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ОСОБЕЙ СЕМЕННОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ НА РАННИХ ЭТАПАХ ОНТОГЕНЕЗА У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ КАЛИН

А.Н. Сахоненко¹, Д.Л. Матюхин²

Российский государственный аграрный университет —

МСХА им.К.А. Тимирязева, Москва, Россия,

alesx@mail.ru¹, botanika2@timacad.ru²

FEATURES OF DEVELOPMENT OF INDIVIDUALS OF FAMILY ORIGIN IN THE EARLY STAGES OF ONTOGENY IN SOME SPECIES OF VIBURNUM.

A.N. Sakhonenko, D.L. Matyukhin

Калины — красивые кустарники, используемые в озеленении, медицине. Некоторые виды этого рода играют не последнюю роль в растительных сообществах нашей страны. В данной работе мы попытались осветить процесс развития особей на ранних этапах онтогенеза у 3 наиболее распространённых видов этих растений.

В течение 7 лет ранние этапы онтогенеза изучались у 3 видов рода Калина: обыкновенной, канадской и гордовины. Все исследуемые виды нуждаются в стратификации семян, для ускорения прорастания. Без стратификации семена всходят обычно на второй год. Всхожесть семян достаточно низкая. При проведении стратификации первые проростки появлялись в апреле-мае, через 5 месяцев после посева. Также наблюдалась вторая волна осенью в сентябре-октябре. И единичные проростки появлялись весной на второй год. Наибольший процент всхожести семян наблюдается у К. обыкновенной 30-50 %, несколько меньше у К. Канадской 15-25 %, наименьший — у К. гордовины 6-10 %. Проростки у всех исследуемых видов калин имеют схожее строение. Прорастание надземное. Длина гипокотыля 2-3 см, семядоли яйцевидной формы длиной 0,7-1,3 см с дуговидным жилкованием, без опушения.

В течение первого вегетационного периода все растения формировали главный побег с 2-3 метамерами и соответственно с 3-4 узлами. Длина междоузлий в среднем составляла 1,5-2,5 см независимо от вида. Побег, образовавшийся в течение первого вегетационного периода далее будем называть первичным побегом (Мазуренко, Хохряков, 1977). Наибольшая длина первичного побега наблюдалась у К. канадской до 6-7 см. Средняя длина для всех видов составляла 3-4 см. Наиболее длинными были первичные побеги, состоящие из наибольшего количества метамеров. У всех видов листья первичного побега можно считать ювенильными. Они имели типичную форму (лопастную у К. обыкновенной, округлую с зубчатым краем у гордовины, и овальную с зубчатым краем и заострённой верхушкой у канадской), были в 2-3 раза меньше типичных и были более мягкими, светло-зелёными. В первый год жизни все растения

выращивались в условиях оранжереи, что позволяло осенним всходам догнать весенние по высоте и числу узлов. Растения, зимующие в оранжерее не сбрасывали листья. У некоторых длительное время сохранялись и семядольные листья.

После перезимовки растения были высажены в открытый грунт. Во второй вегетационный период у всех изученных экземпляров всех видов рост продолжали верхушечные почки, формировались типичные листья, а ювенильные постепенно отпали. Побег продолжения состоял из 3-5 метамеров с междуузлиями по 2-4 см длиной. Для *К. гордовины* средний прирост составил 12 см, для *К. канадской* — 6,5 см, для *К. обыкновенной* — 5 см. У единичных экземпляров *К. гордовины* наблюдалось ветвление. В рост трогалась одна из боковых почек верхнего узла первичного побега. На второй год жизни все растения зимовали в открытом грунте под снегом.

На третий год жизни верхушечные почки главных побегов всех экземпляров также продолжили рост. В то же время образовались новые пролептические побеги различных типов. У *К. гордовины* образовывались побеги ветвления, в верхней части удлинённые, а в нижней — укороченные. Реже образовывались побеги формирования из почек, расположенных на первичном побеге. Экземпляр, ветвившийся на второй год, продолжил формировать вторую скелетную ось наравне с первой. Боковое ветвление наблюдалось на обеих осях. Побеги продолжения этого вида имели наименьшую длину (средняя 9,9 см). У *К. канадской* ветвление наблюдалось у 1/3 экземпляров. Образовались укороченные и удлинённые побеги ветвления в верхней и средней части главного побега. У одного экземпляра из спящей почки на первичном побеге образовался побег формирования, равный по высоте главному побегу (30 и 33 см соответственно). У этого вида при одинаковом количестве метамеров в составе побега продолжения — 2-4 шт, величина прироста была наибольшей из всех видов (средняя 23,9 см). Примерно у половины экземпляров *К. обыкновенной* под воздействием снежного покрова главные побеги (далее главные оси) приняли наклонное, или даже горизонтальное положение. Это стимулировало пробуждение спящих почек в зоне первичного побега и образование из них побегов формирования. В рост трогались спящие почки всех узлов первичного побега, включая семядольный. У различных экземпляров образовалось от 1 до 3 побегов формирования. Из пары почек одного узла могли тронуться в рост как обе так и только одна. Если в результате наклона побега одна из почек оказывалась обращённой вверх, а другая вниз (к почве), всегда развивалась только верхняя почка. Нижняя почка либо отмирала, либо оставалась спящей. Эта закономерность наблюдалась и в последующие годы. Побеги формирования в зависимости от времени начала роста имели различную длину и количество метамеров. Если почка трогалась в рост в начале вегетационного периода, то величина прироста образовавшегося из неё побега 25-35 см, а количество метамеров в составе побега равнялось 3-4. Если почка просыпалась во второй половине вегетации, величина прироста составляла 10-20 см, а количество метамеров 1-2. Наклонённые оси прирастали слабее, чем вертикальные. Длина побега продолжения на наклонённых осях составляла 10-20 см. А на вертикальных осях 25-35 см. Средняя величина прироста для всех экземпляров составила 19,7 см. Побеги ветвления образовывались единично. В конце вегетационного периода у некоторых экземпляров произошло отмирание верхушечных почек побегов продолжения и отмирание верхнего метамера этих побегов.

На четвёртый год жизни к началу вегетационного периода у многих опытных экземпляров отмерли верхушечные почки на скелетных осях. Часть из них отмерла ещё в конце предыдущего вегетационного периода, а часть после перезимовки. Особенно сильно отмирание верхушечных почек наблюдалось у *К. обыкновенной*. Эта закономерность сохранилась и в последующие годы. У этого вида отмирает

верхушечная почка и нижележащее междоузлие почти на каждом элементарном побеге (это происходит на побегах всех типов). Вследствие этого наблюдается ложнодихотомическое ветвление. У других видов единично отмирают верхушечные почки, обычно только на побегах формирования. Полностью отмерли некоторые побеги формирования, образовавшиеся в конце предыдущей вегетации. В следствие этого большинство экземпляров в начале 4 вегетационного периода имели 2-3 скелетные оси. Один экземпляр был одноосным. За четвёртый вегетационный период у *К. обыкновенной* наблюдалась наибольшая величина прироста элементарных побегов (средняя — 48 см). В основном продолжали рост побеги формирования, образовавшиеся во второй половине предыдущей вегетации. Наибольшая величина прироста наблюдалась именно на таких побегах. Также на некоторых экземплярах образовались 1-2 новых побега формирования из почек, заложившихся на первичном побеге. Наклон таких осей после перезимовки ещё более увеличился, а некоторые практически легли на почву. Количество метамеров в составе побега формирования колебалось от 3 до 5. Также на четвёртый год усилился процесс образования побегов ветвления, хотя их количество также было незначительным. Такие побеги образовывались пролептически из почек 1-3 верхних узлов на приросте предыдущего года. Они состояли из 1-3 метамеров и не ветвились. У нескольких экземпляров в зоне семядольного узла образовались придаточные корни. Также появилась первая корневая поросль. У *К. канадской* величина прироста была меньше (средняя — 25 см). У некоторых экземпляров наблюдалось отмирание верхушечных почек. В течение 4 вегетационного периода у некоторых экземпляров произошло образование 1-3 побегов формирования из почек, заложившихся на первичном побеге. Однако некоторые экземпляры так и остались одноосными. Изредка формировались пролептические побеги ветвления. Также у некоторых экземпляров произошло образование придаточных корней в зоне семядольного узла. У *К. гордовины* процесс ветвления был выражен наиболее сильно. Продолжили рост все старые скелетные оси. Кроме того у всех экземпляров образовались новые побеги формирования, которые в дальнейшем развились в скелетные оси. Также образовывались пролептические побеги ветвления. А побеги этого типа, образовавшиеся в предыдущем году продолжали рост. При чем прошлогодние побеги с укороченными междоузлиями на следующий год формировали метамеры с удлинёнными междоузлиями. После 4 вегетационного периода все экземпляры *К. гордовины* имели 2-3 скелетные оси и развивались по типу аэроксильного кустарника (Серебряков 1962). Величина прироста побегов формирования и скелетных осей у этого вида была наименьшей (средняя — 17 см). В конце 4 года жизни у изучаемых видов появились существенные различия в образовании жизненной формы. У *К. обыкновенной* скелетные оси часто наклонялись, а их верхушки отмирали. Это привело к формированию раскидистого куста. У *К. канадской* оси в основном сохраняли вертикальное положение, а их количество было невелико. В результате начал образовываться прямостоячий слабоветвистый куст. А некоторые экземпляры продолжали расти в виде маленького деревца. У *К. гордовины* процесс ветвления шел наиболее активно, в результате чего начал формироваться плотный компактный куст. У всех видов стала выделяться укороченная осевая основа — своеобразное «ядро» куста, состоящее из первичного побега, оснований побегов формирования и оснований придаточных корней (при их наличии). (Карпун, 2010) Необходимо отметить, что при образовании любого пролептического побега у его основания всегда остаются парные спящие почки. Эти почки на укороченной осевой основе в дальнейшем способны образовывать новые побеги формирования. Если эти почки образуются у основания побегов ветвления, то из них могут образоваться такие побеги взамен отмерших, а также могут образоваться побеги дополнения или

формирования более высокого порядка. Образование побегов формирования из спящих почек в верхней части кроны в большинстве случаев происходит при изменении направления роста скелетной оси.

На 5 и 6 год жизни все вышеописанные процессы сохранились и усилились. У *К.* обыкновенной отмирали почти все верхушки, а одномерные побеги ветвления отмирали целиком. За одну вегетацию обычно формировались 1-2 новых побега формирования, хотя у отдельных экземпляров такие побеги отсутствовали. Наклон и полегание старых осей усилились. А на 6 год стелющиеся по почве части осей укоренились. Корневая поросль появилась у значительного количества экземпляров. Укороченная осевая основа хотя и находилась над поверхностью почвы, но была погружена в опад. На 6 год появились побеги ветвления второго порядка. Общее количество побегов ветвления было невелико. Все растения *К.* канадской, кроме одного, сохранившего одноосную структуру, в 5 и 6 год развивались как аэроксильные кустарники. Количество новых побегов формирования было невелико: по 1 реже 2-3 за вегетацию. У некоторых экземпляров новые побеги формирования появлялись не каждый год или появлялись, но отмирали. Прошлогодние побеги формирования на следующий год сохраняли способность к сильному росту. А на приросте предыдущего года формировались укороченные побеги ветвления. На трёхлетних побегах формирования происходило активное образование побегов ветвления в верхней части прироста второго года. Иногда наблюдалось отмирание верхушечных почек и вильчатое ветвление. Осевая основа куста была хорошо выражена (толщина до 2 см). Все экземпляры *К.* гордовины также были аэроксильными кустарниками с наименьшей (из трёх видов) силой роста. Рост продолжали как старые скелетные оси, так и новые побеги формирования (по 1-2 на куст). Были представлены разные варианты побегов ветвления: силлептические и пролептические, удлинённые и укороченные. У силлептических побегов ветвления спящие почки у основания не образовывались.

На 7 и в начале вегетации 8 года жизни у *К.* обыкновенной лидирующее положение занимали 1-2 двух- трёхлетние скелетные оси — системы побега формирования. Обычно дважды или трижды вильчато ветвящиеся. Побеги ветвления первого, второго, реже третьего порядка, часто также вильчатые. Ветвление акро- и мезтонное. Осевая основа погружена в опад, у многих экземпляров присутствовала корневая поросль. У *К.* канадской лидировали старые оси пяти-, шести- или семилетние. Побеги формирования образовывались не каждый год. Ветвление сильное акротонное. Побеги ветвления до третьего порядка. Третьего порядка — только укороченные. На 8 год появилось значительное количество корневой поросли. Это свидетельствует о переходе к геоксильному типу куста. У *К.* гордовины нарастание всех осей продолжилось. Лидировали старые оси, хотя многие из них и поникали. В начале 8 вегетации у одного экземпляра произошло первое цветение, но плоды не завязались. Этот вид продолжает оставаться аэроксильным кустарником.

Список литературы

Карпун Ю.Н. Субтропическая декоративная дендрология: Справочник. Спб.: Издательство «ВВМ», 2010. 580 с.

Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Структура и морфогенез кустарников. М.: Наука, 1977. 160 с.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высш. шк., 1962. 378 с.

**ОПЫТ СОВМЕСТНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ МЕТОДОВ КЛАССИФИКАЦИИ
Ж. БРАУН-БЛАНКЕ И КАРТОГРАФИРОВАНИЯ НА СЕТОЧНОЙ ОСНОВЕ
ДЛЯ ИНВЕНТАРИЗАЦИИ ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ БАССЕЙНА
ВЕРХНЕГО ДНЕПРА**

Ю.А. Семенищенков

Брянский государственный университет им. академика И.Г. Петровского, Брянск,
Россия, *yuricek@yandex.ru*

**THE EXPERIENCE OF JOINT USE OF J. BRAUN-BLANQUET APPROACH AND
GRID MAPPING FOR INVENTORY OF FOREST VEGETATION OF THE UPPER
DNIEPER BASIN**

Yu.A. Semenishchenkov

Бассейн Верхнего Днепра занимает площадь около 100.5 тыс. км² на территории шести областей Европейской России и имеет протяжённость с северо-запада на юго-восток более чем на 600 км. По ботанико-географическому районированию бассейн лежит в пределах 5 подпровинций. Лесная растительность занимает площадь около 31.7 тыс. км² и является зональной для всего бассейна: широколиственно-еловые леса – на северо-востоке, широколиственные в центральной части, широколиственные со степной растительностью – на юго-востоке (Исаченко, Лавренко, 1980).

При инвентаризации лесной растительности этого региона были совместно использованы два современных метода. Выявление фитоценотического разнообразия проведено методом Ж. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964), в соответствии с которым установлено 40 ассоциаций, включающих единицы более низких рангов, в составе 6 подсоюзов, 18 союзов, 11 порядков, 8 классов (Семенищенков, 2016б).

Для визуализации распространения синтаксонов был применен метод картографирования на сеточной основе. При этом территория бассейна разделена на 1097 квадратных ячеек со стороной 10 км, что примерно соответствует 0.1° по широте и 0.15° по долготе. Присутствие или отсутствие сообществ синтаксонов на территориях, соответствующих ячейкам сетки, определялось на основании собственных маршрутных исследований, проведенных в 2002–2015 гг., а также по литературным данным, и отмечалось пуансоном (рис.). Визуализация геоботанических данных проведена с использованием пакета MapInfo Professional 12.0.

Основными аргументами к использованию сеточной основы была необходимость работы с достаточно крупной территорией, на которой точечное изображение отдельных сообществ создает расплывчатую картину, не дающую общего представления об ареале синтаксона. С такой проблемой ранее мы столкнулись при картографировании распространения синтаксонов, занесенных в Зеленую книгу Брянской области (2012). Для типов сообществ в данной книге были созданы комбинированные точечно-штриховые карты, что картографически не вполне корректно, так как указанные способы визуализации имеют несколько разные сферы использования. Применение карт на сеточной основе позволило использовать их при ботанико-географическом районировании данной территории. Границы фитоценозов разного ранга очерчиваются пределами распространения сообществ маркерных и специфических синтаксонов разного ранга. Возможность совмещения таких границ определяется условностью границ фитоценозов и существенной генерализацией карт на сеточной основе. Как отмечают Г. Н. Огуреева и Т. В. Котова (2002), растровые карты (карты на сеточной основе) могут быть трансформированы в изолинейные, что и требуется при районировании.

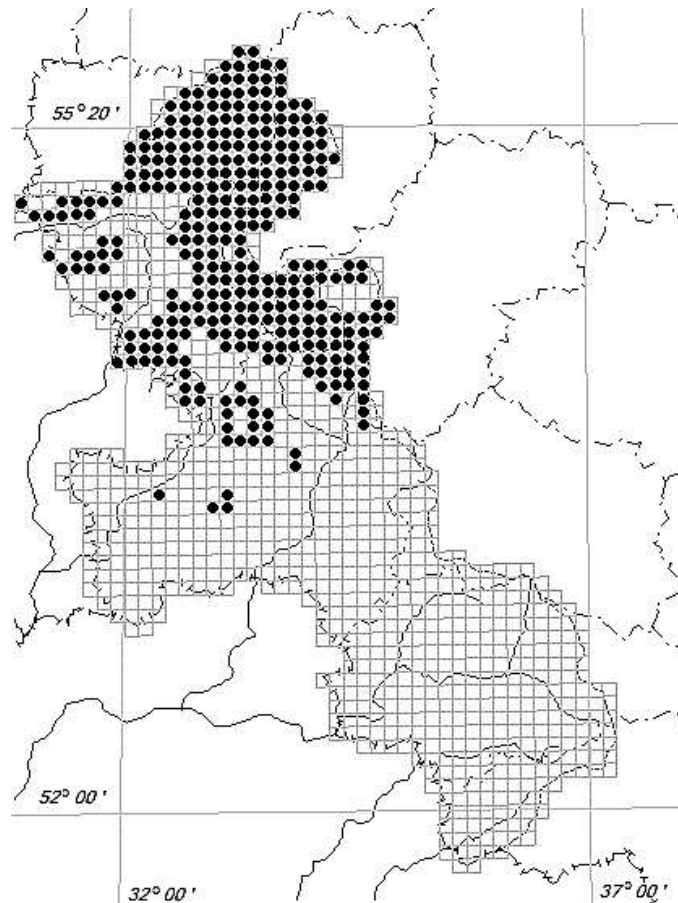


Рис. Пример картосхемы распространения синтаксона в бассейне Верхнего Днепра: ельники асс. *Rhodobryo-Piceetum*. Присутствие сообществ обозначено черным пуансоном.

Совмещение карт распространения единиц ранга ассоциации позволило выявить актуальные ареалы союзов лесной растительности в изучаемом регионе. Анализ выполненных на сеточной основе карт распространения 40 лесных ассоциаций и отдельных важных в ботанико-географическом отношении видов позволил установить, что отдельные синтаксоны и их сочетания имеют важное маркерное значение при определении условных границ фитохорионов разного ранга. Так, маркерами южной границы Валдайско-Онежской ботанико-географической подпровинции являются южные пределы ареалов союза *Piceion* и *Picea abies* (L.) Н. Karst. Полесская подпровинция на юго-востоке ограничена распространением союза *Quercio-Tilion*. Границы Среднерусской подпровинции на северо-западе очерчены ареалами союза *Aceri campestris-Quercion* и *Acer campestre* L.; на юго-востоке – северо-западными пределами ареалов союза *Aceri tatarici-Quercion* и *Acer tataricum* L. Для всех подпровинций, кроме Верхнедонской, выявлены специфичные ассоциации. Союзы азонально-зональной растительности представлены во всех подпровинциях и не являются маркерами фитохорионов. Маркерами ботанико-географических районов являются сочетания синтаксонов в ранге ассоциаций, субассоциаций и вариантов.

В последние десятилетия метод инвентаризации растительности на сеточной основе, сопряженный с флористическими исследованиями, набирает популярность (Weeda et al., 2001–2004; Vegetace..., 2013; Серегин, 2013; Кадетов, 2014; Семенищенков, 2016 а, б и др.). Его достоинства обусловлены наглядной визуализацией и возможностью значительной генерализации представляемых данных о распространении типов растительных сообществ, позволяющей выявлять наиболее общие закономерности распределения растительности.

Однако следует отметить, что этот метод имеет ряд ограничений как применительно к геоботаническим, так и к флористическим исследованиям. Во-первых, при его использовании происходит потеря информации о точной локализации растительных объектов, которая особенно ощутима при переходе к крупному масштабу. Во-вторых, карты, выполненные на сеточной основе, могут интерпретироваться только для целей простой инвентаризации по принципу «сообщество данного типа (вид растения) присутствует здесь» или «отсутствует». В этой связи следует отметить на ограничения анализа подобных карт для предсказания локальных экологических условий тех или иных территорий. Фактически специфичность условий порождает разнообразие растительного покрова, а не наоборот. Особенно несправедливо индцировать локальные экологические условия распространением так называемых «диагностических» видов синтаксонов высшего ранга (классов, порядков), учитывая, что в пределах широких ареалов этих единиц виды растений могут существенно менять экологические предпочтения, а комбинации диагностических видов нередко региональны или даже дискуссионны. Последний факт обусловлен невозможностью точного совпадения экологических предпочтений разных видов и различными основаниями для включения этих видов в состав диагностической комбинации: хорологическими, экологическими, фитоценологическими. Иначе говоря, синтаксон растительности – многогранное явление, а экологическое единство видов, которые создают его сообщества – редкость. Исключением можно считать, пожалуй, синтаксоны, объединяющие маловидовые сообщества в экстремальных узкостенотопных и малодинамичных условиях.

На наш взгляд, картографирование на сеточной основе может найти более широкое применение при визуализации распространения редких видов растений в Красных книгах, как это сделано, например, в Красной книге Брянской области (2016), а также синтаксонов, сообщества которых нуждаются в охране. Оно позволит «засекретить» некоторые точные местонахождения редких компонентов растительного мира, учитывая доступность книг широкому кругу читателей. Точные указания в данном случае уместны для специальной литературы, предназначенной ограниченному контингенту ученых и специалистов в области природоохранной деятельности.

Список литературы

- Зеленая книга Брянской области (растительные сообщества, нуждающиеся в охране). А.Д. Булохов, Ю.А. Семенищенков, Н.Н. Панасенко и др. Брянск: ГУП «Брянск. обл. полиграф. объединение», 2012. 142 с.
- Исаченко Т.И., Лавренко Е.М.* Ботанико-географическое районирование // Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. С. 10-23.
- Кадетов Н.Г.* Опыт использования сеточного картографирования для оценки ценологического разнообразия // Растительность Восточной Европы и Северной Азии. Мат. науч. конф. (Брянск, 19 сентября – 3 октября 2014 г.). Брянск: ГУП «Брянской полиграфическое объединение», 2014. С. 66.
- Красная книга Брянской области. 2016. Ред. А.Д. Булохов, Н.Н. Панасенко, Ю.А. Семенищенков, Е.Ф. Ситникова. Брянск: РИО БГУ, 2016. С. 399.
- Огуреева Г.Н., Котова Т.В.* Картографирование биоразнообразия // География и мониторинг биоразнообразия. М.: Изд. Науч. и уч.-метод. центра, 2002. 432 с.
- Семенищенков Ю.А.* Картографирование лесной растительности на сеточной основе для целей ботанико-географического районирования бассейна Верхнего Днепра // Аэрокосмические методы и геоинформационные технологии в лесоведении, лесном хозяйстве и экологии: докл. VI Всерос. конф. (Москва, 20–22 апреля 2016 г.). М.: ЦЭПЛ РАН, 2016. С. 208-209.
- Семенищенков Ю.А.* Эколого-флористическая классификация как основа ботанико-географического районирования и охраны лесной растительности бассейна Верхнего Днепра (в пределах Российской Федерации). Дисс. ... докт. биол. наук. Уфа: БашГУ, 2016. 558 с.

Серегин А.П. Сеточное картирование флоры Владимирской области (Россия): от распространения видов к распространению сообществ // Растительность России. 2013. № 23. С. 36-56.

Braun-Blanquet J. Pflanzensociologie. Wien–New-York, 1964. 865 S.

Vegetace České republiky. 4. Lesní a křovinná vegetace / Ed. M. Chytrý. Praha: Academia, 2013. 552 s.

**СОВРЕМЕННАЯ ФЛОРИСТИЧЕСКАЯ СВОДКА КАК ВСЕОБЪЕМЛЮЩАЯ
ИНВЕНТАРИЗАЦИЯ ФЛОРЫ: КОНЦЕПЦИИ И ПОДХОДЫ
(НА ПРИМЕРЕ «ФЛОРЫ УЗБЕКИСТАНА»)**

А.Н. Сенников^{1,2}, К.Ш. Тожибаев³, Ф.О. Хасанов³, Н.Ю. Бешко³

¹Ботанический музей, Университет Хельсинки, Финляндия,
alexander.sennikov@helsinki.fi

²Ботанический институт им. В.Л.Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия

³Институт ботаники и зоологии Академии наук Республики Узбекистан, Ташкент,
Узбекистан, *ktojibaev@mail.ru, fkhasanov1@mail.ru, natalia_beshko@mail.ru*

**MODERN “FLORA-WRITING” AS A COMPREHENSIVE INVENTORY:
CONCEPTS AND APPROACHES (AS EXEMPLIFIED
BY THE FLORA OF UZBEKISTAN)**

A.N. Sennikov, K.Sh. Tojibaev, F.O. Khassanov, N.Yu. Beshko

Инвентаризация биологического разнообразия является критически важной из-за нарастающего антропогенного прессинга и разрушения местообитаний, а также связанной с ними возрастающей угрозы вымирания видов, происходящей на определенной территории или даже глобально.

В связи с этим имеется срочная необходимость создания современных сводок по флоре отдельных стран и крупных биогеографических или политико-административных регионов. Для стран ценность таких сводок заключается также в инвентаризации национального достояния, которым являются эндемичные и субэндемичные виды растений.

Традиционно наиболее обширным охватом материала при инвентаризации флоры стран и территорий является создание полнотекстовых таксономических сводок, так называемых «Флор». Они публикуются в виде многотомных изданий и могут включать десятки томов, как, например, «Flora Iranica» (176 томов, 9977 видов) или первое издание «Флоры Китая» (на китайском языке) (80 томов в 126 частях, более 31180 видов) (Akhani, 2006; Ma & Clemants, 2006).

Современное развитие информационных технологий и потребность в доступе к информации выдвигают современные требования также и к выполнению ботанических исследований. Новый проект «Флора Узбекистана», стартовавший в 2016 году (Sennikov et al., 2016), является примером современной реализации традиционной задачи.

Далее в тезисной форме мы излагаем описание данного проекта.

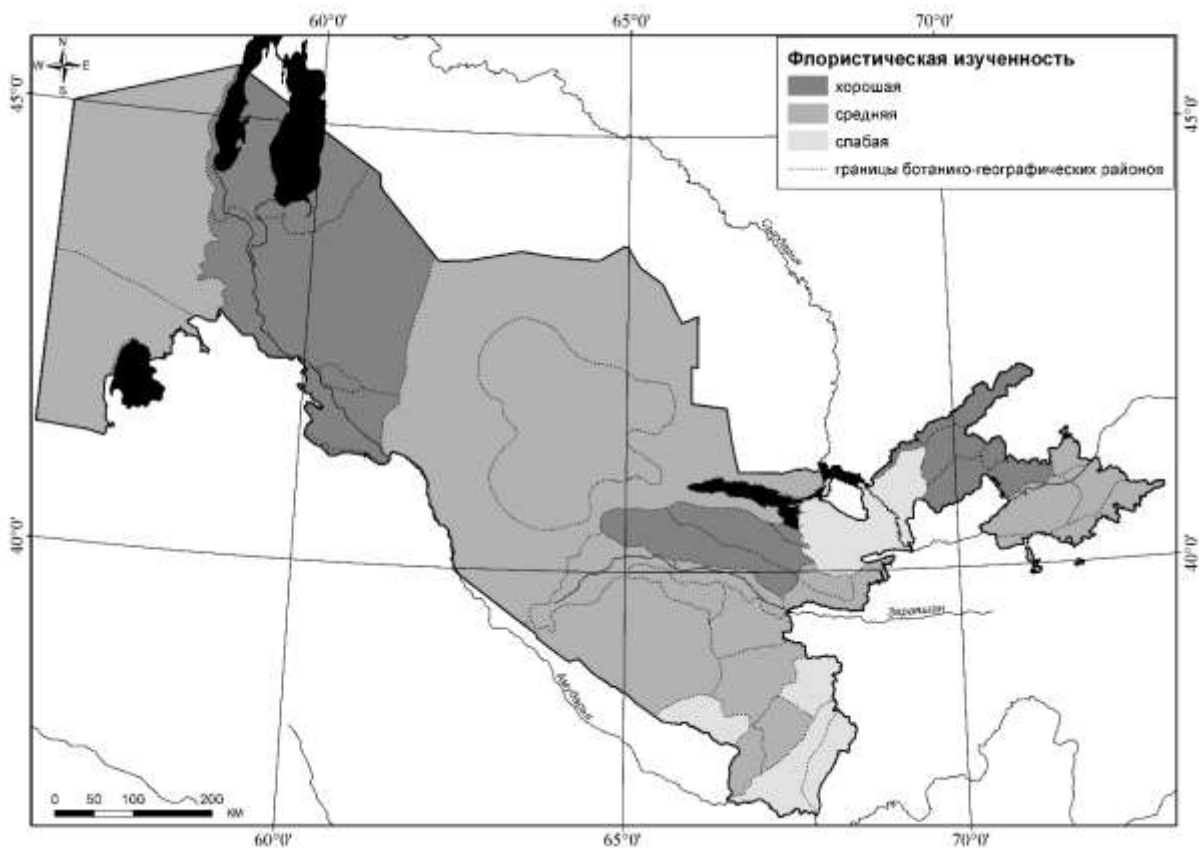


Рис. 1. Уровень флористической изученности Узбекистана согласно ботанико-географическому районированию территории (по Tojibaev et al., 2014, 2017, с изменениями).

Содержание инвентаризации:

полевые работы на территории «Флоры», в первую очередь, изучение наименее исследованных и ключевых районов, а также целевой сбор отдельных таксономических групп, для чего была проанализирована степень флористической изученности Узбекистана (рис. 1);

таксономическая ревизия видового состава конкретных таксономических групп на территории «Флоры», с привлечением местных и иностранных специалистов;

таксономическая классификация основных единиц флористического разнообразия – видов и подвидов;

номенклатурно-библиографическая работа с источниками (протологи, инвентаризационные публикации, первые указания таксонов для территории «Флоры»);

критическая обработка как можно большего количества гербарных образцов, собранных с территории «Флоры» (в полной мере учитываются основные гербарные хранилища [TASH, LE, MW], факультативно – малые хранилища или небольшие коллекции);

определение не разобранных до настоящего времени сборов масштабных геоботанических и ресурсоведческих экспедиций 1970–1980 годов, которые являлись последней пиковой волной пополнения гербарного фонда TASH;

разработка и обоснование схемы ботанико-географического районирования Узбекистана;

внесение всех изученных образцов в географическую базу данных, составленную по стандартам GBIF, с определением географических координат мест сбора;

внесение номенклатурных и библиографических источников в таксономическо-номенклатурную базу данных;

внесение в базу данных типификаций принятых и синонимизированных названий;

составление полных и сопоставимых морфологических описаний видов, подвидов и надвидовых таксонов (основанных на полном наборе диагностических признаков), а также ключей для определения;

установление экологической приуроченности видов и подвидов, с достаточно точным распределением по высотам.

Планируемые основные продукты:

бумажная «Флора» (в книжном формате) на русском языке;

электронная «Флора» (в книжном формате) на русском языке;

бумажная или электронная «Флора» (в книжном формате) на английском языке;

интернет-версия (html) основного содержания «Флоры», по возможности динамично обновляемая;

база данных по флоре со сведениями по систематике, номенклатуре и детальному распространению таксонов (предварительный формат накопления данных – Excel-таблицы, в дальнейшем сводимые в базу);

обобщающие и аналитические публикации (в журнальном или книжном формате);

публикация отдельных критических ревизий, новых находок и других дополнительных материалов (в формате журнальных статей).

Планируемые дополнительные исследования:

таксономическая ревизия отдельных критических таксонов в филогенетическом и более широком географическом контексте;

проведение типификации принятых и синонимизированных названий;

цензус таксонов, описанных с территории «Флоры», и их классических местонахождений;

инвентаризация наиболее интересных и наиболее важных исторических коллекций;

предварительная оценка статуса охраны для всех видов и подвидов на территории «Флоры» (на основании географических критериев, как первый шаг к последующим полноценным оценкам статуса охраны для выявленных потенциально уязвимых видов);

определение территорий наибольшего таксономического разнообразия;

инвентаризация очагов таксономического эндемизма;

определение критически недоизученных территорий и таксономических групп;

создание неинтуитивной схемы иерархического флористического районирования территории, основанного на принципах таксономического разнообразия.

Дальнейшее развитие:

развитие материально-технической базы, создание специализированных новых лабораторий, ориентированных на изучение систематики и филогении растений;

разработка долгосрочной программы по исследованию флоры Узбекистана;

тренинг молодых участников программы;

международное сотрудничество в области систематики и филогении;

международное сотрудничество в области охраны природы.

Отличия от прежнего подхода к инвентаризации флоры:

максимально полный сбор и критический анализ имеющейся информации;

структурирование и стандартизация информации по международным стандартам;

внесение всех накопленных сведений в единую информационную систему (электронную базу данных);

максимально полная публикация результатов исследований и их размещение в открытом доступе в сети Интернет;

помещение накопленной информации в открытый доступ;
в перспективе – включение собранных данных в глобальные информационные ресурсы.

