

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В.ЛОМОНОСОВА
Биологический факультет
МОСКОВСКОЕ ОБЩЕСТВО ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ
МОСКОВСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
РУССКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

**Биогеография: методология,
региональный и методологический
аспекты**

Материалы конференции, приуроченной
к 80-летию со дня рождения
Вадима Николаевича Тихомирова (1932 – 1997)
(Москва, 30 января – 3 февраля 2012 г.)

**Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖ 2012**

УДК 574 : 581 : 591

БИОГЕОГРАФИЯ: методология, региональный и исторический аспекты: Материалы конференции, приуроченной к 80-летию Вадима Николаевича ТИХОМИРОВА (1932 – 1997) (Москва, 30 января – 3 февраля 2012 г.) / Ред. М.А. Ахметьев и др. Москва: Т-во научных изданий КМК, 2012. 275 с.

Редакционная коллегия: М.А. Ахметьев, А.А. Борисюк, С.И. Головач, И.А. Жирков, А.С. Зернов, А.Н. Миронов, В.С. Новиков, В.Н. Павлов, Д.Д. Соколов, А.К. Тимонин.

BIOGEOGRAPHY: methodology, regional and historical aspects: Proceedings of the conference dedicated to the 80-th anniversary of Vadim Nikolaevich TIKHOMIROV (1932 – 1997) (Moscow, 30 January – 3 February 2012) / Edited by M.A. Akhmetiev, A.A. Borisyuk, S.I. Golovatch, I.A. Jirkov, A.S. Zernov, A.N. Mironov, V.S. Novikov, V.N. Pavlov, D.D. Sokoloff, A.C. Timonin. Moscow: KMK Scientific Press, 2012. 275 p.

Рецензент:

д.б.н., проф. В.Г. Онинченко

В сборнике опубликованы материалы, представленные на пленарных и секционных заседаниях конференции «Биогеография: методология, региональный и исторический аспекты», в которых кратко освещён вклад В.Н. Тихомирова в развитие вопросов биогеографии, рассмотрены биоценотические аспекты биогеографии, разнообразные вопросы палеобиогеографии, филогеографии, исторической биогеографии, флоро- и фауногенеза, антропоической трансформации ареалов.

Сборник адресован научным сотрудникам, преподавателям высших учебных заведений, аспирантам, студентам старших курсов и магистрантам, специализирующимся по ботанике, зоологии, микробиологии и биогеографии.

*Сборник издан на средства Российского фонда
фундаментальных исследований по гранту 12-04-06000-г*

Дизайн эмблемы совещания: *Е.С. Рыбакова*

ISBN 978-5-87317-807-0

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	7
<i>Абдуллина Д.С., Исаев А.П.</i> Геногеографическая дифференциация популяций <i>Pinus sylvestris</i> L. в Центральной Якутии	9
<i>Александрова А.В., Сидорова И.И.</i> Комплексы микроскопических грибов в почвах лесов разных географических регионов	12
<i>Аникин В.В.</i> Пути фауногенеза молей-чехлоносок (Lepidoptera, Coleophoridae) на территории России	16
<i>Ахметьев М.А.</i> Палеофитохории палеогена Западной и Центральной Евразии и причины их трансформаций на фоне изменения климата	22
<i>Баранова О.Г.</i> О путях формирования лесных флористических комплексов в Вятско-Камском междуречье	27
<i>Барсков И.С.</i> Особенности распространения неаммоноидных цефалопод в фауне (поздний девон)	31
<i>Бартиш И.В., Антонелли А., Ричардсон Д.Е., Свенсон У.</i> Фрагментация или расширение ареала: историческая биогеография пантропического подсемейства Chrysophylloideae (Sapotaceae)	35
<i>Бережнова О.Н.</i> Биогеоэценологические факторы хорологического разнообразия двукрылых насекомых Среднерусской лесостепи	38
<i>Блохина Н.И.</i> О происхождении и возможных путях расселения дальневосточных лиственниц по данным палеоботаники	41
<i>Бобров В.В.</i> Зоогеографические особенности фауны ящериц Вьетнама	45
<i>Борисова Е.А.</i> Роль американских видов в составе флоры верхневолжского региона	51
<i>Гельтман Д.В.</i> Систематика и география видов <i>Euphorbia</i> (Euphorbiaceae) как материал для природного районирования Восточной Европы	54
<i>Глазунова К.П.</i> Биогеографическое изучение рода <i>Alchemilla</i> L. (Rosaceae) Восточной Европы в трудах В.Н. Тихомирова: региональная инвентаризация биоразнообразия	59
<i>Голуб В.Б., Попов Ю.А., Соболева В.А.</i> Особенности фауногенеза меловых и кайнозойских полужесткокрылых насекомых надсемейства Tingioidea (Heteroptera) Евразии	63
<i>Давыдов Д.А., Патова Е.Н.</i> Географический анализ флоры цианопрокариот российского сектора Арктики	67
<i>Жирков И.А., Леонтович М.К.</i> О природе биогеографических границ	70

<i>Жирков И.А., Леонтович М.К.</i> Биогеография бентали евразийской части Полярного бассейна	76
<i>Заренков Н.А.</i> Концепция Геомериды как земной версии жизни	80
<i>Зезина О.Н.</i> О продолжительности существования родов в современной фауне брахиопод	85
<i>Змитрович И.В., Булгаков Т.С., Васильев Н.П.</i> Ценогенетические свиты микобиоты лесной зоны европейской России	87
<i>Казакова М.В.</i> О теоретических задачах флористики	93
<i>Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С.</i> Историческая зоогеография и важнейшие события истории млекопитающих	97
<i>Зайцев В.А., Емельянова Л.Г., Кинер Т.В.</i> Размещение и биоценотические связи хищных млекопитающих (Carnivora, Mammalia) в зональном экотоне «южная тайга – хвойно-широколиственные леса» центрального сектора европейской России	102
<i>Кодрул Т.М., Цзинь Цзяньхуа.</i> Кайнозойские низкоширотные флоры Южного Китая и их палеофитогеографическое значение	106
<i>Крылова Е.М., Иванов Д.Л.</i> Роль северных регионов Тихого и Атлантического океанов в формировании современной фауны двустворчатых моллюсков Северного Ледовитого океана	111
<i>Крюкова М.В.</i> Эколого-географическая структура растительного покрова неморально-бореального экотона Восточной Азии	116
<i>Леонова Т.Б.</i> Биогеографический анализ пермских аммоноидей	120
<i>Майоров С.Р., Виноградова Ю.К., Хорун Л.В.</i> Ботанико-географическое своеобразие инвазионных видов флоры Средней России	124
<i>Мельников Ю.И.</i> Общие закономерности антропоической трансформации ареалов птиц в Восточной Сибири	128
<i>Мионов А.Н.</i> Разграничение биотического, биоценотического и ландшафтного подходов к биогеографическому районированию: пример исследований Северного Ледовитого океана	132
<i>Наугольных С.В.</i> Раннепермская флора Годаре-Гачал (центральный Иран) и ее значение для палеофитогеографических реконструкций	136
<i>Майоров С.Р., Новиков В.С., Решетникова Н.М., Щербаков А.В.</i> В.Н. Тихомиров и современные проблемы флористики	140
<i>Носова М.Б., Северова Е.Э., Косенко Я.В., Волкова О.А.</i> Реконструкция динамики растительности голоцена: дальний транспорт пыльцы и его значение для интерпретации спектров	144
<i>Нотов А.А.</i> Роль сопряженного анализа разных компонентов флоры во флорогенетических исследованиях	149

<i>Оскольский А.А.</i> Структурное разнообразие перфорационных пластинок Agaliaceae: попытка биогеографической интерпретации	153
<i>Петров Н.Б., Владыченская И.П., Миронов А.Н.</i> Филогеография глубоководных морских ежей отряда Holasteroidea	157
<i>Подобина В.М.</i> Палеобиогеография Западной Сибири в позднем мелу (на основании распространения фораминифер)	161
<i>Пономаренко А.Г.</i> Палеобиогеография плейстоцена: формирование современного мира	165
<i>Пономаренко А.Г.</i> Эволюция климата: зональная и экваториальная Земля	169
<i>Попов С.В., Ахметьев М.А.</i> Биогеография во времени: бассейны Паратетиса и их континентальное обрамление	173
<i>Поярков Н.А., Васильева А.Б.</i> Амфибии и рептилии южного Вьетнама: источники фаунистического разнообразия	178
<i>Равкин Ю.С., Седельников В.П., Сергеев М.Г., Титлянова А.А., Хмельёв В.А.</i> Пространственно-типологическая неоднородность экосистем западно-сибирской равнины	183
<i>Равкин Ю.С.</i> Итоги районирования северной Евразии по фауне наземных позвоночных	188
<i>Рожнов С.В.</i> Биогеография раннепалеозойских иглокожих: проблема центров происхождения высших таксонов	193
<i>Сапожников Ф.В.</i> Микроальгофлора современного Большого Арала: галобность и черты сходства с другими внутренними водоёмами планеты	197
<i>Сенатор С.А., Саксонов С.В.</i> Жигулевская возвышенность как один из центров видообразования русской равнины	202
<i>Сергеев М.Г.</i> Концепции пространства в биогеографии	206
<i>Серёгин А.П.</i> Как флористическое разнообразие «упаковано» в природно-территориальном комплексе различной размерности: региональный, ландшафтный и локальный уровни (по данным сеточного картирования флоры Владимирской области)	209
<i>Силаева Т.Б.</i> О «реликтовых степных островах» в бассейне р. Суры	214
<i>Слынько Ю.В., Книжсин И.Б., Дулмаа А., Дгебуадзе Ю.Ю., Боровикова Е.А., Мендсайхан Б.</i> Зоогеографическая характеристика рыб Монголии: фаунистическая и молекулярно-филогенетическая ревизия	218
<i>Кислов А.В., Суркова Г.В.</i> Эколого-географические последствия глобального потепления XXI века на Восточно-Европейской равнине и в Западной Сибири	

Сухоруков А.П. Специфика антропогенной трансформации тропических горных флор (на примере Центральных Гималаев)	224
Тимонин А.К., Озерова Л.В., Эбервайн Р.К. Senecioneae Суккулентного Кару: модель для проверки концепций исторической биогеографии	228
Федорова Т.А. Реконструкция биогеографии представителей рода <i>Petrosimonia</i> Bunge (Chenopodiaceae Vent.) по данным хорологии и молекулярной филогении	232
Фридман В.С. Урбанизация «диких» видов птиц и модели островной биогеографии	236
Хляп Л.А., Варшавский А.А., Бобров В.В. Млекопитающие, расширяющие свой ареал, и изменения зоогеографической карты России за счет их инвазий	240
Чернов И.Ю. Проблемы микробной биогеографии	244
Шанцер И.А., Абакарова Б.А. Происхождение <i>Rosa oxiodon</i> и плейстоценовые контакты между Карпатами и Кавказом	248
Шиганова Т.А. Происхождение чужеродных видов в южных внутренних морях Евразии, их состав, способы и пути проникновения, роль в экосистемах	253
Шлотгауэр С.Д. Влияние пирогенного фактора на ареалы редких таксонов в дальневосточном регионе	257
Щербаков А.В. Флора как объект инвентаризации и флора как объект анализа	259
Эбервайн Р.К. Инвазийные неофиты — вызов современной биогеографии и роль ботанических садов Австрии в их изучении и контроле	263
Контактная информация участников	266

ПРЕДИСЛОВИЕ

PREFACE

27 января 2012 г. исполнилось 80 лет со дня рождения известного ботаника, члена-корреспондента РАН, заслуженного профессора Московского университета, в течение многих лет руководившего ботаническим садом и кафедрой высших растений Биологического факультета, — Вадима Николаевича Тихомирова (1932–1998).

Вадим Николаевич был неординарной личностью, замечательным ботаником, талантливым организатором науки, увлеченным энтузиастом природоохранного движения. Круг научных интересов В.Н. Тихомирова был очень широк. Его первые научные исследования, посвященные растениям из семейства зонтичные и выполненные под официальным руководством проф. К.И. Мейера, были начаты в русле работы над задуманной Н.Н. Каденом обобщающей сводкой по плодам растений СССР. Они вскоре переросли в морфологический анализ цветка и плода зонтичных в связи с проблемой происхождения (полу)нижней завязи, а в дальнейшем получили продолжение в работах по систематике ряда критических групп зонтичных. В.Н. Тихомирова интересовали общие вопросы систематики и эволюции покрытосеменных растений. По этим вопросам он выступил с рядом блестящих докладов на конференциях, которые затем были опубликованы в виде статей. Он был ведущим экспертом по флоре Средней России и по систематике ряда групп растений — в том числе по роду *Alchemilla* (манжетка).