Ключевые положения:

полнота охвата имеющихся сведений,
модернизация информации,
доступность и свободное распространение данных.

На текущем этапе и для целей данного конкретного проекта степень новизны представленной информации имеет меньшее значение, нежели ее полнота и организованность (структурированность), а также оперативность доставки данных конечному пользователю. Для большей доступности информации работа готовится на двух языках: ведущем региональном (русском, первая версия) и ведущем международном (английском, перевод).

Облегчение пользования «Флорой» может быть достигнуто за счет иллюстрирования как можно большего количества видов фотографиями живых растений и сканами гербарных образцов, которые планируются к размещению на интернет-сайте.

Представление информации в трех форматах для наиболее эффективного распространения сведений о флоре:

бумажная книга,
электронная книга,
интернет-ресурс (вебсайт).

Представление информации на двух языках для охвата наиболее широкой аудитории:

на русском языке (языке общения многих участников проекта, на котором существует основная литература по данному предмету; этот язык доступен не всем участникам проекта),

на английском языке (глобальном языке общения и распространения информации).

Распространение информации:

сведения в текстовой форме должны распространяться в свободном доступе в формате электронных книг и интернет-сайта для беспрепятственного распространения информации и охвата максимально широкой аудитории;

в перспективе – включение информации в формате базы данных (machine-readable) в глобальные ресурсы по биоразнообразию.

Имеющийся задел и текущие работы:

За последние 10 лет выявлено большое количество новых флористических находок и описаны более трех десятков новых для науки видов;

опубликовано обновленное ботанико-географическое районирование Узбекистана (Тожибаев и др., 2016; Tojibaev et al., 2017);

отпечатан первый том «Флоры» на русском языке (Сенников, 2016), включающий обработку семейства Amaryllidaceae (Хасанов, 2016);

готовится русское издание первого тома в виде электронной книги;

готовится англоязычное издание первого тома;

база данных (Tojibaev et al., 2014) наполняется информацией по географическому распространению и номенклатуре охваченных таксонов;

ежегодно ведутся полевые работы, определение и сканирование гербарного материала, внесение гербарных этикеток в базу данных и координат точек сбора в ГИС; выполняются таксономические ревизии отдельных таксонов;

ведутся работы по составлению следующих томов Флоры.

Проект «Флора Узбекистана» представляет собой переход от классического этапа существования ботанической информации, доступной в виде гербарных коллекций и обобщающих их бумажных публикаций, к современному этапу

электронного накопления, обработки и распространения информации. Этот проект не ограничивается агрегированием и обновлением существующего массива данных, а нацелен на дальнейшее развитие ботаники в Узбекистане, с перспективой создания современной научной школы систематики и географии растений. Помимо научных исследований, этот проект станет базой для дальнейшего развития системы охраны природы и использования природных ресурсов в стране.

Список литературы

- Сенников А.Н. (ред.)* Флора Узбекистана, т. 1. Ташкент: Изд-во «Навруз», 2016. XXVIII + 173 с.
- Тожибаев К.Ш., Бешко Н.Ю., Попов В.А.* Ботанико-географическое районирование Узбекистана // Бот. журн. 2016. Т. 101- № 10. С. 1105-1132.
- Хасанов Ф.О.* Amaryllidaceae J. St.-Nil. // В кн.: *Сенников А.Н. (ред.)* Флора Узбекистана, т. 1. Ташкент: Изд-во «Навруз», 2016. С. 1-119.
- Akhani H.* Flora Iranica: Facts and figures and a list of publications by K.H.Rechinger on Iran and adjacent areas // Rostaniha. 2006. Vol. 7. Suppl. 2. P. 19-61.
- Ma J., Clemants S.* A history and overview of the Flora Reipublicae Popularis Sinicae (FRPS, Flora of China, Chinese Edition, 1959–2004) // Taxon. 2006. Vol. 55. P. 451-460.
- Sennikov A.N., Tojibaev K.Sh., Khassanov F.O., Beshko N.Yu.* The Flora of Uzbekistan Project // Phytotaxa. 2016. Vol. 282- № 2. P. 107-118.
- Tojibaev K.Sh., Beshko N.Yu., Karimov F., Batoshov A., Turginov O., Azimova D.* The Data Base of the Flora of Uzbekistan // Journal of Arid Land Studies. 2014. Vol. 24. P. 157-160.
- Tojibaev K.Sh., Beshko N.Yu., Popov V.A., Jang C.G., Chang K.S.* Botanical Geography of Uzbekistan. Korea National Arboretum, Pocheon, Republic of Korea. 2017. 250 p.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ОСНОВА СОХРАНЕНИЯ БИОЛОГИЧЕСКОГО И ЛАНДШАФТНОГО РАЗНОБРАЗИЯ СУБТРОПИЧЕСКОЙ ЗОНЫ КОЛХИДСКОГО ЛЕСА СЕВЕРНОГО КАВКАЗА

К.П. Скипина

Сочинский институт (филиал) Российского университета дружбы народов, Сочи,
Россия, *skipinal@yandex.ru*

THE ECOLOGICAL BASIS OF CONSERVATION OF BIOLOGICAL AND LANDSCAPE DIVERSITY OF THE SUBTROPICAL ZONE OF COLCHIS FORESTS OF NORTH CAUCASUS

K.P. Skipina

Субтропики Черноморского побережья Кавказа, признанные самой северной зоной с субтропическим климатом, характеризуются большим видовым разнообразием растений. Наряду с субтропической флорой колхидского леса здесь произрастают завезенные со всех континентов виды деревьев и кустарников, сформировавших экзотические южные ландшафты побережья.

Рукотворные субтропики Причерноморья возникли как результат мощной волны интродукции, которая накрыла в конце XIX - начале XX веков Черноморское побережье Кавказа от Геленджика до Батуми - географический и исторический регион на побережье Чёрного моря (античное название - Колхида), представляющий причерноморскую полосу Краснодарского края Российской Федерации, прибрежную часть Абхазии, а также Грузии. Со временем парковые насаждения Черноморских

субтропиков приобрели декоративно-ландшафтный стиль, сочетающий присутствие в них видов-интродуцентов с представителями колхидского леса (Солодько, 2002; Коркешко, 1971; Карпун, 1998).

На побережье южнее Геленджика распространены широколиственные леса с лианами, вечнозелёными кустарниками и самшитом. В полосе Причерноморья произрастают тысячелетние тисовые леса, полутысячелетние самшитовые леса, и близкие к ним по возрасту пихтовые, буковые и дубовые леса. Для флоры этой части региона характерно также наличие субтропических видов растений, происхождение которых связано как с исторически сложившимися условиями территории, так и с итогами успешной интродукции в период активного освоения территорий в начале XX века (Коркешко, 1971; Солтани, 2016). Подобный ход экологически обоснованного развития популяционного наполнения сообществ в составе дикой флоры можно рассматривать как возможность появления в лесах Причерноморья растений субтропических видов, успешно адаптировавшихся в процессе их интродукции на Черноморское побережье Кавказа (Скипина, 2007).

Ископаемая флора сарматских отложений миоцен-плиоценовой эпохи имела приблизительно современный состав, слагаясь по преимуществу из листопадных видов с примесью реликтовых вечнозелёных, сохранившихся поныне во флоре Колхиды. В экологическом аспекте пополнение природного разнообразия дикой флоры происходит в пределах сообществ и имеет филогенетическое и таксономическое происхождение. В послеледниковый период на Кавказе возникли новые центры видообразования, с которыми связан характерный для растительности Кавказа молодой эндемизм (Гроссгейм, 1948).

Изолированное положение Кавказа повышает вероятность возникновения эндемичных таксонов. Среди сосудистых растений Кавказского заповедника около 30% видов составляют эндемики Кавказа, Большого Кавказа и Западного Кавказа и 10% видов третичных реликтов (<https://www.smileplanet.ru/russia/kavkazskiy-zapovednik/>).

Таким образом, кавказский флористический регион, располагая сочетанием множества природных благоприятных факторов с неповторимым климатом, формирует соответствующие ему разнообразные природные экосистемы. Число видов растений на Кавказе более 6000, тогда как на гораздо большей территории Европейской части бывшего СССР насчитывается лишь около 3500 видов (Солодько, 2002).

Исторически сложившееся развитие флоры и фауны Кавказа находится под существенным влиянием деятельности человека. Лесные ресурсы – это не только их запасы для прямого использования. Лес – природный защитный фактор и природная среда, благоприятная для жизни человека, обитания и разведения животных (Придня, 1981; Бебия, 2015). Первостепенной задачей становится определение стратегии, обеспечивающей грамотное сочетание функционального многообразия проблем курорта с экологически обоснованными решениями по восстановлению и созданию природной среды.

Решающее значение для создания ландшафтов региона имеет понимание возможностей экологически обоснованного воздействия на процессы формирования сообществ, как в естественных, так и в искусственно созданных биогеоценозах (Придня, 2005; Скипина, 2008).

Процесс формирования фитоценозов долговременный, даже если он рукотворный. При решении проблем выбора видового состава растений, внедряемых в сообщества сформированных фитоценозов или на вновь заселяемых территориях, предполагает наличие экологической компетентности. Изменения видового состава в

экосистемах происходят не только на основе сукцессий. Они могут быть и результатом эволюционных преобразований популяционной структуры в сообществах.

В составе дикой флоры Причерноморья в настоящее время произрастает 28 иноземных видов деревьев и кустарников. Из них североамериканское происхождение имеют 9 видов из шести семейств. Родиной четырёх и шести видов из 9 семейств оказались соответственно Средиземноморье, Восточная и Центральная Азия. По одному виду из семи семейств, распространённых в Китае и четыре вида из трёх семейств из Японии также оказались способными к размножению и произрастанию в природных условиях без вмешательства человека. Одним видом в этом перечне представлена Австралия (Скипина., 2007, 2008).

Экологической основой сохранения биологического и ландшафтного разнообразия субтропической зоны клохидского леса должно стать включение представителей интродуцированных видов в существующий состав растительных сообществ. Это вызывает необходимость анализа, как при оценке происходящих преобразований состояния состава естественных фитоценозов, так и при решении проблем выбора видового состава растений в создаваемых фитоценозах вновь заселяемых территорий.

Список литературы

- Бебия С.М.* Лесные ресурсы Черноморского побережья Кавказа: Проблемы и перспективы их рационального использования. Сибирский лесной журнал, 2015, № 1. С. 9-23.
- Гроссгейм А.А.* Растительный покров Кавказа. М.: Изд-во Московского общества испытателей природы, 1948. 268с.
- Карпун Ю.Н.* Сокровища парков Сочи. Сочи, 1998. 172 с.
- Карпун Ю.Н.* Декоративные древесные и травянистые многолетние растения Сочи. Рекомендации по породному и сортовому составу. Сочи, 2011. 150 с.
- Коркешко А.Л.* История паркового строительства на территории Сочи (1866-1969). Докл. Сочинского отделения ГО СССР. Вып. 2. Ленинград, 1971. С 364-376.
- Коркешко А.Л.* Сохраним примечательные ландшафты Сочи. Докл. Сочинского отделения ГО СССР. Вып. 2. Ленинград, 1971. С. 409-416.
- Скипина К.П.* Пополнение дикой флоры субтропического леса Кавказа. Докл. Сочинского отделения ГО. Вып. 4. Сочи, 2007. С. 84-96.
- Скипина К.П.* Субтропические растения в составе флоры Кавказа. Успехи современного естествознания. 2008, № 6. С. 54-56.
- Скипина К.П.* Приоритеты в создании урбоэкосистем в современном Сочи. Субтропическое и декоративное садоводство. Научн. тр. Всероссийского НИИ цветоводства и субтропических культур. В. 50. Сочи 2014. С. 288-293.
- Солодько А.С.* К геоботаническому районированию Сочинского Причерноморья. Бот. Жунал, 1999. Т. 84, № 1. С 45-56.
- Солодько А.С.* Флора Сочинского Причерноморья. Сочи, 2002. С. 7-56.
- Солтани Г.А.* Роль интродукции растений при формировании города-курорта Сочи. Сб. научных статей по материалам II научно-практической конференции (г. Сочи, июнь 2016 г.). Сочи, 2016. С.116-119.
- Одишария Н.Ю.* Главнейшие вечнозелёные покрытосеменные растения Черноморского побережья Кавказа. Сухуми, 1959. 360 с.
- Придня М.В.* Эволюционные проблемы лесообразовательного процесса. Сочи, 2005. 330 с.
- Придня М.В.* Сеть охраняемых природных территорий на Западном Кавказе роль в ней Кавказского биосферного заповедника. Экология, 1981, № 1. С 15-22.
- <https://www.smileplanet.ru/russia/kavkazskiy-zapovednik/>

**МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЦВЕТКА ПРОСТРЕЛА
КИТАЙСКОГО (*PULSATILLA CHINENSIS* (BUNGE) REGEL)
В УСЛОВИЯХ ЮГА ПРИМОРСКОГО КРАЯ**

О.В. Сметанина

Владивостокский государственный технический рыбохозяйственный университет,
Славянка, Россия, *smetanina.oxana@yandex.ru*

**MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS OF FLOWER *PULSATILLA CHINENSIS*
(BUNGE) REGEL IN THE SOUTH OF PRIMORSKY KRAI**

O.V. Smetanina

Прострел китайский – *Pulsatilla chinensis* (Bunge) Regel – представитель семейства Лютиковые (*Ranunculaceae* L.), обитающий на территории России в некоторых регионах Дальнего Востока (Приморский край, Амурская область, Еврейская автономная область (ЕАО)) и за пределами нашей страны в Китае (провинции Хейлунцзян, Цзилинь, Ляонин (Kitagawa, 1979)). Регионы ЕАО (юг Помпеевского хребта, горы Остряк, Долгуша, Филлипова) являются северо-западной границей распространения вида (Рубцова, 2009), здесь он занесен в Красную книгу с категорией редкости 3г (Рубцова, 2006).

Многие морфологические признаки у растений часто варьируют, что может вызвать некоторые затруднения в определении принадлежности растения к тому или иному виду. В связи с этим мы считаем очень важным детальное описание и измерение всех морфологических параметров исследуемых видов.



Рис.1. *Pulsatilla chinensis* (Bunge) Regel

В течение нескольких лет нами исследуются популяции прострела китайского на юге Хасанского района (Приморский край). Определение вида проводили по Ворошилову (1982). Одной из задач исследований было изучение особенностей строения цветка. Сбор материала проводили маршрутным методом. Случайным образом собирали цветки с разных особей. Затем в лаборатории проводили их морфометрический анализ. Информацию обрабатывали статистически. Заполняли соответствующие таблицы, выполняли рисунки. Морфологические описания цветка

составлены согласно терминологии Ал.А. Федорова и З.Т. Артюшенко (Федоров, Артюшенко, 1975).

Прострел китайский (рис.1,2) – многолетний ксеромезофит, мезоэутрофит (Селедец, 2010). Предпочитает редколесья, сухие каменистые, луговые или закустаренные склоны сопок. Не выносит сильного задернения субстрата. На юге Приморского края в Хасанском районе часто встречается по обочинам автотрасс, легко перенося воздействие выхлопных газов автомобилей, а также периодическое скашивание, проводимое автодорожными службами. Встречается достаточно обильно. Массово цветет со второй декады мая, плодоношение заканчивается в конце июня.

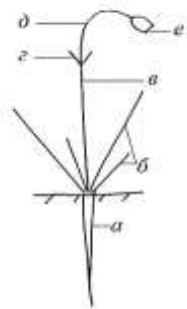


Рис.2. Схема цветущего *Pulsatilla chinensis* (Bunge) Regel (а – корень, б – листья, в – генеративный побег, г – обертка, д – цветоножка, е – цветок)

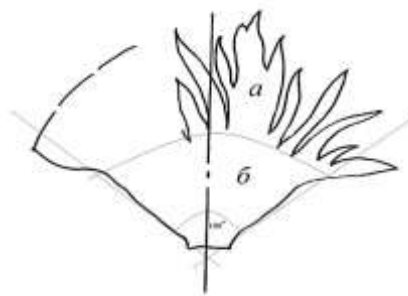


Рис.3. Обертка *Pulsatilla chinensis* (Bunge) Regel в развернутом виде (а – рассеченная часть, б – сросшаяся часть)

Цветок одиночный, неполный, обоеполюый, симметричный, актиноморфный. Части цветка свободные. Цветок циклический: тримерный (лепестки расположены в два круга по три) и полимерный (многочисленные тычинки и пестики располагаются во многих кругах).

Цветок с цветоножкой, которая в начале цветения короче чашечки, а затем постепенно удлиняется и к завершению плодоношения составляет в длину 25.44 ± 0.41 см (табл.), что значительно превышает высоту чашечки. Такая цветоножка держит высоко над землей пушистую головку плодиков прострела, что позволяет им распространяться на более далекие расстояния от материнского растения. Цветоножка достаточно толстая, опушенная, верхушечная, цельная, в начале цветения поникающая, а затем скорее прямостоячая.

Цветоложе полушаровидное (рис.4), имеет разросшуюся часть – тор (высота 2.5 ± 0.26 мм, диаметр 7.02 ± 0.07 мм). К тору прикрепляются тычинки и лепестки, к полушаровидной части цветоложа – пестики. Параметры цветоложа следующие: высота полушара – 2.98 ± 0.09 мм, диаметр – 4.73 ± 0.11 мм.

Цветок имеет обертку, располагающуюся у основания цветоножки. Средняя длина обертки составляет 4 см. Обертка свободно окружает цветоножку и на развороте имеет угол около $100-105^\circ$. Обертка образована сросшимися у основания зелеными и с наружной стороны густо опушенными прицветниками. Длины сросшейся и рассеченной частей обертки относятся как 1:1 (рис.3).

Венчик раздельнолепестный, прямостоячий, с наружной стороны густо опушенный. Лепестков шесть, они яйцевидные (рис.5), безноготковые. Длина лепестка составляет 23.75 ± 0.25 мм и больше ширины в 2 раза. Ширина лепестка в своей самой широкой части 11.5 ± 0.2 мм. Вершина лепестков внутреннего круга менее заостренная, чем у лепестков внешнего круга, и не имеет выемки в месте прикрепления к тору цветоложа. Венчик опадающий, одноцветный, светло-сиреневый.

Параметры цветка *Pulsatilla chinensis* (Bunge) Regel

| Признак | n | Пределы варьирования размеров, min – max | $M \pm m_M$, мм | V, % | P, % | t_M |
|--|----|--|------------------|-------|------|-------|
| Длина лепестка, мм | 30 | 22 – 26 | 23.75 ± 0.25 | 5.52 | 1.04 | 95.88 |
| Ширина лепестка, мм | 30 | 9 – 14 | 11.5 ± 0.2 | 9.8 | 1.82 | 54.8 |
| Диаметр цветка, мм | 30 | 17 – 25 | 19.7 ± 0.36 | 10.01 | 1.83 | 54.70 |
| Длина тычиночной нити, мм | 30 | 2 – 11 | 7.26 ± 0.42 | 39.27 | 5.79 | 17.27 |
| Высота пыльника, мм | 30 | 1 – 1.5 | 1.18 ± 0.04 | 14.65 | 3.45 | 28.96 |
| Высота пестика, мм | 30 | 10 – 17 | 12.76 ± 0.26 | 14.18 | 2.04 | 48.85 |
| Высота тора, мм | 30 | 2 – 3 | 2.5 ± 0.07 | 15.04 | 2.79 | 35.79 |
| Диаметр тора, мм | 30 | 6 – 8 | 7.02 ± 0.11 | 8.56 | 1.59 | 62.92 |
| Высота полушара цветоложа, мм | 30 | 2 – 4 | 2.98 ± 0.09 | 15.41 | 2.91 | 34.33 |
| Диаметр полушара цветоложа, мм | 30 | 4 – 6 | 4.73 ± 0.11 | 13.33 | 2.48 | 40.40 |
| Длина цветоножки (в начале цветения), см | 30 | 3 – 7.7 | 4.3 ± 0.34 | 43.93 | 8.02 | 12.47 |
| Длина цветоножки (к завершению плодоношения), см | 30 | 16 – 29 | 25.44 ± 0.41 | 11.95 | 1.61 | 62.04 |

Примечание: 1) n – число вариант, $M \pm m_M$ – средняя арифметическая и ошибка средней арифметической, V, % – коэффициент вариации, P, % – показатель точности опыта, $P_1=95\%$; t_M – критерий достоверности средней арифметической (критерий Стьюдента) (Зайцев, 1990).

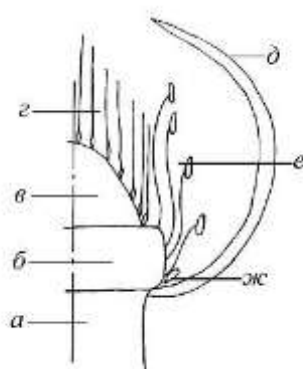
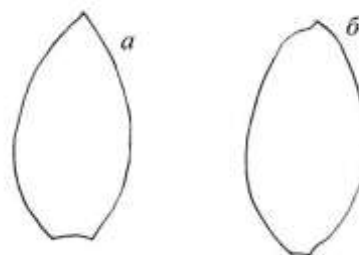


Рис. 4. Схема поперечного разреза цветка

Pulsatilla chinensis (Bunge) Regel

(а – цветоножка, б – тор, в – полушаровидная часть цветоложа, г – гинецей, д – лепесток, е – андроцей, ж – нектарник)

Рис. 5. Лепестки *Pulsatilla chinensis*

(Bunge) Regel (а – внешнего круга, б – внутреннего круга)

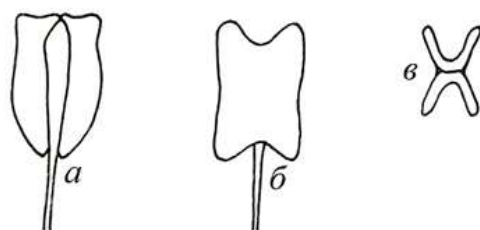


Рис. 6. Внешнее строение пыльников *Pulsatilla chinensis* (Bunge) Regel
(а – вид спереди, б – вид сбоку, в – вид сверху)

Андроцей свободный, полимерный. Тычинки прикреплены основанием в несколько кругов к тору, подпестичные, скученные, свободные, прямые, неравные (от коротких (от 2 мм) во внешнем круге к более длинным (до 11 мм) во внутреннем), короче венчика. Тычиночная нить в среднем длиной 7.26 ± 0.42 мм, слегка s-образно изогнутая, тонкая, волосовидная, белая, с голой поверхностью. Связник продолговатый, продолжающийся в тычиночную нить (рис.6). Пыльник высотой 1.18 ± 0.04 мм, неподвижный, теки сближенные, верхушечные, равные, короче тычиночных нитей, однообразные, продолговатые, без придатков, свободные, желтые, с гладкой поверхностью.

Гинецей апокарпный, многопестичный. Завязь верхняя, яйцевидная, с опушением. Опушение – длинные тонкие волоски, плотно прилегающие к пестику. Столбик на завязи один, нитевидный, очень длинный. Рыльце верхушечное, маленькое, практическое незаметное, простое. В целом, высота пестика составляет 12.76 ± 0.26 мм. В ходе цветения рыльца из венчика не выдвигаются.

Нектарники внутрицветковые, внетычинковые, в виде железок желтого цвета у основания тычинок внешнего круга.

Как показывают данные таблицы, наиболее варьирующим признаком у цветка прострела китайского является длина тычиночной нити. Остальные признаки варьируют слабо и могут считаться постоянными, что может быть использовано при определении *Pulsatilla chinensis* (Bunge) Regel как самостоятельного вида растений.

Список литературы

- Ворошилов В.Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672с.
 Зайцев Г.Н. Математика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1990. 296 с.
 Рубцова Т.А. (отв.ред.) Красная книга Еврейской автономной области. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. Новосибирск: Арта, 2006. 248 с.
 Рубцова Т.А. Дизъюнктивное распространение редких видов сосудистых растений в Среднем Приамурье // Региональные проблемы. 2009. № 12. С.37-40.
 Селедец В.П. Экологические шкалы для ботанических исследований в муссонном климате Дальнего Востока России // Бюллетень ботанического сада-института ДВО РАН. 2010. Вып.7. С.39-82.
 Федоров Ал.А., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Ленинград: Наука, 1975. 352с.
 Kitagawa M. Neo-Lineamenta florae Manshuricae or enumeration of the spontaneous vascular plants hitherto known from Manchuria (North Eastern China), together with their synonymy and distribution. Vadus: Cramer, 1979. 715 p.

**МОРФОЛОГИЯ И МОРФОГЕНЕЗ ЦВЕТКА *MELANOPHYLLA*
(TORRICELLIACEAE) – ПРЕДСТАВИТЕЛЯ БАЗАЛЬНОЙ ГРАДЫ
ПОРЯДКА APIALES**

Д.Д. Соколов¹, П.В. Карпунина¹, М.С. Нуралиев¹, А.А. Оскольский^{2,3}

¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия,
sokoloff-v@yandex.ru

²Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, С.-Петербург, Россия

³University of Johannesburg, Johannesburg, South Africa

**FLOWER MORPHOLOGY AND DEVELOPMENT IN *MELANOPHYLLA*
(TORRICELLIACEAE) – A MEMBER OF THE BASAL GRADE OF APIALES
D.D. Sokoloff, P.V. Karpunina, M.S. Nuraliev, A.A. Oskolski**

Небольшие семейства Pennantiaceae, Torricelliaceae и Griselinaceae образуют граду в основании филогенетического дерева порядка Apiales. Принимаемые сейчас представления о родственных связях этих растений основаны на данных молекулярной филогенетики. Общей особенностью всех трех семейств является гинецей с одной фертильной семяпочкой, который, вероятно, во всех случаях может быть интерпретирован как псевдомономерный. В литературе до сих пор нет данных о морфогенезе цветка каких-либо представителей базальной грады порядка Apiales. Мы решили восполнить этот пробел путем изучения собранного в природе материала по двум видам эндемичного для Мадагаскара рода *Melanophylla* (Torricelliaceae). Помимо псевдомономерного гинецея, интересной особенностью *Melanophylla* является скрученный в почкоосложении венчик, который, насколько нам известно, не отмечен пока у каких-либо других представителей большой клады кампанулид, включающей Apiales, Dipsacales, Asperales и несколько более мелких порядков астерид. Скрученное почкосложение венчика известно у представителей целого ряда групп высших двудольных. Существуют виды, у которых венчик скрученный во всех цветках, и виды, у которых этот тип почкосложения встречается наряду с другими типами (Каден, Урманцев, 1971). Скрученность венчика может быть левосторонней и правосторонней. У большинства розид (в современном понимании объема этой группы) направление скрученности не фиксировано в пределах вида и даже одного соцветия. У изученных ранее астерид (Endress, 1999, 2012) направление скрученности фиксировано в пределах вида, а в большинстве случаев – и на более высоком таксономическом уровне (направление скрученности фиксировано даже тогда, когда не фиксировано само наличие скрученности).

Цветки *Melanophylla* имеют 5 чашелистиков, 5 лепестков, 5 тычинок и 3 плодолистика. Все 105 изученных нами бутонов *M. aucubifolia* имели скрученный венчик, а из 102 изученных бутонов *M. alnifolia* скрученный венчик был у 97. У каждого из видов направление скрученности не было фиксировано в пределах соцветия. Таким образом, это первый четко зафиксированный пример нефиксированного направления скрученности венчика у астерид. Направление скрученности венчика у *Melanophylla* определяется левым или правым трансверзальным положением первого и второго прицветничка. Асимметрия лепестка становится заметной уже на ранних стадиях его морфогенеза. Пыльники имеют широкие и плоские связники, что необычно для астерид. Андроцей, как и венчик, скрученный в почкоосложении, причем направление скрученности андроцея противоположно таковому у венчика того же цветка. Псевдомономерный гинецей *Melanophylla* имеет трехгнездную нижнюю завязь. Два гнезда стерильные, а одно – фертильное. Фертильное гнездо всегда ориентировано трансверзально относительно

кроющего листа цветка (а не медианно, как предполагали ранее, например, Трифонова, 1998). Если первый прицветничек расположен в левом положении, то фертильный плодолистик – в правом, а если первый прицветничек в правом положении, то фертильный плодолистик – в левом. В целом, относительное положение первого и второго прицветничка определяет энантиоморфный вариант строения остальных частей цветка. Поэтому особенности симметрии венчика, андроцея и гинецея жестко связаны между собой у *Melanophylla*. Псевдомономерный гинецей из трех плодолистиков не только характерен для представителей базальной грады Apiales, но известен и в относительно близкородственном порядке Dipsacales. При этом в порядке Dispacales известны случаи трансверзального положения фертильного плодолистика (*Viburnum*). Для эволюционной оценки этих общих черт представителей двух порядков необходимы дополнительные исследования.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, проект 15-04-05836.

Список литературы

- Каден Н.Н., Урманцев Ю.А. Изомерия в живой природе. II. Результаты исследований // Бот. журн. 1971. Т. 56, № 2. С. 161-174.
- Трифопова В.И. Анатомия плода и семени рода *Melanophylla* (Melanophyllaceae) в связи с его таксономическим положением // Бот. журн. 1998. Т. 83, № 4. С. 97-103.
- Endress P.K. Symmetry in flowers: diversity and evolution // Int. J. Plant Sci. 1999. Vol. 160 (Suppl.). P. S3-S23.
- Endress P.K. The immense diversity of floral monosymmetry and asymmetry across angiosperms // Bot. Rev. 2012. Vol. 78. P. 345-397.

МОРФОГЕНЕЗ ПАРАФИЛЛИЕВ В РАЗНЫХ ГРУППАХ БОКОПЛОДНЫХ МХОВ

У.Н. Спирина^{1,2}, Т.В. Воронкова², М.С. Игнатов^{2,3}

¹ Тверской государственный университет, Тверь, Россия, *Spirina.UN@tversu.ru*

² Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина, Москва, Россия, *winterness@yandex.ru*

³ Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия, *misha_ignatov@mail.ru*

MORPHOGENESIS OF PARAPHYLLIA IN PLEUROCARPOUS MOSSES

U.N. Spirina, T.V. Voronkova, M.S. Ignatov

Парафиллии мхов не раз являлись объектом изучения, однако общепринятого понимания гомологии этих структур так до сих пор и не сформировалось. Отсутствие единообразия в подходах к определению парафиллиев создают неопределенность в терминологии. Учитывая, что эти структуры имеют важное значение в систематике мхов, понимание их структуры и морфогенеза в высшей степени актуально.

Поверхностные структуры мхов отличаются разнообразием, как по строению, так и по топографии. Принято различать парафиллии – выросты поверхности стебля, не связанные в происхождении с зачатками веточек, и псевдопарафиллии – листовидные структуры, формирующиеся вокруг зачатков веточек. На практике без учета особенностей морфогенеза эти две группы внешне могут быть очень похожи. Морфогенез видов с псевдопарафиллиями являлся предметом целого ряда работ последнего времени (Spirina et al., 2012; Игнатов, Спирина, 2012), в то время как по морфогенезу парафиллиев работы немногочисленны (Bonnot, 1967). В работе 2007 г. М.С. Игнатовым и Л. Хеденасом высказывалось мнение о парафиллиях как

«удалившихся от зачатка веточки псевдопарафиллиях», поскольку в ряде случаев листовые структуры вокруг места, где должен был бы находиться зачаток веточки, развиваются и имеют характерный для них филлотаксис, при том сам зачаток веточки никак на поверхности стебля не представлен (Ignatov, Hedenäs, 2007). Подтверждение этому тезису дает изучение особенностей расположения парафиллиев у *Leskea polycarpa*, *Cratoneuron filicinum*, *Hypnum imponens*. Кроме того, высказывалось мнение, что все выросты на поверхности стебля можно свести в происхождении к проксимальным веточным листьям, и, таким образом, отказаться от термина «псевдопарафиллии» вовсе, тем более, что было показано, что проксимальные веточные листья могут быть чрезвычайно разнообразны по форме вплоть до составных (Игнатов, Спирина, 2012).

Формирование парафиллиев у *Leskea polycarpa* позволяет наглядно проиллюстрировать правомерность подобного представления и проследить особенности морфогенеза видов с парафиллиями в целом. У *Leskea* мы наблюдаем ситуацию, когда апикальная клетка веточки, по крайней мере в некоторых случаях, заглубляется в ткани стебля материнского побега (или формируется в подповерхностном слое клеток), но в итоге не образует нормально развитого зачатка. Сходные аспекты правильного филлотаксиса наблюдаются и у других мхов, имеющих развитые парафиллии, в частности у *Cratoneuron*, *Leptodon*, а также *Thuidium*.

Наши эксперименты с выращиванием *Leskea*, *Cratoneuron*, *Leptodon* и *Thuidium* в культуре выявили их общую особенность: при выращивании после обработки экзогенной абсцизовой кислотой (АБК) число парафиллиев у них увеличивается. У сосудистых растений АБК является одним из центральных регуляторов адаптации к абиотическим стрессам, таким как высыхание, засоление или низкая температура (Plant physiology..., 1991). При подготовке к зиме у цветковых растений абсцизовая кислота синтезируется в концевых почках. Это приводит к замедлению роста, а из прилистников образуются колеоптели, защищающие почки в холодный период. Также известно, что у мхов АБК участвует в физиологических и морфологических изменениях, связанных со стрессовыми воздействиями, однако воздействие экзогенной АБК на морфогенез мхов не было предметом специального изучения.