Вадим Николаевич Тихомиров руководил кардинально расширившимися благодаря его таланту и энтузиазму организатора и несомненному научному авторитету исследованиями флоры Средней России, проводившимися на кафедре высших растений и в ботаническом саду. В эти исследования были широко вовлечены ученые из других научных и учебных центров. Экспедиции В.Н. Тихомирова, его учеников и коллег позволили выйти на принципиально новый уровень знаний о географическом распределении таксономического разнообразия растений Средней России, и эти данные исключительно важны в контексте биогеографии.

В.Н. Тихомиров занимался и непосредственно исторической биогеографией, в частности историей формирования растительного покрова и проблемой реликтов флоры Средней России. В этих вопросах Вадим Николаевич придерживался мнения о замещении полтавской флоры на территории Средней России в неогене тугайской флорой и дальнейшей её трансформации на протяжении плейстоцена во флору близкой к современной. Разделяя взгляды о наличии ледникового щита и широкой пе-

ригляциальной полосы, В.Н Тихомиров справедливо отрицал возможность сохранения в составе флоры известняковых и меловых районов Среднерусской возвышенности доледниковых и неогеновых реликтов. В этих суждениях В.Н. Тихомиров опирался, прежде всего, на работы известного московского ботаника Г.Э. Гроссета.

Исследования среднерусской флоры, разработка вопросов ботанической географии и исторической биогеографии тесно увязывалось В.Н. Тихомировым с вопросами охраны природы.

Включенные в этот сборник материалы содержат работы по биогеографии разных групп живых организмов, и нам кажется принципиально важным, что в конференции примут участие как ботаники s.l., так и зоологи. Во-первых, основные теоретические проблемы, методические разработки и теории являются общими фитогеографии и зоогеографии, и значение общения между специалистами по разным группам трудно переоценить. Во-вторых, участие коллег-зоологов в конференции, посвященной памяти В.Н. Тихомирова глубоко символично. Вадим Николаевич всегда отличался широтой научных интересов. Как полевой исследователь, он прекрасно знал не только растения, но также птиц и другие группы животных. Он стоял у истоков Дружины охраны природы и боролся за охрану как растительного, так и животного мира. Среди друзей Вадима Николаевича было много зоологов, а у замечательного отечественного зоолога Я.И. Старобогатова есть даже совместная с В.Н. публикация по ботанике.

В.Н. Тихомиров был талантливым организатором научных конференций. Под его руководством и при его активном участии были проведены совещания по филогении растений, флоре Средней России и по адвентивной флоре, традиционно собираемы кафедрой высших растений и ботаническим садом и в настоящее время. Мы надеемся, что настоящая конференция по биогеографии, в материалах которой поднимаются актуальные проблемы этого направления, станет достойным развитием наследия Вадима Николаевича Тихомирова.

В.С. Новиков, Д.Д. Соколов, А.С. Зернов

**ГЕНОГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ
ПОПУЛЯЦИЙ *PINUS SYLVESTRIS* L.
В ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ
Д.С. Абдуллина, А.П. Исаев**

**GENOGEOGRAPHIC DIFFERENTIATION OF
POPULATIONS OF SCOTCH PINE IN CENTRAL YAKUTIA
D.S. Abdullina, A.P. Isaev**

Одним из основных направлений современной эволюционной биологии является популяционно-биологическое — исследование закономерностей генетики, экологии и географии популяций (Санников, Петрова, 2003).

Морфофенотипическая структура популяций древесных растений Северной Евразии, в частности, сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в XX веке разносторонне изучена многими отечественными и зарубежными авторами. Между тем, генетическая структура, полиморфизм и эколого-географическая дифференциация древесных растений в Северной Евразии (особенно, в труднодоступных районах Сибири) исследованы недостаточно полно.

Для анализа генетической структуры и дифференциации популяций сосны обыкновенной проводился электрофоретический анализ изоферментов. Электрофорез (в вертикальном блоке полиакриламидного геля), гистохимическое окрашивание и идентификацию ферментов проводили по общепринятым методикам (Корочкин и др., 1977).

Максимальные значения дистанций обнаруживаются в парах популяций: Усть-Мая – Витим (0,017), Усть-Мая – Мирный 3 (0,022), Хандыга – Мирный 3 (0,018).

Дендрограмма на основе генетических дистанций Неи (1978) отчетливо подразделяет 12 популяций *Pinus sylvestris* Якутии на две обособленные группы. В первую группу входят выборки из Мирного, Витима и Вилойска. Географически они располагаются на северо-западе республики Саха (Якутия) в бассейне р. Вилюя, кроме выборки Витим, которая находится в среднем течении Лены. Во вторую группу входят популяции из бассейнов Лены и Алдана, расположенных на юге Якутии (Алдан, Олекминск), в ее центральной части (Амга, Якутск) и на крайнем востоке (Хандыга, Усть-Мая). Обособленное положение занимает горная популяция Нерюнгри, расположенная на северном склоне Станового хребта на высоте 730 м н.у.м.

Генное разнообразие популяций проанализировано нами на нескольких иерархических уровнях (Chakraborty, 1980). Согласно теории о гидрорхорном типе репродуктивной изоляции популяций (Санников, 1993; Санников, Санникова, 2007) тотальная совокупность (Т) изучавшихся популяций была подразделена на три группы по бассейнам главных рек Якутии (R — региональный уровень иерархии): 1 — бассейн реки Вилюй, 2 — бассейн реки Лена, 3 — бассейн реки Алдан. Отдельные выборки в каждой группе популяций составили низший локальный уровень (S — субпопуляционный уровень иерархии).

Были рассчитаны средние генетические дистанции (D_{N78}) между популяциями на региональном уровне — между бассейнами Вилюя, Лены и Алдана (табл.).

Таблица. Средние значения генетических расстояний по М. Неи (Nei, 1978) между регионами – бассейнами рек.

Регион	Число популяций, N	1	2	3
1 Вилюй	3	0,005 (0,001–0,009)		
2 Лена	4	0,007 (0,001–0,016)	0,007 (0,002–0,014)	
3 Алдан	5	0,008 (0,004–0,016)	0,007 (0,000–0,013)	0,007 (0,007–0,008)

Для выявления уровня обмена генами между популяциями *Pinus sylvestris* L. в Якутии была вычислена величина генного потока (N_m) между популяциями, которая составила 9,4 мигранта на поколение. По данным Гончаренко Г.Г. с соавторами (1993) уровень N_m для этого вида (при изучении 18 популяций по 21 локусу) составил 8,37 мигрантов на поколение. По данным С.Н. Санникова и И.В. Петровой (2003) генный поток N_m зависит от степени дизъюнктивности ареала. Так, в условиях непрерывного ареала эта величина достигает максимального значения (11,0), а в условиях сильнодизъюнктивного ареала (между мелкими изолятами Карпат) — лишь 3,2. Таким образом, уровень обмена генами в Якутии приближается к условиям непрерывного ареала.

Выводы

При иерархическом подразделении популяций (Chakraborty, 1980) сравнительно высокие различия наблюдаются между группами популяций бассейнов Алдана и Вилюя (0,008). Между Леной и Вилюем, между Алданом и Леной обнаруживаются несколько меньшие одинаковые генетические дистанции (0,007). Но по шкале генетических дистанций между популяционно-таксономическими категориями (Санников, Петрова, 2003) региональные группы якутских популяций (в бассейнах Лены, Алдана и Вилюя) слабо генетически подразделены между собой — на уровне субпопуляций. Это может быть связано с высокой величиной генного потока между популяциями.

С помощью кластерного анализа по методу UPGMA на базе генетических дистанций Неи (1978) достоверно выявлено отчетливое хорологическое подразделение (на уровне географических групп популяций) аллелофонда популяций Якутии на две группы — западную (Витим, Мирный, Вилюйск) и все остальные, приуроченные к обширной (вероятно, миграционной) зоне бассейнов рек Лены и Алдана. Обособленное положение занимает лишь горная популяция Нерюнгри (730 м н.у.м).

Список литературы

- Гончаренко Г.Г., Силин А.Е., Падутов В.Е. 1993. Исследование генетической структуры и уровня дифференциации у *Pinus sylvestris* L. в центральных и крайних популяциях Восточной Европы и Сибири // Генетика. Т.29. № 12. С.2019–2038.
- Корочкин Л.И., Серов О.Л., Пудовкин А.И. 1977. Генетика изоферментов. М.: Наука. 275 с.
- Санников С.Н. 1993. Изоляция и типы границ популяций у сосны обыкновенной // Экология. № 1. С.4–11.
- Санников С.Н., Петрова И.В. 2003. Дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург: УрО РАН. 248 с.
- Санников С.Н., Санникова Н.С. 2007. Гипотеза гидрохорного расселения популяций хвойных древесных растений // Экология. № 2. С.83–87.
- Chakraborty R. 1980. Gene diversity analysis in nested, subdivided population // Genetics. Vol.96. P.711–726.
- Nei M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // Genetics. Vol.89. P.583–590.

КОМПЛЕКСЫ МИКРОСКОПИЧЕСКИХ ГРИБОВ В ПОЧВАХ ЛЕСОВ РАЗНЫХ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ РЕГИОНОВ

А.В. Александрова, И.И. Сидорова

MICROMYCETE COMPLEX IN FOREST SOIL FROM DIFFERENT GEOGRAPHICAL REGIONS

A.V. Alexandrova, I.I. Sidorova

География грибов, и особенно микромицетов, остается наиболее неразработанной областью биогеографии. Проблемы состоят в невозможности прямого наблюдения этих организмов в полевых условиях, трудоемкости выделения и несопоставимости данных, полученных разными методами, а также в сложности точной идентификации видов. Из-за слабой изученности сведения о составе почвенных грибов многих регионов крайне фрагментарны, а для некоторых весьма обширных областей и целых стран вообще отсутствуют. Анализ литературы осложняется нестабильностью номенклатуры и концепций комплексных видов, объем которых неоднократно менялся.

По экспертным оценкам, значительная часть видов микроорганизмов еще не описана. Предполагается, что среди грибов известно не более 10% от реально существующих видов (Hawksworth, 2001). При этом среди микромицетов в большей мере описаны виды-космополиты, хорошо растущие на питательных средах, а виды, не культивируемые стандартными методами или обитающие в слабо изученных регионах, еще ждут описания (Hawksworth, Rossman, 1997).

В отечественной микологической литературе преобладал подход, где определяющим фактором считали географическое положение и изучали зональное распределение почвенных микромицетов (Мишустин, Пушкинская, 1960; Сизова, 1977; Мирчинк и др., 1981). В зарубежной литературе вопрос биогеографии микромицетов рассматривали с учетом постулата экологии микроорганизмов Бейеринка «всё есть всюду, среда отбирает», и определяющим полагали конкретные условия местообитания, а не географическое местоположение (Christensen, 1981; Wicklow, 1981; Gams, 2006). Это связано с тем, что микроорганизмы имеют малые размеры структур, предназначенных для размножения, которые очень устойчивы и легко переносятся разными способами на большие расстояния, способны долго сохраняться и развиваться в любых подходящих микроразнообразиях (Foissner, 2006). Однако, все больше свидетельств из области микробной экологии и географии говорит о том, что не совсем «всё

есть всюду» и микроорганизмы имеют определенные ареалы, подобные ареалам более крупных организмов, хотя, как правило, и более обширные (Чернов, 2001; Foissner, 2006).

Даже истинные космополитные виды по-разному представлены в разных географических регионах. Анализ данных по распространению отдельных видов крупных родов почвенных грибов, таких как *Aspergillus*, *Penicillium* и *Fusarium* показывает, что многие из них имеют, хотя и обширные, но строго очерченные ареалы (Christensen et al., 2000; Klich, 2002; Summerell et al., 2010).

В последние десятилетия активно развивается новое направление в биогеографии грибов — филогеография. Подход с использованием молекулярно-генетических методов идентификации позволил с уверенностью отличать виды-двойники и показал, что многие, как считалось ранее, космополитные грибы на самом деле распадаются на отдельные самостоятельные морфологически сходные виды с различным географическим распространением, что значительно расширило представления о разнообразии и особенностях распространения грибов (Lumbscha et al., 2008). Благодаря молекулярным исследованиям с недавнего времени стал возможен таксономический анализ списков анаморфных (несовершенных) грибов и распределение их по соответствующим группам аско- и базидиомицетов.

В результате работ, проводимых на кафедре микологии и альгологии МГУ, накоплен обширный материал, полученный сравнимыми методами, по почвенным грибам в лесных местообитаниях различных регионов России, северной Монголии и южного Вьетнама (до наших исследований сведения о микромицетах почв двух последних стран отсутствовали).