Помимо увеличения числа парафиллиев мы выявили и еще один эффект АБК. У видов семейства Brachytheciaceae, у которых в норме первые два веточных листа не развиваются, обработка АБК приводит к тому, что иногда один из этих листьев развивается. Это также может рассматриваться в качестве косвенного свидетельства гомологии листьев (псевдопарафиллиев) и парафиллиев. Однако, увеличение числа парафиллиев при воздействии АБК имеет сложный характер, не всегда пропорционально концентрации АБК, и не имеет четкой зависимости в опытах с флуридоном – антагонистом АБК. Детально особенности регуляции развития парафиллиев при воздействии АБК еще предстоит выяснить.

Таким образом, есть основания полагать, что все клетки поверхности стебля мхов потенциально способны образовывать листовидные структуры, и, следовательно, парафиллии можно рассматривать как структуры, гомологичные проксимальным веточным листьям. Регуляция при посредстве АБК процессов формирования и листьев, и парафиллиев имеет сходный характер. В описательных целях термин «парафиллий» следует оставить, поскольку его удобно использовать, например, при сравнении формы парафиллиев у видов, у которых они отличаются и, иногда, являются диагностическими признаками. Однако в плане понимания гомологии этих структур и принципиальной невозможности провести иногда границу между ними и проксимальными веточными листьями необходимо всегда помнить об их гомологии и не искать границу там, где нет.

Список литературы

- Игнатов М.С., Спирина У.Н.* Морфогенез проксимальных веточных листьев у мхов // Онтогенез 2012. Т. 43. С. 175-184.
- Bonnot E.J.* Sue la vauler et la signification des paraphylles chez les Bryales // Bull. Soc. bot. Fr., Mém., 1967. P. 236-248.
- Ignatov M.S., Hedenäs L.* Homologies of stem structures in pleurocarpous mosses, especially of pseudoparaphyllia and similar organs // In: Newton A.E., Tangney R. (eds.) Pleurocarpous mosses: systematics and evolution. CRC Press, Boca Raton-London-New York. 2007. P. 269-286.
- Plant physiology. Volume X, Growth and development: a treatise* / edited by F.C. Steward ; edited by R.G.S. Bidwell. San Diego: Academic Press, 1991. P. 278-288.
- Spirina U.N., Shimamura M., Ignatov M.S.* On the branch primordia structure in the basal Hymnanae (Bryophyta) // Arctoa 2012. Vol. 21. P. 221-236.

ВОСПРОИЗВОДСТВО ДУБОВЫХ ЛЕСОВ КАК СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ КОРЕННЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ ЛЕСОСТЕПИ

В.Г. Стороженко, В.В. Чеботарёва, П.А. Чеботарёв
Институт лесоведения РАН, *lesoved@mail.ru*

REGENERATION OF OAK WOODS AS A MEASURE TO SUSTAIN BIODIVERSITY OF INDIGENOUS BIOGEOZENOSIS OF FOREST- STEPPE

V.G. Storozhenko, V.V. Chebotareva, P.A. Chebotarev

Зона лесостепи Европейской России, особенно центральная её часть в широтном градиенте (Воронежская, Белгородская, Орловская, Курская, Пензенская, Тамбовская, Саратовская области) во все времена относились к территориям коренного произрастания дуба. Центральным ядром этого региона можно признать Воронежскую область, где дубовые древостои естественного и искусственного происхождения создают основу биоразнообразия экосистем региона и имеют наиболее обширные площади высокопроизводительных дубовых лесов. Именно здесь во времена Петра I, после масштабных по географии описаний лесов (примерно с 1702 по 1725 годы) были начаты грандиозные по тем временам работы по строительству императорского флота на юге России с использованием древесины высокоствольного нагорного дуба. Огромной личной заслугой Петра I было составление первого в России свода правил по лесному делу – «Инструкция обер-вальдмейстеру». В ней в частности указывалось, что «все леса, находящиеся от больших рек в обе стороны по 50 верст (53 300 м), а от малых, сплавных, впадающих в большие, на 20 вёрст, ... объявлялись заповедными». Это, надо признать, огромные территории сохранения коренных дубовых лесов, флористического и фаунистического биоразнообразия коренных ландшафтов, генофонда коренных лесных пород. Дуб, клён, ильм, вяз, ясень и сосну запрещалось рубить или поджигать леса под страхом смертной казни. На вырубках дубовых лесов «на корабельные дела» неукоснительно предписывалось «запускать молодым лесом... рубить не давать, а беречь потомкам пока в годность не придёт» (Первый лесовод России, 2012).

Прошли века, почти все коренные дубравы естественного происхождения вырублены и заменены, появившимися естественным путём на вырубках спелых древостоев смешанными лиственными лесами зачастую без или с малым участием дуба в составе древостоев или искусственными лесами, созданными зачастую с нарушениями биологии дуба и технологий выращивания дубовых лесов.

Биологически не оправданное ведение лесного хозяйства в регионах коренного произрастания дуба приводит к прогрессирующей экспансии в древостой лесов теневыносливых ясеня, клёна, вяза, липы, успешно конкурирующих с дубом в плотном стоянии древостоев. Дуб деградирует из насаждений на огромных площадях современных лесов, трансформирующихся в смешанные лиственные древостои без участия или с незначительным участием дуба в составе насаждений. По данным М.И. Нейштадта площадь современных дубрав на Европейской части России составляет только около 15% от площади девственных дубрав, а запас не более 5% (Нейштадт, 1957).

Для примера, показывающего типичную картину деградации дуба в древостоях естественного происхождения, приводим сравнительные данные трансформации дубового древостоя в смешанные лиственные без или с малым его участием в составе формирующихся древостоев при естественной сукцессии в Теллермановском опытном лесничестве Института лесоведения РАН (табл. 1). Квартал 15 входит в группу заповедных кварталов лесничества, в которых породный состав оставался неизменным на протяжении длительного времени, начиная с после петровских времён, когда проводились приисковые рубки с выборкой единичных деревьев дуба и пород подчинённых ярусов.

Из данных таблицы 1 можно заключить, что по учётам 1938 года дуб в древостое как по массе, так и по числу деревьев занимал лидирующие позиции. В то время ему было около 170 лет. Через 75 лет присутствие дуба по массе сократилось на 3 единицы, но по числу деревьев дуб присутствует только в плюсе.

Таблица 1.

Породный состав перестойного древостоя в разные сроки учёта Теллермановского опытного лесничества ИЛАН РАН

| Год учёта до рубок | Состав древостоев | |
|--------------------|-------------------|---------------------|
| | по массе | по числу деревьев |
| 1938 | 7Д2Яс1Лп+Кло | 6Д3Яс1Лп+Кл |
| 2012 | 4Д3Кло2Лп1Яс | 3Кло3Яс2Клп1Лп1Вз+Д |

Объяснение этому факту кроется в огромных объёмах деревьев дуба: на площади участка в 0,2 га присутствует только 5 деревьев дуба, но со средним диаметром 114 см и общим объёмом в 72,2 м³ при общей полноте древостоя 0,8. На площади квартала можно найти деревья с диаметром до 2 м и объёмом более 15 м³. На той же площади древостоя находится ещё 149 деревьев ясеня обыкновенного, клёна остролистного и полевого, липы мелколистной и вяза гладкого с общим объёмом 53,3 м³, что более чем в 2 раза меньше, чем запас 5-ти деревьев дуба. Дуб выпадает из состава коренных когда-то дубрав лесостепи. Жизнеспособность дуба катастрофически падает, состояние деревьев неуклонно снижается и в возрасте перестоя он входит в категорию сильно ослабленных, в то время как состояние остальных пород (за исключением вяза) остаётся вполне нормальным (табл. 2). Из данных таблицы 2 наглядно видно, что после 140 лет (возраст рубки) и до 240 лет (возраст перестоя в дубравах естественного роста) состояние дуба снижается на 0,5 балла.

Таблица 2

Состояние древесных пород в естественных древостоях перестойного и спелого возраста, балл

| Группа возраста | Древесные породы | | | | | | |
|-----------------|------------------|-------|-------|-------|------|-----|--------|
| | Дуб | Ясень | Клёно | Клёнп | Липа | Вяз | Лещина |
| Перестойные | 3,1 | 1,1 | 1,2 | 1,4 | 1,8 | 3,2 | 1,1 |
| Спелые | 2,6 | 1,6 | 1,0 | 1,5 | 1,5 | - | 1,2 |

Примечание. Кло – клён остролистный; Клп – клён полевой

Экспансия сопутствующих пород, создающих сплошное затенение подпологового пространства и густой напочвенный покров исключают возможность естественного возобновления дуба под пологом сомкнутого древостоя (табл. 2). Причём, подрост дуба в сравнении с другими породами находится в очень угнетённом состоянии.

В лесах лесодифицитного региона в плановом порядке проводятся рубки спелых древостоев с разным участием дуба в составе вырубаемых насаждений. Во многих лесхозах лесокультурные площади оставляют под естественное зарастание порослью от пней срубленных деревьев. Далеко не всегда поросль дуба образует дубовый древостой даже с содействием её росту и развитию, а повторяющиеся ротации воспроизводства дуба таким методом снижают его товарные и экосистемные качества. Воспроизводство дуба саженцами с проследующим применением всего объёма рубок ухода при существующей низкой культуре проведения лесохозяйственных работ во многих случаях не обеспечивает создание дубовых древостоев с высоким участием дуба в формуле древостоя. Всё это приводит к тому, что с течением времени всё более возрастают риски катастрофического сокращения дубовых лесов в составе лесопокрытых площадей регионов зон лесостепи и лиственных лесов, теряется генофонд одной из ценнейших пород Российских лесов, обедняется флористическое и фаунистическое биоразнообразие лесов. Единственным методом сохранения и восстановления коренных дубовых лесов в регионах лесостепи и лиственных лесов с возможностью регуляции породного состава древостоев под различные цели выращивания, является создание искусственных дубовых лесов по интенсивному непрерывному циклу воспроизводства, разработанному в Филиале ИЛАН РАН Теллермановском опытном лесничестве.

Таблица 3

Количество естественного возобновления в перестойном и спелом дубовых древостоях естественного происхождения, % от общего количества на 1 га

| Состав древостоя по массе | Древесные породы | | | | | | |
|---------------------------|------------------|-------|-------|-------|------|-----|--------|
| | Дуб | Ясень | Клёно | Клёнп | Липа | Вяз | Лещина |
| 4ДЗКло2Лп 1Яс | 11,6 | 9,3 | 16,5 | 47,1 | 7,2 | 4,0 | 4,3 |
| 6ДЗЯс1Кл+Лп | 2,0 | 1,5 | 2,8 | 50,1 | 2,6 | 7,9 | 16,2 |

Теллермановское опытное лесничество в состав Института лесоведения РАН входит с середины прошлого века, недавно ставшее его филиалом. В нём проводятся широкие по составу исследований работы, в том числе лесоводственные исследования по разработке интенсивных методов воспроизводства дубовых лесов на вырубках спелых древостоев. Теллермановское опытное лесничество территориально массивами своих лесов находится в центре региона коренного произрастания дуба. Разнообразие вариантов лесоводственных характеристик лесов и способов ведения лесного хозяйства в них делают эти леса уникальным объектом изучения различных аспектов естественных и искусственных сукцессий и влияния антропогенных воздействий на биоразнообразие лесов. Здесь в разные периоды работали выдающиеся учёные: лесовод-практик Г.А. Корнаковский (рубки Корнаковского), основатель стационара В.Н. Сукачёв, А.А. Молчанов, А.Т. Вакин и др. В настоящий период руководят стационаром высококлассные специалисты-лесоводы В.В. Чеботарёва и П.А. Чеботарёв, воодушевлённые идеей сохранения и преумножения дубовых лесов в зоне лесостепи. Ими в содружестве с научными работниками института разработан и с успехом применён в практике интенсивный метод выращивания дуба.

Система воспроизводства дубовых древостоев рассчитана на воспроизводство дуба семенным путём, обеспечивающим более качественное возобновление и рост

сеянцев. Система состоит из непрерывного цикла работ до возраста создаваемых культур 15 лет, включающего в себя несколько этапов: 1 этап – подготовительные работы по сбору и хранению желудей, 2 этап – подготовка лесокультурных площадей после вырубki спелых древостоев; 3 этап – посев желудей на лесокультурных площадях; 4 этап – агро-и механизированные уходы за посаженными культурами.

Здесь не имеет смысла рассказывать подробности всех этапов предлагаемой системы. Остановлюсь лишь на кратком изложении последнего этапа.

Этап 4. Агро-и механизированные уходы за культурами:

а) первый агротехнический уход проводится через две недели после посева желудей по краям плужных борозд с целью их очистки от поросли сопутствующих пород;

б) сразу по окончании агроухода проводится сплошной межуход в междурядьях;

в) в это же лето комплекс работ проводится еще дважды – в начале июля и в конце августа, состоящий из ручного агротехнического в рядах и механизированного лесоводственного уходов в междурядьях, с тем лишь отличием, что прополка производится на всю ширину распаханной борозды;

г) в последующие 3 года в течение вегетационного периода проводится по 3 агроухода в рядах и 3 механизированных ухода в междурядьях;

д) в следующие 4 года комплекс работ агро- и мех. уходы проводятся дважды в сезон вегетации: конец мая и начало августа;

е) начиная с 9-го года посадки: в первые три года механизированный уход в междурядьях проводится один раз в сезон, в последующие годы – через год.

Наряду с уходами в междурядьях проводится оптимизация состава древостоя в рядах с уборкой сопутствующих пород, ослабленных и лишних экземпляров дуба. К 15-16 годам роста культур происходит их смыкание не только в рядах, но и в междурядьях. Формируются молодняки с 8-10 единицами дуба в составе, в которых никакие сопутствующие породы не могут с ним конкурировать.

Стоимость производства видов уходов при традиционном и интенсивном методах выращивания дуба вполне сопоставимы: при традиционном способе восстановления дуба на вырубках она составляет 237,7 т.р. на 1 га площади посадки, в предлагаемом интенсивном варианте выращивания дубовых насаждений - 227,4 т.р. на тот же га площади посадки. Но по конечному результату выхода деловой древесины дуба экономический эффект составляет более 1 млн. руб на у га посаженных культур. При интенсивных комплексных уходах по предлагаемой системе воспроизводства дуба с уверенностью можно говорить о 8-10 единицах высокополнотного, высокобонитетного дуба семенного происхождения в составе спелых насаждений, сохраняющих генофонд ценной породы и коренное биоразнообразие лесов региона лесостепи

Список литературы

Нейштадт М.И. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М.: Из-во АН СССР, 1957. 404 с.

Первый лесовод России. Исток / А.И.Зверев [и др.] М.: ООО "Альтаир", 2012. 120 с.

Стороженко В.Г., Коткова В.М., Чеботарев П.А. Динамика трансформации дубрав и дереворазрушающие базидиальные грибы Теллермановского леса // Лесной вестник. МГУЛ, 2014. № 4. С.77-84.

Чеботарёва В.В., Чеботарёв П.А. Формирование искусственных дубовых древостоев в регионах лесостепной зоны Европейской части России // Флора и растительность центрального Черноземья. Материалы науч. конф. Курский гос. универ., 2014. С.174-179.

КРИТЕРИИ ПРИРОДООХРАННОЙ ЦЕННОСТИ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

В.А. Сукристик, О.И. Сумина

Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия,
v.sukristik@spbu.ru, o.sumina@spbu.ru

CONSERVATION VALUE CRITERIA FOR PLANT COMMUNITIES OF LENINGRAD REGION

V.A. Sukristik, O.I. Sumina

Планирование природоохранных мероприятий должно основываться на ясной системе критериев для выбора объектов и определения режимов их охраны. Признание неэффективности охраны исключительно на уровне видов привело к расширению области применения методологии выявления редких и уязвимых биологических объектов до уровня сообществ и экосистем.

Несмотря на то, что в мировой природоохранной практике методические основы выделения и охраны сообществ и экосистем только начинают закладываться (Berg et al., 2014; Benavent-Gonzalez et al., 2014; Keith et al., 2015 и др.), у отечественных исследователей интерес к этой проблематике возник еще в конце 60-х прошлого века (Лавренко, Семенова-Тян-Шанская, 1969). За прошедшее время в России накоплен значительный опыт выявления редких растительных сообществ и составления их списков (Зеленых книг).

Необходимым условием применения методологии ведения Зеленых книг, помимо системы критериев оценки природоохранной ценности и уязвимости конкретных растительных сообществ, является наличие исчерпывающей информации о растительности региона, в том числе обо всех встречающихся на его территории синтаксонах. Однако длительность исследований флоры и растительности любого крупного региона не гарантирует наличия полного объема необходимых сведений. Так, для Ленинградской области, ботаническое изучение которой началось еще в XVIII веке, на настоящий момент подробная характеристика и классификация растительности отсутствуют, что не позволяет выбрать из перечня сообществ наиболее ценные с точки зрения охраны. Выходом из ситуации может послужить подход, примененный в рамках выявления биологически ценных лесов на территории Северо-Запада Европейской части России (Выявление и обследование..., 2009), заключающийся в разработке системы критериев, позволяющих определить и обосновать ценность конкретного растительного сообщества. Однако эта методика была разработана и применяется только в отношении лесов, а ценность луговых, болотных, приморских и других сообществ по-прежнему определяется экспертными оценками.

Предварительный анализ отечественной литературы (Васильева и др., 1980; Злотин, Тишков, 1982; Крылов, 1982; Левичев, Красовская, 1982; Стойко, 1983; Воронцова и др., 1988; Крестов и др., 2003; Саксонов и др., 2006; Зеленая книга..., 2012; Мартыненко и др., 2015 и др.) позволяет выявить следующие группы критериев для оценки природоохранной ценности растительных сообществ: флористические (наличие видов, включенных в Красные книги – редких, реликтовых, эндемичных), геоботанические (видовой состав, сукцессионный статус сообщества, естественность, типичность и др.), географические (положение сообщества относительно его ареала) и экотопические (специфические субстрат, климатический и гидрологический режимы и т.п.). Кроме того, ценность также представляют реликтовые сообщества.

Цель данного исследования – оценка применимости различных критериев выявления биологически ценных растительных сообществ (т.е. представляющих

природоохранный интерес с точки зрения сохранения биологического разнообразия) к сообществам разных типов растительности на примере Ленинградской области.

Материалом для исследования послужили полные геоботанические описания охраняемых или предлагаемых к охране сообществ на территории Бокситогорского, Волосовского, Ломоносовского и Лужского районов Ленинградской области, а также Приморского района Санкт-Петербурга.

Для оценки применимости были выбраны следующие показатели, соответствующие основным группам критериев, для установления которых достаточно полевых данных: число видов, включенных в Красные книги (Ленинградской области, Санкт-Петербурга, Российской Федерации, Балтийского региона), охраняемые виды, имеющие значительное обилие в сообществе, видовая насыщенность травяно-кустарничкового яруса (число видов сосудистых растений на пробную площадь 100 кв.м), возраст древостоя для лесных сообществ, положение в сукцессионном ряду, положение сообщества относительно границ его ареала (типичные для юга таежной зоны зональные сообщества, занимающие плакорные местообитания; аazonальные сообщества, находящиеся вне области своего основного распространения и/или занимающие неплакорные местообитания) и особенности экотопа.

В связи с тем, что растительность региона начала формироваться только после отступления ледника и ее возраст не превышает голоценового, использовать критерий геологического возраста растительных сообществ и искать реликтовые сообщества в регионе не является целесообразным, однако в состав сообществ могут входить «реликтовые элементы», несущие следы изменения растительного покрова области в голоцене и придающие сообществу определенную ценность.

Результаты применения выбранных показателей природоохранной ценности для различных типов растительных сообществ региона представлены в таблице.

Наличие одного или нескольких охраняемых, как правило, специализированных видов, в ряде случаев имеющих высокое обилие, характерно для аazonальных сообществ, развивающихся в специфических, редких для региона экотопах (широколиственные леса, луга, болота и пустошь). Вместе с тем, пустошное, а также пойменные первичные и вторичные луговые сообщества демонстрируют высокую видовую насыщенность – 33 и более 40 видов соответственно.

В свою очередь, наличие охраняемых видов и высокие значения видовой насыщенности (от 4 до 14 видов) не характерны для ненарушенных типичных таежных лесных сообществ. Ценные старовозрастные еловые и сосновые леса (с возрастом древостоя более 170 лет), сохранившиеся в отдаленных восточных районах Ленинградской области, занимают и плакорные, и заболоченные местообитания.

Таким образом, можно заключить, что, во-первых, применение широко используемых на практике флористических критериев позволяет обосновать биологическую ценность в первую очередь аazonальных сообществ редких экотопов; во-вторых, ценность типичных зональных для региона лесов можно обосновать с помощью геоботанических (возраст древостоя, сукцессионное положение) и географических критериев; в-третьих, критерии, принадлежащие всем выделенным группам, одновременно не могут быть применены ни к одному из рассмотренных сообществ.

Таблица

Показатели природоохранной ценности растительных сообществ Ленинградской области

| Название | Тип | Группы критериев | | | | | | экопн- ческие | географич- ские | экопн- ческие | особенности экотопа |
|--|---------|---------------------|------------------------------------|--|------------------------------|----------------------|--------------------|------------------|--------------------|------------------|------------------------|
| | | флористи- ческие | геоботанические | | | возраст древостоя | географич- ские | | | | |
| | | | число охраняемых видов | охраняемые виды со значительным обилием | видовая насыщен- ность | | | | | | |
| <i>Picea abies-Vaccinium myrtillus + Equisetum palustre-Sphagnum spp.</i> | лес | 0 | - | 21 | первичное | ель>230 | азональное | заболоченный | | | |
| <i>Picea abies-Equisetum palustre-Sphagnum sp.</i> | лес | 0 | - | 14 | первичное | ель>175 | азональное | заболоченный | | | |
| <i>Picea abies-Vaccinium myrtillus-[Hylocomium splendens]</i> | лес | 0 | - | 12 | первичное | ель>230 | зональное | - | | | |
| <i>Picea abies-Vaccinium myrtillus-[Pleurozium schreberi]</i> | лес | 0 | - | 7 | первичное | ель>175 | зональное | - | | | |
| <i>Pinus sylvestris-Vaccinium myrtillus-Sphagnum spp.</i> | лес | 0 | - | 5 | первичное | сосна>275 | азональное | заболоченный | | | |
| <i>Pinus sylvestris+Picea abies-Vaccinium vitis-idaea-[Dicranum polysetum]</i> | лес | 0 | - | 4 | первичное | сосна>380 | азональное | - | | | |
| <i>Ulmus glabra-Matteuccia struthiopteris</i> | лес | 1 | - | 13 | первичное | - | азональное | пойма реки | | | |
| <i>Fraxinus excelsior-[Eupatorium cannabinum]</i> | лес | 2 | <i>Eupatorium cannabinum</i> (20%) | 21 | первичное | ягель>100 | азональное | известняки | | | |
| <i>Anthyllis vulneraria</i> | луг | 2 | <i>Anthyllis vulneraria</i> (20%) | 41 | вторичное | - | - | известняки | | | |
| <i>Comvallaria majalis+Melampyrum nemorosum</i> | луг | 1 | - | 40 | вторичное | - | - | пойма реки | | | |
| <i>Filipendula ulmaria+Trifolium medium</i> | луг | 3 | - | 47 | первичное | - | азональное | пойма реки | | | |
| <i>Inula salicina+Trifolium medium</i> | луг | 4 | <i>Melampyrum cristatum</i> (15%) | 42 | вторичное | - | - | пойма реки | | | |
| <i>Myrica gale-Eriophorum vaginatum-Sphagnum spp.</i> | болото | 2 | <i>Myrica gale</i> (50%) | 9 | первичное | - | азональное | заболоченный | | | |
| <i>Myrica gale-Oxycoccus palustris+Eriophorum vaginatum-Sphagnum spp.</i> | болото | 1 | <i>Myrica gale</i> (60%) | 8 | первичное | - | азональное | заболоченный | | | |
| <i>Phosella officinarum-Dicranella varia</i> | густошь | 2 | - | 33 | вторичное | - | - | известняки | | | |

Полученные материалы показывают, что разработка единой системы критериев природоохранной ценности для растительности крупного региона должна в то же время предусматривать дифференцированный подход к отбору критериев, применяемых к разным типам сообществ. Следовательно, подобная задача может решаться путем разделения критериев на общие и специальные и последовательным применением их в ходе пошаговой процедуры, единой для всех сообществ.

Список литературы

- Васильева В.Д., Воронцова Л.И., Ломакина Г.А., Степанов Б.П.* Некоторые вопросы охраны редких и исчезающих растительных сообществ // Охрана редких растений и фитоценозов. М. 1980. С.5-13.
- Воронцова Л.И., Васильева В.Д., Кулиев А.Н., Ломакина Г.А.* Задачи классификации редких растительных сообществ в связи с их охраной // Бот. журнал. 1988. Т. 73. №5. С.733-740.
- Выявление и обследование биологически ценных лесов на Северо-Западе Европейской части России. Т.1. Методика выявления и картографирования / Отв. ред. Л. Андерссон, Н.М. Алексеева, Е.С. Кузнецова. СПб. 2009. 238 с.
- Зеленая книга Брянской области (растительные сообщества, нуждающиеся в охране): монография / Под ред. А.Д. Булохова. Брянск. 2012. 144 с.
- Злотин Р.И., Тишков А.А.* О принципах составления Красной книги наземных экосистем // Охрана растительных сообществ редких и находящихся под угрозой исчезновения экосистем. М. 1982. С.18-20.
- Крестов П.В., Верхолат В.П.* Редкие растительные сообщества Приморья и Приамурья. Владивосток. 2003. 200 с.
- Крылов А.Г.* Категории редких растительных сообществ // Охрана растительных сообществ редких и находящихся под угрозой исчезновения экосистем. М. 1982. С.12-14.
- Лавренко Е.М., Семенова-Тян-Шанская А.М.* Программа-инструкция по организации охраны ботанических объектов // Бот. журнал. 1969. Т. 54. №8. С.1269-1277.
- Левичев И.Г., Красовская Л.С.* О критериях редкости сообществ // Охрана растительных сообществ редких и находящихся под угрозой исчезновения экосистем. М. 1982. С.14-15.
- Мартыненко В.Б., Миркин Б.М., Баишева Э.З., Мулдашев А.А., Наумова Л.Г., Широких П.С., Ямалов С.М.* Зеленые книги: концепции, опыт, перспективы // Успехи современной биологии. 2015. Т. 135. №1. С.40-51.
- Саксонов С.В., Лысенко Т.М., Ильина В.Н., Конева Н.В., Лобанова А.В., Матвеев В.И., Митрошенкова А.Е., Симонова Н.И., Соловьева В.В., Ужамецкая Е.А., Юрицына Н.А.* Зеленая книга Самарской области: редкие и охраняемые растительные сообщества / Под ред. Г.С. Розенберга и С.В. Саксонова. Самара. 2006. 201 с.
- Стойко С.М.* Экологические основы охраны редких, уникальных и типичных фитоценозов // Бот. журнал. 1983. Т. 68. № 11. С.1574-1583.
- Benavent-Gonzalez A., Lumbreras A., Molina J.A.* Plant communities as a tool for setting priorities in biodiversity conservation: a novel approach to Iberian aquatic vegetation // Biodiversity conservation. 2014. № 23. P.2135-2154.
- Berg C., Abdank A., Isermann M., Jansen F., Timmermann T., Dengler J.* Red Lists and conservation prioritization of plant community – a methodological framework // Applied Vegetation Science. 2014. № 17. P.504-515.
- Keith D.A., Rodriguez J.P., Brooks T.M., Burgman M.A., Barrow E.G., Bland L., Comer P.J., Franklin J., Link J., McCarthy M.A., Miller R.M., Murray N.J., Nel J., Nicholson E., Oliveira-Miranda M.A., Regan T.J., Rodriguez-Clark K.M., Rouget M., Spalding M.D.* The IUCN Red Lists of Ecosystems: Motivation, Challenges and Applications // Conservations Letters. 2015. № 8(3). P. 214-226.

ЦЕНОПОПУЛЯЦИОННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НЕКОТОРЫХ БОРЕАЛЬНЫХ ВИДОВ ЛЕСНОЙ ЗОНЫ КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ

В.Н. Сулейманова^{1,2}, Н.Ю. Егорова¹, Т.Л. Егошина^{1,2}

¹Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства им. проф. Б.М. Житкова, Киров, Россия

²Вятская государственная сельскохозяйственная академия, Киров, Россия

venera_su@mail.ru

COENOPULATION CHARACTERISTICS OF SOME FOREST ZONE BOREAL SPECIES IN KIROV REGION

V.N. Suleimanova, N.Yu. Egorova, T.L. Egoshina

Интенсивная антропогенная трансформация растительного покрова и чрезмерная эксплуатация растительных ресурсов приводит к постепенному обеднению флоры (Изучение ценопопуляций растений..., 2006). Ценопопуляционные исследования являются биологической основой для разработки способов рационального использования естественных растительных ресурсов и их охраны, выявления возможностей восстановления растительного покрова на нарушенных землях, изучения возможностей интродукции видов, определения адаптационных характеристик редких растений к факторам среды в природных условиях и при их интродукции, определения диагностических признаков дикорастущих видов на начальных этапах онтогенеза для упрощенного их определения при проведении флористических и фитоценологических исследований и т.д. (Ильина, 2008, 2010).

Цель настоящей работы изучение эколого-биологических особенностей, ценопопуляционных характеристик основных видов - доминантов травяно-кустарничкового яруса лесных фитоценозов с целью сохранения и рационального использования природных ресурсов.

Исследования проводились в подзоне южной тайги Кировской области. Описания растительных сообществ выполнены согласно общепринятым геоботаническим методам (Миркин, Наумова, 1998; Методы изучения..., 2002). Оценка экологических условий местообитаний проведена по составу видов в сообществах с использованием экологических шкал Х. Элленберга (1974). При этом учитывали отношение видов к факторам освещенности, температуры, влажности, кислотности и богатства почвы. При оценке устойчивости видов к антропогенным воздействиям использовалась модифицированная система Яласа (Frank, Klotz, 1990). Ценопопуляционные исследования проводили в соответствии с общепринятыми методиками (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Ценопопуляции растений 1976, 1988; Злобин, 1989, 2009).

Объектами исследования были выбраны такие бореальные виды лесной зоны Кировской области как - майник двулистный (*Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt.), брусника обыкновенная (*Vaccinium vitis – idaea* L.) и черника обыкновенная (*Vaccinium myrtillus* L.).

В результате исследований установлено, что в лесной зоне Кировской области исследуемые виды являются доминантами бореальных хвойных лесных сообществ с развитым моховым покровом класса *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl., Siss. et Vliieger 1939. Диагностические виды класса *Vaccinio-Piceetea*: *Pinus sylvestris*, *Picea x fennica*, *Abies sibirica*, *Lycopodium annotinum*, *Linnaea borealis*, *Orthilia secunda*, *Pyrola rotundifolia*, *Pyrola minor*, *Luzula pilosa*, *Cladonia rangiferina*, *Peltigera aphthosa*, *Dicranum polysetum*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*. Кроме того, *V. vitis – idaea* и *V. myrtillus* встречаются по заболоченным лесам класса

Vaccinietea Uliginosi Тх. 1955, порядка Vaccinietalia uliginosi R. Тх. 1955 (диагностирующие виды класса и порядка: *Betula pubescens*, *Vaccinium uliginosum*, *Ledum palustre*, *Eriophorum vaginatum*, *Sphagnum squarrosum*).

Проективное покрытие видов в изученных местообитаниях составляет 30-70% для *V. myrtillus*, 25-55% для *V. vitis – idaea*, *M. bifolium* - 45-90%.

Видовой состав изученных лесных фитоценозов весьма разнообразен. Так в черничных типах леса отмечено от 11 до 22 видов; брусничные фитоценозы включают от 15 до 33 видов; в сообществах с *M. bifolium* описано от 10 до 28 видов.

По отношению растений к относительному освещению, преобладающему в местах обитания изучаемых видов, было установлено, что *M. bifolium* относится к группе тенелюбивых, реже теневыносливых растений (4-я ступень шкалы Элленберга). *V. vitis – idaea* произрастает при освещенности более 10%, может встречаться и при полной освещенности (на вырубке) - 5-я ступень шкалы Элленберга. *V. myrtillus* в районе исследования отмечена как в условиях от полутени до тени (6-я ступень шкалы Элленберга), так и при полной освещенности (на вырубке).

Vaccinium vitis – idaea и *M. bifolium* в условиях южной тайги являются индикаторами средне-влажных и влажных почв (5-я ступень шкалы Элленберга). *V. myrtillus*, напротив, встречается на сухих почвах чаще, чем на свежих почвах (3-я ступень шкалы Элленберга).

Виды рода *Vaccinium* произрастают на кислых почвах (от сильно кислых до кислых) (3-я ступень шкалы Элленберга): пределы варьирования pH в исследованных местообитаниях *V. vitis – idaea* составили от 2,6 до 4, для *V. myrtillus* – от 2,4 до 4,3, тогда как *M. bifolium* предпочитает почвы от кислых до умеренно кислых (4-я ступень шкалы Элленберга).

Наиболее требовательна к богатству почв *V. myrtillus* (почвы в местообитаниях вида от бедных питательными веществами до богатых (5-я ступень шкалы Элленберга). Содержание органического углерода в подстилке черничных типов леса может достигать 69,2%. Менее требователен к обеспеченности основными питательными веществами *M. bifolium*: почвы в изученных местообитаниях, как правило, бедные, реже умеренно обеспеченные питательными веществами (4-я ступень шкалы Элленберга): содержание органического углерода изменяется от 16 до 49%. *V. vitis – idaea* является обитателем бедных и очень бедных почв (3-я ступень шкалы Элленберга): содержание органического углерода изменяется в горизонте A₀ в подзолистых почвах колеблется от 11,3 до 34,0%, на болотных почвах от 45,5 до 46,8%.