Наибольшее количество материалов собрано в средней полосе в пределах 49–56° с.ш., где работы проводили в хвойно-широколиственных и южно-таежных лесах Московской (список составляет 174 вида) и Тверской областей (202), на полуострове Камчатка (117), а также в горно-таежных лесах на севере Монголии (118). Таксономический состав в исследованных местообитаниях имеет близкие соотношения групп высокого ранга (отделы, порядки) и довольно большое число общих видов.

Самой северной исследованной точкой являлся стационар Мирное, расположенный в среднем течении Енисея и граничащий с Центрально-Сибирским биосферным заповедником (62°20' с.ш., 89°00' в.д.). Состав микромицетов в средне-таежных лесах этого места имеет определенные особенности. Это: сравнительно невысокое видовое разнообразие (12 ± 3 (ст. откл.) на образец при однократном высеве в 10 повторностях и незначительные различия между образцами); более высокая доля предста-

вителей порядка Eurotiales — 49% (в средней полосе — 34–43%), низкая доля — *Hypocreales* — 12% (19–26%); заметная представленность порядка *Dothideales* — 3,2% (0,3–1,5%).

Наиболее близкой к экватору точкой проведения работ стал национальный парк Кат Тьен на юге Вьетнама (11°25' с.ш., 107°26' в.д.). Материал был собран из почв и листового опада в низинном полулистопадном полидоминантном муссонном тропическом лесу. Видовой состав микроскопических грибов этого местообитания отличался рядом особенностей. Это, в первую очередь, высокое видовое разнообразие (18 ± 5 видов на образец и сильные различия между образцами), что позволило в результате обработки 40 образцов почвы и листового опада обнаружить 107 видов микромицетов, относящихся к 53 родам, и 25 типов стерильных форм. Их таксономический состав обладает рядом характерных черт: крайне низким видовым богатством и обилием представителей отдела *Zygomycota* — 4% (в средней полосе — 10–15%); значительной долей микромицетов из порядка *Hypocreales* — 33% (19–26%); заметный вклад в видовое богатство видов порядка *Xylariales* — 5,6% (0,6–0,9%); относительно высоким разнообразием представителей рода *Aspergillus* и связанных с ним телеоморф; сравнительно большим числом потенциально фитопатогенных видов; высоким разнообразием и обилием грибов, не дающих спороношения на стандартных питательных средах — 19% (1–6%). Кроме космополитных микромицетов, встречающихся повсеместно, примерно половина выявленных видов (48%) имеет преимущественно тропическое распространение.

Наиболее представленные почвенные грибы имеют разные тенденции географического распространения. Так, можно выделить группу эврибионтных видов, присутствующих во всех изученных регионах. Это, например, *Aspergillus niger*, *A. ochraceus*, *Cladosporium cladosporioides*, *Mucor hiemalis*, *Paecilomyces variotii*, *Trichoderma hamatum*, *T. harzianum*. Большинство из них — это комплексы из морфологически неотличимых видов, точная идентификация которых невозможна без молекулярных исследований. Виды *Paecilomyces lilacinus*, *Penicillium ochrochloron*, хотя и были отмечены везде, значительно более обильны в лесных почвах Южного Вьетнама. Обычные в почвах северных и средних широт *Alternaria alternata*, *Aureobasidium pullulans*, *Beauveria bassiana*, *Epicoccum nigrum*, *Geomyces pannorum*, *Penicillium chrysogenum*, *P. brevicompactum*, *Trichoderma polysporum*, *Umbelopsis ramanniana* в муссонном тропическом лесу обнаружены не были.

Таким образом, в нашей работе прослежены некоторые закономерности географического распространения почвенных микромицетов, такие как сокращение разнообразия представителей отдела *Zygomycota* в

южных почвах, увеличение там доли порядков Нуроcreales и Хylariales, а также рода *Aspergillus* при сокращении *Penicillium*, а среди последних преобладание видов из подрода *Biverticillium*. К сожалению, целостная картина географического распространения почвенных микромицетов не может быть установлена до тех пор, пока не будет накоплен более полный материал по их представленности в различных регионах и не достигнута относительная стабильность в таксономии и понимании объемов отдельных видов грибов.

Список литературы

- Мирчинк Т.Г., Степанова Л.Н., Марфенина О.Е., Озерская С.М. 1981. Характеристика комплексов грибов некоторых почвенных типов Советского Союза // Вестн. МГУ. Почвоведение. № 1. С.19–41.
- Мишустин Е.Н., Пушкинская О.И. 1960. Эколого-географические закономерности в распространении почвенных микроскопических грибов // Изв. АН СССР. Сер. Биол. Т.5. С.641–660.
- Сизова Т.П. 1977. Некоторые закономерности распространения почвенных грибов // Микол. и фитопатол. Т.11. Вып.5. С.377–381.
- Чернов И.Ю. 2001. География почвенных микроорганизмов: итоги и перспективы // Перспективы развития почвенной биологии. М. С.34–46.
- Christensen M. 1981. Species diversity and dominance in fungal communities // Wicklow D.T., Carrol G.C. (eds.). The fungal community: its organization and role in the ecosystem. New York. P.201–232.
- Christensen M., Frisvad J.C., Tuthill D.E. 2000. *Penicillium* species diversity in soil and some taxonomic and ecological notes // Samson R.A., Pitt. J.I. (eds.). Integration of modern taxonomic methods for *Penicillium* and *Aspergillus*. Amsterdam. P.309–322.
- Foissner W. 2006. Biogeography and dispersal of micro-organisms: A review emphasizing protists // Acta Protozool. Vol.45. P.111–136.
- Gams W. 2007. Biodiversity of soil-inhabiting fungi // Biodiversity and Conservation. Vol.16. P.69–72.
- Hawksworth D.L. 2001. The magnitude of fungal diversity: the 1.5 million species estimate revisited // Mycol. Res. Vol.105. P.1422–1432.
- Hawksworth D.L., Rossman A.Y. 1997. Where are all the undescribed fungi? // Phytopathology. Vol.87. P.888–891.
- Klich M.A. 2002. Biogeography of *Aspergillus* species in soil and litter // Mycologia. Vol.94. P.21–27.
- Lumbscha H.T., Buchananb P.K., Mayc T.W., Muellera G.M. 2008. Phylogeography and Biogeography of Fungi // Mycol. Res. Vol.112. P.423–424.
- Summerell B.A., Laurence M.H., Liew E.C.Y., Leslie J.F. 2010. Biogeography and phylogeography of *Fusarium*: a review // Fungal Diversity. Vol.44. P.3–13.
- Wicklow D.T. 1981. Biogeography and conidial fungi // Biology of Conidial Fungi. Vol.1. P.417–447.

**ПУТИ ФАУНОГЕНЕЗА МОЛЕЙ-ЧЕХЛОНОСОК
(LEPIDOPTERA, COLEOPHORIDAE) НА
ТЕРРИТОРИИ РОССИИ**

В.В. Аникин

**PATHWAYS OF CASEBEARER FAUNOGENESIS
(LEPIDOPTERA, COLEOPHORIDAE)
IN THE TERRITORY OF RUSSIA**

V.V. Anikin

Рассматривая вопрос происхождения чешуекрылых, как отдельных семейств, так и отряда в целом, исследователи сталкиваются с крайне скудными палеонтологическими данными по этой группе насекомых (Козлов, 1988). Однако даже наличие такого исходного ископаемого материала не всегда можно трактовать в пользу принадлежности к какому-либо комплексу молевидных чешуекрылых из-за слабой сохранности диагностических признаков или их отсутствия. Отсутствие в палеонтологической летописи анцестральных представителей глоссатно-дитризной ветви может быть следствием также их немногочисленности и условий обитания, что препятствовало сохранению ископаемых остатков (Синев, 1998). Если палеонтологи находят, хотя и редко, окаменелости представителей отряда чешуекрылых из палеогена и неогена, то такие данные по плейстоцену просто отсутствуют (Киселев, 1982). Можно лишь ориентировочно назвать время формирования комплекса гелехиоидных чешуекрылых, которое, видимо, связано с нижнемеловым временем (Синев, 1992).

Распространение среди архаичных семейств этого комплекса питания гусениц разлагающимися остатками позволяет предполагать, что изначально для предковых форм была свойственна сапрофагия. Интенсивные процессы видообразования в конце мела и изменения внешних параметров среды обитания привели не только к переходу к фитофагии, но и к дальнейшей специализации в виде эндофагии. На наш взгляд становление семейства (из-за своей специализации) предположительно произошло к концу палеоцена, хотя считается, что уже к концу мезозоя сложились все основные современные семейства насекомых (Жерихин, 2003). Наличие минирования, как факультативного, так и облигатного, практически у 95% видов с использованием переносного чехлика или постоянного внутреннего нахождения в растении (галлообразователи и бурильщики) у гусениц чехлоносок представляет наглядный пример сильного адаптациогенеза в пределах не только гелехиоидного комплекса, но и всего

отряда. Галлообразователи и минеры — это индикаторы средообразующей роли родов доминантов растений в кайнофите. Способность к образованию галлов или мин связана с ритмом подвижности преимагинальных стадий таксона, что свойственно и для других групп насекомых (Ковалев, 1994, 2002а). Принцип «ритма подвижности таксонов» у чехлоносок создавал ведущие стратегии в эволюции различных жизненных форм внутри семейства: оседлых и подвижных; растительных и подвижных. Кроме того, поступательная эволюция представителей семейства носила направленный характер на приобретение большей устойчивости к дефициту влаги. Это, в свою очередь, способствовало расширению рамок радиации при освоении новых адаптивных зон (освоение новых территорий, кормовых баз, увеличения спектров пищевой специализации и т.п.).

Затрагивая решение проблемы становления фаун и их дальнейший путь развития, необходимо в первую очередь опираться на данные по возникновению и становлению новых типов фитоценозов в процессе сменяющихся сукцессий разного порядка. Основой филогенеза является возникновение и распространение новых видов растений с доминирующим направлением внутри фитоценозов (Каплин, 1999). Фауногенез чехлоносок мог протекать только лишь в рамках флорогенеза на определенной территории. Используя данные по флорогенезу в пределах Палеарктики, эколого-биотопическому распределению молей-чехлоносок в различных типах ландшафтов России (Аникин, 2003), зоогеографическому распространению и элементарным фаунам этого семейства (Аникин, 2002), а также целый ряд других источников по различным группам насекомых и растений, мы предложили возможные пути и этапы фауногенеза чехлоносок исследуемой территории Палеарктики.

При рассмотрении вопроса фауногенеза чехлоносок России следует обязательно опираться на данные климатических параметров прошлых геологических эпох. Только абиотические факторы могли привести в диссонанс существовавшие биоты и сформировать совершенно новые с отдельными элементами прошлых фаун. Важной эволюцией климата в кайнозойе необходимо считать планетарное похолодание с ростом его дифференцированности — от равномерного теплого океанического к разнообразным контрастным климатическим условиям с учетом формирования горного рельефа. Похолодание, с одной стороны, привело к последовательному формированию влажного тропического, суббореальных, бореальных и арктического поясов с неморальной, таежной и тундровой зонами. С другой стороны, иссушение и дифференциация ритмики увлажнения «породили» саванны, пустыни, степи и другие типы природных ландшафтов с резкой сезонной динамикой (Емельянов, 2002).

Учитывая исходные параметры третичных биот, можно говорить, что первые представители чехлоносок были мезофильными видами, которые освоили древесно-кустарниковую кормовую базу третичных широколиственных лесов (архаичные роды трибы Coleophorini), а в дальнейшем часть из них перешла на травянистые многолетники саванн. При сопоставлении данных по видовому богатству и разнообразию молей-чехлоносок Палеарктики можно видеть, что очень сильно выделяется территория области Древнего Средиземья. На ее долю приходится 82% видов всей палеарктической фауны и 96% родов. Таким образом, первичным центром видообразования семейства можно считать область Древнего Средиземья, откуда в дальнейшем представители чехлоносок осваивали новые эколого-ландшафтные территории и пространства.

Рассматривая вопрос фауногенеза чехлоносок России, следует исходить из установленных нами данных: хотя фауна и разделяется на 9 элементарных фаун, но им соответствует всего 4 фаунистических центра — стенопейский, алтай-гобийский, туранский и анатолийский. Каждый из них является центром разнообразия и (или) видообразования. Эти центры сформировались в разные исторические времена и в разных климатических условиях (Аникин, 2002). Исходя из этого, была предложена схема становления фаун по центрам видообразования и фаунистическим комплексам тундры, тайги, широколиственных лесов, гор, степей и пустынь.

По времени формирования центров видообразования наиболее древними следует считать анатолийский и туранский, далее — алтай-гобийский и стенопейский (с учетом распределения наиболее архаичных и специализированных триб и родов семейства). По времени становления фаунистических комплексов природных зон можно принять следующую схему распределения: наиболее древней и мало специализированной группой является неморально-средиземноморская (олигоцен); древней и специализированной — пустынная (миоцен). Далее идет неморальная стенопейская и горная (неоген), степная и таежная (плиоцен – плейстоцен). Наиболее молодой представляется тундровая фауна (плейстоцен – голоцен). Безусловно, каждая из ныне существующих элементарных фаун несет в себе различный процентный состав исконных и привнесенных группировок чехлоносок.

Возвращаясь к тому, что формирование фаун чехлоносок происходило в неогене – антропогене, мы не можем не сказать о том, что современные фауны чехлоносок несут следы последних геологических эпох, которые продолжаются и в наше время.

Во время оледенений в Европе сформировался ряд рефугиумов (Пиренейский, Апеннинский, Балканский полуостров, горы Северо-Западной Африки, Передняя Азия), сохранявшие комплекс автохтонных видов

многих групп насекомых. Благодаря этому, часть неморальных видов чехлоносок смогла в дальнейшем освоить освободившееся от ледника пространство в европейской части России и слиться с группой «молодых» таежных и степных видов. Наличие широтных преград в виде Средиземного моря и Сахары позволило сильно разграничить палеарктическую фауну от эфиопской, и поэтому только за счет своих палеарктических видов шло становление современных фаун чехлоносок России в предледниковые и постледниковые времена.

Северотуранская современная элементарная фауна на территории России была сформирована в относительно недавнее время с учетом геологических процессов, которые происходили в Волго-Уральском регионе. По происхождению основных элементов это одна из наиболее древних. Больше половины видов являются видами туранского происхождения. Учитывая то, что становление современных условий существования в Туране происходило в последние 10 млн. лет, следовательно, и значительная часть видов имеет соответственный возраст, а ряд других архаичных представителей — еще более ранний. Ландшафты Прикаспийской низменности относятся к числу наиболее молодых в пределах европейской части России. Основные черты их современного рельефа начали складываться во второй половине миоцена. К этому времени относится начало поднятия южной части Уральских гор, которое особо мощно развилось в плиоцене в связи с общим опусканием Каспия и распространением далеко на северо-запад Акчагыльской трансгрессии. Эпоха рисского оледенения коснулась Прикаспия лишь косвенно, вызвав резкое похолодание и увлажнение климата. Последовавшие затем Хвальнская трансгрессия дважды вызывала затопление Прикаспийской низменности, хотя они имели значительно меньшие площади, чем при Акчагыльской (Синицин, 1962). Таким образом, хотя современный ландшафт севера Прикаспийской низменности начал развиваться еще в плиоцене, его основные особенности оформились лишь в позднечетвертичное время, после Хвальнской трансгрессии, примерно за последние 5–8 тысяч лет. В настоящее время здесь обитают не только пустынные виды, но и целый ряд степных и лесостепных видов за счет того, что эта территория включает в свой состав и область полупустынного экотона южных рубежей степей.

Следует отметить, что в голоцене в западных пустынях Палеарктики происходило закрепление субстрата растительностью, его задернение и замоховение. Это привело к усилению процессов эфемеризации растительного покрова, а с учетом увлажнения климата в Средней Азии и тенденцией проникновения на этом фоне степных растительных элементов (Каплин, 1999), к привнесению «новой» фауны чехлоносок из скифской

области. Намного раньше такой вариант событий произошел в Центральной Азии. Кажущаяся глобальная аридизация Центральной и Внутренней Азии на современном этапе (последние 100 лет) имеет как раз обратную тенденцию (Селиверстов, Чистяков, 1996). Исследования последних лет этих авторов подтверждают взгляды и мнения ученых первой половины XX столетия, таких как Л.С. Берга, К.К. Маркова и др., которые отрицали наличие доказательств в пользу высыхания Центральной Азии. Ими было верно отмечено, что очень часто возникает путаница в этом вопросе, когда процессы вторичного опустынивания, вызванные деятельностью человека, принимаются за первичные абиотические изменения.

Свои изменения претерпели и другие основообразующие фауны: алтай-гобийская и стенопейская неморальная. Усиление выпадения осадков в северных территориях Центральной Азии и похолодание привели к заметному снижению ведущей роли в фауне пустынного комплекса и увеличению доли степных и горно-таежных элементов, продвинувшихся с севера на юг из скифской и бореальной зон.

Не осталась без изменений и стенопейская неморальная фауна, которая обогатилась за счет горных степных и лугово-степных видов из числа западноскифских элементов. Несмотря на высокую степень эндемизма в стенопейской фауне, существует достаточно много евросибирских неморальных видов. Отсутствие «европейских» рефугиумов при похолодании могло компенсироваться откатыванием к югу на территорию Ориентальной области значительной доли фауны с обратным возвратом после потепления. Только выявление соответствующих реликтов молей-чехлоносок из числа неморальных видов в Ориентальной области сможет доказать это предположение.

Наиболее молодыми фаунами по своему времени формирования являются таежная и тундровая.

Список литературы

- Аникин В.В. 2002. Эколого-географические особенности распространения чехлоносок (Lepidoptera, Coleophoridae) фауны России // Поволжск. экол. ж. № 3. С.187–198.
- Аникин В.В. 2003. Эколого-биотопическое распределение молей-чехлоносок (Lepidoptera, Coleophoridae) в различных типах ландшафтов России // Поволжск. экол. ж. № 3. С.209–215.
- Емельянов А.Ф. 2002. Расселение и эволюция сухопутной биоты в свете биогеографии // Тез. докл. XII-го Съезда Русск. энтомол. о-ва. СПб. С.112–113.
- Жерихин В.В. 2003. Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. М.: Т-во научных изданий КМК. 542 с.

- Каплин В.Г. 1999. Биоразнообразие, структура, функционирование и эволюция растительных сообществ в первичной псаммогенной сукцессии восточных Каракумов // Самарская Лука: Бюл. № 9/10. С.3–51.
- Киселев С.В. 1982. Насекомые // Стратиграфия СССР. Четвертичная система. М.: Недра. С.241–245.
- Ковалев О.В. 1994. Универсальная модель эволюции биосферы и эволюции сознания // Энтومол. обозр. Т.73. Вып.4. С.753–776.
- Ковалев О.В. 2002а. Козволюционные связи растений и насекомых – олигофагов: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб. 52 с.
- Ковалев О.В. 2002б. Эволюция олигофагии у насекомых – фитофагов // Тез. докл. XII Съезда Русск. энтомол. о-ва. СПб. С.162–163.
- Козлов М.В. 1988. Палеонтология чешуекрылых и вопросы филогении отряда Papilionida // Меловой биоценолитический кризис и эволюция насекомых. М.: Наука. С. 16–69.
- Селиверстов Ю.П., Чистяков К.В. 1996. Высыхает ли Внутренняя Азия? // Аридные экосистемы. Т.2. № 4. С.7–17.
- Синев С.Ю. 1992. Система и филогения узкокрылых молей (Lepidoptera, Momphidae s.l.): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб. 51 с.
- Синев С.Ю. 1998. Образ жизни гусениц древнейших чешуекрылых (Lepidoptera): детритофагия или минирование // Проблемы энтомологии в России: Сб. науч. тр. СПб. Т.2. С.120–121.
- Синицин В.М. 1962. Палеография Азии. М.–Л.: Изд-во АН СССР. 266 с.

**ПАЛЕОФИТОХОРИИ ПАЛЕОГЕНА ЗАПАДНОЙ
И ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЕВРАЗИИ И ПРИЧИНЫ
ИХ ТРАНСФОРМАЦИЙ
НА ФОНЕ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА
М.А. Ахметьев**

**THE WESTERN AND CENTRAL EURASIAN PALEOGENE
PALAEOPHYTOCHORIAS AND THEIR
TRANSFORMATIONS CAUSES ON BACKGROUND
OF THE CLIMATIC CHANGES
M.A. Akhmetiev**

В палеогене вся Внетропическая Азия входила в Голарктическое царство с подразделением на палеофлористические области: тропическо-субтропическую Тетическую и умеренную Бореальную, разделенные экотонным поясом. В условиях низкого широтного температурного градиента в первой половине палеогена, провинциальное деление областей не было четким. Число провинций возросло в олигоцене после заметного похолодания, когда «тёплая» биосфера сменилась «холодной». К началу миоцена, по мере дальнейшего похолодания и усиления сезонности климата, место Тетической области заняла Древнесредиземноморская.

В геологическом развитии Центральной Евразии выделяются 3 последовательных этапа.

1. Палеоцен – раннеэоценовый (65–48 млн. лет) характеризовавшиеся системой меридиональных сквозных коммуникаций, связывавших Тетис непосредственно с Арктическим бассейном, в период отсутствия Альпийско-Гималайского широтного орогенного пояса, отделявшего тропический Тетис от его окраинных северных морей (т.н. Перитетис, куда входили Туранское море, Тургайский пролив и Западно- Сибирский внутренний бассейн). В отсутствие широтного орогена осуществлялся свободный водный и атмосферный перенос тепла из Тетиса в Арктический сектор, а в период глобального потепления раннего эоцена северная граница Тетической области сместилась на север по сравнению с ее положением в начале палеоцена не менее чем на 20°. Механизмом теплопереноса в тропической зоне были пассатные ветры и течения, в средних широтах — муссонные. Это подтверждается доминированием во флорах первой половины палеогена средних широт Центральной Евразии лавровых и буковых, рецентные эквиваленты которых ныне сосредоточены в муссонных регионах Южного Китая, Индокитая и Индонезии.

Близкое по амплитуде смещение к северу границы Тетической области происходило и на востоке Евразии. Остатки пальмы *Sabal* обнаружены на Северо-Западной Камчатке и в Северной Корьяки, остатки листьев и репродуктивных органов миртовых найдены в низовьях Лены севернее полярного круга, вместе с листьями магнолий, ликвидамбра и лавровых. Раннеэоценовая райчихинская флора в районе г. Благовещенска практически не имеет общих таксонов с предшествовавшей ей раннепалеоэоценовой теплоумеренной цагайанской флорой. Из хвойных в ее составе присутствует только таксодиум, в составе водных и околоводных группировок много папоротников (до 10 видов, включая тропический *Regnelidium*). Доминируют в райчихинской флоре лавровые, бобовые и крушиновые — мигранты из более южных районов Китая. Преобладают двудольные с цельнокрайней пластинкой листа (44%), не менее 30% их относятся к вечнозеленым. Особый провинциальный статус райчихинской флоре придает отсутствие буковых, являющихся наряду с лавровыми основными компонентами ранне- среднеэоценовых флор Северо-Западного Казахстана и Павлодарского Приртышья. Северная граница Тетической области в Приамурье в раннем эоцене смещалась к северу также не менее чем на 20°.

Таким образом, в позднем палеоэоцене и в первой половине эоцена Тетическая область Центральной Евразии большей своей частью входила в летневлажную субтропическую климатическую зону с богатой флорой муссонного типа.

2. В конце лютетского века (45–48 млн. лет) начался 2-й этап (переходный) геологического развития Западной и Центральной Евразии. Он характеризовался перестройкой морских коммуникаций с изоляцией Западно-Сибирского внутреннего морского бассейна от Арктического и реорганизацией в нем системы морских течений с переходом от сквозных меридиональных на полузамкнутый эстуарный тип, так как внутренний бассейн соединялся с океаном только через окраинные моря Северного Перитетиса. С превращением Западно-Сибирского моря во внутренний залив Перитетиса, хотя и занимавший площадь более 2 млн. км², в средних широтах Центральной Евразии произошла климатическая инверсия со сменой летневлажного климата на сезонный зимневлажный с ограниченным количеством осадков. Этот климат напоминал современный средиземноморский. Типовой флорой этого этапа является южноуральская флора Баку с участием мелколистных жестколистных буковых, восковниковых, вересковых, крушиновых, редукцией голосеменных и папоротников. Эта флора сменила богатую муссонную флору с *Laugaseae* и *Castanopsis*. В палинокомплексах на смену зональному виду пыльцы *Castanopsis pseudocingulum* — пришла мелкая пыльца *Quercus gracilis* и

Quercus graciliformis — видов, которые обычно рассматривают как предковые современных жестколистных средиземноморских дубов. С началом формирования Альпийско-Гималайского орогена и изоляции от открытого океана древнего Средиземного моря, Тетис, как океан, омывающий в первой половине палеогена Евразийскую сушу, перестал существовать. Это вызвало необходимость переименования к позднему эоцену более аридной части континентальной окраины Тетической области Северного Перитетиса — в Западноазиатскую подобласть с двумя провинциями: Казахстанской и Среднеазиатской. До конца эоцена эта подобласть оставалась субтропической.