Оценка устойчивости ценопопуляций изучаемых видов к комплексному антропогенному воздействию показала, что сообщества с исследуемыми видами представлены в основном о (олиго) – м (мезо) гемеробами, то есть видами с высокой чувствительностью к антропогенным факторам. На долю олигогемеробов приходится от 39,6 до 41% , на долю мезогемеробов от 39,5 до 41,8 %. Меньший процент занимают эугемеробные виды от 14,4 до 17%, то есть виды устойчивые к интенсивному использованию. Виды с очень высокой чувствительностью к антропогенным факторам – агемеробы (*Diphasiastrum complanatum*, *Lycopodium annotinum*, *Lycopodium complanatum*) встречаются значительно реже от 3,4 до 4,3 %. В изученных сообществах с *V. myrtillus* и *V. vitis – idaea* с-p-t (а-эу – поли- и метагемеробы) - уровни гемеробии отсутствовали.

Исследуемые виды произрастают в сообществах с различным содержанием антропотолерантных видов. Доля антропотолерантных видов варьирует в сообществах с *M. bifolium* от 3 % до 12,8 %, в сообществах с *V. vitis – idaea* от 10,5% до 24,3%, с *V. myrtillus* от 7 до 20%. В целом, небольшой разброс и низкие показатели

антропотолерантных видов свидетельствуют о невысокой устойчивости изучаемых видов к антропогенным воздействиям и уязвимости видов.

Наиболее важным признаком, характеризующим ценопопуляции является ее плотность (Ценопопуляции..., 1976; Злобин, 1989). Плотность парциальных кустов *V. myrtillus* в исследованных нами сообществах варьирует от 28 до 125 экз./м², парциальных образований *V. vitis – idaea* от 40 до 1152 экз./1м², *M.bifolium* от 77 до 272 экз./м². Наибольшая средняя плотность ценопопуляций *V. myrtillus* отмечена в сосняке сфагново-черничном (89,3±5,4 экз. на 1 м²), *V. vitis – idaea* – сосняке с примесью ели и пихты бруснично-зеленомошном (648,00 ± 61,42 экз./1м²), *M.bifolium* – березняке сосново-черничном (272 экз./м²). Низкие значения данного признака для ценопопуляций *V. myrtillus* зафиксированы в сосняке с примесью ели чернично-зеленомошном (50,3±3,7 экз./м²), *V. vitis – idaea* – в ельнике чернично-бруснично-зеленомошном (137,33 ± 16,80 экз./1м²), *M.bifolium* – ельнике кисличном (77 экз./м²).

Онтогенетические спектры *V. myrtillus* и *V. vitis – idaea* как правило, нормальные, неполночленные, что связано с отсутствием проростков; двухвершинные (бимодальные), левостороннего типа, в котором максимумы приходятся на виргинильные и субсенильные особи. Онтогенетические спектры *M.bifolium* также неполночленные, в большинстве ценопопуляций отсутствуют проростки, но одновершинные, правосторонние с максимумом приходящимся на виргинильные особи (Сулейманова, Егошина, Ишмуратова, 2012).

Генеративность ценопопуляций является одной из важнейших характеристик ее жизненного состояния в фитоценозе. Коэффициент генеративности изученных ценопопуляций *V. vitis – idaea* довольно низкий и не превышает - 16,2%. Величина этого показателя у *V. myrtillus* в среднем составляет - 27,2 %, *M.bifolium* – 27,04 %.

Наиболее урожайные ценопопуляции *V. myrtillus* отмечены в березово-еловом черничном (462±3,9 кг/га) и березово-еловом сфагново-черничном лесу (436±1,0 кг/га). Низкой урожайностью плодов *V. myrtillus* характеризуются заросли в сосняке черничном и елово-сосновом чернично-зеленомошном лесу – 21±0,5 кг/га и 6±0,2 кг/га, соответственно. Наибольшая урожайность *V. vitis – idaea* отмечена в сосняке с примесью ели и пихты бруснично-зеленомошном 74,31 ± 12,72 г/м² и сосняке брусничном 60,62 ± 12,93 г/м². Минимальное значение урожайности зафиксировано в сосняке бруснично-зеленомошном – 8,88 ± 0,96 г/м² (Чиркова, Егошина, Колупаева, 2009). В березняке сосново-черничном наблюдается наибольшая продуктивность *M. bifolium* (27.2±0.06 г/м²), наименьшая в ельнике кисличном (1.2±0.95 г/м²).

Таким образом, рассматриваемые виды достаточно близки по отношению к почвенным факторам: предпочитают кислые и бедные питательными веществами почвы. Существенные различия между ними наблюдаются по фактору освещенности местообитаний: наиболее светолюбивый вид - *V. myrtillus*, далее следует *V. vitis – idaea*, *M. bifolium* является теневыносливым растением.

Исследуемые виды являются обитателями сообществ, близких к естественным или полуестественным, обладают невысокой устойчивостью к антропогенному воздействию. Могут выдерживать умеренную интенсивность антропогенного прессинга.

Онтогенетические спектры *V. myrtillus* и *V. vitis – idaea*, нормальные, неполночленные, двухвершинные (бимодальные), левостороннего типа, в котором максимумы приходятся на виргинильные и субсенильные особи. Онтогенетические спектры *M.bifolium* также неполночленные, но одновершинные, правосторонние с максимумом приходящимся на виргинильные особи. Коэффициент генеративности изученных ценопопуляций довольно низкий и не превышает - 27,2 %.

Список литературы

- Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценоотических популяций растений. Казань, 1989. 146 с.
- Злобин Ю.А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. Сумы, 2009. 263 с.
- Изучение ценопопуляций растений «Красной книги Удмуртской Республики» в природе и при интродукции: Сост. О.Г. Баранова. Ижевск. Изд-во «Удмуртский университет», 2006. 74 с.
- Ильина В.Н. Мониторинг ценоотических популяций растений. Самара: Изд-во СГПУ, 2008. 92 с.
- Ильина В.Н. Исследование ценоотических популяций растений (фитоценопопуляций) в Самарской области. Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2010. Т. 19, № 3. С. 99-121.
- Методы изучения лесных сообществ. СПб., 2002. 240 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности (история и состояние основных концепций). Уфа. 1998. 413 с.
- Сулейманова В.Н., Иимуратова М.М., Егюшина Т.Л. Состояние ценопопуляций *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt (Liliaceae) в южно-таежной подзоне Кировской области. Раст. ресурсы, 2012. Т. 48. Вып. 4. С. 504-517.
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Л., 1950. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 6. С. 7-204
- Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7-34.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 214 с.
- Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с.
- Чиркова Н.Ю., Егюшина Т.Л., Колупаева К.Г. Некоторые особенности фенологии и урожайность *Vaccinium vitis-idaea* (Ericaceae) в южнотаежной подзоне Кировской области. Растительные ресурсы, 2009, вып. 1. С. 12 – 21.
- Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas. Gottingen. 1974. 97 s.
- Frank D., Klotz S. Biologisch-okologisch Daten zur Flora der DDR. Halle (Saale), 1990. 167 s.

КАРЬЕРЫ КАК МЕСТООБИТАНИЯ РЕДКИХ ВИДОВ МХОВ И ВОПРОСЫ ИХ ОХРАНЫ

В.В. Телеганова

Национальный парк «Угра», Калуга, Россия, teleganovavika05@rambler.ru

PITS AS THE HABITATS OF THE RARE MOSSES AND PROBLEMS OF THEIR PROTECTION

V.V. Teleganova

В Калужской области, в одном из наиболее густонаселенных, хозяйственно освоенных регионов Центральной России, происходят постоянные техногенные преобразования ландшафтов. Одним из наиболее активно развивающихся направлений промышленной деятельности в регионе является разработка недр, в первую очередь известняка и песка, что приводит к постоянному расширению площадей, занятых карьерами и их отвалами. В середине XX века в больших масштабах шла добыча торфа карьерным способом.

В 2014-2015 годах обследовано 20 зарастающих известняковых карьеров, 6 песчаных и 4 торфяных. Некоторые из них были изучены нами ранее, что позволило оценить динамику видового состава и процессов зарастания в целом. Сборы редких видов хранятся в КЛН – гербарии Калужского университета им. К.Э. Циолковского.

Карьеры представляют собой интереснейшие местообитания со своеобразной бриофлорой – на 21 из 30 обследованных объектов отмечены редкие (14 видов) или охраняемые (7 видов) в Калужской области мхи («Перечень...», 2013). Из них 8 видов являются уникальными для карьеров, т.е. не встречаются в других типах местообитаний (*Campylium stellatum* (Hedw.) С.Е.О. Jensen, *Tomentypnum nitens* (Hedw.) Loeske, *Aloina rigida* (Hedw.) Limpr., *Seligeria calcarea*, *Calliergon megalophillum*, *Rhynchostegium murale*, *Fontinalis hypnoides*, *Tortela tortuosa*, *Niphotrichum canescens*).

Из 20 обследованных **известняковых карьеров** редкие и охраняемые мхи выявлены на 16 (редких – 10 видов, охраняемых – 6, уникальных – 6).

Котлованы и отвалы рассматривались как отдельные ландшафтные элементы карьеров, различные по природным особенностям вследствие контрастных микроклиматических и гидрологических условий. В некоторых котлованах, вследствие выхода на поверхность грунтовых вод формируются небольшие озера и заболоченные участки. В результате создаются экосистемы, аналогичные минеротрофным болотам – редким, уязвимым сообществам, практически не сохранившимся в области в связи с хозяйственным освоением, быстро исчезающим в других регионах средней части Европейской России. Такие участки являются местообитанием некоторых редких видов мхов и сосудистых растений так называемого «минеротрофного комплекса», охраняемых во многих центрально-европейских регионах страны (Телеганова, 2009). К данному комплексу относятся: *Campylium stellatum* (Hedw.) С.Е.О. Jensen, *Drepanocladus polygamus* (Bruch et al.) Hedenäs, *Helodium blandowii* (F. Weber & D. Mohr) Warnst., *Philonotis caespitosa* Jur., *Tomentypnum nitens* (Hedw.) Loeske, *Calliergon giganteum* (Schimp.) Kindb. По своей географической и эколого-ценотической характеристике это бореальные и аркто-бореальные болотные и лугово-болотные кальцефилы (рис.1). Наиболее распространенный – *Drepanocladus polygamus*, он отмечен в 6 карьерах – на отвалах и в котлованах. Для остальных обнаружено по одному местонахождению. Некоторые отвалы местами также заболочены выходящими на поверхность кальцинированными грунтовыми водами, что создает благоприятные условия для произрастания здесь редких видов минеротрофного комплекса.

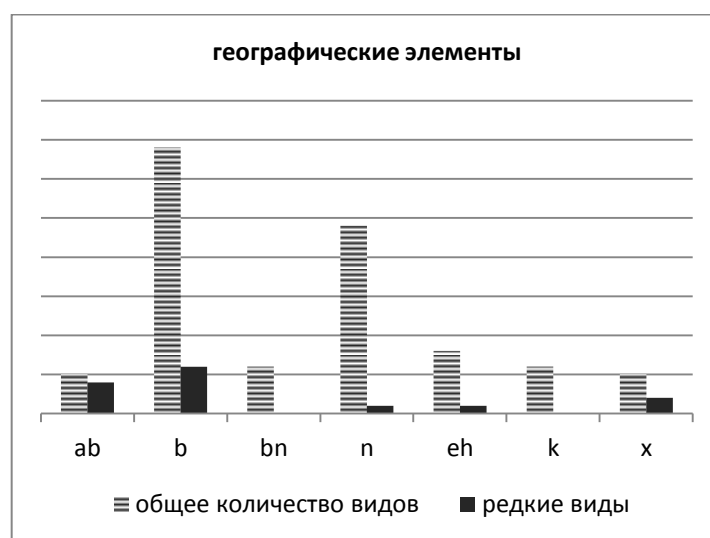


Рис. 1. Географические и эколого-ценотические элементы в бриофлоре известняковых карьеров: ab – аркто-бореальный; b – бореальный; bn – бореально-неморальный; n – неморальный; eh – эвриголарктический; k – космополитный; x – аридный.

На склонах, сухих днищах котлованов и отвалах известняковых карьеров выявлена еще одна группа редких для Калужского региона видов мхов – кальцефильных петрофитов преимущественно более южных, степных областей (рис.1). Это *Aloina rigida*, *Seligeria calcarea*, *Brachythecium glareosum*, *Pterygoneurum ovatum*. Также здесь отмечены редкие петрофитные и петрофитно-лесные виды *Rhynchostegium murale*, *Timmia megapolitana*.

На известняковых карьерах отмечено наибольшее видовое разнообразие мхов (около 90 видов) из трех рассматриваемых типов.

Среди 6 изученных **песчаных карьеров** редкие и охраняемые виды обнаружены на 2 (редких – 2 вида, охраняемых – 0, уникальных – 1).

По видовому богатству песчаные карьеры – самые бедные из трех рассматриваемых типов. На ранних стадиях зарастания флора мхов представлена 5-10 обычными космополитами. Более богатая бриофлора отмечена в заболачивающихся котлованах карьеров в сосновых лесах, где разнообразие повышается за счет лесных видов и сфагновых мхов. Уникальный для песчаных карьеров вид – *Nyphotrichum canescens*, обнаруженный в одном из них в 2007 г., не был найден при повторном обследовании в 2015 г. При этом на данном карьере отмечено увеличение обилия и проективного покрытия сфагновых мхов.

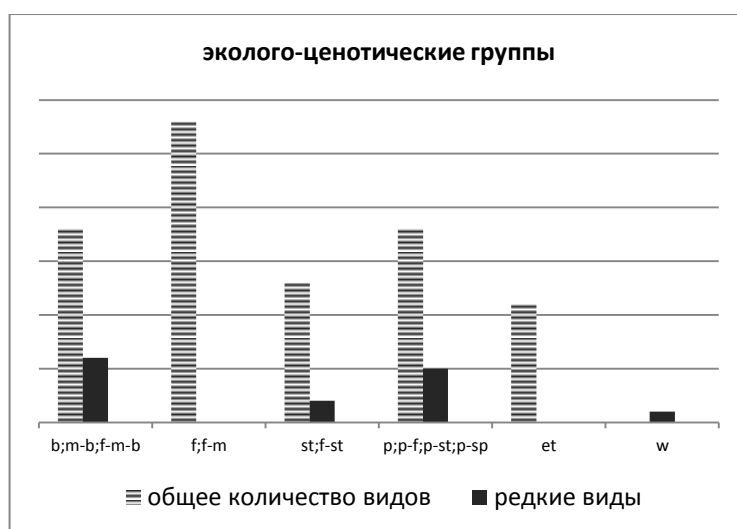


Рис. 1 (продолжение). b; m-b; f-m-b – болотная, лугово-болотная, лесо-лугово-болотная; f; f-m – лесная, лесо-луговая; st; f-st – степная, лесо-степная; p; p-f; p-st; p-sp – петрофитная, петрофитно-лесная, петрофитно-степная, петрофитно-ключевая; et – эвритопная; w – водная.

Из 6 обследованных **торфяных карьеров** местообитаниями редких мхов оказались 3 (редких – 5 видов, охраняемых – 3, уникальных – 1).

Общее видовое богатство мхов торфяных карьеров невелико. Некоторые из редких видов (*Calliargon giganteum*, *Helodium blandowii*, *Sphagnum papillosum*) сократили свою численность в природных местообитаниях в связи с изменением их гидрологического режима в результате осушения.

На 3/4 обследованных объектах кроме редких и интересных мхов отмечены охраняемые виды сосудистых растений, причем некоторые из них исчезли в регионе в естественных местообитаниях и обитают только на карьерах. Интересно, что из 118 памятников природы, большей частью обследованных нами по инициативе Министерства природных ресурсов, экологии и благоустройства Калужской области, лишь на 50 отмечены те или иные охраняемые растения. Таким образом,

репрезентативность антропогенно трансформированных территорий по числу охраняемых растений оказывается значительно выше, чем в системе региональных ООПТ (Решетникова, Телеганова, 2016).

Отвалы известняковых карьеров в 1970-х гг. большей частью рекультивированы сосной, что приблизило их к природным аналогам, поскольку естественные биоценозы в окрестностях карьеров – это сосновые леса. Также они могут формировать местообитания, аналогичные природным выходам известняков в долинах рек. Котлованы не рекультивировались, но они очень живописны благодаря нагромождениям глыб известняка, а в связи с наличием следов и остатков ископаемой флоры и фауны имеют большой познавательный, а возможно и рекреационный потенциал. Заболоченные участки, аналогичные минеротрофным болотам, представляют собой исчезающие в регионе экосистемы, убежища редких уязвимых видов.

Очевидно, некоторые из этих объектов нуждаются во включении в систему ООПТ области с целью сохранения ценных компонентов биоразнообразия региона, мониторинга их состояния и дальнейшего развития экосистем карьерных ландшафтов, а также в качестве рекреационных и эколого-просветительских объектов. Подобный прецедент уже был в природоохранной практике региона – памятником природы объявлен, правда ошибочно, «Рекультивированный карьер у пос. Полотняный завод» в кв. 103 Дзержинского лесхоза (Доклад о состоянии ..., 2011). Некоторые известняковые карьеры предложены нами к охране (Решетникова и др., в печати), торфяные Боровские карьеры «Фабричные болота» были предложены к охране другими исследователями (Попченко М.И., Попченко М.Р., 2013), Галкинский карьер – Галкинское болото находится и охраняется на территории национального парка «Угра».

Проблемы охраны карьеров, прежде всего известняковых и песчаных, заключаются в том, что формирующиеся в них экосистемы являются временными из-за сравнительно быстрой естественной смены растительных сообществ и экотопов (что подтверждается примером с исчезновением *Niphotrichum canescens* в песчаном карьере в ГПЗ «Калужские засеки»). Кроме того, местное население и региональная администрация рассматривают их как бросовые территории, которые зачастую превращаются в стихийные свалки, или являются потенциальными площадками для строительства промышленных объектов.

Работы выполнены в рамках регионального проекта РФФИ № 14-44-03088.

Список литературы:

- Доклад о состоянии природных ресурсов и охране окружающей среды на территории Калужской области в 2010 году. Калуга: Манускрипт, 2011. 344 с.
- Попченко М.И., Попченко М.Р. Боровские «Фабричные болота» – уникальный природный объект Калужского края // Вопросы археологии, культуры и природы Верхнего Поочья. Материалы XV Всерос. науч. конф. – Полотняный завод– Калуга, 2013. С. 360-364.
- Решетникова Н.М., Телеганова В.В. Значение карьеров Калужской области для сохранения и адвентизации флоры региона // Ботанический журнал, 2016. Т. 101, № 5 С. 547-576.
- Решетникова Н.М., Телеганова В.В., Воронкина Н.В. Нужно ли охранять известняковые карьеры? // Вопросы археологии, истории, культуры и природы Верхнего Поочья. Материалы XVI Всероссийской научной конференции. Калуга, 2-4 апреля 2015 г. Калуга, 2015 (в печати).
- Телеганова В.В. Ценные бриологические комплексы, территории и биотопы Калужской области // Известия Калужского общества изучения природы. Книга девятая. (Сборник научных трудов). Калуга, 2009. С. 9-15.

ЭВОЛЮЦИЯ СТРУКТУРНОГО И МИКРОСТРУКТУРНОГО РАЗНООБРАЗИЯ ЦВЕТКА ОРХИДНЫХ

М. Н. Телепова-Тексье¹, В.Е. Харченко²

¹Музей естественной истории, Париж, Франция, *telepova@gmail.com*

² Луганский национальный аграрный университет, городок ЛНАУ, Луганск, Луганская народная республика, *viktoriakharchenko@rambler.ru*

EVOLUTION OF THE STRUCTURAL AND MICROSTRUCTURAL DIVERSITY OF ORCHID FLOWER

M. N. Telepova-Texier¹, V. E. Kharchenko²

Один из важных вопросов в эволюционной биологии касается происхождения покрытосеменных, в том числе происхождения цветка, например, орхидеи. Тем не менее, диверсификация лепестка цветка в ранней эволюции остается не совсем понятной. Наш предыдущий поиск морфогенеза в базальных кладах семейства Orchidaceae позволяет нам предлагать новую интерпретацию для тепал, которые обеспечивают от центральной мутовки подсемейства Cypripedioidea (лепестковой лопасти и лепестка, а не стаминоида); и в подсемействе Vanilloideae (губа и пыдь-цевая крышечка). В данной статье, применяя нашу рабочую гипотезу о формировании оперкулула из лепестковой лопасти, расположенной в почке напротив губы, мы обсуждаем оперкулулы подсемейств Epidendreae и Vandoideae.

Макроморфология (краткий исторический обзор). После создания Линнеем биномиальной классификации растений (1730-1735) в практику морфологического описания вида была введена еще ботаническая иллюстрация. Особую поддержку она получила в Ботанических садах Европы, начиная с венской школы. Из этой практики сформировался стиль следующего содержания: 1. Общий вид наземной и подземной части растения в виде акварели/темпера и частично графитным карандашом (для приближения рисованного образца к засушенному гербарии); 2. Цветок и бутон в фас, профиль и с задней стороны и макроморфологические детали; 3. Плод и семя (также как цветок). Описание нового вида почти всегда сопровождалось подробным аналитическим ботаническим рисунком, которые выполнялись тушью, по аналогии с анатомическими атласами. В Индокитае благодаря хорошо развитой практике рисунка кисточкой использовали не только тушь, но и лаки (чтобы отразить фактуру растительного покрова). С середины 20го века входят в моду Флоры* тропических орхидных, которые публикуют как акварели, так и сотни макроморфологических рисунков. Перечисляя первые из них, названные просто «Орхидеи», надо отметить, что кроме иллюстраций они имели подробные описания места произрастания видов. Затем появились многочисленные Определители** орхидей, содержащие Ключи для определения рода и вида в той или иной Флоре. Хотя в эволюции морфологических типов семейства *Orchidaceae* появились различные жизненные формы: лианы, клубневые травы и разветвленные колонии с псевдотуберкулами, но морфология их вегетативных органов однообразна. Зато структура гермафродитного цветка создала все то разнообразие видов, которое с трудом поддается исследованию.

Микроморфология. При создании естественной классификации орхидных Дресслер предложил использовать еще и их опылителей, способных к очень точному определению каждого вида орхидеи. В результате им, и рядом его коллег, были введены в Ключ по определению рода такие морфологические характеристики как: - число поллиниев в андроеце, - консистенция поллиниев, - структура поллинария. Однако в то время их микроструктура еще не была известна из-за микроскопических размеров. Исследования с помощью электронной микроскопии привели к

использованию и других микроморфологических структур цветка, так например, колонки и гинецея (Rasmussen 1982; Szlachetko 2003), андроцея (Telepova-Texier 2007). Странно, что особое значение оперкулула для таксономии долгое время оставалось без внимания. Вслед за Дресслером все обращали внимание лишь на внутреннюю сторону оперкулула, так как подсчет числа тек в пыльнике (и тем самым числа поллиниев) позволял определить род. Наблюдая в природе как насекомые опыляют орхидеи, мы увидели, что не поллинии или поллинаруии привлекают опылителей, а оперкулум (Telepova-Texier 2009). Мы показали, что кроме функции защиты пыльников от высыхания, оперкулум (микроскопический листочек) несет на наружной стороне множество секреторных волосков или устьиц, привлекающих своим ароматом насекомых-опылителей (Telepova-Texier 2011). Именно знание полиморфизма оперкулула позволило нам идентифицировать орхидеи до вида в подсемействах *Epidendroideae* и *Vandoideae*, собранные нами в экспедициях (Telepova-Texier et al. 2015). С развитием цифровой фотографии появилась тенденция к публикации в одной иллюстрации (цифровом гербарии) всех типов фотографий сделанных и в природе, и в оранжерее, и с помощью оптического и электронного микроскопов. Польза от накопления такой информации в базах данных конечно есть, но весьма относительная для понимания биологической сути строения цветка и его различий у таксонов. Тем более, что большинство исследователей, ограниченных анализом лишь сформированного цветка, имеют такое же впечатление как Schlechter в 1926, отчего долгие годы орхидные разделяли на три группы (Monandrous, Diandrous, Triandrous). Но и сегодня в филогенетических схемах мы видим те же три группы, но которые лишь обросли дополнительной информацией о геноме (Zhang et al. 2017). Однако морфогенез цветка показывает, что в бутоне происходит срастание всех тычиночных нитей в различных комбинациях (у разных подсемейств), а не редукция тычинок (Telepova-Texier, Larpin, Kharchenko 2017). Что касается пыльников, то у зрелого цветка орхидных они формируют разные формы агломератов пыльцы (PDU), которые находятся в прямом соответствии с окружающей средой (Pacini 2002; Telepova-Texier 2017). Для распространения пыльцы и участия в процессе опыления орхидеи, имеют разную стратегию и тип опылителей, приспособившихся к различным типам дисперсии пыльцы (PDU): монадам, тетрадам, полиадам, массулам, поллиниям, гемиполлинаруиям, поллинаруиям (Рис.1).

В нашу «Базу для идентификации камбоджийских орхидей» мы включили три средства (фотоснимки в природе и в оранжереях, аналитические рисунки и фотографии SCAN). В результате мы пришли к выводу, что наиболее показательная морфологическая и анатомическая особенность цветка орхидеи - это оперкулум пыльника.

Заключение. Существующие знания о происхождении и эволюции семейства орхидных не достаточны чтобы их таксономия была однородной. Микроморфология оперкулула пока остается наиболее универсальным признаком для идентификации видового разнообразия орхидных. Мы создали базу данных семейства орхидных с изображениями пыльника (оперкулула, поллиниев или поллинаруиев), обратив особое внимание на оперкулум, потому что именно его микроструктура имеет морфологическую и анатомическую особенность у каждого вида (Рис. 1). Однако здесь представлен материал о микроструктуре цветка у 300 видов, в основном это орхидные Юго-Востока Азии, собранные за последние 15 лет. Но чтобы сделать более общие заключения для тропических орхидей семейства, охватывающее разные континенты, мы использовали еще оранжерейные коллекции Берлина, Вены, Кью, Лиона, Москвы, Мюнхена, Нанси, Парижа, Петербурга, Цюриха и пр. В настоящее время уже проведено изучение тонкой структуры поллиниев, поллинаруиев и оперкулулов, типология

которых тесно связана с эволюцией колонки. Наши усилия по выявлению этих аспектов составляют текущую работу. Исследование микро- и наноструктурных поверхностей оперкулула являются центральной областью исследований, где нас ждут открытия.

Annex I.

*Флоры: Мадагаскара (Pierre de la Bathie 1939-1941), Панамы (Williams & Allen 1946-1949), Сев.Мексики (Correll 1950), Гватемалы (Aims & Correll 1952-1953), Малазии (Holttum 1957), Тайланда (Seidenfaden & Smitinand 1959-1965), Южной-Африки (Schelpe 1966), Тропической восточной Африки (Summerhayes 1968) и Австралии (Dockrill 1969).

**Определители Орхидей: Венесуэлы (Foldats 1969-1970), Флориды (Luer 1972), Индии (Pradhan 1976), Колумбии (Ortiz Valdivieso 1976), Новой Каледонии (Hallé 1977), Эквадора (Garay 1978), Индокитая (Seidenfaden 1991), Малазии и Сингапура (Seidenfaden & Wood, 1992), Вьетнама (Аверьянов 1994) и Китая (Wu, Raven & Hong eds. 2009).

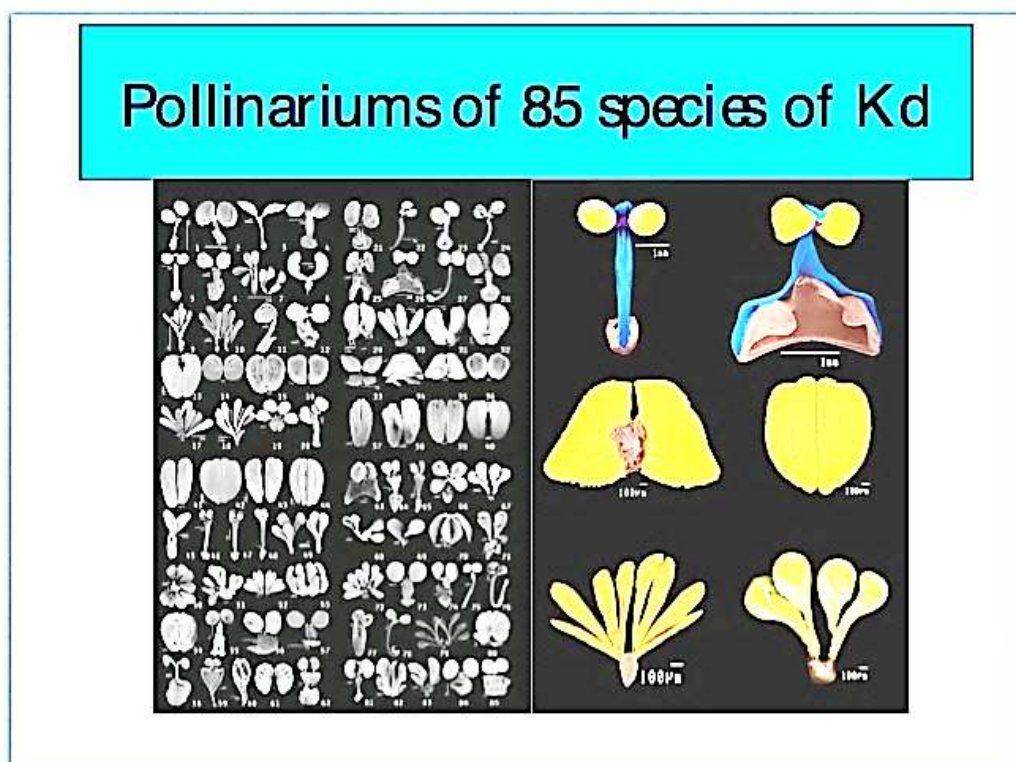


Рис. 1. Примеры типологических таблиц. А - поллинии, В - оперкулулы.

Список литературы

Pacini E., Hesse M. 2002. Types of Pollen Dispersal Units in Orchids, and their consequences for germination and fertilization // *Ann Bot.* 2002. V. 89(6). P. 653-654.

Rasmussen F. 1982. The gynostemium of the neottioid orchids // *Opera Botanica.* 1982. V. 65. P. 7-96.

Sauquet H. et al. The ancestral flower of angiosperms and its early diversification // *Nature Communications.* 2017. V. 8. P. 16047.

Szlachetko D/ Gynostemia *Orchidialium* III // *Acta Bot. Fen.* 2003. V. 176.

Telepova-Texier M. Anther structure of *Aerides* (*Orchidaceae*) // *Vestnik of Tver Univ., Ser. Biology et Ecology.* 2007. V. 8(36). P. 153-155.

- Telepova-Texier M.* Le rôle de l'opercule dans l'identification des orchidées de la tribu Vandeeae // Culture et Protection des Orchidées. 2009. V. 78. P. 14-15.
- Telepova-Texier M.* 2011. Interaction entre les orchidées et leurs pollinisateurs // Bul. Amis du Museum National d'Histoire Naturelle. 2011. V. 248. P. 61-66.
- Telepova-Texier M., Jancloes C., Yok L., Ly V., Lim S., Peou Y., Larpin D., Hul H.* Contribution to cambodian orchid checklist // Abstracts of 3st Symposium of the «Flore du Cambodge, du Laos et du Vietnam», Dec. 2015 Laos.
- Telepova-Texier M.* Fine taxonomic identification of orchids using microstructure of anther caps and pollen dispersal units // SKVORTSOVIA. 2017. V. 4(1). P. 29-30.
- Telepova-Texier M., Larpin D., Kharchenko V.* Evolution trends of orchid flower elements // Singularité of CYPRIPEDIOIDEAE. 21st Evolutionary Biology Meeting at Marseille, Marseille, 2017. P. 67.
- Zhang G-Q., Liu K.W., Li Zh., Lohaus R., Hsiao Y.-Y., Niu S-C., Wang J-Y., Lin Y.-Ch., Xu Q., Chen L-J., Yoshida K., Fujiwara S., Wang Z-W., Zhang Y-Q., Mitsuda N., Wang M., Liu G-H., Pecoraro L., Huang H-X., Xiao X-J., Lin M., Wu Y.-Y., Wu W-L., Chen Y-Y., Chang S-B. et al.* 2017. The *Apostasia* genome and the evolution of orchids // Nature. 2017. V. 549. P. 379–383.

ЛИШАЙНИКИ В СТРУКТУРЕ СОСНОВО-КУСТАРНИЧКОВО-СФАГНОВО-КЛАДИНОВЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ СЕВЕРА ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Т.Ю. Толпышева¹, Е.А. Шишконокова²

¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия, tolpysheva@mail.ru

²Почвенный институт им. В.В. Докучаева, Москва, Россия, 3005k@mail.ru

LICHENES IN THE STRUCTURE OF PINE-SHRUB-SPHAGNUM-CLADINA BOG ECOSYSTEMS IN THE NORTH TAIGA ZONE, WEST SIBERIA

T.Yu. Tolpysheva, E.A. Shishkonakova

К наиболее дренированным типам талых олиготрофных болот на территории природного парка «Нумто» (в его южной части) относятся олиготрофные сосново-кустарничково-сфагновые биогеоценозы (рямы), распространенные по окраинам лесных массивов и в долинах рек и олиготрофные сосново-кустарничково-сфагново-кладиновые биогеоценозы, тяготеющие к периферическим частям массивов мерзлых гетеротрофных болот. При выделении этих типов болотных биогеоценозов мы использовали биогеоценологическую классификацию, которая отражает особенности строения и развития болотных систем во времени и пространстве (Лисс и др., 2001, Валеева и др., 2008).