3. Более гумидную зону Западной Евразии в позднем эоцене, как и прежде, лучше называть Европейской подобластью подразделением на три провинции: Североевропейскую, Центральноевропейскую и Южноевропейско-Закавказскую. Подобласть в этом статусе сохранялась до конца эоцена в период 3-го, заключительного этапа геологического развития Центральной Евразии, после завершения перестройки морской коммуникационной системы — с продолжительным стабильным существованием полуизолированного Западно-Сибирского внутреннего моря.

Зональным типом растительности второй половины эоцена Тетической области были дубово-лавровые леса. Они были образованы вечнозелеными узколистными дубами, кастанопсисами (только в Западной Европе), эотригонобалянусами, миртовыми (родомиртофиллум). Горные и холмистые гряды были заняты сосновыми лесами с участием южных таксодиевых и кипарисовых (*Doliosirobus*, *Tetraclinis*). В восточном направлении лесные формации Североевропейской провинции сменялись открытыми лесами с участием бобовых. В среднеазиатской части побережий остаточных морей Перитетиса, входящих в Среднеазиатскую провинцию, судя по высокому содержанию в палинокомплексах пыльцы кустарничковых маревых и эфедровых, маквисовая растительность на равнинах сменялась безлесной с доминированием кустарничковых сообществ. На юге Эвксино-Каспийского бассейна флоры крупных архипелагов: Родопского, Понтида и Малокавказского — существенно различались на южном и северном побережьях. Здесь проходила граница между Центральноевропейской и Южноевропейско-Закавказской провинциями.

Глобальное похолодание на рубеже эоцена и олигоцена гляциологической природы завершило переход от палео- к неокайнофиту, с кардинальными изменениями флоры и растительности Западной и Центральной Евразии. Произошла окончательная элиминация растений древней кайнозойской флоры с формальными родами и ее замещение родами рецентными, образующими основное ядро современной флоры. Наиболее заметно смена флор происходила в северных провинциях Тетической

области, перешедших в раннем олигоцене в Бореальную область или экотонной пояс. Этот пояс, флора которого была образована выходцами из умеренной и субтропической областей, протягивался от Западной Европы до Приаралья и занимал все северное побережье олигоценового моря, называемого с начала олигодена уже Паратетисом. В экотонной зоне в условиях переменного влажного климата произрастали широколиственные мезофильные леса, в которых еще сохранялись лавровые и некоторые эоценовые реликты. Состав этой флоры в течение раннего олигодена (рюпеля) заметно менялся. Расположенная к югу от экотонного пояса бывшая позднеэоценовая Среднеевропейская провинция продолжала оставаться в зоне сезонного климата с жарким летом, особенно хорошо выраженным в конце раннего олигодена (жестколистная мелколистная флора Сотца Словении, лаврофильная флора Кишцеля Венгрии). Большинство флор этой провинции отличаются ксероморфизмом. Их основными лесообразующими компонентами были лавровые, буковые и бобовые. Несмотря на существенные изменения климата и влагообеспеченности, провинциальный статус Южно-Европейско-Закавказской фитоценозы сохранялся. Здесь продолжали доминировать лавролистный лес с участием пальм, по побережьям были распространены мангровые ассоциации

На востоке Тетической области по мере похолодания климат становился более влажным. Доминирование в ориктоценозах Устюрта и Приаралья листопадных древесных покрытосеменных при крайне незначительном участии вечнозеленых, позволяют исключить эти районы со второй половины олигодена из экотонного пояса, включив в Бореальную область. В Тургае в это время происходило становление листопадной умеренной тургайской флоры (по А.Н. Криштофовичу) на базе позднеэоценовой Казахстанской провинции. Она также вошла в состав Бореальной области, в статусе Тургайской провинции.

Среднеазиатская провинция Тетической области оставалась в своих границах, но состав ее флоры заметно изменился. Это было связано с активизацией орогенеза в Альпийской области, началом роста широтных складчатых сооружений и сокращением в связи с этим поступления влаги с юга, из Индийского океана. Изоляция Паратетиса от открытых акваторий во второй половине раннего олигодена привела к потеплению. На западе это выразилось в повышении среднезимних температур при сохранении среднелетних. Напротив, в Тургае произошла увеличение среднелетних температур. Возросла сезонность климата, его континентальность. Сформировались субксерофитные сообщества уже с заметным участием травянистых.

В позднем олигоцене почти повсеместное увлажнение климата привело к дальнейшему расширению Бореальной области и миграции к югу

ее южной границы. На юге в составе Тетической области две ранее хорошо обособленные флоры — Центральноевропейская и Южноевропейско-Закавказская — к концу палеогена перестали четко разграничиваться, так как во многих локальных флорах при доминировании вечнозеленых, просматривается активное внедрение листопадных древесных растений.

Бореальная область в позднем олигоцене включала Северо-Европейскую, Центрально-Европейскую, Туранскую и Среднеазиатскую провинции, а Тетическая область — Южно-Европейско-Закавказскую провинцию с субтропической гумидной флорой, лавровыми, буковыми, многочисленными вечнозелеными, включая пальмы. С юга Тетическая область граничила с Африканской.

О ПУТЯХ ФОРМИРОВАНИЯ ЛЕСНЫХ ФЛОРИСТИЧЕСКИХ КОМПЛЕКСОВ В ВЯТСКО- КАМСКОМ МЕЖДУРЕЧЬЕ

О.Г. Баранова

THE WAYS OF FORMATION OF THE FOREST FLORISTIC COMPLEXES IN THE INTERFLUVE BETWEEN THE KAMA AND THE VYATKA RIVERS

O.G. Baranova

Особенности современного распространения растений позволяют говорить о том, что историческое развитие флоры Вятско-Камского междуречья (ВКМ) было связано с четырьмя наиболее четко выраженными путями ее обогащения: западным и юго-западным, восточным и юго-восточным. Доминирование восточных путей миграции растений происходило в плиоцене, послеледниковье и бореальном периоде голоцена, тогда как западных — в позднеледниковый период плейстоцена, бореальный и атлантический периоды голоцена.

К концу плиоцена на территории ВКМ сформировалась пратаежная растительность, бореальное флористическое ядро которой сохранилось до настоящего времени. (Дорофеев, 1956; Немкова, 1976; Баранова, 2010 и др.). Это в первую очередь основные лесообразующие породы — *Picea obovata*, *Pinus sylvestris*, *Larix sibirica*, *Alnus incana* и некоторые другие. Они сумели приспособиться и пережить неблагоприятные периоды плейстоцена и голоцена в долинах рек Камы и Вятки в южной половине ВКМ и ряде прилегающих территорий. Их вероятными спутниками были кустарники и кустарнички (в первую очередь *Betula humilis* сохранившаяся в заболоченных лесных участках в ВКМ) и представители таежного мелкотравья — *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*, *Gymnocarpium dryopteris* и др.

Почти всю территорию ВКМ следует отнести к внеледниковым областям, в плейстоцене вообще не подвергшимся оледенению за исключением крайнего северо-востока (Бутаков, 1986; Dedkov, Butakov, 1999).

Волнообразные процессы смен растительных сообществ в плейстоцене и голоцене не всегда затрагивали весь набор видов отдельных сообществ, которые сохранялись на исследуемой территории в микрорефугиумах.

Характерной особенностью межледниковых смен лесов с бореальными и неморальными элементами было не только их взаимное вытеснение, но и взаимное обогащение. В межледниковья европейско-урало-

сибирский таежный лесной комплекс пополнялся вновь как сибирскими видами, так и неморальными европейскими элементами.

Поскольку в среднеплейстоценовое время граница ледника наиболее близко подходила к территории ВКМ с запада и севера, а на северо-востоке захватывала часть его территории, следует полагать, что в этот период на севере ВКМ имела и полоса перигляциальной тундролесостепной растительности, свидетельством чего является реликтовый комплекс арктоальпийских и горно-степных видов, сохранившийся в настоящее время на склонах северных экспозиций в окрестностях г. Перми (Лунежские и Полозненские горы) — *Castilleja pallida*, *Dryas* × *vagans* и *D. punctata*, *Salix hastata*, *Dianthus acicularis* и др. Однако не исключено и то, что данный комплекс сохранился с более позднего периода, послеосташковского, поскольку криогенные явления особенно сильно развились в ВКМ в послеосташковский этап (Бутакова, 1986).

Наиболее важным в истории флоры и растительности на территории ВКМ является конец плейстоцена и переходный период от плейстоцена к голоцену. Так как ВКМ располагалось достаточно далеко от границы валдайского ледника, то на его территории в этот период сохранялись островки лесной растительности. Появление в ВКМ представителей различных лесных ценозов в более поздние периоды и расширение их площадей происходило здесь быстрее по следующим причинам:

1) близость к лесным рефугиумам, на Среднем и Южном Урале и легкость миграции по долинам левых притоков р. Камы — Чусовой, Вишеры, Косьвы, Белой; наличие вероятных лесных микрорефугиумов в ВКМ в долинах рек Иж, Яганка, Вала, Кырыкмас и др.;

2) зрелый рельеф с достаточно высокими отметками над уровнем моря (Верхнекамская, Оханская и др. возвышенности, Вятские и Вятско-Пермские увалы) с четко выраженной асимметрией склонов, что предполагает наличие разнообразных местообитаний;

3) удаленность от края ледника;

4) наличие более благоприятных условий для сохранения почвенных банков семян с более теплого микулинского межледниковья.

В позднеледниковое время на водоразделах северной половины ВКМ господствовали разреженные сосново-березовые леса с участием лиственницы, тогда как на южных склонах начали усиливать свои ценотические позиции виды темнохвойной и черневой тайги, а пониженные элементы рельефа стали ареной жизнедеятельности растений лесотундровых группировок. Уже в этот период началось постепенное распространение таежной растительности с соответствующим ей комплексом растений, которое продолжалось до атлантического периода.

В период раннебореального потепления на южные отроги Вятско-Камской возвышенности началась активная миграция ели с элементами

черневой тайги и широколиственными породами. Считается, что в этот период зона темнохвойных лесов через систему сквозных долин Урала смыкалась с подобными лесами Сибири. В этот период в северо-восточной и восточной части междуречья появились такие мигранты как *Pinus sibirica*, *Cardamine macrophylla* и др.

Для пребореального и бореального периодов характерно наличие двух зон растительности. Как показано по спорово-пыльцевым спектрам, на севере ВКМ в это время господствовали еловые леса с участием березы, лиственницы и широколиственных пород, южнее — роль ели как лесообразующей породы снижается, ее место занимают береза и сосна (Немова, 1978). На этот период приходится максимум березы в Предуралье. В это же время усиливают свои ценоотические позиции виды бетулярного комплекса, такие как *Delphinium elatum*, *Cacalia hastata*, *Conioselinum vaginatum*, *Pleurospermum uralense*. В настоящее время многих из них в северной части ВКМ приурочены только к долинам мелких и средних рек.

В атлантический период происходит смещение растительных зон на север. Этот период характеризуется максимальным развитием широколиственных лесов. Согласно современному распространению ряда неморальных видов, можно сказать, что такие виды, как *Galeobdolon luteum*, *Carex sylvatica*, *Omphalodes scirpoides*, *Mercurialis perennis*, пришли в ВКМ с юго-западной волной миграции, а *Carex arnellii*, *Bromopsis benekenii*, *Circaea lutetiana*, *Festuca altissima* — с юго-восточной, из Южноуральского рефугиума. С юго-западной волной миграции можно связать проникновение в ВКМ по песчаным гривам в сосновые леса лесостепных и южноборовых видов (*Jurinea cyanoides*, *Centaurea sumensis*, *Dianthus arenarius*, *D. pratensis*, *Phleum phleoides* и др).

К середине атлантического периода в результате экспансии широколиственных лесов на север в ВКМ восстановилось третичное ядро неморальной флоры, появились «псевдореликты третичного времени», пришедшие сюда с запада и востока: *Galeobdolon luteum*, *Omphalodes scirpoides*, *Carex arnellii* и ряд других видов, которые следует считать реликтами атлантического периода. Часть из них сохранилась в переходной зоне между хвойно-широколиственными и широколиственными лесами этого периода, поскольку их современные местонахождения видов в ВКМ расположенные почти на одной географической широте. Это, вероятно, можно объяснить тем, что виды растений на границах ареалов могут быстрее адаптироваться к изменяющимся условиям среды. Полоса встречаемости этих видов почти совпадает с северными пределами массового распространения в современный период таких неморальных древесных пород как дуб, лещина, бересклет. Свидетельством бывшего широкого распространения липы, лещины, вяза являются флороценокомплексы с липой и вязом или

отдельные их особи, сохранившиеся на склонах южной экспозиции на севере ВКМ. Для этого периода характерны миграции растений и с запада, и с востока, обогатившие флору междуречья урало-сибирскими и европейскими теплолюбивыми видами. К уральским мигрантам этого периода следует отнести *Knautia tatarica*, *Cicerbita uralensis*, которые достигли в этот период максимального распространения в ВКМ.

С юго-западной волной миграции связано активное продвижение на север кверцетального комплекса видов, в том числе и *Quercus robur*. Дуб в это время встречался не только в поймах крупных рек, но и на водораздельных участках. Именно тогда он проник до устья р. Чепцы по долине р. Вятки, сохранив свою фитоценоотическую роль и до настоящего времени. На остальной территории дуб связан в основном с высокими гривами поймы рр. Камы и Вятки в нижнем их течении, вне пойм встречается редко и исключительно на крайнем юге ВКМ. Одновременно с дубом на территорию ВКМ вселились *Carex pilosa*, *Laser trilobum*, *Pyrethrum corymbosum*, *Convallaria majalis*, *Adenophora liliifolia* (последний вид в западной и восточной частях ВКМ появился неодновременно, о чем свидетельствует различная его фитоценоотическая приуроченность).

Последующие похолодания и потепления приводили к смещению растительных зон на юг или север ВКМ, в целом не привнеся существенных изменений в сложившиеся флористические комплексы. Большие изменения с эпохи энеолита произошли со сменой хозяйственного уклада человека. С этого периода начинается этап активного использования природных ресурсов, приведший к существенным изменениям в составе лесных флористических комплексов и сокращения их площадей.

Список литературы

- Баранова О.Г. 2010. Пути формирования основных флористических комплексов в Вятско-Камском междуречье // Вестн. Удм. ун-та. Сер. Биол. Науки о Земле. Вып.4. С.31–41.
- Бутаков Г.П. 1986. Плейстоценовый перигляциал на востоке Русской равнины. Казань: Изд-во Казан. ун-та. 144 с.
- Дорофеев П.И. 1956. О плиоценовой флоре Нижней Камы // Сб. к 75-летию со дня рождения акад. В.Н. Сукачева. М.; Л. С.171–181.
- Немкова В.К. 1976. История растительности Предуралья за поздне- и послеледниковое время // Актуальные вопросы современной геохронологии. М.: Наука. С.259–275.
- Немкова В.К. 1978. Стратиграфия поздне- и послеледниковых отложений Предуралья // К истории позднего плейстоцена и голоцена Южного Урала и Предуралья. Уфа. С.4–45.
- Dedkov A.P., Butakov G.P. 1999. Die pleistozane Vergletscherung im Osten der Russischen Ebene: Zentrum im Ural oder Skandinavien? // Z. Geomorph. N.F. Bd.113. S.59–67.

ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ НЕАММОНОИДНЫХ ЦЕФАЛОПОД В ФАМЕНЕ (ПОЗДНИЙ ДЕВОН)

И.С. Барсков

SPECIAL FEATURE OF NON-AMMONOID CEPHALOPOD DISTRIBUTION IN THE FAMENIAN (LATE DEVONIAN)

I.S. Barskov

Поздний девон, являясь эпохой одного из наиболее «теплых» состояний биосферы в истории Земли, представляет собой уникальный этап в ее развитии. В это время отсутствовали полярный ледовый покров и соответственно психросфера в океане и сезонная смена температур в высоких широтах. Выровненность климата должна была бы привести и существовавшему однообразию биоты. Вместе с тем, девонские фаунистические комплексы в различных регионах отличаются друг от друга на уровне высоких таксономических категорий. В эволюции головоногих моллюсков фамен является также беспрецедентным этапом. В это время цефалоподы достигали максимального разнообразия за всю историю развития класса. К настоящему времени из фаменских отложений описано более 200 родов из 11 существовавших в то время отрядов.

Целью данной статьи является рассмотрение особенностей распространения неаммоноидных цефалопод. Их местонахождения известны в настоящее время в нескольких регионах, и их комплексы значительно различаются по своему родовому составу. Трудности их сопоставления в биостратиграфическом и биогеографическом плане Ф.А. Журавлева (1974) объясняет недостаточной изученностью, что, по ее мнению, создает ложное впечатление о большой эндемичности комплексов разных регионов на уровне родов. Вместе с тем, общее число известных к настоящему времени родов и видов (исследованный таксоцен включает 84 рода и 170 видов основных отрядных групп: *Oncocerida*, *Discosorida* и *Orthoceratoidea*) и то, что многие из выявленных комплексов достаточно представительны и адекватны по объему, позволяют провести их сравнительный анализ.

Помимо рассмотрения особенностей таксономического состава комплексов из разных регионов, в сравнительный анализ включено также сопоставление распространения в каждом из районов основных морфологических типов раковины независимо от их таксономической принадлежности. Совокупность морфотипов составляет экологическую структуру сообщества цефалопод каждого из районов. Ранее этот подход

был использован при прослеживании тенденций исторического экогенеза палеозойских цефалопод (Барсков, 1989). Специфика экологической структуры сообществ в разных районах служит также характеристикой распределения адаптивных зон в каждом из изученных регионов.

Фактическим материалом являются данные Ф.А. Журавлевой (1972а,б, 1974, 1978, 1991а,б) по распространению фаменских неаммонитидных цефалопод из более чем 70 местонахождений в семи районах на территории бывшего СССР: Центральной части Европейской России (Центральное девонское поле), Южного Урала, Казахстана, Азербайджана, Армении и Туркменистана — и данные по Свентокшишским горам Польши. Всего в фаменских отложениях указанных регионов установлено присутствие около 50 родов и более 90 видов дискоцерид, 12 родов и около 30 видов онкоцерид, более 20 родов и 50 видов ортоцератоидей, по 2 рода актиноцератоидей и бактриитоидей. Сообщества Польши и Западного Казахстана наиболее всего сходны между собой по соотношению родового и видового обилия (таксономическому наполнению). Остальные районы обладают существенными различиями. Так, на Южном Урале и на Центральном девонском поле полностью отсутствуют представители отряда онкоцерид, в Центральном Казахстане их доля очень незначительна. В то же время в Южном Казахстане онкоцериды составляют почти 50% всего таксоцена. Степень родового сходства между районами, рассчитанная по коэффициенту Жаккара, не превышает 24%, а для некоторых пар районов равна нулю. Это позволяет заключить, что по рассмотренным характеристикам каждый из районов можно рассматривать как самостоятельную биохорию высокого ранга – как минимум, как биогеографическую провинцию, но их невозможно объединить в более крупные биохории — биогеографические пояса, или царства.

Некоторые из причин этого становятся очевидными при рассмотрении расположения районов на палеогеографической схеме для фамена, основанной на палеотектонических реконструкциях. Очевидна географическая и палеоокеанологическая обусловленность специфики сообществ Центрального девонского поля и Центрального Казахстана. Первое из них сложилось в эпиконтинентальном бассейне, имевшем ограниченные связи с открытыми бассейнами, второе располагалось на противоположном борту Уральского океана. Сообщество Южного Казахстана с преобладанием в его таксоцене онкоцерид и с высокой степенью эндемизма хорошо объяснимо географическим положением района на южной оконечности Казахстанского микроконтинента, которая принадлежала, вероятно, уже совершенно иному бассейну. Однако помимо географического положения, специфика южно-казахстанского сообщества может иметь и палеоклиматическую основу: онкоцериды в это время

обитали преимущественно в водах с умеренными температурами.

Помимо таксономического состава, любое сообщество характеризуется также экологической структурой, в которой отражено приспособление его членов к определенной адаптивной зоне, если рассматривать родовую уровень, или к экологической нише, если это касается видов. Отражением экологической специализации является сходство морфологического облика (морфотип, жизненная форма), что может не зависеть от таксономического положения. В фаменском таксоценое неаммоидных цефалопод можно выделить пять основных морфотипов раковины, конструкционные особенности которых свидетельствуют об их различном образе жизни и приуроченности к разным адаптивным зонам и нишам: морфотип 1 — прямые (ортоцераконовые) или слабо согнутые медленно расширяющиеся раковины, типифицируемые родами *Michelinoceras*, *Dolorthoceras* (Orthoceratoidea), *Aktjubocheilus*, *Kijoceras* (Oncocerida); морфотип 2 — раковины сильно согнутые экзогастрически, быстро расширяющиеся, типифицируемые родом *Sophoceras* (Discosorida); морфотип 3 — боченковидные ширококонические раковины очень быстро расширяющиеся, типифицируются родами *Pachtoceras* (Discosorida), *Corysoceras* (Oncocerida); морфотип 4 — умеренно согнутые умеренно расширяющиеся раковины, типифицируемые родами *Exochoceras*, *Lysagoroceras* (Discosorida); морфотип 5 — вторично прямые умеренно расширяющиеся раковины с открытым или незначительно суженным устьем, типифицируемые родами *Vertorhycoceras*, *Carotites*, *Mecynoceras* (Discosorida). Согласно предложенной ранее классификации (Барсков, 1989), первый морфотип можно рассматривать как пелагическую нектонную и частично планктонную жизненную форму, второй — как бентопелагическую, третий — как бентосную, четвертый — как нектобентосную и пятый — как нектонную и частично как нектобентосную.

Сопоставление сходств и различий в экологической структуре районов и сопоставление с таксономической структурой приводит к некоторым нетривиальным заключениям. Так, наиболее близкими по экологической структуре оказались сообщества Польши и Центрального девонского поля, хотя в таксономическом отношении эти сообщества весьма различны: в них всего два общих рода. Это свидетельствует о том, что в указанных районах существовала пропорциональная структура адаптивных зон моря, позволившая сформировать экологически сбалансированные сообщества.

Таким образом, различия и сходства в составе сообществ лишь частично могут быть объяснены географическим положением районов и наличием физико-географических барьеров. Более важными являются особенности экологической структуры сообществ, которая отражает рас-

пределение и таксономическое наполнение основных адаптивных зон в бассейнах разных районов. Так, сообщества Южного Урала и Польши обладают сходным соотношением основных таксонов, наибольшим родовым сходством, что, однако, объясняется не географической близостью и миграциями, а сходством в экологической структуре, обусловленной сходным развитием основных адаптивных зон.

Для таксоцены Западного Казахстана характерной чертой является большее сходство с удаленным сообществом Польши, чем с более близким территориально сообществом Южного Урала, что также объясняется различиями в экологической обстановке и распределении основных адаптивных зон и подтверждается экологической структурой сообщества с малым числом прибрежных бентосных форм.

Список литературы

- Барсков И.С. 1989. Сравнительная морфология и экогенез палеозойских цефалопод. М.: Изд-во Моск. ун-та. 120 с.
- Журавлева Ф.А. 1972а. Девонские наутилоидеи. Отряд Discosorida // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. М. Т.134. 320 с.
- Журавлева Ф.А. 1972б. Семейство Aktjubocheilidae (Nautiloidea) // Палеонтол. ж. № 3. С.72–77.
- Журавлева Ф.А. 1974. Девонские наутилоидеи. Отряды Oncoceratida, Tarphyceratida, Nautilida // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. М. Т.142. 159 с.
- Журавлева Ф.А. 1991а. Некоторые фаменские неаммоноидные цефалоподы Южного Урала // Палеонтол. ж. № 1. С.24–34.
- Журавлева Ф.А. 1991б. Новые виды наутилоидей из фамена Южного Урала // Палеонтол. ж. № 3. С.46–56.

**ФРАГМЕНТАЦИЯ ИЛИ РАСШИРЕНИЕ АРЕАЛА:
ИСТОРИЧЕСКАЯ БИОГЕОГРАФИЯ
ПАНТРОПИЧЕСКОГО ПОДСЕМЕЙСТВА
CHRYSOPHYLLOIDEAE (SAPOTACEAE)
И.В. Бартиш, А. Антонелли, Д.Е. Ричардсон, У. Свенсон**

**VICARIANCE OR LONG-DISTANCE DISPERSAL:
HISTORICAL BIOGEOGRAPHY OF THE PANTROPICAL
SUBFAMILY CHRYSOPHYLLOIDEAE (SAPOTACEAE)
I.V. Bartish, A. Antonelli, J.E. Richardson, U. Swenson**

Ареалы пантропических семейств покрытосеменных растений традиционно объясняли либо расширением ареала в результате миграций путём распространения семян на дальние расстояния, в том числе и через широкие океанские просторы (Darwin, 1859; Carlquist, 1974), либо постепенной фрагментацией их древних ареалов в результате тектонических подвижек континентальных платформ (Raven, Axelrod, 1974; Nelson, Platnick 1981). Относительная важность этих процессов в формировании современных ареалов может изменяться в зависимости от эволюционной истории или биологических характеристик конкретных таксонов. Целью наших исследований было определить наиболее вероятные области географического происхождения различных таксономических групп пантропического подсемейства *Chrysophylloideae* (*Sapotaceae*), установить роль фрагментации исходного ареала и миграций в формировании его современного ареала.