На территории парка «Нумто» сосново-кустарничково-сфагновые и сосново-кустарничково-сфагново-кладиновые биогеоценозы имеют ряд общих черт – облесенность сосной (лесообразующей породой выступает сосна обыкновенная *Pinus sylvestris* L., представленная двумя формами *P. sylvestris* f. *litwinowii* и *P. sylvestris* f. *Uliginosa*), выраженный травяно-кустарничковый ярус, а также кочковатый микрорельеф, т.е. оба типа ландшафтов имеют своеобразную «рямовую» структуру.

В то же время для этих биогеоценозов характерны некоторые различия. На рямах отмечается более разнообразный видовой состав деревьев – здесь встречаются кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour.) и отдельные экземпляры березы (*Betula pubescens* Ehrh.), на сосново-кустарничково-сфагново-кладиновых – древесной монодоминантный. Древесный ярус на болотах этих типов разрежен (сомкнутость составляет от 0,2 до 0,4), нередко выраженного яруса дерева не образуют, что наиболее свойственно для сосново-кустарничково-сфагново-кладиновых

биогеоценозов. На болотах со значительным участием лишайников часто менее развит и травяно-кустарничковый ярус (общее проективное покрытие 15-30%), в то время как на рямах оно обычно варьирует в пределах 30-40%.

Таблица

Видовой состав эпигейных лишайников болотных биогеоценозов

| Виды лишайников | Сосново-кустарничково-сфагново-кладиновый | Сосново-кустарничково-сфагновый (рям) |
|--|---|---------------------------------------|
| <i>Cetraria ericetorum</i> Opiz | | на торфе |
| <i>C. islandica</i> (L.) Ach. | + | + |
| <i>C. laevigata</i> Rassad. | + | + |
| <i>Cladonia amaurocraea</i> (Flörke) Schaer. | + | + |
| <i>C. arbuscula</i> (Wallr.) Flot. | | + |
| <i>C. botryres</i> (K.G. Hagen) Willd. | | + |
| <i>C. cariosa</i> (Ach.) Spreng. | | на торфе |
| <i>C. carneola</i> (Fr.) Fr. | + | + |
| <i>C. cenotea</i> (Ach.) Schaer. | + | + |
| <i>C. chlorophaea</i> (Flörke) ex Sommerf.) Spreng. | | + |
| <i>C. coccifera</i> (L.) Willd. | + на торфе | |
| <i>C. coniocraea</i> (Flörke) Spreng. | | + |
| <i>C. cornuta</i> (L.) Hoffm. | + | + на торфе |
| <i>C. crispata</i> (Ach.) Flot. | + | + |
| <i>C. cryptochlorophaea</i> Asahina | | + |
| <i>C. deformis</i> (L.) Hoffm. | + на торфе | + на торфе |
| <i>C. ectocyna</i> Leight. | | + |
| <i>C. farinacea</i> (Vain.) Evans | | + |
| <i>C. fimbriata</i> (L.) Fr. | + | + |
| <i>C. floerkeana</i> (Fr.) Flörke | + | |
| <i>C. gracilis</i> (L.) Willd. | + | + |
| <i>C. mitis</i> Sandst. | + | + |
| <i>C. ochrochlora</i> Flörke | | + |
| <i>C. pleurota</i> (Flörke) Schaer. | + | + |
| <i>C. polydactyla</i> (Flörke) Spreng. | | + |
| <i>C. pyxidata</i> (L.) Hoffm. | | на торфе |
| <i>C. ramulosa</i> (Wiyh.) J.R. Laundon | | + |
| <i>C. rangiferina</i> (L.) F.H.Wigg. | + | + |
| <i>C. scabriuscula</i> (Delise) Nyl. | | на торфе |
| <i>C. stellaris</i> (Opiz) Pouzar et Vězda | + | + |
| <i>C. stygia</i> (Fr.) Ruoss. | + | + |
| <i>C. subfurcata</i> (Nyl.) Arnold | + | |
| <i>C. subulata</i> (L.) F.H.Wigg. | | + |
| <i>C. sulphurina</i> (Michx.) Fr. | + | + |
| <i>C. uncialis</i> (L.) F.H.Wigg. | + | + |
| <i>Flavocetraria cucullata</i> (Bellardi) Kärnefelt & A. Thell | + | + |
| <i>F. nivalis</i> (L.) Kärnefelt & A. Thell | + | + |
| <i>Gowardia nigricans</i> (Ach.) Halonen, Myllys, Velmala et Hyvärinen | + | + |
| <i>Icmadophila ericetorum</i> (L.) Zahlbr. | + | + |
| <i>Peltigera polydactylon</i> (Neck.) Hoffm. | | + |
| <i>Peltigera scabrosa</i> Th. Fr. | | + |
| Всего видов | 24 | 38 |

Существенно отличается почвенный покров сравниваемых ландшафтов. Для рямов характерны болотные верховые (олиготрофные) торфяные почвы, глубина торфяной залежи здесь в большинстве случаев достигает 70-80 см, для сосново-кустарничково-сфагново-клатиновых – болотные верховые (олиготрофные) торфяно-глеевые и торфянисто-глеевые почвы с глубиной залежи (из слабообразованного фускум-торфа) менее 50 и менее 30 см соответственно.

Видовой состав эпигейных лишайников на болотах представлен преимущественно видами р. *Cladonia* (табл.). Различия в числе видов лишайников связано, на наш взгляд, с меньшей изученностью сосново-кустарничково-сфагново-клатиновых биогеоценозов. Важным признаком, позволяющим распознать данные типы болот, служит характер и структура мохово-лишайникового яруса. В структуре напочвенного растительного покрова сосново-кустарничково-сфагново-клатиновых биогеоценозов лишайники играют средообразующую роль. Они являются выраженными доминантами, составляя от 50 до 75% проективного покрытия мохово-лишайникового яруса. Среди них наибольшее значение имеют представители р. *Cladonia* секции *Cladina*. Лишайниковый покров здесь в значительной степени дифференцирован. Вершины и склоны кочек заняты преимущественно *Cladonia stellaris*, *C. rangiferina*, в меньшем обилии представлены *C. amaurocraea*, *C. crispata*, *C. coccifera*, *C. floerkeana*, *C. mitis*, *C. stygia*, *C. subfurcata*, *C. uncialis*, *Cetraria islandica*, *C. laevigata*, *Flavocetraria cuculata*, *F. nivalis* с небольшим вкраплением мхов *Pleurozium schreberi*, *Sphagnum fuscum* и *S. capillifolium*, *Mylia anomala*. В отдельных межкочечных понижениях, где во влажные периоды скапливается вода, кустистые лишайники угнетены, вымокают и местами выпадают. На их месте поселяются печеночные мхи (*Cladopodiella fluitans*, *Cephalozia loitlesbergeri*, *C. bicuspidata*, *Mylia anomala*), некоторые виды лишайников (*Cladonia deformis*, *C. ochrochlora*, *C. pleurota*, *C. sulphurina*), мхов (*Sphagnum balticum*, *Polytrichum strictum*). Соотношение этих растений в микропонижениях во многом зависит от уровня грунтовых вод. После длительного переобводнения доминируют *Sphagnum balticum* и печеночные мхи, в более сухие годы на их месте разрастаются бокальчатые лишайники, *Polytrichum strictum*, *Sphagnum fuscum*, *S. capillifolium*.

Для большинства обследованных участков рямов характерны небольшие пятна эпигейных лишайников на фоне доминирования сфагновых мхов, в первую очередь *Sphagnum fuscum*. Обычно лишайники покрывают до 3-4% площади участка (в более дренированных местообитаниях до 7-10%), поселяясь на верхушках и склонах отдельных кочек или вокруг стволов деревьев. Нередко их можно встретить на участках с регрессивными явлениями, с отсутствием мохового покрова. *C. stellaris* здесь более редкий вид и, в отличие от *C. rangiferina* и *C. stygia*, развивается обычно на более дренированных участках.

Виды лишайников с кубковидными и шиловидными подециями также развиваются на более дренированных участках, чаще в смеси друг с другом, на рямках встречаются преимущественно на кочках. Некоторые из них (например, *C. coccifera*, *C. cornuta*) первыми поселяются на оголенном торфе. Изредка на валеже по окраинам болот встречаются виды р. *Peltigera*.

В долине р. Казым нами встречены рямки, где имеются участки с покрытием лишайников в составе мохово-лишайникового яруса до 25-30%. Там отмечены явные признаки деградации мохово-лишайникового покрова и значительное участие в составе яруса *Mylia anomala*, что указывает на вступление болот в стадию регресса.

На олиготрофных болотах, в отличие от леса, ведущим фактором в распространении эпифитных лишайников играет древесная порода, в то время как влияние фитоценоза, из-за сильной разреженности древостоя, опосредовано (Толпышева, 2004). Виды лишайников, обычные в лесах на основании стволов деревьев, в исследуемых фитоценозах в нижней части стволов встречаются реже, предпочитая селиться на тонких веточках в кронах или на стволах значительно выше

напочвенного покрова. Это характерно для *Vulpicida pinastri*, *Imschaugia aleurites*, *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*. Также редко встречаются на основании стволов деревьев виды р. *Cladonia*. *Hypogymnia physodes*, *Parmelia sulcata* и *Evernia mesomorpha* на хвойных древесных породах и берёзах – фоновые виды. Вместе с ними обычно произрастают *Cetraria saepincola*, *Melanohalea olivacea*, *M. exasperatula*, виды р. *Parmeliopsis*, *I. aleurites*, а из видов р. *Bryoria* чаще других – *B. furcellata*. Веточки хвойных деревьев, особенно засохшие, нередко бывают сплошь покрыты лишайниками.

Полученные данные позволяют сделать вывод о существенном различии между характером сосново-кустарничково-сфагново-кладониновых биоценозов, расположенных в подзонах северной и средней тайги. В подзоне средней тайги такой тип болот обычно индицирует участки с наиболее глубокой залежью (2,5–4,5 (до 6) м), в то время как в северной тайге мощность торфяного горизонта (отмечено выше) значительно меньше. Это обстоятельство в определенной степени обуславливает устойчивость подобных биоценозов к антропогенным воздействиям. В подзоне северной тайги сосново-кустарничково-сфагновые биогеоценозы являются более устойчивыми, чем сосново-кустарничково-сфагново-кладониновые, в первую очередь из-за характера залежи. На особо мелкозалежных участках сосново-кустарничково-сфагново-кладониновых болот при механических нарушениях происходит деформация крайне маломощного почвенно-растительного покрова при сдвиге по плоскости касания органогенного материала и минерального грунта, в то время как на более крупнозалежных рямах упругость слабообразованного торфа позволяет в определенной мере снизить последствия механического воздействия. Восстановление сосново-кустарничково-сфагново-кладониновых биоценозов происходит крайне медленно и может занимать десятилетия.

Список литературы

- Валеева Э.И., Московченко Д.В., Арефьев С.П. Природный комплекс парка «Нумто». Новосибирск: Наука. 280 с.
- Лисс О.Л., Абрамова Л.И., Аветов Н.А. и др. Болотные системы Западной Сибири и их природоохранное значение. Тула: Гриф и К°. 2001. 154 с.
- Толышева Т.Ю. Элементы структуры сообществ эпифитных лишайников олиготрофных болот Среднего Приобья (Западная Сибирь) // Встстн. Моск. ун-та. 2004. № 4. С. 42-53

SYNTONIC DIVERGENCE OF PLANTS AND ANIMALS

Andrés Torres

Associate researcher at CIOL (Centro de Investigaciones en Optimización y Logística)

tierralma@yahoo.com.br

Eugenio Andrade

Universidad Nacional de Colombia, Bogotá campus.

eugeniusandrade@gmail.com

Plants and animals are described as opposimilar organisms, inasmuch as they exhibit polarly contrasting morphogenetic processes revolving around a common principle. In effect, the basic morphogenetic logics of plants and animals respectively correspond to those of branching upon branching and invagination within invagination. Repeated morphogenesis thus allows describing both organism types through their several fractal systems and their sequential iterations. In this context, a striking morpho-functional correspondence reveals that these fractal systems and their iterations perform opposimilar functions in plants and animals, including extremely precise topological distributions of polarly contrasting biochemical effectors. Due to the complexity of these opposimilarities, so far they constitute an

unexplained phenomenon clearly going beyond the Darwinian paradigm. In fact, they call for a revision of the concept of homology, since there seems to be “continuity of information” (cf. Van Valen, 1982) between two natural kingdoms that are said to have diverged from unicellular common ancestors. A field with potential explanatory power in this respect is suggested by interpreting nature as the historical result of exploring the theoretical morphospace of constrained self-organization.

Plants and animals can be respectively described as branching and invaginating cylinders. The first iteration of their primary fractal systems corresponds to the primitive branching patterns of leafless plants and the internal cavity of non-coelomic animals. Although both fractal systems harvest energy and allow occupying space, in plants this happens autotrophically and in a sessile mode, while animals do so through locomotion and heterotrophy.

The second iteration of the primary fractal systems allows segregating these functions: leaves, which are actually a novel branching system growing upon the former one (Zimmerman, 1976), perform photosynthesis, while the shoot specializes in occupying the aerial space. For its part, the digestive system, which results from an invagination within the gastric cavity, performs the breakdown of basic nutrients, while the external walls of the gastric cavity carry on performing locomotion. Interestingly, both evolutionary processes actually represent a reversal toward the primitive pluricellular organisms of origin: leafy plants are said to have derived from foliose bryophytes, while coelomic animals come from flat worms. Therefore, and figuratively speaking, it can be said that the digestive system is a primitive worm, while leaves are primitive bryophytes.

The secondary fractal systems of plants and animals, through their second iterations, absorb the necessary chemical supplies for the breakdown/synthesis of glucose. These correspond to the root, which supports its second iteration, namely its absorbent hairs; and to the thoracic cavity, which contains its second iteration: the lungs. Functionally speaking, the root absorbs water for oxidizing CO₂ (i.e., photosynthesis), thus storing energy; while the lungs absorb oxygen to reduce glucose (i.e., respiration), which reverts photosynthesis and releases energy. Interestingly, both the root and the lungs derive from their corresponding primary fractal systems, although they have both gained relative structural independency. These processes took place almost simultaneously during the cambrian explosion (Langdale & Harrison, 2008).

Fluid movement in the plant and animal kingdoms also reveals opposimilarity. The comparison is established in terms of the outward and inward fluid transport sections. As to the outward portion, through major arterial *circulation*, animal systole *pumps* energy-depleted blood carrying oxygen as energy processor from the heart (which holds a central position) towards the first and second iterations of the primary fractal system, namely the digestive system and all other organs (...). In plants, energy-depleted savia carrying water as energy processor is *sucked* (not pumped) from the periphery, where it specifies growth for the first and second iterations of the primary fractal system, namely the shoot and leaves.

Still within the outward moving section of both transport systems, energy-processor-depleted fluids carrying energy are taken to the secondary fractal systems for exchange of supplies. In animals, heart systole propels minor vein circulation, which takes oxygen-depleted, energy carrying blood to the lungs, *i.e.*, to the secondary fractal system. In plants, water-depleted, energy carrying savia is also taken to the secondary fractal system: the root (Taiz & Zeiger, 2002). In this way, the outward portion of major arterial circulation (from the heart to the organs) corresponds to the (shoot) portion of xylem flow, while the outward portion of minor vein circulation (from the heart to the lungs) matches up the root portion of phloem flow.

Regarding the inward portions of the fluid transport systems, the second iterations of the primary fractal systems (namely the leaves and the digestive system) both deliver energy-carrying, but energy-processor depleted fluids (i.e., deoxygenated blood and relatively dehydrated savia). These fluids get mixed with those coming from the first iteration of the primary fractal system, i.e., from the shoot and from the non-digestive part of the animal body. The latter fluids are featured by neither carrying energy nor energy processors. In this way, major vein circulation (i.e., from the organs to the heart) is compared to the inward (shoot) portion of phloem flow, whereas minor arterial circulation (i.e., from the lungs to the heart) is compared to the inward (root) portion of xylem flow. Careful observation reveals that the part-to-whole relation between the leaf and the shoot, is also an energy-source to energy processor (water) sink relation. Just as well, the part-to-whole relation between the intestines and the entire body is an energy-source to oxygen-sink relation.

Under this analysis, plants seem to lack a *central pumping* “heart”, unless we associate it to the *peripheral sucking* action of the leaves. And this is precisely where Goethe once predicted we would eventually find it. Furthermore, the *PETROSELINUM* genetic system has been proposed to specify the growth of either the leaf or the shoot apical meristem, depending on whether the module is polarized towards the genes *JAG* or *KNOX*, respectively. Based on priorly known genetic interactions, this module can be hypothesized to release rhythmic bursts of *KNOX* or *JAG* proteins (Ichihasi *et al.*, 2014; Torres and Flórez, in preparation), which are respectively responsible for leaf (second iteration of the primary fractal system) and shoot (first iteration) apical meristem morphogenesis in a sort of expansion/contraction molecular rhythm underlying leaf and SAM.

References

- Ichihasi Y. 2014. Evolutionary developmental transcriptomics reveals a gene network module.
Langdale J.A., Harrison C.J. Developmental transitions during the evolution of plant form // In: Key themes in evolutionary biology / A. Minnelli & G. Fusco, eds. Cambridge University Press. 2008.
Taiz, Zeiger. 2002. *Plant Physiology*. 3^a edición. Sinauer Associates. 2002.
Torres A., Flórez C. inpreparation. The Whole-Shootness of the Leaf: A contemporary restatement of the partial-shoot theory of the leaf.
Van Valen L. Homology and causes. *Journal of Morphology*. 1982. Vol. 173: 305-312.
Zimmermann, W. 1976. *Evolución vegetal*. Omega editores. Barcelona

ОБ ОСОБЕННОСТЯХ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ИНВАЗИОННЫХ ВИДОВ НА ЮГО-ЗАПАДЕ СРЕДНЕРУССКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

В.К. Тохтарь, А.Ю. Курской

Белгородский государственный национальный исследовательский университет,
Белгород, Россия,
tokhtar@bsu.edu.ru; kurskoy@bsu.edu.ru

ON FEATURES OF SPATIAL DIFFERENTIATION OF INVASIVE SPECIES IN THE SOUTH-WEST OF THE CENTRAL RUSSIAN UPLAND

V.K. Tokhtar, A.Yu. Kurskoy

Успешное внедрение адвентивных видов в местные фитоценозы и пути их миграции зависят от эколого-биологических особенностей инвазионных растений, экотопологических, орографических, эдафических, гидрологических характеристик

колонируемых ими территорий и детерминирующего действия антропогенных и природных факторов (Тохтарь и др., 2003; Тохтарь, 2005; Тохтарь, Грошенко, 2008; Тохтарь, Фомина, 2013).

Целью исследования было выявление особенностей пространственной дифференциации инвазионных видов на юго-западе Среднерусской возвышенности, которую мы рассматриваем в пределах административных границ Белгородской области.

Интенсификация процессов заноса адвентивных растений подтверждается находками новых для региона видов, сделанных за последнее время: *Amaranthus cruentus* L., *Anisantha sterilis* (L.) Nevski, *Asclepias syriaca* L., *Campanula* × *spryginii* Saksonov et Tzvelev, *Cenchrus longispinus* (Hack.) Fernald, *Centaurea montana* L., *Commelina communis* L., *Grindelia squarrosa* (Pursh) Dunal, *Hordeum murinum* L., *Impatiens parviflora* DC., *Jurinea charcoviensis* Klokov, *Lupinus polyphyllus* Lindl., *Nicotiana rustica* L., *Oenothera depressa* Green., *Oenothera glazioviana* Micheli, *Onobrychis tanaitica* Spreng., *Panicum capillare* L., *Panicum dichotomiflorum* Michx., *Physalis philadelphica* Lam. (= *Physalis ixocarpa* Brot. ex Hornem.), *Potentilla bifurca* L., *Ptelea trifoliata* L., *Thladiantha dubia* Bunge., *Veronica polita* Fries. (Тохтарь, Фомина, 2013; Курской и др., 2014; Сенатор и др., 2017).

В ходе исследования инвазионных видов были выявлены основные «коридоры» миграций адвентивных видов в регионе, к которым относятся в первую очередь железные и автодороги, долины рек и лесозащитные полосы. Ниже приведена характеристика комплексов инвазионных видов в различных макроэкоотопах региона.

Долины рек характеризуются уникальными природными условиями, которые позволяют сохраниться комплексу южных видов, диаспоры которых регулярно заносятся разными путями. На песчаных пустошах и лугах отмечены: *Arrhenatherum elatius* (L.) J. et C. Presl, *Conyza canadensis* L., *Epilobium adenocaulon* Hausskn., *Oenothera biennis* L. На отмелях часто встречаются однолетние виды. Наиболее часто в этих условиях произрастают: *Acer negundo* L., *Bidens frondosa* L., *Conyza canadensis*, *Echinocystis lobata* Torr. et Gray, *Epilobium adenocaulon*, *Impatiens glandulifera* Royle, *Oenothera biennis*, *Xanthium albinum* (Widd.) H. Scholz. Вдоль течения рек активно расселяются *Acorus calamus* L. и *Elodea canadensis* Michx.

Лесные участки в силу наличия в них открытых пространств, опушек, вырубок, просек достаточно уязвимы к внедрению инвазионных видов. Условия для поселения чужеродных видов достаточно благоприятны, поскольку в них достаточно светло, травяной покров разрежен, благоприятные почвенные условия. Здесь нами отмечены такие характерные для этих местообитаний виды как: *Arrhenatherum elatius* (L.) J. et C. Presl, *Caragana arborescens* Lam., *Galinsoga parviflora* Cav., *Parthenocissus inserta* (A. Kern.) Fritsch, *Physocarpus opulifolius* (L.) Maxim., *Prunus cerasifera* Ehrh., *Robinia pseudoacacia* L., *Sambucus nigra* L.

В пределах насыпей **железных дорог**, относимых нами к техногенным экоотопам, не имеющих природных аналогов, флора формируется из «осколков» аборигенной флоры и случайно занесенных видов (Тохтарь, 1993; Тохтарь, 2010; Мартынова, Тохтарь, 2011;). Также отмечается, что интенсивность использования различных железных дорог положительно коррелирует с повышенной концентрацией чужеродных видов (Тохтарь, 1993).

Результатом строительства и эксплуатации транспортной сети, а также перевозки пассажиров и грузов, является расселение растений в новые регионы, что открывает возможности для вторжения наиболее агрессивным (инвазионным) видам в естественные сообщества (Hodkinson, Thompson, 1997; Kowarik, 2003; Тохтарь, 2005). Первоначально медленное осваивание появившихся в новых для себя условиях растений сменяется экспоненциальным ростом их популяций. Таким образом, распространение заносных видов из придорожной полосы на прилегающие территории оказывает влияние на биоразнообразие на ландшафтном уровне (Тохтарь, 1993).

Процесс видообразования на железной дороге идет очень активно, что выражается в появлении значительного количества тератных, карликовых форм,

способных к плодоношению: *Ambrosia artemisiifolia* L., *Conyza canadensis*, *Oenothera biennis*, *Sisymbrium wolgensense* Bieb. ex Fourn. (Тохтарь, 1993; Тохтарь и др., 2011).

Видами, наиболее характерными для склонов насыпей и междурельсовым пространством железных дорог исследуемой территории являются: *Acer negundo*, *Amaranthus albus* L., *Amaranthus blitoides* Wats., *Amaranthus retroflexus* L., *Ambrosia artemisiifolia*, *Anisantha tectorum* (L.) Nevski, *Atriplex tatarica* L., *Conyza canadensis*, *Crepis rhoediaefolia* Bieb., *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen., *Echinocystis lobata*, *Epilobium adenocaulon*, *Grindelia squarrosa* (Pursh) Dunal, *Kochia scoparia* (L.) Schrad., *Lepidium densiflorum* Schrad., *Oenothera biennis*, *Oxybaphus nyctagineus* (Michx.) Sweet, *Panicum capillare* L., *Parthenocissus inserta*, *Phalacroloma annuum* (L.) Dumort., *Populus alba* L., *Portulaca oleracea* L., *Senecio viscosus* L., *Solidago canadensis* L., *Ulmus pumila* L., *Xanthium albinum*.

Транспортные пути являются основным очагом появления новых хозяйственно-ценных или вредных растений, способных натурализоваться в местах заноса. Именно на железных дорогах региона нами сделано большинство находок новых видов региона (Тохтарь, Грошенко, 2008; Тохтарь, Фомина, 2011; Курской и др., 2014; Сенатор и др., 2016).

Для **агрофитоценозов** региона характерен свой «набор видов». Это, преимущественно, сеgetальные виды, которые часто могут быть связаны с территориями, где выращиваются конкретные сельскохозяйственные культуры. Например, *Cuscuta campestris* Yunker паразитирует в условиях региона преимущественно в посевах сои и пшеницы. Наиболее характерными для агрофитоценозов региона видами являются: *Amaranthus retroflexus*, *Arrhenatherum elatius*, *Cardaria draba* (L.) Desv., *Conyza canadensis*, *Cyclachaena xanthiifolia*, *Galega orientalis* Lam., *Helianthus tuberosus* L., *Lepidium densiflorum*, *Lolium perenne* L., *Panicum capillare*, *Phalacroloma annuum*, *Portulaca oleracea*.

Флорокомплексы агрофитоценозов постоянно обогащаются новыми видами за счет растений защитных лесополос, адвентивных видов, мигрирующих вдоль проселочных дорог между полями, оросительных и ирригационных каналов.

Парки испытывают постоянное антропогенное воздействие. Флора, формирующаяся в этих условиях, представляет собой сложный комплекс интродуцентов, случайно занесенных адвентивных видов и «останцев» флор, которые сохранились с момента создания парков и скверов. Наиболее характерными для парков являются: *Acer negundo*, *Malus domestica* Borkh., *Parthenocissus inserta*, *Populus alba* L., *Pyrus communis* L., *Robinia pseudoacacia*, виды-гемикриптофиты, такие как *Arrhenatherum elatius*, терофиты – *Atriplex tatarica*, *Bidens frondosa*, *Hordeum murinum* L., *Impatiens glandulifera*, *Kochia scoparia*, а также декоративные однолетние растения, родов *Petunia* Juss. и *Tagetes* L.

В **лесополосах** региона активно распространяются инвазионные виды: *Acer negundo*, *Elaeagnus angustifolia* L., *Fraxinus pensylvanica* Marshall, *Robinia pseudoacacia*, *Ulmus pumila*.

Таким образом, в результате проведенных исследований выявлены особенности пространственной дифференциации инвазионных видов на юго-западе Среднерусской возвышенности. Установлено, что по транспортным магистралям мигрируют преимущественно растения следующих жизненных форм и биотипов: терофиты, гемикриптофиты, ксенофиты, эуконофиты и эпикофиты, олиготрофы, ксеромезофиты или мезоксерофиты, принадлежащие к семействам Asteraceae, Brassicaceae, Poaceae.

В формировании инвазионного компонента флорокомплексов парков и лесополос главенствующую роль играют виды-интродуценты, относящиеся к эргазиофитам, фанерофитам, хамефитам, мезотрофам, которые принадлежат к семействам Fabaceae, Rosaceae. Здесь преобладают древесно-кустарниковые виды: *Acer negundo*, *Amorpha fruticosa* L., *Caragana arborescens*, *Elaeagnus angustifolia*, *Robinia pseudoacacia*.

Наибольшее количество инвазионных видов отмечено в пределах транспортных магистралей, долинах малых рек, по пойменным лугам, а наименьшее – на участках

злаково-луговых степей и в лесных фитоценозах. Активно внедряются в природные местообитания виды-трансформеры: *Acer negundo*, *Bidens frondosa*, *Conyza canadensis*, *Echinocystis lobata*, *Elodea canadensis*, *Fraxinus pennsylvanica*, *Impatiens glandulifera*, *Phalacrologium annuum*, *Robinia pseudoacacia*.

Согласно классификации, предложенной нами, на основании подходов, разработанных S. Hejny и V. Jehlik (1972), все инвазионные виды в регионе по способу распространения разделены на монохоры (распространяющиеся в регионе только одним путем), олигохоры (несколькими путями, среди которых один является доминантным) и полихоры (распространяются многочисленными путями, из которых не менее двух доминантных). Проведенный нами анализ особенностей распространения инвазионных видов свидетельствует о том, что 44 вида (58,9 % от общего числа инвазионных видов) из них приходится на монохоры, 21 вид (26,6 %) – на олигохоры и 11 видов (14,5 %) – на полихоры.

Список литературы

- Курской А. Ю., Тохтарь В. К., Чернявских В. И. Флористические находки адвентивных и раритетных видов растений на юго-западе Среднерусской возвышенности // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. 2014. № 9 (часть 3). С. 78-82.
- Мартынова Н.А., Тохтарь В. К. Некоторые подходы к направленному подбору видов при создании устойчивых культурфитоценозов в антропогенно нарушенных экотопах // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Серия: Естественные науки. 2011. № 9 (104). Вып. 15. С. 311-315.
- Сенатор С. А., Тохтарь В. К., Курской А. Ю. Материалы к флоре железных дорог Белгородской области // Вестник Удмурдского университета. Серия Биология. Науки о Земле. 2016. Т. 26. вып. 4. С. 50-59.
- Сенатор С. А., Тохтарь В. К., Курской А. Ю. Материалы к флоре Белгородской области // Ботан. журн. 2017. Т. 102, № 5. С. 671-678.
- Тохтарь В. К. Флора железных дорог юго-востока Украины: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1993. 17 с.
- Тохтарь В.К., Хархота А. И., Ростаньски А., Виттиг Р. Сравнение локальных флор техногенных территорий Европы // Промышленная ботаника. 2003. Вып. 3. С. 7-13.
- Тохтарь В. К. Флоры техногенных экотопов и их развитие (на примере юго-востока Украины): автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Киев, 2005. 36 с.
- Тохтарь В. К., Грошенко С. А. Глобальные инвазии адвентивных видов растений: проблемы и перспективы исследований // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Сер.: Естественные науки. 2008. № 7 (47). вып. 7. С. 50-54.
- Тохтарь В.К. Прогнозирование формирования флор техногенных экотопов в степной зоне // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Сер.: Естественные науки. – 2010. Т. 15. № 12. С. 13-18.
- Тохтарь В. К., Виноградова Ю. К., Грошенко С. А. Микроэволюция и инвазивность видов рода *Oenothera* L. в Европе // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 3. С. 49-61.
- Тохтарь В. К., Фомина О. В. Особенности формирования флор в урбанизированной среде на юго-западе Среднерусской возвышенности Белгород : ИД «Белгород», 2013. – 136 с.
- Hejny S., Jehlik V. Hemerochorous dispersal of adventitious plants from the viewpoint of frequency of different ways of introduction – a proposal of terminology // Folia Geobot. Phytotax. 1972. Vol. 7 P. 91-93.
- Hodkinson D.J., Thompson K. Plant dispersal: the role of man // J. of Applied Ecology. 1997. № 34(6). P. 1484-1496.
- Kowarik I. Human agency in biological invasions: secondary releases foster naturalisation and population expansion of alien plant species // Biological Invasions. 2003. № 5. P. 293-312.

ИНВАЗИОННЫЕ ВИДЫ ВРЕДИТЕЛЕЙ В НИКИТСКОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ

Н.Н. Трикоз

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр, Ялта, Крым, Россия
nata.trikoz.54@mail.ru

INVASIVE PESTS SPECIES IN NIKITA BOTANICAL GARDENS

N.N. Trikoz

Никитский ботанический сад является старейшим научным учреждением, в арборетуме которого собрано более 2 тыс. видов и форм древесных растений (Плугатарь, 2016). На долговечность и декоративный вид растений влияют многие факторы, в том числе и повреждаемость их вредителями и поражаемость болезнями. На сегодняшний день на территории парка зарегистрировано около 50 видов фитофагов, относящихся к 7 отрядам. Наиболее многочисленным является отряд хоботные *Homoptera* на долю которого приходится 60 % выявленных видов фитофагов.

За последние 10 лет в связи с активизацией интродукционных исследований, изменением экологических условий, а также массовым неконтролируемым ввозом растений из других стран, таксономическая структура энтомокомплекса значительно изменилась. Помимо аборигенных видов, появились объекты, ранее отсутствующие на территории Никитского ботанического сада.

На каштане конском продолжается развитие охридского минера *Cameraria ohridella* Deschka, первые единичные повреждения которого были выявлены в 2005-2006 годах. При массовом размножении вредителя начинается усыхание и преждевременное опадение и усыхание листьев, крона приобретает коричневую окраску и растение теряет свой декоративный вид.

С 2008 года ежегодно наблюдается заселение ланкоранской акации листоблошкой *Acissia jamatonica* Kuwayama, которая на территорию России была завезена с посадочным материалом из Азии и в течение 10 лет широко распространилась на юге России (Карпун и др., 2015). В результате вредной деятельности листоблошки на листьях образуется белая падь, которая привлекает мух, ос, пчел и других насекомых. начинается пожелтение и осыпание листьев и в дальнейшем усыхание веток.