Мы использовали результаты недавно опубликованной филогенетической реконструкции этого подсемейства (Swenson et al., 2008), основанной на анализе последовательностей ДНК девяти генов у 66 видов из 28 родов (Pennington, 1991; Govaerts et al., 2001). Случайная выборка из 2000 наиболее вероятных филогенетических деревьев была получена методом Байесового анализа (Rannala, Yang, 1996; Yang, Rannala, 1997) и программы MrBayes 3.1 (Huelsenbeck, Ronquist, 2001; Ronquist, Huelsenbeck, 2003). Мы использовали эту выборку и данные о пяти ископаемых остатках (пыльца и отпечатки листьев), морфологически связанных с *Chrysophylloideae*, для датирования эволюции этого подсемейства. Эта же выборка была использована для вычисления вероятных областей исторического происхождения различных эволюционных групп. Неопределённость топологии филогенетического дерева и длины его ветвей как при датировании, так и при вычислении вероятных областей исторического проис-

хождения, была учтена путем усреднения результатов из выборки 2000 деревьев, полученных при Байесовом анализе. Для датирования эволюционных деревьев и определения наиболее вероятных областей исторического происхождения мы использовали программы *r8s* (Sanderson, 2002) и *Mesquite 2.71* (Maddison, Maddison, 2009). Значения вероятности для областей исторического происхождения были получены с использованием методов максимального правдоподобия и парсимониального анализа.

Наши результаты показывают, что ранняя диверсификация *Chrysophylloideae* проходила в Африке в позднем меловом периоде (73–83 млн. лет назад). Относительно узкий интервал времени для миграций из Африки в Неотропики (от одной до трёх миграций) и Австралию (одна миграция) указывает на относительно быструю диверсификацию и географическое распространение этого подсемейства на границе мела и раннего палеоцена (около 62–72 млн. лет назад). Показано также высокая вероятность как минимум одного события обратной миграции из Неотрописа в Африку в неогене. Миграции из Австралии в Новую Каледонию происходили по меньшей мере четыре раза, а между Африкой и Мадагаскаром — несколько раз.

Фрагментация древнего ареала могла бы объяснить эволюционное родство между южно-американскими и австралийскими видами, которые могли быть связаны через Антарктиду. Однако связи между эволюционно близкими группами в Африке и Южной Америке, а также между группами видов из Новой Каледонии и Австралии, равно как и наличие нескольких видов этого подсемейства на Мадагаскаре, таким образом объяснить невозможно. Мы также не нашли подтверждения гипотезе, что северо-атлантический сухопутный мост мог бы способствовать расширению ареала *Chrysophylloideae* на границе палеоцена и эоцена.

Таким образом, миграции на далёкие расстояния между разделёнными океанами материками были доминирующим механизмом расширения ареала в подсемействе *Chrysophylloideae*.

Список литературы

- Darwin C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection*. London: John Murray.
- Carlquist S. 1974. *Island biology*. New York: Columbia University Press.
- Govaerts R., Frodin D.G., Pennington, T.D. 2001. *World checklist and bibliography of Sapotaceae*. Kew: Royal Botanic Gardens.
- Huelsenbeck J.P., Ronquist F. 2001. *MrBayes: Bayesian inference of phylogenetic trees // Bioinformatics*. Vol.17. P.754–755.
- Maddison W.P., Maddison D.R. 2009. *Mesquite: a modular system for evolutionary analysis // Version 2.71*. Mode of access: URL <http://mesquiteproject.org>.

- Nelson G., Platnick N.I. 1981. Systematics and biogeography. New York: Columbia University Press.
- Pennington T.D. 1991. The genera of Sapotaceae. Kew: Royal Botanic Gardens.
- Rannala B., Yang Z.H. 1996. Probability distribution of molecular evolutionary trees: A new method of phylogenetic inference // *J. Molec. Evol.* Vol.43. P.304–311.
- Raven P.H., Axelrod D.I. 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements // *Ann. Missouri Bot. Gard.* Vol. 61. P.539–673.
- Ronquist F., Huelsenbeck J.P. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models // *Bioinformatics.* Vol.19. P.1572–1574.
- Sanderson M.J. 2002. Estimating absolute rates of molecular evolution and divergence times: a penalized likelihood approach // *Mol. Biol. and Evol.* Vol.19. P.101–109.
- Swenson U., Richardson J.E., Bartish I.V. 2008. Multi-gene phylogeny of the pantropical subfamily Chrysophylloideae (Sapotaceae): evidence of generic polyphyly and extensive morphological homoplasy // *Cladistics.* Vol.24. P.1006–1031.
- Yang Z.H., Rannala B. 1997. Bayesian phylogenetic inference using DNA sequences: A Markov Chain Monte Carlo method // *Mol. Biol. and Evol.* Vol.14. P.717–724.

**БИОГЕОЦЕНОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ
ХОРОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ
ДУМКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ СРЕДНЕРУССКОЙ
ЛЕСОСТЕПИ**
О.Н. Бережнова

**BIOGEOCOENOTIC FACTORS OF THE CHOROLOGICAL
DIVERSITY OF DIPTERAN INSECTS IN THE MIDDLE
RUSSIAN FORESTED STEPPE**
O.N. Berezhnova

Среднерусская лесостепь расположена в южной половине Восточно-Европейской равнины, в бассейне Верхнего и Среднего Дона. В региональном отношении она охватывает Липецкую, Тамбовскую, Курскую, Воронежскую и Белгородскую области. В лесостепной зоне выделяют две провинции: провинция Среднерусской возвышенности и провинция Окско-Донской низменной равнины (Физико-географическое..., 1961). В пределах каждой провинции хорошо выражены три подзоны: северная лесостепь на серых лесных почвах и оподзоленных черноземах; типичная лесостепь на выщелоченных и типичных черноземах; южная лесостепь на обыкновенных черноземах. Современная естественная растительность сохранилась лишь на небольшой площади. Основными зональными типами растительности лесостепи являются дубравы и луговые (или северные) степи, расположенные на водоразделах. В лесотипологическом отношении дубравы (52,7% лесопокрытой площади) подразделяют на нагорные, байрачные, водораздельные, пойменные и приборовые, связанные с борами на песках вдоль рек. Наибольшие площади занимают нагорные дубравы, приуроченные к крупным склонам речных долин. Сосновые леса, занимающие 25% лесопокрытой площади, представлены отдельными островными массивами (Цнинский, Усманский и Хреновской боры). Разнотравно-луговые (северные) степи и сменявшие их на юге типчаковые и ковыльные (южные) до их распашки были самым распространенным типом ландшафта междуречных равнин. В настоящее время естественная растительность сохранилась только на территориях заповедников (Центрально-Черноземный, «Галичья гора»), памятников природы (Хреновская, Каменная степи), на склонах крупных балок и опушках байрачной дубравы.

Лесостепь Среднерусской возвышенности принадлежит к числу районов древней, доледниковой лесостепи. Отсюда после ухода Днепровского и Окского ледников стали впервые проникать на Окско-Донскую

низменность широколиственные и сосновые леса и степи.

Ведущими современными факторами, влияющими на хорологическое разнообразие двукрылых насекомых, являются ландшафтно-зональные условия и секторальные климатические особенности. Эти условия определяют растительный покров, который в свою очередь обуславливает характер биогеоценоза.

В настоящее время в Среднерусской лесостепи выявлено более 1500 видов двукрылых, относящихся к 72 семействам. Значительное число видов имеют широкие ареалы и входят в состав панатлантической секторной группы (73,3% от общего числа видов двукрылых в Среднерусской лесостепи), охватывающей западную европейскую часть Палеарктики. Возможно, в лесостепи проходит рубеж, ограничивающий распространение некоторых из них на восток, в более континентальные районы. Среди поясных групп ядро образуют виды с температурным (56,2%) распространением. Затем следуют виды с суббореальным (17%) и температурно-субтропическим (17%) распространением.

По сравнению с лесными ландшафтами лесостепные характеризуются возрастающей теплообеспеченностью и континентальностью (коэффициент увлажнения у них, как правило, от 0,6 до 1,0), что ведет к постепенному исчезновению лесных биогеоценозов. При переходе к лесостепи происходит обеднение диптерофауны за счет снижения видового разнообразия семейств, представители которых биотопически приурочены к лесам. Среди двукрылых практически нет видов, узко адаптированных к зональным плакорным лесным сообществам лесостепи. Большинство выявленных видов являются широко лесными, т.е. могут обитать в разных типах лесных биогеоценозов. Это преимущественно виды из семейств *Dolichopodidae*, *Empididae*, *Lauxaniidae*.

Большинство видов двукрылых насекомых в лесостепи предпочитают в качестве местообитаний биогеоценозы, приуроченные к внеплакорным ландшафтам — азональные (пойменные и прибрежные), интразональные (сфагновые болота) и экстразональные (боры, байрачные дубравы), характеризующиеся разнообразными природными условиями и достаточным увлажнением. Например, пойменные луга с обильной цветущей растительностью являются местообитанием мезофильных видов из семейств *Syrphidae*, *Chloropidae*, *Tephritidae*, *Conopidae*, *Empididae* (виды рода *Empis*), трофически связанных с разнотравьем и злаками. Заболоченные участки пойм, ивняковые заросли служат путями проникновения некоторых микротермных видов рода *Rhamphomyia* из семейства *Empididae*, представляющих аркто-бореальный элемент в диптерофауне Среднерусской лесостепи. В прибрежных биогеоценозах многие виды двукрылых, прежде всего эвритопные и прибрежные, находят относи-

тельно стабильные условия в разных ландшафтных зонах (семейство Culicidae, Dolichopodidae, Empididae). Биогеоценозы, связанные с экстразональными ландшафтами, служат путями проникновения в лесостепную зону бореальных форм. Часто связь двукрылых с этими биогеоценозами обусловлена влиянием гидротермического режима. В лесостепи бореальные виды приурочены к сфагновым болотам или заболоченным участкам сосновых и сосново-широколиственных лесов. В основном это ранневесенние или весенние виды, например, рода *Rhamphomyia* (*Rh. borealis* L., *Rh. laevipes* Fall., *Rh. obscuripennis* Mg., *Rh. tibiella* Zett.). Численность этих видов поддерживается на относительно высоком уровне. В целом небольшие площади лесов и повышение континентальности ограничивает распространение в лесостепи как неморальных видов, так и бореальных.

В лесостепи создаются благоприятные условия для обитания видов двукрылых, свойственных степным, полупустынным и пустынным ландшафтам (семейства Asilidae, Bombyliidae). Они приурочены к степным биогеоценозам склонового типа местности. В условиях лесостепи многие южные виды, принадлежащие к средиземноморскому, европейско-казахстанскому и даже монгольскому степному типу фауны, встречаются на остепненных меловых и известняковых склонах. В основной части ареала эти виды распределены более или менее широко на равнинах, на окраине же ареала они удерживаются лишь в особых микроклиматических условиях склоновой местности (Скуфьин, 1974). На меловых обнажениях встречаются южные виды журчалок (*Cheilosia soror* Ztt.), ктырей (*Antiphrisson trifarius* Lw.), жужжал (*Bombylius ambustus* Pall., *B. fulvescens* Wied.).

Таким образом, приуроченность многих видов двукрылых насекомых к биогеоценозам, связанных с азональными и экстразональными ландшафтами, является одной из причин формирования у них широких ареалов.

Список литература

- Скуфьин К.В. 1974. Склоновая микрозональность как фактор в распределении и жизни насекомых // Склоновая микрозональность ландшафтов. Воронеж: Воронежский ун-т. С.91–95.
- Физико-географическое районирование Центральных черноземных областей. 1961. Воронеж: Воронежский ун-т. 263 с.

**О ПРОИСХОЖДЕНИИ И ВОЗМОЖНЫХ ПУТЯХ
РАССЕЛЕНИЯ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ
ЛИСТВЕННИЦ ПО ДАННЫМ ПАЛЕОБОТАНИКИ
Н.И. Блохина**

**ON THE ORIGIN AND POSSIBLE WAYS OF DISTRIBUTION
OF THE FAR EASTERN LARCHES
BY PALAEOBOTANICAL DATA
N.I. Blokhina**

Вопрос о происхождении и историческом развитии лиственниц неоднократно обсуждался в литературе, но ещё далёк от окончательного решения, что вызвано недостаточным количеством надёжных палеоботанических данных. Возможно, первые представители рода *Larix* Mill. появились в сеномане (начало позднего мела) на Северо-Востоке Азии, о чём могут свидетельствовать описанные В.А. Самылиной (1988) находки семенных чешуй *Larix* sp. из отложений этого возраста в бассейнах рек Армань и Ола. Такие же остатки описаны и из отложений несколько более молодого — туронского возраста в бассейне реки Еропол (Филиппова, Абрамова, 1993). К концу позднего мела лиственница, по-видимому, распространилась на юг российского Дальнего Востока (РДВ); находки побегов *Larix* sp. указываются из кампана (конец позднего мела) Приамурья (Головнёва и др., 2008).