В 2010 году на территории Никитского ботанического сада, на питтоспоре Тобира (*Pittosporum tobira* Ait.) были обнаружены единичные колонии австралийского желобчатого червеца *Icerya purchasi* Mask, который ранее не был зарегистрирован на Южном берегу Крыма. В течение 5 лет вредитель увеличил круг кормовых растений и с 2015 года был выявлен на питтоспоре разнолистном (*P. heterofillum* Franch.), метельнике прутьевидном (*Spartium unceum* L.), плюще Крымском (*Hedera helix war taurica* (Tobler) Rehd), нандине домашней (*Nandina domestica* Thunb), альбиции ланкоранской (*Albisia yulibrissin* Durazz), лагестремии индийской (*Lagerstroemia indica* L.), лавровишне португальской (*Lauracerasus lusitanica* (L.) Roem), багряннике европейском (*Cercis siliquastrum* L.), лимоне (*Citrus limon* (L.) Burn). При массовом размножении колонии вредителя покрывают стволы, ветви, тонкие веточки и листья. Иногда самки на листьях располагаются по 2-3 особи с нижней стороны листа или в развилках веток, но чаще вредитель встречается колониями, состоящей из самок с яйцевыми мешками-овисаками. В одной колонии может быть от 5 до 15 особей и более. На выделениях червеца поселяется сажистый грибок, в результате листья и ветки становятся черными. На заселенных растениях наблюдается деформация и пожелтение листьев, а также начинается преждевременный листопад. При постоянном заселении

вредителем растения усыхают частично или полностью.

Японскую восковую ложнощитовку – *Caroplastes japonicus* Green.– выявили в 2013 году на территории Никитского ботанического сада на лавре благородном (*Laurus nobilis* L.), падубах (*Ilex aquifolium* L.) и хурме восточной (*Diospyros kaki* L.) Вредитель заселяет скелетные ветви большими колониями и листья с верхней стороны единичными особями. Установлено, что численность вредителя в одной колонии на 10 пог.см. побегов может достигать 20 особей, на листьях в среднем от 1-ой до 4-х особей. Характер повреждения аналогичен вредоносной деятельности австралийского желобчатого червеца. Тело самки покрыто восковым налетом, что препятствует токсическому действию пестицидов.

В 2014 году на коллекциях эфиромасличных растений на розмарине лекарственном *Rosmarinus officinalis* L. был выявлен розмариновый листоед– *Chrysolina americana* L. В условиях Южного берега Крыма период питания и размножения вида продолжается практически круглогодично. Жуки полностью выгрызают все надземные части растений, что приводит к усыханию как отдельных кустов, так и целых бордюров.

Серьезную опасность для самшита обыкновенного (*Buxus sempervirens* L.) представляет самшитовая огневка *Cydalima perspectalis* Walker, очаги которой впервые появились на территории парка в июне 2015 года (Трикоз и др., 2016). Плотность популяции составляла 8-10 особей/м² гусениц IV-V возраста, которые находились в плотном паутинном коконе. В очагах размножения вредителя однолетний прирост был уничтожен полностью. В настоящее время благодаря высокой экологической пластичности, отсутствию факторов, ограничивающих ее численность, а также высокой степени защиты всех стадий онтогенеза, огневка широко распространилась по всей территории произрастания самшита, и на сегодняшний день представляет реальную угрозу для этой культуры

В 2016 году на платане восточном (*Platanus orientalis* L.) обнаружены особи платанового клопа коритухи *Corythucha ciliate* Say, который в России впервые был зарегистрирован в середине 1990-х годов (Голуб и др., 2008), а в парках Крыма обнаружен в 2012 году. Инвазивный вид вытеснил аборигенные виды фитофагов платанов (платановую цикадку, платановую моль пестрянку и др.) и полностью занял освободившуюся экологическую нишу. Во второй половине лета в результате массового размножения коритухи происходит обесцвечивание кроны и преждевременное опадение листьев. На сегодняшний день отсутствие естественных врагов, ограничение применения химических средств защиты в парковых зонах способствует дальнейшему расселению вредителя на новые территории.

В течение 5 лет особенно в летний период на олеандрах (*Nerium oleander* L.) наблюдается массовое размножение желтой олеандровой тли – *Aphis nereii* Boyer, колонии которой покрывают соцветия, приводя к их раннему опадению и деформации молодых побегов. В результате период цветения сокращается, а цветки преждевременно опадают.

Для выявления новых видов фитофагов, а также с целью повышения эффективности защитных мероприятий необходимо проводить регулярный мониторинг за фитосанитарным состоянием парков, который позволит не только предотвратить массовое размножение фитофагов, а также ограничить расселение новых.

Список литературы

Голуб В.Б., Калинин В.М., Котенев Е.С. Американский интродуцент – клоп- платановая коритуха // Защита и карантин растений. 2008. № 3. С. 54-55.

Карпун Н.Н., Айба Л.Я., Журавлева Е.Н., Игнатова Е.А., Шинкуба М.Ш. Руководство по определению новых видов вредителей декоративных древесных растений на Черноморском побережье Кавказа. – Сочи, 2015. 78 с.

Плугатарь Ю.В. Никитский ботанический сад как научное учреждение // Вестник Российской Академии наук. 2016. Т. 86. № 2. С. 120-126

Трикоз Н.Н., Халилова З.Э. Самшитовая огневка в Никитском ботаническом саду // Труды Никит. ботан сада. 2016. Т. 142. С. 69-75.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АТЛАС БАСЕЙНА РЕКИ КЛЯЗЬМА

Т.А. Трифонова, Р.В. Репкин

Владимирский государственный университет, Владимир, Россия

repkinerom75@mail.ru

ECOLOGICAL ATLAS RIVER BASIN OF THE KLYAZMA

T.A. Trifonova, R.V. Repkin

«Экологический атлас бассейна реки Клязьма» является первой попыткой комплексного изучения и осмысления социально-экономического и экологического состояния уникального природно-территориального комплекса – бассейна реки Клязьма.

Бассейн Клязьмы раскинулся в центре Европейской части Российской Федерации, являясь неотъемлемой частью замкнутого Волжско-Каспийского бассейна, с общей площадью водосбора около 42,5 тыс. км². Поскольку границы бассейна определены природными условиями, в его состав входят частично территории нескольких российских административных областей – Московской, Владимирской, Ивановской, Ярославской и Нижегородской, а также северные окраины Москвы. Наиболее полно в бассейне представлены Владимирская и Ивановская области.

Река Клязьма, самый крупный левый приток Оки, её берега были пристанищем древнего человека эпохи мезолита и неолита; здесь найдены славянские курганные могильники и городища. С рекой и её притоками неразрывно связано развитие северо-восточной Руси, именно по Клязьме в 1155 году князь Святой Андрей Боголюбский пришёл из Киева во Владимир – новую столицу Владимиро-Суздальского княжества, ставшего основой современного Российского государства. Несколько столетий река Клязьма была перекрестием важнейших водных путей: через систему рек и волоков наши предки попадали и в Киев, и в Смоленск, и в Рязань, Москву, Владимир, Тверь, Нижний Новгород и в Великий Новгород.

Историческую эстафету государственности приняла новая столица – Москва, обосновавшись вблизи от истоков Клязьмы, а уже в эпоху промышленного развития берега древней реки «обросли» текстильными, стекольными, химическими, приборостроительными предприятиями. Современное население в речном бассейне превышает 3,3 млн. чел.

Территория бассейна богата лесами, болотами, здесь можно встретить удивительный феномен природы – Владимирское ополье – с серыми лесными почвами, которые жители любовно называют «северными черноземами», как-бы нечаянно приудобившимися среди бедных опесчаненных, оподзоленных почв.

В атласе в доступной форме раскрываются особенности исторических аспектов освоения бассейна, внутри которого зарождалась российская государственность. В рамках бассейнового подхода описаны природные условия и ресурсы, ландшафты,

хозяйственный комплекс, положение населения и состояние окружающей среды (рис. 1).



Рис. 1. Бассейн р. Клязьма

На территории бассейна сосредоточены социально-значимые природные ресурсы (водные, минеральные, земельные, лесные и рекреационные) и много особо охраняемых объектов, на которых встречаются редкие животные и растения. Туристов привлекают необыкновенно красивые ландшафты и, конечно, великолепные многочисленные исторические памятники. Нельзя не согласиться с народным мнением, что душа Российского государства обитает где-то в этих краях.

Работа по созданию научно-справочного издания «Экологического атласа бассейна реки Клязьма» выполнена на кафедре биологии и экологии Владимирского государственного университета под общим руководством доктора биологических наук, профессора Т.А. Трифоновой при поддержке РФФИ № 06-05-96502. В 2016 г. на электронный вариант атласа получено свидетельство государственной регистрации базы данных интеллектуальной собственности № 2016621039.

Авторский коллектив: д-р биол. наук Т.А. Трифонова, канд. техн. наук Н.А. Андрианов, канд. истор. наук Д.С. Бунин, канд. биол. наук Е.П. Быкова, канд. биол. наук А.С. Злышко, канд. техн. наук М.Е. Ильина, канд. техн. наук А.Н. Краснощёков, канд. геогр. наук В.В. Кузнецов, канд. биол. наук Е.Ю. Кулагина, канд. педагог. наук А.В. Любишева, науч. сотр. Н.П. Матёкина, д-р биол. наук Н.В. Мищенко, Е.Л. Пронина, канд. биол. наук Р.В. Репкин, канд. биол. наук В.В. Романов, канд. биол. наук О.В. Савельев, канд. техн. наук Н.В. Селиванова, канд. хим. наук С.М. Чеснокова, канд. хим. наук Л.А. Ширкин, д-р геогр. наук Н.В. Яковенко.

Члены редакционной коллегии: чл.-корр. РАН, проф. С.А. Шоба, д.с.-х.н. Д.В. Карпова, д.г.н. Б.И. Кочуров, д.б.н. М.А. Мазиров, д.г.н. Малхазова, А.А. Мигачёв.

«Экологический атлас бассейна реки Клязьма» включает десять разделов и двадцать одну главу:

1. АДМИНИСТРАТИВНО-ТЕРРИТОРИАЛЬНОЕ УСТРОЙСТВО.

2. ИСТОРИЯ ОСВОЕНИЯ РЕГИОНА.

2.1. Общие сведения об археологических памятниках региона.

2.2. Историко-культурные памятники и исторические города.

3. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА.

Характеристика природных географических границ территории.

4. ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ И РЕСУРСЫ.

4.1. Климатические особенности региона. Температура, количество осадков, облачность, влажность воздуха, атмосферное давление, биоклиматические характеристики, такие как биологически активная температура, эквивалентно-эффективная температура, температура комфорта и индекс патогенности погоды, и другие параметры.

4.2. Особенности тектонического и геологического строения. Рассмотрены особенности строения и глубина залегания фундамента, структура осадочного чехла платформы, тектоника и геоморфология горных пород, структура и строение четвертичных и дочетвертичных отложений;

4.3. Экзогенные процессы активность экзогенных процессов в земной коре, эрозия и карст.

4.4. Минеральные ресурсы. Отражена структура и география полезных ископаемых и минеральных ресурсов бассейна.

4.5. Гидрология. В главе дается характеристика гидрографической сети и вложенным водосборным бассейнам притоков Клязьмы, сопровождающаяся соответствующим картографическим материалом; состояние гидротехнических сооружений.

4.6. Гидрогеология и водные ресурсы. Гидрогеологическое районирование и характеристики подземных вод, включая их прогнозные запасы. Также приведены характеристики притоков Клязьмы разного порядка, рекам Каменка, Содышка и Судогда.

5. БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ.

5.1. Растительный покров. Характеристики и характер использования растительных ресурсов и экосистем; география редких охраняемых видов.

5.2. Животный мир. Общая характеристика распространённых видов беспозвоночных и позвоночных животных; география редких и охраняемых видов.

6. ПОЧВЫ И ЗЕМЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ.

6.1. Почвенно-экологическое районирование бассейна. Характеристика почв и почвообразующих пород.

6.2. Почвенно-продукционный потенциал.

7. ЛАНДШАФТЫ.

7.1. Ландшафтное районирование бассейна реки Клязьма. Характеристика структурно-генетических типов ландшафтов и ландшафтных провинций.

7.2. Оценка состояния природно-антропогенных ландшафтов в бассейне малой реки на основе данных дистанционного зондирования.

8. НАСЕЛЕНИЕ И ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ ОБСТАНОВКА.

В разделе представлена демографическая и половозрастная структура населения, его плотность и демографический потенциал административных районов, входящих в бассейн Клязьмы.

9. ХОЗЯЙСТВЕННЫЙ КОМПЛЕКС И СОСТОЯНИЕ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ.

9.1. Хозяйственный комплекс. Характеристика отраслей экономики, промышленности и транспорта.

9.2. Состояние атмосферного воздуха.

9.3. Состояние поверхностных вод.

9.4. Состояние подземных вод.

9.5. Характеристика бассейнов притоков Клязьмы.

9.6. Отходы производства и потребления.

Удельные и валовые выбросы и сбросы вредных веществ в окружающую среду.

Состояние отходов производства и потребления.

9.7. Особо охраняемые природные территории.

Современное состояние системы ООПТ. Характеристика особо охраняемых природных территорий федерального и регионального значения предназначенных для сохранения биоразнообразия (Рис. 2)

10. ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ОБРАЗОВАНИЕ.



Рис. 2. Карты атласа.

Авторским коллективом рассмотрены исторические и современные аспекты экологического состояния природных и антропогенных систем бассейна реки Клязьма.

Атлас разработан в программе Microsoft Word, а карты атласа – в программе ArcGIS 9.3. Атлас сопровождается авторским наглядным картографическим материалом (Кол-во карт: 96, графиков и схем: 19) и красочно иллюстрирован авторскими фотографиями наиболее интересных объектов региона (Кол-во рис: 196). Библиографический список включает 90 источников. Общее кол-во страниц: 160.

Атлас предназначен для экологов, географов, биологов, работников природоохранных органов, студентов и школьников. Он будет полезен для широкого круга пользователей, интересующихся природой и состоянием окружающей среды.

Список литературы

Кузнецов В.В., Репкин Р.В. Хозяйственный комплекс бассейна реки Клязьма. Экология речных бассейнов: Труды 8-й Междунар. науч.-практ. конф. / Под общ. ред. проф. Т.А. Трифоновой; Владим. гос. ун-т. им. А.Г. и Н.Г. Столетовых, Владимир, 2016. – С. 79-82.

Трифонова Т.А., Добровольский Г.В., Андрианов Н.А. и др. Экологический атлас Владимирской области. Владим. гос. ун-т. 2-е изд., доп. и перераб. Владимир: Изд-во Владим. гос. ун-та, 2009. 92 с.

Mishchenko N., Permyakov O., Repkin R. Long-term experience of studying the characteristics of soil and vegetation interactions of the Klyazma river basin / Eco. Env. & Cons. Vol. 2016. 22 (4). P. 543-550.

Trifonova T.A., Repkin R.V. Demographic potential of the Klyazma River Basin – History of Development and Present State / Modern Applied Science. 2015. Vol. 9. № 2.

**ОСНОВНЫЕ ТРЕНДЫ ДИНАМИКИ БИОРАЗНООБРАЗИЯ
ПОСЛЕ ПРИРОДНЫХ И АНТРОПОГЕННЫХ «КАТАСТРОФ»
В ЕЛЬНИКАХ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ**

Н.Г. Уланова

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия,
NUlanova@mail.ru

**MAIN TRENDS OF BIODIVERSITY DYNAMICS AFTER NATURAL AND
ANTHROPOGENIC "CATASTROPHES" IN SPRUCE FORESTS OF THE
EUROPEAN PART OF RUSSIA**

N.G. Ulanova

Естественный природный механизм распада древостоя ели, как конечный этап динамики еловых фитоценозов на заключительной стадии сукцессии в европейской части России, реализуется массовыми ветровалами, пожарами или очагами сухостоя при вспышках численности короеда-типографа.

Итак, каковы причины гибели ельников за последние 15 лет? Экстремально теплые весны и лета, засухи способствуют ухудшению физиологического состояния елей, особенно если они растут на бедных сухих почвах. Возникающие пожары также губят ельники. Ослабленные деревья гибнут при массовых ветровалах. Таким образом, именно климатические факторы служат триггерным механизмом, определяющим снижение устойчивости древостоев ели и их гибели. Избыток кормовой базы на свежих ветровальных участках и в лесу при благоприятных жарких условиях весны и лета создает условия для расширения локальных очагов размножения ксилофагов (короеда-типографа) и других стволовых вредителей ели в пандемические (Маслов, 2010). В результате за 15 последних лет погибли ельники от Псковской области до Урала.

1. Интенсивность нарушения фитоценозов после природных и антропогенных катастроф. Катастрофические природные явления, вызывающие гибель ельников, создают разные по масштабу нарушения. При пожарах происходит гибель значительной части древостоя и подпологовой растительности, при этом диапазон почвенных повреждений очень велик. При массовых ветровалах происходит варьирование масштабов гибели древостоя и напочвенного покрова при незначительных нарушениях почвенного покрова (Ulanova, 2000; Уланова, 2004, 2006). При частичном сохранении древостоя и подростов на ветровалах в травяно-кустарничком ярусе (ТКЯ) происходит лишь перераспределение доминирования видов с незначительным изменением видового состава (Уланова, Чередниченко, 2012). В очагах усыхания ели при вспышках численности короеда-типографа почва и напочвенный покров практически не страдает, однако доля погибших елей изменяется от 0 до 100%. Степень нарушения экосистемы при катастрофах, ведущих к гибели ельников, и определяет скорость восстановления растительности на горельниках, ветровальниках и в очагах усыхания ели (Burton, 2008).

2. Увеличение биоразнообразия: видового богатства и структурного разнообразия. Природные и антропогенные катастрофы ведут к разной интенсивности трансформации исходных фитоценозов. В результате происходит увеличение биоразнообразия в новых сообществах (рис. 1), в очагах сухостоя ели незначительно, выше при массовых ветровалах. При полном уничтожении древостоя ели (не только погибшего) в ходе сплошной рубки происходит кардинальное изменение почвенного покрова (Дымов, 2017) и лесных сообществ в травяные и кустарниковые, что ведет к принципиальному изменению растительного покрова ельников. В новых луговых

сообществах биоразнообразие резко увеличивается за счет нелесных видов (Уланова, 2006).

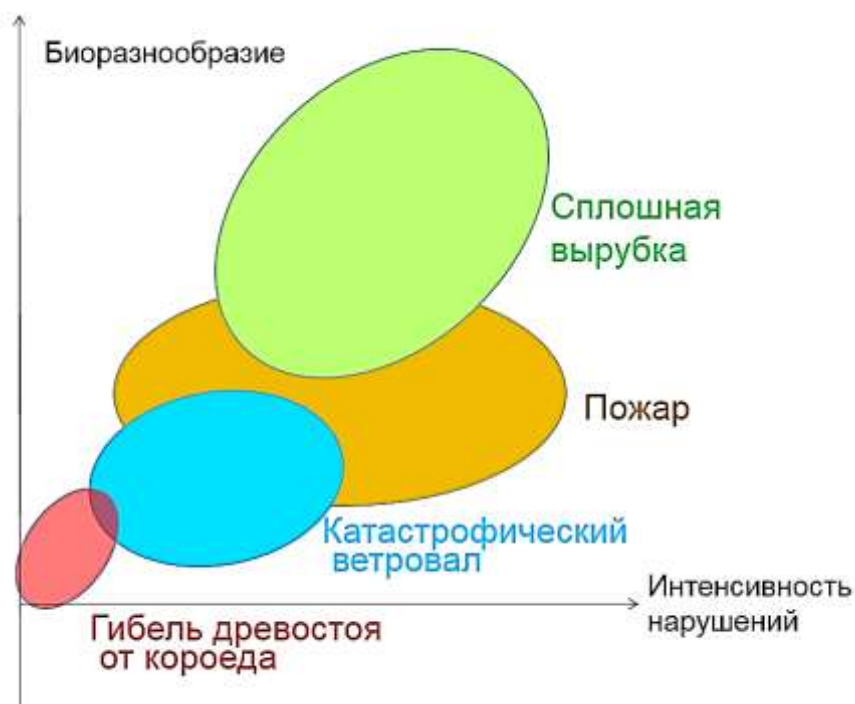


Рис. 1. Изменение биоразнообразия еловых фитоценозов при различной интенсивности нарушений древостоя, травяно-кустарничкового яруса, мохового и почвенного покрова после сплошной вырубке, массовых ветровалов и в очагах поражения короедом-типографом.

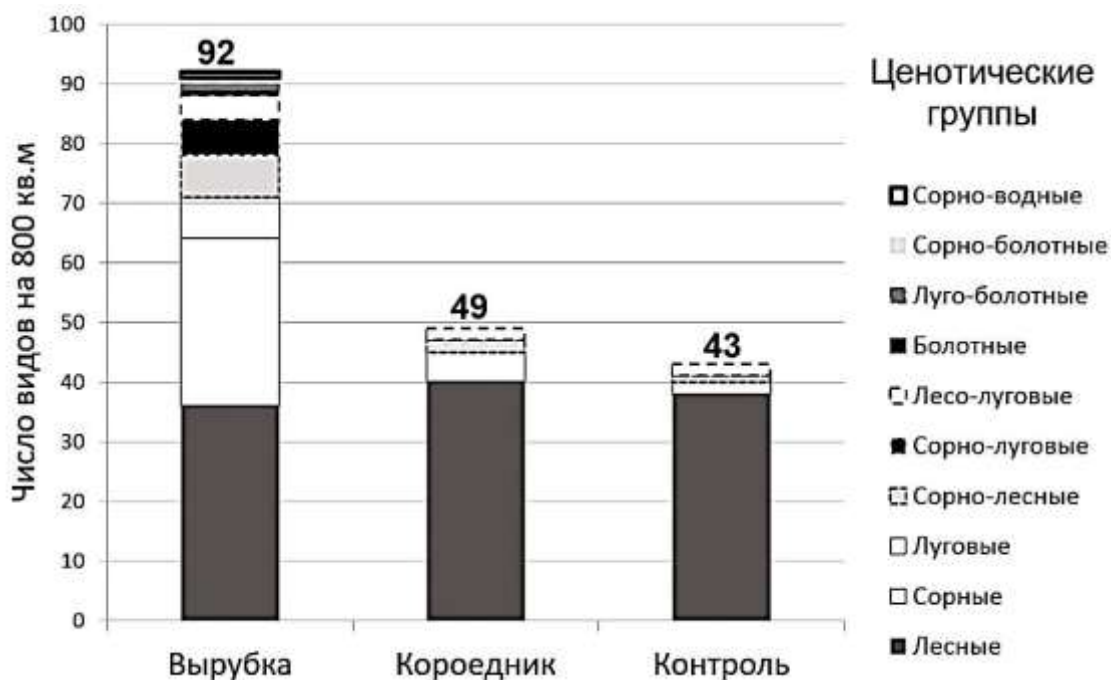


Рис. 2. Структура видового богатства травяно-кустарничкового яруса в ельнике зеленчуковом (контроль) на второй год после гибели древостоя ели при вырубке сухостоя или сохранении сухостоя (короедник).

Рассмотрим пример изменения растительности в очагах усыхания ели 2012 года в западной части Московской области (Звенигородская биостанция МГУ). В сухостойном ельнике виды сохранили свое доминирование в ТКЯ. После вырубki сухостоя по сравнению с ненарушенным ельником произошло увеличение флористического состава ТКЯ в 2 раза в результате гибели ТКЯ, нарушений мохового и почвенного покрова при вывозе древесины, сжигании рубочных остатков и последующего вселения новых видов (рис. 2). Доминирование перешло к другим видам. В результате значительных нарушений почвы возникла высокая мозаичность ТКЯ.

Ценотический спектр ТКЯ ельника после гибели ели соответствует спектру исходного леса. На второй год в ТКЯ произошло изменение встречаемости видов и вселение новых видов ценотических групп, характерных для исходного леса. Встречаемость видов мохового покрова сократилась вследствие затенения разросшейся лещиной. На вырубке увеличение числа ценотических групп в два раза вызвано внедрением видов ТКЯ и мхов, не характерных для исходного сообщества. На вырубке доля лесных видов значительно сокращена, возросла доля сорных, луговых и сорно-луговых. Фитоценоз вырубki можно отнести к лесо-луговому типу.

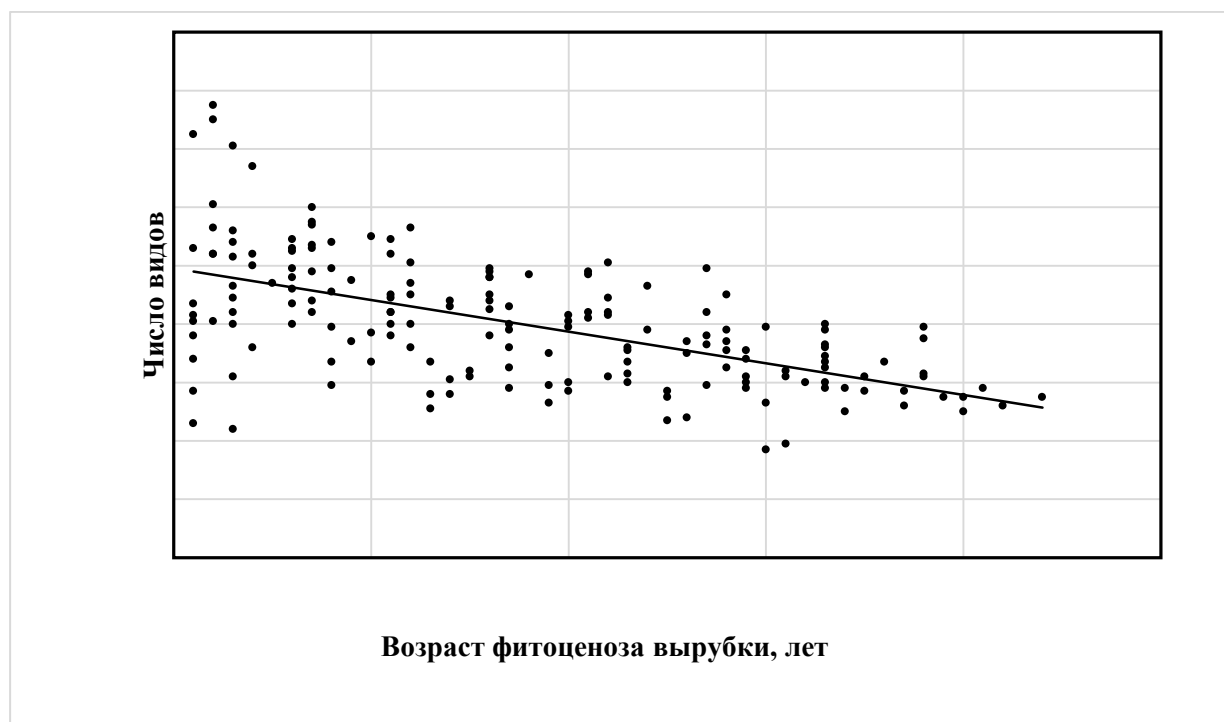


Рис. 3. Изменение видового богатства растительности после сплошной рубки в ельниках по результатам мониторинговых наблюдений за 35 лет.

Уникальные мониторинговые наблюдения в течение 35 лет на 28 постоянных площадях размером 2 га на сплошных вырубках в охранной зоне Центрально-лесного заповедника (Тверская область) позволили проанализировать динамический тренд изменения видового богатства растительности и интенсивность его варьирования по годам в течение первых 45 лет с момента вырубki коренных ельников черничных, кисличных и липняковых (рис. 3). Диапазон колебаний значений числа видов на ППП в пределах каждого возраста после вырубki оказался очень большим, что связано, вероятно, со значительными различиями флористического богатства исходных типов леса. Можно говорить лишь о тенденции уменьшения флористического богатства в процессе формирования молодого леса в среднем от 100 до 55 видов. Восстановление

лесных фитоценозов происходит к 20 годам после уничтожения исходного ельника, а к 30 годам — флористического состава.

3. Восстановительная динамика фитоценозов после катастрофических нарушений. При значительных нарушениях фитоценозов и почвы происходят сукцессии: демутации, вторичные неполночленные и квазипервичные по терминологии Т.А. Работного (1992). Изменения растительности зависят от исходного типа леса. Так, в очагах усыхания елей в Московской области в ельниках черничных, кислично-черничных флуктуации идут через рябиновый лес с подростом ели. В ельниках зеленчуковых и сложных демутация проходит через стадию липняков с кленом и подростом ели. В ельниках сложных с лещиной неполночленная вторичная сукцессия заканчивается лещинником.

Ведение лесного хозяйства в ельниках требует проведения сплошных санитарных рубок погибшего древостоя ели в случае вспышек короеда-типографа, расчистки массовых ветровалов и пожарищ. Массовое назначение сплошных рубок за последнее 10 лет привело к увеличению площади сплошных вырубок, на которых произошло образование луговых сообществ. В результате происходят вторичные сукцессии с формированием березняков или осинников, реже ельников и сосняков (Уланова, 2006; Jonášová, Prach, 2008).

Альтернативный способ ведения лесного хозяйства (сохранение погибшего древостоя и естественное возобновление леса) возможен лишь в лесах, имеющих заповедный статус. Сохранение сухостоя и ветровальных участков ельников приводит к естественному ходу лесовосстановления, сохраняя лесные фитоценозы, изменяя лишь соотношение доминирующих пород в древостое. В результате образуется смешанный древостой с широколиственными породами, который обладает повышенной устойчивостью к вредителям и болезням леса. Сложные по структуре леса замещают монокультуры ельников, что способствует восстановлению разнообразия лесов, характерных для зоны хвойно-широколиственных лесов. Именно такие естественные леса, вероятно, характерны для зоны хвойно-широколиственных лесов.

Список литературы

- Дымов А. А. Влияние сплошных рубок в бореальных лесах России на почвы (обзор) // Почвоведение. 2017. № 7. С. 787-798.
- Маслов А.Д. Короед-типограф и усыхание еловых лесов. М.: ВНИИЛМ, 2010. 138 с.
- Работнов Т.А. Фитоценология. 3-е изд. М.: Изд-во Моск. гос. ун-та. 1992. 352 с.
- Уланова Н.Г. Сравнительный анализ динамики растительности разновозрастного ельника-кисличника, массового ветровала и сплошной вырубки в том же типе леса // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2004. Т. 109, № 6. С 64-72.
- Уланова Н.Г. Восстановительная динамика растительности сплошных вырубок и массовых ветровалов в ельниках южной тайги (на примере европейской части России): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2006. 46 с.
- Уланова Н.Г., Чередниченко О.В. Механизмы сукцессий растительности сплошных ветровалов южнотаежных ельников // Известия Самарского НЦ РАН. 2012. Т. 14, № 1(5). С. 1399-1402.
- Burton P.J. The mountain pine beetle as an agent of forest disturbance. Mountain pine beetle conference proceedings // BC Journal of Ecosystems and Management. 2008. Vol. 9. № 3. P. 9-13.
- Jonášová M., Prach K. The influence of bark beetles outbreak vs. salvage logging on ground layer vegetation in Central European mountain spruce forests // Biological conservation. 2008. Vol. 141. P. 1525-1535.
- Ulanova N.G. The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review // Forest Ecology and Management. 2000. Vol. 135. № 1-3. P. 155-167.

**РАССЕЛЕНИЕ КЛЕНА ЯСЕНЕЛИСТНОГО (*ACER NEGUNDO L.*) В
ЕВРОПЕЙСКОЙ ЛЕСОСТЕПИ НА ПРИМЕРЕ НЕКОТОРЫХ
ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ПУНКТОВ БЕЛГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ И
РЕСПУБЛИКИ ТАТАРСТАН**

Е.В. Фатьянова¹, О.В. Лисицына², И.С. Антонова¹

¹Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия,
alopcurus@mail.ru, ulmaceae@mail.ru

²University of Turku, Finland, *olga.lisitsyn@gmail.com*

**ACER NEGUNDO L. SPREADING IN FOREST-STEPPE ZONE: EXAMPLES
FROM THE BELGOROD REGION AND THE REPUBLIC
OF TATARSTAN (EUROPEAN RUSSIA)
E.V. Fatianova, O.V. Lisitsyna, I.S. Antonova**

Клен ясенелистный (*Acer negundo L.*) рассматривается как инвазионный вид (в т.ч. с высокими категориями инвазионного статуса) для многих регионов Европейской России (Гельтман, 2003; Борисова, 2007а, 2007б; Крылов, 2008; Янбаев, 2009; Виноградова и др., 2010; Нотов и др., 2010; Виноградова и др., 2011; Майоров, Виноградова, 2013). Есть данные и о его натурализации на юге Сибири (Виноградова и др., 2010; Клинг и др., 2014).

В основном в литературе обсуждается натурализация *A. negundo* в лесной зоне, однако этот вид демонстрирует высокую инвазионную способность и в условиях лесостепи. Так, в Белгородской области уже предпринимаются законодательные меры по уничтожению клена ясенелистного (Распоряжение..., 2010).

Расселение видов первой и второй категорий инвазионного статуса на территориях ООПТ уже зафиксировано в публикациях. Отмечается необходимость оценки экономического ущерба и разработки методов борьбы с последствиями таких инвазий (Нотов и др., 2010).

Выявление особенностей расселения клена ясенелистного в национальном парке Нижняя Кама (Республика Татарстан) проводилось в рамках обследования растительности данной ООПТ в августе-сентябре 2016 года с целью создания геоботанической карты в масштабе 1 : 50000 (Lisitsyna, Fatianova, 2016). Для решения основных задач проекта на основании предварительной работы со спутниковыми изображениями Sentinel-2 (разрешение 20 м, синтез каналов 7-4-3, снято 2016-08-15T07:49:42.026Z, ESA Copernicus Open Access Hub) были спланированы маршруты, охватывающие разнообразие растительности национального парка (с учетом заданного масштаба карты). Для выполнения геоботанических описаний были заложены пробные площади, где отмечалось и присутствие клена ясенелистного в разных положениях в сообществе. По итогам данной работы создана предварительная карта распространения этого вида в национальном парке Нижняя Кама.

Согласно полученным данным, клен ясенелистный в условиях Нижней Камы распространяется преимущественно по сосновым лесам, представляющим собой искусственные насаждения разного возраста. В этих сообществах он присутствует в подросте во всех размерных категориях (от <0.5 м до >3 м) в разном обилии (до массового развития). В активности расселения клена ясенелистного по соснякам Нижней Камы существенную роль играет развитость сети дорог и тропинок и близость жилья.

Значительные площади в лесных участках национального парка Нижняя Кама занимают липняки. Для этой лесной формации присутствие клена ясенелистного не отмечено. По всей вероятности, под пологом липы *A. negundo* страдает от недостатка

света и конкуренции корневых систем за ресурсы почвенного питания и влаги. В насаждениях дуба черешчатого также не отмечено присутствие клена ясенелистного, но площади под этой лесной формацией заметно уступают площадям липняков. Можно предполагать, что в лесостепном Татарстане на приречных террасах сомкнутый лес из широколиственных пород в целом обеспечивает неблагоприятные условия для развития *A. negundo*.

Достаточно широко клен ясенелистный встречается в мелколиственных лесах разных участков национального парка — березняках и осинниках (подрост разного возраста).

На пойменных лугах *A. negundo* чаще обнаруживается в составе древесных и кустарниковых группировок (совместно с разными видами ив, тополем черным, вязом гладким), однако отмечен и в луговых сообществах. Именно в пойменных участках ООПТ обильно представлены плодоносящие особи в окружении потомков разного возраста.



Рис. 1. Монодоминантное сообщество клена ясенелистного на берегу р. Кама.

Было выполнено геоботаническое описание монодоминантного сообщества клена ясенелистного, заместившего естественную растительность на берегу Камы (рис 1). Древесный ярус здесь представлен кленом ясенелистным со средней высотой 17м

(максимальная 18 м) и диаметром 25.5 см (максимальный 44.9 см), с отдельными особями вяза гладкого (высота 17 м, диаметр 24.8 см) и тополя черного. Тополь здесь имеет высоту 23 м и диаметр 126.7 см, однако не образует сомкнутого полога. Деревья старовозрастные, часть из них отмирает (присутствует сухостой). В подросте отмечается исключительно *A. negundo* разной высоты и возраста, подросток не выражен (отмечено единичное присутствие розы майской). Напочвенный покров представлен сплошным ковром из проростков клена ясенелистного с отдельными мертвопокровными участками. Кроме него отмечены лишь будра плющевидная, ежевика и крапива двудомная (с проективными покрытиями 1% и менее).

Еще одно сообщество с резким преобладанием в составе древесного яруса клена ясенелистного отмечено у берега одной из протоков в пойме Камы. В ближайших окрестностях основной вид в группировках древесных растений — ива белая.

Аналогичная картина была описана в охранный зоне заповедника Белогорье (участок Лес на Ворскле). Здесь этот инвазионный вид замещает ивы белую, ломкую и трехтычинковую на приустьевом валу притоков р. Ворскла. Сообщества с резким преобладанием клена ясенелистного были описаны в 2011 году в рамках исследования биологии и экологии этого инвазионного вида (Ефимова, Антонова, 2012). Кроме того, *A. negundo* активно внедряется в заросли тростника и рогоза широколистного на прибрежных мелководьях р. Ворскла, пересыхающих в летний сезон. Здесь он формирует максимальные годовые приросты (до 1.5 м и более) в иматурном и виргинильном возрастных состояниях.

Пойменный лес с доминированием клена ясенелистного описан также на Москве-реке (Виноградова и др., 2010), у р. Ворона в Тамбовской области (Емельянов, Фролова, 2011). Способность *A. negundo* к захвату территорий и вытеснению местных видов временно затопляемых приречных лесов отмечается и европейскими исследователями (Künstler 1999; Mędrzycki, 2011). М.В. Костина с соавторами приводят данные о насаждениях с преобладанием клена ясенелистного в разных ярусах во внутривосковых насаждениях многих районов Москвы (Костина и др., 2013).

В заключение можно отметить, что анализ распространения клена ясенелистного в исследованных районах лесостепной зоны дает предварительную картину современного состояния и основания для целевых обследований.

Клену ясенелистному посвящено много работ, и все же остается недооцененность проблемы его внедрения в сообщества, особенно на территории ООПТ, где необходимо предпринимать административные меры по борьбе с ним.

Список литературы

- Борисова Е.А. Адвентивная флора Ивановской области. Иваново, 2007а. 188 с.
- Борисова Е.А. Инвазионные виды во флоре Верхневолжья // Актуальные вопросы изучения флоры Верхневолжья: Материалы региональной научной конференции. Иваново, 2007б. С. 14–20.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Нотов А.А. Черная книга флоры Тверской области: чужеродные виды растений в экосистемах Тверского региона. М., 2011. 292 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М., 2010. 512 с.
- Гельтман Д.В. Понятие «инвазивный вид» и необходимость изучения этого явления // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ: Материалы научной конференции. М., 2003. С. 35–36.
- Емельянов А.В., Фролова С.В. Клен ясенелистный (*Acer negundo* L.) в прибрежных фитоценозах р. Ворона // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 2. С. 40–43.
- Ефимова И.В., Антонова И.С. Развитие однолетних проростков *Acer negundo* L. в разных климатических и экологических условиях // Вестник СПбГУ. Серия 3. 2012. Вып. 3. С. 31–37.

Клинг А.П., Кумпан В.Н., Гайвас А.А. Средства борьбы с кленом ясенелистным в садах и парках в условиях Западной Сибири // Плодоводство и ягодоводство России. Т. 39. М., 2014. С. 105-109.

Костина М.В., Минькова Н.О., Ясинская О.И. О биологии клена ясенелистного в зеленых насаждениях Москвы // Российский журнал биологических инвазий. 2013. № 4. С. 32-43.

Крылов А.В. Адвентивный компонент флоры Калужской области: динамика и натурализация видов: Дис. ... канд. биол. наук. М., 2008. 208 с.

Майоров С.Р., Виноградова Ю.К. Натурализация растений в ботанических садах г. Москвы // Вестник Удмуртского университета. Биология. Науки о Земле. 2013. Вып. 2. С. 12-16.

Нотов А.А., Виноградова Ю.К., Майоров С.Р. О проблеме разработки и ведения региональных черных книг // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 4. С. 54-68.

Янбаев Р.Ю. О ходе естественного возобновления клена ясенелистного // Аграрная Россия. 2009. № S2. С. 51-52.

Künstler P. The role of *Acer negundo* L. in the structure of floodplain forests in the middle course of the Vistula river // Proceedings of the 5th International Conference on the Ecology of the Invasive Alien Plants 13–16 October 1999. La Maddalena, Sardinia, Italy. P. 77.

Распоряжение от 09 июня 2010 года № 419-Р «Об уничтожении ясенелистного (американского) клена на территории Губкинского городского округа», <http://docs.pravo.ru/document/view/15472278/12379106/>.

ESA Copernicus Open Access Hub, <https://scihub.copernicus.eu>.

Lisitsyna O.V., Fatianova E.V. Explanatory note to the geobotanical map (scale 1:50 000) of Nizhnyaya Kama National Park (republic of Tatarstan, Russia) / Отчет о научно-исследовательской работе по составлению карты растительности М: 1:50 000 на территорию Национального парка "Нижняя Кама". 2016 г. 55 с. DOI: 10.13140/RG.2.2.17870.25925.

Mędrzycki P. *Acer negundo* // NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet. 2011. From: Online Database of the European Network on Invasive Alien Species – NOBANIS www.nobanis.org, last of access 13/06/2017.

TAXONOMIC AND ECOLOGICAL NOTES ON *AMORPHOPHALLUS* SECT. *RHAPHIOPHALLUS* FROM MAHARASHTRA, INDIA

A. Chaturvedi, J.V. Gadpayale, S.R. Somkuwar

Department of Botany RTM Nagpur University, Nagpur, India S. N. Mor Arts, Commerce & Smt. G. D. Saraf Science College, Tumsar Dist.- Bhandara (M. S.), India. Dr. Ambedkar College, Nagpur, India
alka.chaturvedi@gmail.com

In India the genus *Amorphophallus* is represented by 3 sections, viz. *Candarum* Engl., *Conophallus* (Schott) Engl. and *Rhaphiophallus* (Schott) Engl. *Amorphophallus* sect. *Rhaphiophallus* (Schott) Engl., the largest section of the genus in India, and characterized by having a staminodial zone between the male and female zones on the spadix. Flora of Maharashtra [2005], a publication of Botanical survey of India reported three species *A. bulbifer*, *A. commutatus* and *A. paeonifolius* var. *campanulatus*. Jalil et al [2011], while making the revision of flora of India, described only three species and one variety from Maharashtra *A. konkanensis*, *A. margaritifera* and *A. sylvaticus*, *A. mysorensis* var. *bhandarensis*. In recent years few more species of this section have been reported from various parts of the state. Taxonomically and botanically it is one of the most difficult genera of the family due to various reasons including the timing of emergence of inflorescences in leafless state and their relatively short active period of existence. Many of the species are fragmentary in distribution with small population making them relatively rare and endangered. Some are considered as economically important hence are also in cultivation.

This paper is an attempt to give a detailed account of taxonomy and ecology of *Amorphophallus* sect. *Rhaphiophallus* from Maharashtra, India.

Amorphophallus sect. **Rhaphiophallus** (Schott) Engl., Pflanzenr. IV. 23C (Heft 48):103 (1911). *Hydrosme* sect. *Rhaphiophallus* (Schott) Engl., Bot. Jahrb. Syst. 15: 458 (1892). (*Rhaphiophallus* Schott, Gen. Aroid. t. 27. 1858). *Amorphophallus* sect. *Synantherias* (Schott) Engl., Pflanzenr. IV. 23C (Heft 48): 102 (1911). (*Synantherias* Schott, Gen. Aroid. t. 28. 1858).

Tuberous herbs. Leaves solitary; petiole long, cylindrical; usually conspicuously and variously mottled, sheath very short. Lamina trichotomously decomposed; leaflets oblong-elliptic to linear, tip acuminate or acute, base decurrent or not; venation reticulate with primary lateral veins pinnate; secondary lateral veins united below the margin forming a sub-marginal collective vein. Inflorescence solitary; flowering without leaves, peduncle long; spathe variously shaped and coloured, ultimately deciduous. Spadix usually stipitate; differentiated into a basal female zone, a sterile staminodial zone above which may be naked or bear sterile or neuter flowers, a male zone, and a terminal appendix. Appendix usually prominent, barren without differentiated sterile structures, rarely with sterile structures, or reduced to a stub; erect, sometimes horizontal, rarely pendent, very variable in shape. Female flowers usually crowded, spirally or sub-spirally arranged, ovary 1-4-locular, ovules anatropous or semi-anatropous, 1 per locule; style absent, short or long; stigma variously shaped; male flowers 1-6-androus, stamens free or sometimes connate, dehiscence by apical pores or slits. Inflorescence more or less cylindrical. Berries, 1 to 4-seeded. Seeds ellipsoid, non-endospermous.

Key to the Indian species of *Amorphophallus* sect. *Rhaphiophallus*

1. Spadix without a naked appendix; neuter flowers between female and male zones large, elongate-obovoid, cream-coloured. *A. margaritifera*
 - Spadix with a naked appendix; neuter flowers between female and male zones spherical, rhomboid, rounded, or short, stout-echinate, cream, dark pinkish, purplish, brownish red, or greenish. 2
2. Spadix appendix very long, 16-25 cm long, cylindrical, tapering to the tip, pendent; female flowers with stigma having 3-5 stout echinate lobes. *A. smithsonianus*
 - Spadix appendix medium-sized, to 7.5-20 cm long or very short (less than 4 cm), cylindrical, tapering to the tip, erect; female flowers with stigma without prominent echinate lobes. 3
3. Neuter flowers short, stout, subulate and greenish; spadix appendix stalked, very short, c. 2 cm long, with irregularly formed sterile structures (resembling rudimentary male or female flowers); male flowers with long projected connectives (rarely staminodial zone and spadix appendix lacking). *A. longiconnectivus*
 - Neuter flowers rhomboid, obovoid or oblong-gibbous or globose; spadix appendix sessile, barren; male flowers without projecting connectives. 4
4. Spathe shorter than spadix appendix. 5
 - Spathe longer than spadix appendix. 6
5. Neuter flowers oblong-gibbous, pinkish; stigma 2-lobed with irregular small warts at maturity; male flowers sparsely arranged in groups of 2-5; spadix appendix pale brownish yellow. *A. sylvaticus*
 - Neuter flowers rhomboid, slightly convex, whitish or faintly purplish or dark purple; stigma 3-lobed, without irregular small warts at maturity; male flowers arranged loosely (especially at base), not in groups; spadix appendix dirty olive green or dark purple. *A. konkanensis*
6. Spathe differentiated into a basal convolute tube and an upper limb separated by a distinct shallow constriction, tip shortly acuminate; barren naked zone present between pistillate and staminodial zones; spadix appendix cylindrical, apex rounded. *A. bonaccordensis*
 - Spathe not differentiated into a tube and limb; naked barren zone between pistillate and staminodial zones absent; spadix appendix cylindrical, tapering to tip. 7
7. Spathe fully convolute into a tube, limb not differentiated or indistinct; stigma sessile. *A. mysorensis*
 - Spathe basally convolute and tubular at early stage, completely opens throughout and become boat-shaped at maturity; stigma very shortstyled. *A. hohenackeri*

References

- Bogner J., Mayo, S.J., Sivadasan, M. New species and changing concepts in *Amorphophallus* // Aroideana. 1985. V. 8(1). P. 14-25.
- Engler A. Araceae-Lasioideae // Das Pflanzenreich. 1911. V. 48 (IV. 23 C). Wilhelm Engelmann, Leipzig. P. 1-130.

- Fischer C.E.C. Araceae // Gamble, J.S., Flora of the Presidency of Madras. Adlard & Son Ltd., London, 1931. P. 1106-1107.
- Hettterscheid W.L.A., de Sarker D. Notes on the Genus *Amorphophallus* (Araceae) - 7. *Amorphophallus* (*Plesmonium*) *margaritifera* (Roxb.) Kunth in Profile // Aroideana. 1996. V. 19. P. 132-138.
- Hettterscheid W.L.A., Ittenbach S. Everything you always wanted to know about *Amorphophallus*, but were afraid to stick your nose into! // Aroideana. 1996. V. 19. P. 7-131.
- Hettterscheid W.L.A., Yadav S.R., Patil K.S. Notes on the genus *Amorphophallus* (Araceae) - 5. *Amorphophallus konkanensis*, a new species from India, and taxonomic reflections on *Amorphophallus* section *Rhaphiophallus* // Blumea. 1994. V. 39. P. 289-294.
- Hooker J.D. *Amorphophallus* // In: Hooker, J.D., Flora of British India, Vol. 6. L. Reeve & Co. Ltd., London, 1983. P. 513-519.
- Jaleel V. Abdul , M. Sivadasan I, Ahmed H. Alfarhan I, Jacob Thomas, A. A. Alatar. Revision Of *Amorphophallus Blume Ex Decne. Sect. Rhaphiophallus* (Schott) Engl. (Araceae) // In India Bangladesh J. Plant Taxon. 2011. V. 18(1). P. 1-26.
- Magtoto L.M., Mones D.G., Ballada K.A., Austria C.M., Dizon R.M., Alanguí W.V., Reginaldo A.A., Galvan W.M., Dizon K.T., Hettterscheid W.L.A. *Amorphophallus adamsensis* (Araceae), a new species from Ilocos Norte, Philippines // Blumea. 2013. V. 58. P. 267-270.
- Mayo S.J., Bogner J., Boyce P.C. *Amorphophallus* // In: The genera of Araceae. Royal Botanic Gardens, Kew, 1997. P. 235-239.
- Sedayu A., Eurlings M.C.M., Gravendeel B., Hettterscheid W.L.A. Morphological character evolution of *Amorphophallus* (Araceae) based on a combined phylogenetic analysis of trnL, rbcL and LEAFY second intron sequences // Botanical Studies. 2010. V. 51. P. 473-490.
- Sivadasan M. 1986. *Amorphophallus nicolsonianus* (Araceae), a new species from India // Pl. Syst. Evol. 1983. V. 153. P. 165-170.
- Sivadasan M. 1989. *Amorphophallus smithsonianus* (Araceae), a new species from India and a note on A. sect. Synantherias // Willdenowia. 1989. V. 18. P. 435-440.
- Sivadasan M., Abdul Jaleel V. Rediscovery of *Amorphophallus longistylus* (Araceae), a little known rare endemic species from Middle Andaman, India // Rheedeana. 1998a. V. 8(1). P. 103-106.
- Sivadasan M., Abdul Jaleel V. Rediscovery of *Amorphophallus longiconnectivus* Bogner, a little known rare endemic species of Araceae // Rheedeana. 1998b. V. 8(2). P. 243-247.
- Sivadasan M., Abdul Jaleel V. Rediscovery of *Amorphophallus carnosus* (Araceae), a rare and narrow endemic species from South Andaman, India // Rheedeana. 2000a. V. 10(1). P. 63-67.
- Sivadasan, M., Abdul Jaleel V. *Amorphophallus hirsutus* Teysm. et Binn. (Araceae): A new report from India // Rheedeana. 2000b. V. 10(2). P. 143-147.

THE ROLE OF REPRODUCTIVE BIOLOGY IN BIODIVERSITY CONSERVATION

S.V.S. Chauhan, Seema Chauhan

Academy of Life Sciences, India, svsc071241@gmail.com

In Article 2, Convention of Biological Diversity, United Nations has defined Biodiversity as "Biological diversity means the variability among living organisms from sources including inter-alia, terrestrial, marine and other aquatic ecosystems and the diversity within species, between species and of ecosystem."

The biodiversity hotspot concept was defined in 1988 and most important areas for conserving biodiversity were marked. Both *in situ* and *ex situ* strategies have been proposed and implemented for conservation of plant resources. Reproduction is vital for evolution and survival. Reproductive biology plays an important role in biodiversity conservation and is the key in achieving the required conservation.

Plant resources are depleting globally at an alarming rate and a number of economically and medicinally important plant species will soon be extinct. In the last few decades over-exploitation of forest resources has led to species loss. Studies on reproductive

biology, an important interdisciplinary area of plant species, are essential to understand the situation and survival of the species. Reproductive biology has been an active area of research, particularly in the fields of evolutionary biology, embryology, physiology and biochemistry. A systematic study of reproductive biology of any particular species requires collection of comprehensive data on phenology, floral morphology, pollination ecology, breeding system, pollen-pistil interaction, fruit and seed set and their dispersal and seed germination and seedling recruitment. For successful fruit and seed formation plant – pollinator-interaction is also prerequisite.

For biodiversity conservation, study of reproductive biology can provide important paradigms. Such studies would provide to be fruitful in planning various programmes specific to different habitats. Studies in reproductive biology will also help in developing strategies to preserve the genetic potential of rare species and are crucial for restoration and reintroduction. Thus, reproductive biology studies have to be fully utilized in all projects dealing with conservation of biodiversity.

УЧЕБНО-ОПЫТНЫЕ УЧАСТКИ ПЕДАГОГИЧЕСКИХ ВУЗОВ КАК ОБЪЕКТЫ СОХРАНЕНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ

Е.В. Черняева, В.П. Викторов, С.К. Пятунина, Н.М. Ключникова

Московский педагогический государственный университет, Москва, Россия
katinsad@gmail.com, vpviktorov@mail.ru, botanika5@mail.ru, kluchnikov@yandex.ru

TRAINING AND EXPERIMENTAL PLOTS OF PEDAGOGICAL HIGHER EDUCATION INSTITUTIONS AS OBJECTS OF BIODIVERSITY CONSERVATION

E.V.Chernjaeva, V.P. Victorov, S.K. Pjatunina, N.M. Kluchnikova

В настоящее время ботанические сады и дендрарии университетов РФ представляют собой крупные коллекции растений, целью создания которых является выполнение научно-исследовательских, эколого-просветительских, образовательных, учебно-методических, эстетических задач. При этом, в силу сложившейся общемировой практики, все осуществляемые функции направлены на приоритетную цель – сохранение биоразнообразия; сконцентрировать усилия на предотвращении дальнейшей деградации окружающей среды, формировать общественное понимание ценности растительного разнообразия и угроз, которым оно подвергается, предпринимать практические меры для сохранения и улучшения состояния окружающей среды, пропагандировать и обеспечивать долгосрочное использование природных ресурсов нынешними и будущими поколениями (Алдоница и др., 2006).

Площадь университетских садов, дендропарков в РФ варьирует от 1,6 га до 367 га, количество культивируемых таксонов в коллекциях открытого грунта от 280 до 1500. Традиционно ботанические сады при образовательных учреждениях содержат следующие отделы: природной флоры, дендрарий, систематики растений, геоботаники, декоративных растений, биотехнологии. На них студенты получают первичные навыки интродукционных работ (Викторов, Черняева, 2013). На базе собранной коллекции растений осуществляется учебная, научная, научно-производственная, научно-просветительская и популяризаторская работы в области биологии, ботаники, декоративного садоводства и цветоводства. Студенты изучают декоративные свойства культурных растений, осуществляется отбор наиболее перспективных интродуцентов, а также дикорастущие растения местной флоры (в том числе редкие и охраняемые) с целью их сохранения и увеличения численности. На учебно-опытных участках осуществляются эксперименты по введению в культуру декоративных растений

местной флоры и использованию их в городском озеленении, разрабатываются методы ухода и технологии размножения для декоративных дикорастущих видов и перспективных интродуцентов. В ботаническом саду Тверского государственного университета список разделов и экспозиций значительно шире, включает экспозиции видов Красной книги («Живая Красная книга») Валдайской возвышенности, редких и исчезающих видов природной флоры Тверской области (Алдони́на и др., 2006). Таким образом, учебно-опытные базы высших учебных заведений обогащают генофонд и увеличивают ее биоресурсный потенциал путем интродукции растений. По мнению ряда исследователей повышение биологического разнообразия естественных и искусственных фитоценозов возможно через интродукцию растений (Мамаев, Махнев, 1996; Буданцев, 1999; и др.).

До 2008 года МПГУ не располагал собственной городской учебно-научной базой для проведения сезонных практик и практических занятий по ботанике, ландшафтному дизайну, декоративному садоводству и сельскому хозяйству, что очень важно при компетентностном подходе при подготовке учителя (Пятунина и др., 2014; 2016). Учебно-опытный участок кафедры ботаники МПГУ был заложен в 2008 г. на земельном участке при Институте биологии и химии на ул. Кибальчича, 6. Общая площадь территории при учебных корпусах составляет 1,2 га, из них 28% территории (0,33га) пригодны для создания зеленых насаждений. Предпроектное обследование выявило некоторые особенности территории, которые были учтены в проекте:

- наличие участков, защищенных зданиями и зелеными насаждениями от непосредственного воздействия крупных городских магистралей, ветров, резких перепадов температуры воздуха;

- относительно благополучное состояние почв, однако, требующее проведения агротехнических мероприятий по повышению их плодородия и восстановлению микрофлоры;

- сильная затененность;

Для закладки учебно-опытного участка была выбрана наиболее освещенная площадка правильной прямоугольной формы площадью 650м², с перспективой дальнейшего развития, увеличения его территории и расширения коллекции. По периметру выдела произрастают 60-летние липы, создающие барьер негативному воздействию городских магистралей и образующие зоны мозаичного затенения. Небольшая площадка, заведомо не достаточная для размещения крупной коллекции, была спланирована с привлечением приемов ландшафтного дизайна, что позволило разместить на учебно-опытном участке наибольшее количество особей. Виды, требовательные к определенным условиям обитания, рекомендуется объединять в «интродукционные пятна» (Карпун, 2004), то есть находить или искусственно создавать на определенном участке территории условия, подходящие для нескольких видов одновременно. Проект, выполненный старшим преподавателем кафедры ботаники, кандидатом биологических наук Е. В. Черняевой, включающий пейзажную и регулярную части, коллекции первоцветов, кустарников и декоративных травянистых многолетников, опытные площадки и тематические экспозиции, учитывает особенности естественной инсоляции, увлажнения, рельефа различных уголков территории. К настоящему времени интродукционный эксперимент по созданию живой коллекции растений в условиях городской среды привел к созданию насаждений из 141 вида, объединенных в группы по требованиям к условиям произрастания и включает первоцветы (56 видов и культиваров), кустарники (24 вида), травянистые многолетники (38 видов), скальную флору (23 вида). Работы по благоустройству и растительному оформлению участка выполнялись силами студентов и преподавателей кафедры. Организация специальных коллекций и экспозиций осуществляется по принципам:

экологическому (растения скальных местообитаний, лесные растения), прикладному (красильные и др. виды), образовательному – объекты, которые активно используются в обучающей деятельности.

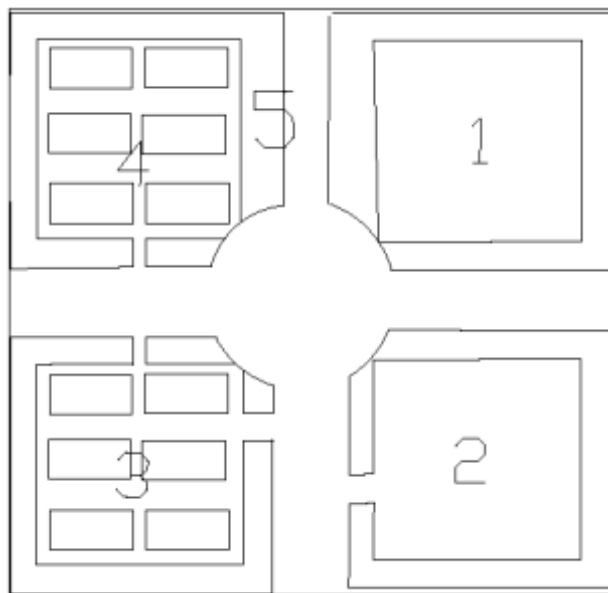


Рис. 1. Регулярный партер. Действующие миниэкспозиции: 1- «Современная систематика растений», 2- «Высокотравная прерия», 3- «Почвопокровные растения», 4- резервная площадка, 5- «Цветник из дикорастущих многолетников средней полосы РФ»

Регулярная часть сада представляет собой комплекс площадок для размещения сменных миниэкспозиций (рис. 1). Она имеет вид классического регулярного партера размером 15x15 м. Внутренние квадраты размером 2,7 x 2,7 м предоставлены для размещения тематических миниэкспозиций. Экспозиция «Высокотравная прерия» создана в 2016 году и включает 14 видов 5-ти семейств, характерных для североамериканских прерий. Растения, в том числе редкие, малораспространенные в культуре виды, размещены с учетом их высоты, сроков цветения, длительности вегетации и общей декоративности.

Экспозиция «Современная систематика растений» визуализирует сложный общебиологический вопрос, а именно систематическое положение таксономических групп в современной классификации покрытосемянных растений по системе APG (Angiosperm Phylogeny Group). Экспозиция выстроена по принципу таблицы и демонстрирует произошедшие революционные изменения в систематике растений. Принципы размещения растений в соответствии с приемами ландшафтного дизайна могут быть использованы для реконструкции существующих систематических коллекций.

Расположенный в центре московского мегаполиса, сад подвержен всем видам негативного воздействия городской среды. Восстановление естественного плодородия городской почвы (урбанозема) путем бережной культивации, внесения листового компоста, посевом сидератов и сохранения листового опада деревьев, заняло 5-7 лет. В результате этих мероприятий под кронами лип произошло восстановление естественной подстилки, что позволило сформировать коллекцию первоцветов, часть из которых к настоящему времени активно распространяется за пределы участка самосевом (хохлатка, сцилла, чистяк и др.).

В экспозиции «Цветник из многолетников средней полосы РФ» собраны декоративные сорта вейника, гравилатов, василистников, сныти, полыни, нивяника,

купальницы, колокольчиков, черноголовки, синеголовника и других аборигенных видов.

В пейзажной части участка силами студентов-практикантов и дипломников создана экспозиция скальной флоры, включающая петрофиты, редкие и исчезающие виды.

Тематические композиции раскрывают различные аспекты систематики, биогеографии и экологии растений, фитоценологии, интродукции, селекции, ландшафтного строительства и озеленения (Черняева, Викторов, 2014). На базе учебно-опытного участка студенты университета выполняют курсовые и выпускные квалификационные работы (Черняева и др., 2016; Овчинникова и др., 2016) работы, проходят практику по ботанике, интродукции, ландшафтному дизайну, физиологии и экологии растений, проводят экскурсии и открытые уроки для школьников. На участке применены инновационные ресурсосберегающие технологии полива растений, награжденные Национальной экологической премией 2013 года. В саду гнездятся птицы, которых привлекают обилие зелени и небольшой декоративный водоем.

К настоящему времени учебно-опытный участок является устойчивым искусственным экотопом, расположенным в неблагоприятных условиях городской среды и пригодным для проведения интродукционных экспериментов. Принимая во внимание материалы I Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, прошедшей 25-27 марта 2016 г. в г. Чебоксары, в Чебоксарском филиале Главного ботанического сада РАН, учебно-опытный участок на ул. Кибальчича можно считать практическим вкладом МПГУ в формирование системы университетских садов, выполняющих функцию сохранения биоразнообразия.

Список литературы

- Адолина Н.П. и др.* Ботанические сады и дендрологические парки высших учебных заведений Министерства образования и науки Российской Федерации // *Hortusbotanicus*, 2006, <https://cyberleninka.ru/article/n/botanicheskie-sady-i-dendrologicheskie-parki-vysshih-uchebnyh-zavedeniya>
- Буданцев Л.Ю.* Биологическое разнообразие растительного мира, разные аспекты одна задача // Биологическое разнообразие. Интродукция растений. Материалы II Международной научной конференции, СПб., 1999.- С. 12-14.
- Викторов В.П., Черняева Е.В.* Интродукция растений Учебное пособие. М.: Прометей, 2013. 152с.
- Карпун Ю.Н.* Основы интродукции // *Hortusbotanicus*. 2004. P.17-32.
- Мамаев С.А., Махнев А.К.* Проблемы биологического разнообразия и его поддержания в лесных экосистемах // *Лесоведение*. 1996. № 3. С. 3-10.
- Овчинникова Е.Г., Черняева Е.В., Ранджсинкар Г.К., Викторов В.П.* Моделирование видового состава почвопокровных растений в фитогенных полях деревьев // Современные концепции экологии биосистем и их роль в решении проблем сохранения природы и природопользования материалы Всероссийской (с международным участием) научной школы-конференции, посвященной 115-летию со дня рождения А. А. Уранова. Пенза, 2016. С. 328-330.
- Пятунина С.К., Викторов В.П., Ключникова Н.М.* Подготовка учителя – предметника в соответствии с профессиональным стандартом педагога // Труды IX Международной конференции по экологической морфологии растений, посвященной памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых. М.: МПГУ, 2014. С. 384-388.
- Пятунина С.К., Викторов В.П., Ключникова Н.М.* Реализация компетентностного подхода в преподавании ботаники // Современные концепции экологии биосистем и их роль в решении проблем сохранения природы и природопользования материалы Всероссийской (с международным участием) научной школы-конференции, посвященной 115-летию со дня рождения А. А. Уранова. Пенза, 2016. С. 476-478.

Черняева Е.В., Викторов В.П. Основы ландшафтного проектирования и строительства. Учебное пособие. М.: МПГУ, 2014. 220с.

Черняева Е.В., Викторов В.П., Овчинникова Е.А. Формирование коллекции почвопокровных видов на учебно-опытном участке кафедры ботаники МПГУ//Труды IX Международной конференции по экологической морфологии растений, посвященной памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых. М.: МПГУ, 2014. С. 454-456.

АКТУАЛЬНОСТЬ ИДЕЙ АРИСТОТЕЛЯ НА СОВРЕМЕННОМ ЭТАПЕ ИЗУЧЕНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ

К.И. Шоренко

Карадагская научная станция им. Т.И. Вяземского – природный заповедник РАН,
Феодосия, Россия, *k_shorenko@mail.ru*

THE ACTUALITY OF ARISTOTLE'S IDEAS AT THE PRESENT STAGE OF THE STUDY OF BIODIVERSITY

K.I. Shorenko

Современная традиция изучения разнообразия живых организмов восходит к древнегреческой (эллинистической) философской мысли, идущей от Платона и Аристотеля, рассматриваемой современными биологами с позиций К. Линнея и Ч. Дарвина через призму синтетической теории эволюции (Павлинов, Любарский, 2011) и научного редукционизма (Любищев, 1977). Применительно к таксономии это может быть сведено к вычленению «видов», распознаваемых только узким специалистом-практиком, их описавшим. Для того, чтобы «увидеть» ранее описанный вид, другому специалисту (даже по близкой группе организмов) придется рассуждать и понимать данные сущности только таким образом, как их видел автор данных описаний. На протяжении нескольких столетий систематики морфологи использовали именно такой способ определения, экстраполируя доступно видимые признаки отдельно взятой особи или группы организмов на все возможное многообразие вида. Сегодня систематики активно используют данные репродуктивной биологии и молекулярно-генетического анализа, которые могут противоречить устоявшейся морфологической традиции. В связи с этим возникает закономерный вопрос таксономического веса данных, полученных разными методами для их встраивания в имеющуюся систему. Для обнаружения истины необходимо обратиться к истокам систематики. Исходя из дошедшего до нас наследия Аристотеля (Аристотель, 2006) мы можем утверждать, что именно он является отцом научной биологической систематики. При этом кроме материальной причины существования многообразия мира, определяющейся вопросом «*то, из чего*», он выделял еще три типа причин: 1. движущую, 2. формальную и 3. целевую. Их познание определяется ответами на вопросы: 1. «*то, откуда*», 2. «*то, что*» и 3. «*то, ради чего*», соответственно. Очевидно, что указанные четыре вопроса не являются отдельными, а формируются в две логические пары. Ответы на вопросы «*то, что*» и «*то, из чего*» объясняют форму сущности; ответы на вопросы «*то, откуда*» и «*то, ради чего*» объясняют её суть. Понятие сущности Аристотель определяет как «... *то, что существует в первую очередь и дано не как некоторое специальное бытие, но как бытие в непосредственности своей*», т.е. сущность есть конечная реальность. Таковую реальность можно соотнести с биологическим видом (Любищев, 2005). Применительно к систематике на вопрос «*то, что*» отвечает **классическая таксономия**. Примером такого ответа может быть любое видовое название животного или растения. В некоторых случаях, когда точно установить видовую принадлежность невозможно, ответ может быть не полным, и включать только название рода, семейства, отряда/порядка и т.д. Это формальный подход к проблеме, но для

множества ботаников-флористов и зоологов-фаунистов он является главной целью исследования. Аристотель, очевидно, смотрел глубже – его вопрос *«то, из чего»* применительно к биологическому виду подразумевает его структуру (Эпштейн, 1999). Действительно, общеизвестно, что вид имеет многообразие внутривидовых форм, подвидов, географических рас и т.п. (Вавилов, 1931). С позиции аристотелевской философии познание вида возможно путём описания всех его внутривидовых таксонов и выяснения их взаимоотношений (связей) друг с другом. Этот раздел уже входит в задачи *микросистематики*. Следующий «движущий» вопрос – *«то, откуда»* применительно к задачам систематики можно рассматривать в дуализме – с позиции географии и биологии. Нам видится очевидным, что глубинное изучение данного пласта знания о виде относится к задачам современной *филогеографии*. И, наконец, самый сложный вопрос – *«то, ради чего»*. Ответ предполагает очевидное целеполагание сущности (вида). Существует распространенное мнение о том, что *«...наука не может допускать существования реальных целеполагающих агентов!»*, и в то же время *«Мы, человеческие существа, несомненно, являемся целеполагающими агентами»* (Любищев, 2005: 270). Здесь наблюдается очевидное логическое противоречие и интерес к телеономии сегодня растёт (Нигматулин, 2012). Как нам видится, верный ответ находится в ведении экологии и особенно *системной биологии*. Её зарождение в России тесно связано с именами К.М. Бэра, В.Н. Беклемишева, Н.И. Вавилова, И.И. Шмальгаузена и В.И. Вернадского. Прежде всего, эта дисциплина исходит из применения к биологическим объектам (организмам, видам, популяциям, экосистемам и пр.) пяти принципов теории систем: целостности, иерархичности строения, структуризации, множественности и системности (Эпштейн, 1999). Не останавливаясь подробно на каждом, отметим, что все эти принципы объективно могут быть положены в основу глубинного понимания природы биологического вида. Однако, вернемся к целеполаганию – сегодня некоторые авторы, оперируя системной концепцией В.И. Вернадского – Дж. Лавлока, приходят к выводу о том, что *«цели организма и популяции наглядно конечны»* и выражены в стремлении *«к самосохранению, а еще точнее – к самосохранению в саморазвитии»* (Нигматуллин, 2012: 149). Полностью разделяя данный постулат, мы можем добавить дополнительное разъяснение через призму философской концепции части и целого, из которой вытекает следующее, – целеполагание для части целого (подвида) является необходимостью стать целым (видом), а целеполагание целого состоит в его распаде на части – видообразовании. Исходя из концепции академика В.И. Вернадского, существуют разные уровни организации живой материи, являющиеся по отношению друг к другу как частью, так и целым (в зависимости от иерархии). С этой позиции все многообразие видов на нашей планете можно рассматривать как глобальную экосистему – биосферу Земли. С позиции крайних филогенетиков такое обобщение можно свести к одному виду, с позиции крайних экологов – и вовсе к одному организму (теория живой Земли Дж. Лавлока). Кроме того, во Вселенной существуют и более высокие уровни организации материи, например, планетарно-системный, сверхпланетарно-системный и, наконец, метagalacticкий. Их влияние нельзя недооценивать, и становится очевидным, что биологам *«... нужна система, которая показывает место любого организма среди всех других, а не только между предком и потомком»* (Васильева, 1998: 19). Согласно позиции известного отечественного палеоботаника и эволюциониста В.А. Красилова *«импульс к эволюционному развитию, зарождающийся на самом высоком уровне и передающийся сверху вниз (от системы к ее компонентам), оказывается гораздо более могущественным, чем идущий в обратном направлении. Поэтому истинные причины изменения таксонов следует искать на экосистемном уровне»* (цит. по Назаров, 1991: 119). С такого ракурса вся биосфера Земли является лишь элементом мозаики жизни Вселенной и подчиняется её законам. Целеполагание отдельных земных видов и биосферы мы знать не можем, т.к. человечество и его производные (сознание, мысль, ноосфера) являются системами более низкого порядка

по отношению к непознанному Универсуму. Мы на основании вышеизложенного полагаем, что аристотелевская сущность есть нечто большее, чем биологический вид в современном понимании. С позиции идеалистической философии аристотелевская концепция не является полной, а будет представлять собой лишь проработку вопроса познания сущности в вещах. По философским воззрениям Фомы Аквинского сущность может существовать и вне вещей, т.е. до и после них. Данная проблематика в биофилософии сводится к противостоянию холизма и редукционизма, идеализму и механицизму и в разное время опосредовано затрагивалась в работах А.А. Любищева (1977), А.М. Гилярова (1987), Г.Ю. Любарского (1996), В.М. Эпштейна (1999, 2002, 2003), И.Я. Павлинова (2011), в качестве обобщения Е.Б. Музруковой и Р.А. Фандо (2014) и других авторов. При этом дискуссия не является завершённой т.к. изучение живых организмов в историческом аспекте и в обозримом будущем тесно связано с философией целостности (Поздняков, 2003). В этом случае нерешенные древние споры снова напоминают о себе на современном этапе развития науки и техники. Современные молекулярно-генетические методы описания биоразнообразия глубоко редукционны т.к. допускают принцип познания целого (вида) по его частям (генам). Они лишены образной составляющей, поэтому признаются более объективными на основании механистической модели мира. Однако, таким образом из биологии уходит гуманистическая и идейная составляющая. В отсутствии идеи никакая наука не может гармонично развиваться, т.к. последняя есть лишь продукт человеческой мысли. Мы полагаем, что смена редукционной и холической мировоззренческой парадигм, по-видимому, имеют циклический характер, согласно теории научных революций Т. Куна. Новая холическая парадигма обретает смысл в контексте развития параметрической систематики, системной биологии и эпигенетической теории эволюции.

Список литературы

- Аристотель.* Метафизика. М.: Эксмо, 2006. 608 с.
- Вавилов Н.И.* Линеевский вид как система. М., Л., 1931. 32 с.
- Васильева Л.Н.* Иерархическая модель эволюции. // Журн. общ. биол. 1998. Т.59, №1. С. 5-23.
- Гиляров А.М.* Соотношение органицизма и редукционизма как основных методологических подходов в экологии // Журн. общ. биол. 1987. Т.49, №2. С. 202–217.
- Любарский Г.Ю.* Архетип, стиль и ранг в биологической систематике // Сборник трудов Зоологического музея МГУ, 1996. Т.35. 436 с.
- Любищев А.А.* Редукционизм и развитие морфологии и систематики организмов // Журн. общ. биол. 1977. Т. 38. №2. С. 245-263.
- Любищев А.А.* О критериях реальности в таксономии. Изд. 3-е // Рус. орнитол. журн. 2005. Т. 14. Экспресс-выпуск 283. С. 255-272.
- Музрукова Е.Б., Фандо Р.А.* Редукционизм и холизм в познании живого: методологический диалог // Эпистемология и философия науки. 2014. Т. 39. №1. С. 211-226.
- Назаров В.И.* Учение о макроэволюции на путях к новому синтезу. М.: Наука, 1991. 288 с.
- Нигматуллин Ч.М.* Телеономические принципы функционирования биологических систем разного иерархического уровня // XXVI Любищевские чтения “Современные проблемы эволюции и экологии”: Сборник материалов международной конференции Ульяновск, (5-7 апреля 2012 г.). Ульяновск, 2012. С. 122-127.
- Павлинов И.Я., Любарский Г.Ю.* Биологическая систематика: эволюция идей // Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т.51. 2011. 667 с.
- Павлинов И.Я.* Как можно выстраивать таксономическую теорию // Зоологические исследования. 2011. №. 10. С. 45-100.
- Поздняков А.А.* Проблема индивидуности в таксономии // Журн. общ. биол. 2003. Т. 64. № 1. С. 55-64.
- Эпштейн В.М.* Философия систематики. Книга первая. Методология, история, системный подход. Харьков: Ранок, 1999. 368 с.
- Эпштейн В.М.* Философия систематики. Книга третья. Современные проблемы теории систематики. М.: КМК, 2002. 235 с.
- Эпштейн В.М.* Философия систематики. Книга вторая. Принципы построения теории систематики и проблема целостности организма в истории биологии. М.: КМК, 2003. 352 с.

ПРЕДВАРИТЕЛЬНАЯ ИНВЕНТАРИЗАЦИЯ ЛИШАЙНИКОВ И БЛИЗКОРОДСТВЕННЫХ ГРИБОВ НЕКОТОРЫХ ООПТ БЕЛАРУСИ

А.П. Яцына

Институт экспериментальной ботаники им В.Ф. Куревича НАН Беларуси, Минск,
Беларусь, *lihenologs84@mail.ru*

PRELIMINARY INVENTORY OF LICHENS AND ALLIED FUNGI OF SOME SPECIALLY PROTECTED NATURAL TERRITORIES OF BELARUS

A.P. Yatsyna

Особо охраняемые природные территории Беларуси, как показали наши исследования, выступают последним рефугиумом в сохранении биологического разнообразия лишайников республики. Нами с 2010 г. началось планомерное изучение видового состава лишайников и близкородственных грибов ООПТ Беларуси. Ниже приводится краткая информация о лишенобиоте некоторых ООПТ республики: национальные парки: «Браславские озера» и «Беловежская пуца», заказники: «Красный Бор» и «Бусловка», памятники природы: «Альба» и «Гродненские форты».

Национальный парк «Браславские озера» является самым молодым среди 4 НП в Беларуси. Целенаправленного исследования изучения лишенобиоты в рамках существующих границ национального парка в период с 1996 по 2009 г. ранее не проводилось. В ходе инвентаризации собственных сборов и гербарного материала различных коллекторов в период с 2010 по 2013 г. для НП «Браславские озера» выявлено 256 видов, из них 246 видов лишайников, 6 видов нелихенизированных и 4 вида лишенофильных грибов. Впервые для территории республики в НП «Браславские озера» отмечены следующие виды лишайников: *Absconditella lignicola* Vězda & Pišút, *Bacidia chlorotricula* (Nyl.) A.L. Sm., *Bacidina sulphurella* (Samp.) M. Hauck & V. Wirth, *Bactrospora dryina* (Ach.) A. Massal., *Caloplaca albolutescens* (Nyl.) H. Olivier, *Hydropunctaria rheitrophila* (Zschacke) Keller, Gueidan & Thus, *Lecania hutchinsiae* (Nyl.) A.L. Smith, *Micarea micrococca* (Körb.) Gams ex Coppins, *M. misella* (Nyl.) Hedl., *Parmelia serrana* A. Crespo, M.C. Molina & D. Hawksw., *Placynthium nigrum* (Huds.) Gray., *Pycnora sorophora* (Vain.) Hafellner., *Sarcosagium campestre* (Fr.) Poetsch & Schied., *Steinia geophana* (Nyl.) Stein, *Thelidium zwackhii* (Hepp) A. Massal, *Thelocarpon intermediellum* Nyl., *T. lichenicola* (Fuckel) Poelt & Hafellner., *Verrucaria devensis* (G. Salisb.) Orange, *V. hydrela* Ach., *V. madida* Orange и *Vezdaea leprosa* (P. James) Vězda. На территории резервата отменено 12 видов лишайников занесенных в 4-е издания Красной книги Беларуси: *Calicium adpersum* Pers., *Cetrelia olivetorum* (Nyl.) W.L. Culb. & C.F. Culb, *Chaenotheca chlorella* (Ach.) Müll. Arg., *Cladonia caespiticia* (Pers.) Flörke, *C. foliacea* (Huds.) Willd., *Hypotrachyna revoluta* (Flörke) Hale, *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. *Menegazzia terebrata* (Hoffm.) A. Massal., *Parmeliopsis hyperopta* (Ach.) Vain., *Peltigera aphthosa* (L.) Willd., *Punctelia subrudecta* (Nyl.) Krog, и *Rhizocarpon geographicum* (L.) DC.

С привлечением литературных данных и использованием Базы данных по лишайникам Института экспериментальной ботаники им. В.Ф. Куревича (MSK-L) установлено, что до 2016 г. лишенобиота НП «Беловежская пуца» содержала около 300 видов лишайников и близкородственных грибов. В апреле, сентябре и октябре 2016 г. и в мае 2017 г. автором осуществлялись сборы лишайников в НП «Беловежская пуца». Исследовались преимущественно лиственные леса (дубравы, ясенники, черноольшаники, осинники и грабняки). Впервые для лишенобиоты Беларуси найдено 3 новых вида лишайников: *Acrocordia cavata* (Ach.) R.C. Harris, *Multiclavula mucida* (Pers.) R.H. Petersen (базидиальный лишайник), *Ropalospora viridis* (Tønsberg) Tønsberg и нелихенизированный гриб *Chaenothecopsis rubescens* Vain.

Впервые для НП «Беловежская пуца» указываются 29 видов лишайников ранее не отмеченных на территории резервата: *Acrocordia cavata* (Ach.) R.C. Harris,

Anisomeridium polypori (Ellis & Everh.) M.E. Barr, *Arthonia arthonioides* (Ach.) A.L. Sm., *A. byssacea* (Weigel) Almq., *A. vinosa* Leight., *Bacidia arnoldiana* Körb., *B. polychroa* (Th. Fr.) Körb., *B. subincompta* (Nyl.) Arnold, *B. sulphurella* (Samp.) M. Hauck & V. Wirth, *Biatora ocelliformis* (Nyl.) Arnold, *Bilimbia sabuletorum* (Schreb.) Arnold, *Buellia griseovirens* (Turner & Borrer ex Sm.) Almb., *Candelaria pacifica* M. Westb. & Arup, *Cyphelium tigillare* (Ach.) Ach., *Fellhanera bouteillei* (Desm.) Vězda, *F. subtilis* (Vězda) Diederich & Sérus., *Micarea melaena* (Nyl.) Hedl., *Multiclavula mucida* (Pers.) R.H. Petersen, *Placynthiella icmalea* (Ach.) Coppins & P. James, *Polycauliona candelaria* (L.) Frödén, Arup & Søchting, *P. ucrainica* (S.Y. Kondr.) Frödén, Arup & Søchting, *Psilolechia clavulifera* (Nyl.) Coppins, *P. lucida* (Ach.) M. Choisy, *Psoroglaena dictyospora* (Orange) H. Harada, *Reichlingia leopoldii* Diederich et Scheid., *Ropalospora viridis* (Tønsberg) Tønsberg, *Sarcosagium campestre* (Fr.) Poetsch & Schied., *Sclerophora farinacea* (Chevall.) Chevall. и *Trapeliopsis pseudogranulosa* Coppins & P. James и 3 нелихенизированных гриба: *Chaenothecopsis nana* Tibell, *C. rubescens* Vain. и *Stenocybe pullatula* (Ach.) Stein, всего 32 вида. На территории НП «Беловежская пуца» в 2016 – 2017 гг. отмечены 7 охраняемых видов лишайников из 33 локалитетов: *Calicium adpersum* Pers. – 3 локалитета, *Cetrelia olivetorum* W.L. Culb. & C.F. Culb – 7, *Chaenotheca chlorella* (Ach.) Müll. Arg. – 2, *C. gracilentata* (Ach.) Mattsson & Middelb – 3, *Hypotrachyna revoluta* (Flörke) Hale – 4, *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm – 7 и *Menegazzia terebrata* (Hoffm.) A. Massal. – 7. Таким образом, в настоящее время на территории резервата «Беловежская пуца» встречаются более 330 видов лишайников и близкородственных грибов.

Ландшафтный заказник республиканского значения «Красный Бор» расположен на севере Витебской области в пределах северо-западной части Россонского района и северо-восточной части Верхнедвинского района. На территории заказника в период с 2015 по 2016 гг. выявлено 195 видов лишайников и близкородственных грибов, среди них 186 видов лишайников, 6 нелихенизированных грибов: *Chaenothecopsis nana* Tibell, *C. pusilla* (Ach.) A.F.W. Schmidt, *Mycocalicium subtile* (Pers.) Szatala, *Sarea difformis* (Fr.) Fr., *S. resinosa* (Fr.) Kuntze, *Stenocybe pullatula* (Ach.) Stein и 2 лихенофильных гриба: *Chaenothecopsis consociata* (Nádv.) A.F.W. Schmidt, и *Xanthoriicola physciae* (Kalchbr.) D. Hawksw.

Впервые для территории Беларуси, в заказнике «Красный Бор», обнаружено 8 новых видов лишайников: *Biatora efflorescens* (Hedl.) Räsänen, *B. epixanthoides* (Nyl.) Diederich, *Lecidea erythrophaea* Flörke ex Sommerf., *L. helvola* (Körb. ex Hellb.) Th. Fr., *Ochrolechia bahusiensis* H. Magn., *Pycnora praestabilis* (Nyl.) Hafellner, *Thelocarpon epibolum* Nyl. и *Verrucaria xyloxena* Norman. На территории заказника выявлены редкие виды лишайников для Беларуси, известные только по литературным данным в начале 20 века: *Gyalecta truncigena* (Ach.) Nepp и *Leptogium saturninum* (Dicks.) Nyl., виды отмечены на старых осинах. На территории резервата «Красный бор» выявлено 6 видов лишайников, включенных в 4-е издания Красной книги Беларуси: *Cetrelia olivetorum* (Nyl.) W.L. Culb. & C.F. Culb, *Chaenotheca chlorella* (Ach.) Müll. Arg., *Hypotrachyna revoluta* (Flörke) Hale, *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm, *Menegazzia terebrata* (Hoffm.) A. Massal. и *Parmeliopsis hyperopta* (Ach.) Vain.

Биологический заказник республиканского значения «Бусловка» расположен в центральной части Брестской области, в пределах северо-западной части Березовского района и восточной части Пружанского района. В 2016 г. в результате полевых исследований на территории резервата отмечено 102 вида лишайника. На территории заказника отмечены редкие и охраняемые виды лишайников в республике. К редким лишайникам относятся следующие виды: *Bacidina egenula* (Nyl.) Vězda, *Fellhanera gyrophorica* Sérus., Coppins, Diederich & Scheid., *Parmelia serrana* A. Crespo, M.C. Molina & D. Hawksw. и *Porina aenea* (Wallr.) Zahlbr. Лишайник *Menegazzia terebrata* включен в Красную книгу Беларуси лишайник и отмечен в нескольких кварталах в старых черноольховых лесах заказника.

Памятник природы республиканского значения лесопарк «Альба» расположен в 2-х км на юго-запад от г. Несвижа (Несвижский район, Минская область), около д. Альба, к западу от прудов Альбянский и Свитязь, кварталы № 46-57 Несвижского лесничества. Парковый комплекс «Альба» являлся загородной резиденцией Радзивиллов с конца 17 века. В настоящее время насаждения парка приняли вид лесопаркового массива. Всего в парке сохранилось девятнадцать поперечных и продольных аллей. Хорошо представлена центральная аллея, которая пересекается главным каналом. Посадочным материалом в оформлении центральной аллеи служили местные (аборигенные) деревья: липа, ясень, клен, дуб. Всего в составе центральной аллеи около 150 деревьев. Возраст отдельных деревьев превышает 300 лет.

В 2014 г. проводились планомерные исследования лишенобиоты паркового комплекса «Альба». В результате обработки гербарного материала установлено, что лесопарк Альба содержит 129 видов лишайников, 7 нелихенизированных и 4 лишенофильных грибов. Новыми для лишенобиоты Беларуси оказались 3 вида лишайников: *Agonimia allobata* (Stizenb.) P. James, *Anisomeridium polypori* (Ellis & Everh.) M.E. Vogt и *Arthonia arthonioides* (Ach.) A.L. Sm., лишенофильный гриб – *Muellerella hospitans* Stizenb. и нелихенизированный гриб – *Chaenothecopsis nana* Tibell. В лесопарке найдено 3 охраняемых вида лишайника: *Cetrelia olivetorum* (Nyl.) W.L. Culb. & C.F. Culb, *Hypotrachyna revoluta* (Flörke) Hale и *Menegazzia terebrata* (Hoffm.) A. Massal. Наибольшее число видов лишайников и близкородственных грибов обнаружено в старом парке, представленном преимущественно старовозрастными лиственными и хвойными деревьями, протянувшимся вдоль озера Свитязь и занимающем площадь около 45 га. Особое внимание заслуживает лишенобиота старой центральной аллеи лесопарка, на коре деревьев отмечены следующие виды: *Calicium viride* Pers., *Caloplaca virescens* (Sm.) Coppins, *Chaenotheca brachypoda* (Ach.) Tibell, *C. phaeocephala* (Turner) Th. Fr., *Chrysothrix candelaris* (L.) J.R. Laundon, *Cliostomum corrugatum* (Ach.) Fr., *Oxneria huculica* S.Y. Kondr. и *O. ulophyllodes* (Räsänen) S.Y. Kondr. & Kärnefelt.

На территории памятника природы местного значения «Гродненские форты» (Гродненский район, Гродненская область) выявлено 52 вида лишайников. Впервые для лишенобиоты Беларуси, на фортах ППМЗ «Гродненские форты», отмечено 4 новых видов лишайников для республики: *Cladonia symphyrcarpia* (Flörke) Fr., *Lathagrium cristatum* (L.) Otálora, P.M. Jørg. & Wedin, *Protoparmelia badia* (Hoffm.) Hafellner и *Rhizocarpon viridiatrum* (Wulfen) Körb. На обломках фортов отмечены редкие виды лишайников для Беларуси, в список профилактической охраны Красной книги Беларуси включены кальцефильные виды лишайников: *Catapyrenium cinereum* (Pers.) Körb. и *Diploschistes muscorum* (Scop.) R. Sant. Выявлены новые локалитеты двух охраняемых видов лишайников, включенных в Красную книгу Беларуси: *Scytinium lichenoides* (L.) Otálora, P.M. Jørg. & Wedin и *Cladonia foliacea* (Huds.) Willd., лишайники встречаются на замшелых бетонных обломках и стенах фортов Гродненской крепости.

В результате ревизии лишенобиоты на 6 ООПТ Беларуси выявлено более 350 видов, из них 48 видов лишайников и близкородственных грибов впервые приводятся для Беларуси, найдено 14 видов лишайников, занесенных в 4-е издание Красной книги Беларуси, охраняемые лишайники отмечены в 97 новых локалитетах.

Алфавитный указатель авторов

C

| | |
|---------------------|-----|
| Chaturvedi A. | 421 |
| Chauhan S.V.S. | 423 |
| Chauhan S. | 423 |

D

| | |
|------------------|----|
| Dvirna T.S. | 76 |
|------------------|----|

G

| | |
|---------------------|-----|
| Gadpayale J.V. | 421 |
|---------------------|-----|

K

| | |
|------------------|----|
| Kucher O.O. | 76 |
|------------------|----|

S

| | |
|--------------------|-----|
| Somkuwar S.W. | 421 |
|--------------------|-----|

T

| | |
|----------------|-----|
| Torres A. | 402 |
|----------------|-----|

A

| | |
|-----------------------|-------------|
| Андреев М.П. | 11 |
| Андреева Е.А. | 14, 243 |
| Анищенко Л.Н. | 17 |
| Анощенко Б.Ю. | 190 |
| Антонова И.С. | 21, 31, 418 |
| Аристархова Е.А. | 25 |
| Афанасьева Н.Б. | 207 |

Б

| | |
|-------------------------|----------|
| Бабаева Е.Ю. | 78 |
| Бабро А.А. | 28, 60 |
| Барabanщикова Н.С. | 183 |
| Баринов А.В. | 55 |
| Барт В.А. | 21, 31 |
| Беляков Е.А. | 193, 213 |
| Бешко Н.Ю. | 267, 367 |
| Болдина О.Н. | 32 |
| Борисова Е.А. | 36 |
| Бородулина В.П. | 40 |
| Бочкин В.Д. | 55 |
| Буянская В.С. | 286 |

B

| | |
|-----------------------|-------------|
| Вальцев Д.А. | 307 |
| Ванифатов М.А. | 286 |
| Васильева Т.В. | 161 |
| Викторов В.П. | 43, 47, 424 |
| Виноградова Г.Ю. | 51 |
| Виноградова Ю.К. | 55 |
| Воронкова Т.В. | 379 |
| Воронова О.Н. | 60 |
| Ворочай Ю.А. | 17 |

Г

| | |
|----------------------|----------|
| Галанина О.В. | 307 |
| Гарджуло Р. | 97 |
| Гиль А.Т. | 302 |
| Горичев Ю.П. | 64 |
| Горшков В.В. | 150, 250 |
| Горшкова М.Е. | 286 |
| Григорьева Е.А. | 68 |
| Гринёва Э.М. | 286 |
| Гудовских Ю.В. | 72 |

Д

| | |
|-----------------------|-----|
| Данилов В.А. | 186 |
| Девятов А.Г. | 78 |
| Доброхотова А.Н. | 14 |
| Добрынин А.П. | 207 |
| Дорофеев В.И. | 11 |
| Другова Т.П. | 82 |

E

| | |
|----------------------|---------|
| Егорова Н.Ю. | 72, 389 |
| Егорова Н.Н. | 90 |
| Егошина Т.Л. | 72, 389 |
| Емельянова А.А. | 85 |
| Ермакова И.М. | 93, 229 |

Ж

| | |
|--------------------|-----|
| Железная Е.Л. | 97 |
| Жуйкова Е.А. | 233 |
| Жуков Г.И. | 14 |
| Жуков Д.В. | 100 |
| Жукова Л.А. | 104 |

З

| | |
|--------------------|----------|
| Зелеев Р.М. | 107, 111 |
| Зенкина Т.Е. | 118 |
| Зиновьев А.В. | 121 |

Зуева Л.В. 243

И

Иванова С.А. 243
Иванова Т.В. 286
Ивановский В.В. 124
Игнатов М.С. 379
Ильницкий О.А. 179, 302
Истомин А.В. 127
Истомина Н.Б. 127

К

Кадетов Н.Г. 131
Казанцев П.А. 133
Казанцева М.Н. 133
Каплевский А.А. 137
Карасёва Т.А. 142
Кардашевская В.Е. 145
Каримов Ф.И. 270
Карпунина П.В. 378
Катаргина Н.И. 72
Катютин П.Н. 150
Кашин А.С. 153, 157, 186
Кессель Д.С. 330
Кириченко В.Е. 270
Ключникова Н.М. 424
Ковалев М.С. 302
Коваленко С.Г. 161
Колганихина Г.Б. 165
Конорева Л.А. 169
Кораблев А.П. 330
Кораблёв А.П. 172
Королев К.П. 176
Королёва Г.П. 286
Корсакова С.П. 179, 302
Костина М.В. 183
Крицкая Т.А. 186
Кручонок А.В. 190
Крылова Е.Г. 193
Кузнецова А.И. 14
Куклина А.Г. 197
Куликова Л.В. 157, 201
Куранова Н.Г. 47
Курбатова Л.Е. 11
Курганов А.А. 36
Курочкин С.А. 239
Курской А.Ю. 404
Курченко Е.И. 204, 229
Кутьев А.А. 207
Кытина М.А. 210

Л

Лапиров А.Г. 193, 213
Ларина Т.А. 217
Левченко П.В. 43
Ликсакова Н.С. 221
Лисицына О.В. 418
Лихачева О.В. 127
Луговая А.А. 32
Луговская В.Ю. 100

М

Мальшев Ю.С. 327
Марков М.В. 224
Маслов Ф.А. 229
Масютин В.В. 233
Матюхин Д.Л. 237, 360
Медведев А.Г. 239
Мейсурова А.Ф. 243
Меланхолин П.Н. 316
Миняева Ю.М. 210
Миронова Л.П. 246
Мишагина Д.А. 36
Мишко А.Е. 250
Мучник Е.Э. 254

Н

Набатов А.А. 258
Нагуманов Ш.З. 263
Найда Н.М. 264
Наралиева Н.М. 267
Немерцалов В.В. 161
Нешатаев В.Ю. 270
Нешатаева В.Ю. 270
Николаев В.И. 275
Николаева Н.Е. 278
Нотов А.А. 55, 104, 243, 281
Нотов В.А. 243, 286
Нуралиев М.С. 293, 378

О

Обозная А.С. 78
Огурева Г.Н. 289
Оскольский А.А. 293, 378

П

Пакина Д.В. 296
Панасенко Н.Н. 299
Парфёнова Д.А. 334
Пархоменко А.С. 153
Паштецкий А.В. 179, 302
Пересторонина О.Н. 353
Петракова Е.А. 17
Петрова Н.А. 153, 157, 201
Петрова Е.А. 307
Петросян В.Г. 229
Петухова Л.В. 309
Площинская М.Е. 312
Плугатарь Ю.В. 302
Полякова Г.А. 316
Полянская Т.А. 319
Попов П.П. 323
Преловский В.А. 327
Пукинская М.Ю. 330
Пунгин А.В. 334
Пятгунина С.К. 424

Р

| | |
|-----------------------|----------|
| Ремизова М.В. | 339 |
| Репкин Р.В. | 343, 410 |
| Решетникова Т.Б. | 201, 351 |
| Решетникова Н.М. | 346 |

С

| | |
|------------------------|---------------|
| Савинов И.А. | 350 |
| Савиных Н.П. | 353 |
| Сагалаев В.А. | 118 |
| Садыхов Р.А. | 286 |
| Сафронова И.Н. | 357 |
| Сахоненко А.Н. | 360 |
| Семенищенков Ю.А. | 364 |
| Сенников А.Н. | 367 |
| Сенченко У.А. | 14, 100 |
| Скипина К.П. | 371 |
| Сметанина О.В. | 374 |
| Смирнов В.Э. | 172 |
| Соколов Д.Д. | 293, 339, 378 |
| Сорокина И.А. | 221 |
| Спирина У.Н. | 379 |
| Ставрова Н.И. | 150, 250 |
| Степанова Е.Н. | 309 |
| Стороженко В.Г. | 381 |
| Сугоркина Н.С. | 93, 229 |
| Судницына Д.Н. | 127 |
| Сукристик В.А. | 385 |
| Сулейманова В.Н. | 389 |
| Сумина О.И. | 385 |
| Суслова Е.Г. | 25, 131 |

Т

| | |
|---------------------------|-----|
| Телеганова В.В. | 392 |
| Телепова-Тексье М.Н. | 396 |
| Титок В.В. | 190 |
| Тожибаев К.Ш. | 367 |
| Толпышева Т.Ю. | 399 |
| Тохтарь В.К. | 404 |
| Трикоз Н.Н. | 408 |
| Трифопова Т.А. | 410 |
| Турмухаметова Н.В. | 111 |

У

| | |
|----------------------|----------|
| Угольников Е.В. | 153 |
| Уланова Н.Г. | 137, 414 |

Ф

| | |
|----------------------|-----|
| Фатьянова Е.В. | 418 |
| Фертиков В.И. | 100 |
| Фрейтас де К.Р. | 68 |
| Фэй М.Ф. | 97 |

Х

| | |
|---------------------|-----|
| Харченко В.Е. | 396 |
| Хасанов Ф.О. | 367 |
| Холодова В.П. | 286 |
| Христенко Е.А. | 85 |
| Хритонова А.А. | 206 |

Ч

| | |
|-----------------------|---------|
| Чеботарёв П.А. | 381 |
| Чеботарёва В.В. | 381 |
| Чердниченко О.В. | 36 |
| Черняева Е.В. | 43, 424 |
| Чесноков С.В. | 169 |
| Чкалов А.В. | 296 |

Ш

| | |
|---------------------|---------------|
| Шабалкина С.В. | 353 |
| Шамров И.И. | 28 |
| Шанцер И.А. | 258 |
| Шестакова А.А. | 217 |
| Шилов М.П. | 36 |
| Шилова И.В. | 153, 157, 201 |
| Шишконова Е.А. | 399 |
| Шоренко К.И. | 428 |

Щ

| | |
|------------------|-----|
| Щукина К.В. | 330 |
|------------------|-----|

Э

| | |
|--------------------|-----|
| Эргашева А.З. | 286 |
|--------------------|-----|

Я

| | |
|-----------------|-----|
| Яцына А.П. | 431 |
|-----------------|-----|

Научное издание

БИОРАЗНООБРАЗИЕ: ПОДХОДЫ К ИЗУЧЕНИЮ И СОХРАНЕНИЮ

Материалы
Международной научной конференции,
посвященной 100-летию кафедры ботаники
Тверского государственного университета
(г. Тверь, 8–11 ноября 2017 г.)

Статьи печатаются в авторской редакции

Подписано в печать 27.10.2017. Формат 60x84¹/₁₆.
Усл. печ. л. 54,7. Тираж 500 экз. Заказ № 519.
Тверской государственный университет
Редакционно-издательское управление
Адрес: 170100, г. Тверь, ул. Желябова, 33.
Тел. РИУ: (4822) 35-60-63