В эоцене лиственница, вероятно, произрастала уже по всей материковой части РДВ. Разнообразные остатки *Larix* sp. обнаружены в эоцене Западной Камчатки, причём шишки похожи на таковые у среднемиоценовой *Larix vasskovskii* Cheleb. (Гладенков и др., 1991). В литературе имеются указания на находки семян лиственницы в эоценовых отложениях Новосибирских островов и Яно-Индибирского междуречья, пыльцы — в эоцене Приморья и Приамурья (цит. по: Блохина, 1995). Лиственница была представлена какими-то древними формами и, возможно, являлась ещё весьма редким компонентом в составе лесной растительности.

Видовое разнообразие лиственницы, по-видимому, значительно возросло в позднем олигоцене, особенно в пределах горной системы Сихотэ-Алинь. Этому способствовал очередной этап вулканизма, в результате которого сложилась чёткая вертикальная поясность. Лиственница, вероятно, произрастала здесь в верхних горных поясах, поэтому и представлена только остатками ископаемой древесины, по которым установлены *Laricioxylon sizimanicum* Blokh. (Блохина, 1979), *L. shilkiniae* Blokh. (Бло-

хина, 1984), *L. sikhotealinense* Blokh. (Блохина, 19856), *L. jarmolenkoi* Blokh. (Блохина, 1985а) и *L. gregussii* Blokh. (Блохина, 1989). Эти ископаемые виды имеют ксилотомические признаки современных *Larix lyallii* Parl., *L. occidentalis* Nutt., *L. sibirica* Ledeb., *L. gmelinii* (Rupr.) Rupr., *L. kamtchatica* (Rupr.) Carr., *L. leptolepis* (Siebold et Zucc.) Gord. На Северо-Востоке произрастала *L. rarytkensis* Akhmet., имеющая некоторое сходство с современной *L. gmelinii* (Ахметьев и др., 1989). Древние формы лиственницы сочетали в себе признаки современных представителей видовых рядов *Lyallianae* Sukacz., *Caempferianae* Sukacz., *Paucisquamatae* Sukacz. и *Euroasiaticae* Sukacz., но, возможно, в это время уже появились и предковые формы *Larix gmelinii* — на севере РДВ, *L. kamtchatica* и *L. leptolepis* — на юге.

К началу среднего миоцена на юге РДВ появились *Laricioxylon rettikhovicum* Blokh. (Блохина, 1983) и *Larix primoriensis* G. Pimenov (Пименов, 1990). В среднем миоцене здесь произрастали *Laricioxylon priamurensis* Blokh. с ксилотомическими признаками современных *Larix olgensis*, *L. leptolepis* и *L. occidentalis* (Блохина, Снежкова, 2003) и *Larix* sp., семенные чешуи и крылѐнные семена которой имеют некоторые признаки современных *L. olgensis* А. Генгу и *L. principis-rupprechtii* Мауг (Аблаев и др., 1994; Аблаев, Васильев, 1998). В это же время предковые формы *L. kamtchatica* и *L. leptolepis* (видовой ряд *Caempferianae*) распространились на север, где произрастали наряду с предковыми формами *L. occidentalis* и *L. lyallii*. Так, у ископаемых видов *Laricioxylon korfiense* Blokh., *L. chelebaevae* Blokh., *L. jarmolenkoi* Blokh. (цит. по Блохина, 1997), *Larix* sp. cf. *L. omoloica* Dorof. и *L. preobrajenskii* Krysht. (Челебаева, 1978), произраставших на Камчатке, и у *L. vasskovskii* из района бухты Нагаева (Челебаева и др., 1979) отмечаются признаки современных *L. leptolepis*, *L. occidentalis*, *L. lyallii*, *L. kamtchatica*. Кроме того, в бассейне реки Алдан обнаружены шишки *Larix* sp., сходные с шишками современной *L. olgensis* (Дорофеев, 1972). Видовое разнообразие лиственницы и на севере, и на юге РДВ в среднем миоцене пополнилось предковыми формами представителей видового ряда *Olgensiformes*.

В позднем миоцене на Северо-Востоке была распространена *Larix gmelinii* (Баранова и др., 1968; Дорофеев, 1972), хотя вплоть до начала плиоцена ещё встречалась *L. leptolepis* (Биске, 1975), а в Приохотье — *Larix* sp. (ex. gr. *Olgensiformes* Kolesn.) (Баранова и др., 1968). Шишки *L. cf. olgensis* обнаружены в верхнем миоцене Якутии (Биске, 1975). На юге РДВ произрастали *L. edelsteinii* Akhmet., *L. schmidtiana* (Palib.) Akhmet., *Larix* sp. 1 и *Larix* sp. 2, имеющие признаки современных *L. sibirica* Ledeb., *L. leptolepis*, *L. occidentalis* (Ахметьев, 1973). Тем не менее, к началу плиоцена представители видовых рядов *Caempferianae* и *Olgensiformes* ис-

чезли с северной части РДВ, тогда как лиственницы с признаками видо-вого ряда *Lyallianae* произрастали на юге РДВ до плиоцена включительно.

Плиоценовые лиственницы описаны только по остаткам ископаемой древесины из Южного Приморья — это *Laricioxylon pavlovskiense* Blokh. et Bondarenko (Блохина и др., 2003), *L. blokhinae* O.V. Bondarenko (Bondarenko, 2007), *L. aff. chelebaevae*, *L. aff. korfiense*, *L. aff. sichotealinense*, *Larix aff. gmelinii* и *L. olgensis* (Бондаренко, 2006). У этих видов наблюдаются структурные признаки древесины современных *L. occidentalis*, *L. gmelinii*, *L. olgensis*, *L. leptolepis*, *L. lyallii*. В послеплиоценовое время полностью исчезли с территории РДВ лиственницы с признаками представителей видового ряда *Lyallianae* и сильно сократился ареал *L. olgensis*. В настоящее время на РДВ произрастают *L. gmelinii*, *L. cajanderi* Майр, *L. olgensis* и *L. kamtchatica*, не считая нескольких гибридных видов (Недолужко, 1995).

Работа поддержана грантами РФФИ № 11-04-01208 и Президиума РАН и ДВО РАН № 09-I-П15-02.

Список литературы

- Аблаев А.Г., Васильев И.В. 1998. Миоценовая Краскинская флора Приморья. Владивосток: Дальнаука. 107 с.
- Аблаев А.Г., Тащи С.М., Васильев И.В. 1994. Миоцен Ханкайской впадины Западного Приморья. Владивосток: Дальнаука. 168 с.
- Ахметьев М.А. 1973. Миоценовая флора Сихотэ-Алиня (р. Ботчи) // Тр. Геол. ин-та АН СССР. М.: Наука. Вып. 247. 124 с.
- Ахметьев М.А., Дворянкин А.И., Милехин А.И., Самсоненко В.Л., Филатова Н.И., Запорожец Н.И. 1989. Палеоген хребта Рарыткин (северо-восток Корякского нагорья) // Изв. АН СССР. Сер. геол. № 3. С.44–57.
- Баранова Ю.П., Биске С.Ф., Гончаров В.Ф. и др. 1968. Кайнозой Северо-Востока СССР // Тр. ИГиГ СО АН СССР. М.: Наука. Вып.38. 124 с.
- Биске С.Ф. 1975. Палеоген и неоген Крайнего Северо-Востока СССР. Новосибирск: Наука. 268 с.
- Блохина Н.И. 1979. Древесины хвойных из миоценовых отложений Северо-Восточного Сихотэ-Алиня // Палеонтол. ж. № 3. С.141–144.
- Блохина Н.И. 1983. Два вида хвойных из миоцена Реттиховки (Южное Приморье), установленных по древесине // Бот. ж. Т.68. № 4. С.463–468.
- Блохина Н.И. 1984. Древесина *Laricioxylon shilkiniae* (Pinaceae) из верхнего олигоцена бухты Сизиман (Хабаровский край) // Бот. ж. Т.69. № 11. С.1498–1501.
- Блохина Н.И. 1985а. Древесина лиственницы из третичных отложений бухты Сизиман (Хабаровский край) // Палеонтол. ж. №3. С.105–109.
- Блохина Н.И. 1985б. Новый вид ископаемой лиственницы (по древесине) и проблема происхождения сибирской и даурской лиственниц // Комаровские чтения. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. Вып.32. С.3–13.

- Блохина Н.И. 1989. Новый вид ископаемой лиственницы, установленный по древесине // В.А. Красилов, Р.С. Климова (отв. ред.). Кайнозой Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР. С.135–139.
- Блохина Н.И. 1995. О происхождении и историческом развитии дальневосточных лиственниц // Тез. докл. ХLI сес. Палеонтол. о-ва «Палеобиогеография, центры происхождения и миграция организмов». СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ. С.8–10.
- Блохина Н.И. 1997. Древесины хвойных из среднего миоцена залива Корфа (Камчатка) // Н.И. Блохина (отв. ред.). К 110-летию со дня рождения Африкана Николаевича Криштофовича. Владивосток: Дальнаука. С.49–51.
- Блохина Н.И., Бондаренко О.В., Снежкова С.А. 2003. Новые виды Pinaceae из плиоцена Южного Приморья (Дальний Восток России), установленные по древесине // Бот. ж. Т.88. № 1. С.88–100.
- Блохина Н.И., Снежкова С.А. 2003. Ископаемые древесины из верхнего миоцена Еркувещкого бурогольного месторождения (Приамурье) // Палеонтол. ж. № 5. С.97–102.
- Бондаренко О.В. 2006. Ископаемые древесины из плиоцена Южного Приморья. Автореф. дис. ... канд. биол. н. Владивосток. 20 с.
- Гладенков Ю.Б., Синельникова В.Н., Шанцер А.Е. и др. 1991. Эоцен Западной Камчатки // Тр. Геол. ин-та АН СССР. М.: Наука. Вып.467. 184 с.
- Головнёва Л.Б., Сунь Ге, Бугдаева Е.В. 2008. Кампанская флора Зее-Буреинского бассейна (поздний мел, Приамурье) // Палеонтол. ж. № 5. С.96–107.
- Дорофеев П.И. 1972. Третичные флоры бассейна р. Омолон // И.Т. Васильченко (отв. ред.). История флоры и растительности Евразии. Л.: Наука. С.41–112.
- Недолужко В.А. 1995. Конспект дендрофлоры российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука. 208 с.
- Пименов Г.М. 1990. Миоценовые хвойные юга Дальнего Востока и их стратиграфическое значение. Владивосток: Изд-во ДВО РАН. 108 с.
- Самылина В.А. 1988. Аркагалинская стратофлора Северо-Востока Азии. Л.: Наука 131 с.
- Филиппова Г.Г., Абрамова Л.Н. 1993. Позднемеловая флора Северо-Востока России. М.: Недра. 348 с.
- Челебаева А.И. 1978. Миоценовые флоры Восточной Камчатки (флоры стратотипа корфовской серии). М.: Наука. 155 с.
- Челебаева А.И., Синельникова В.Н., Егорова И.А., Лупкина Е.Г. 1979. Миоценовая флора бухты Нагаева и некоторые вопросы корреляции континентальных отложений Камчатки и Северо-Востока СССР // В.А. Вахрамеев (отв. ред.). Стратиграфия и флора континентального неогена Дальнего Востока. М.: Наука. С.30–82.
- Bondarenko O.V. 2007. Pliocene Wood of *Larix* from Southern Primorye (Russian Far East) // Paleontol. J. Vol.41. No.11. P.1054–1062.

ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ФАУНЫ ЯЩЕРИЦ ВЬЕТНАМА

В.В. Бобров

ZOOGEOGRAPHICAL PECULIARITIES OF THE LIZARD FAUNA OF VIETNAM

V.V. Bobrov

В настоящее время фауна ящериц (Reptilia, Sauria) Вьетнама насчитывает 160 видов из 36 родов и 9 семейств (Uetz, 2011), и является наиболее разнообразной в Индокитае. О том, как росло по мере интенсивного исследования герпетофауны Вьетнама число видов ящериц в фауне этой страны за последние 40 лет, можно проследить по обобщающим сводкам (Dao, 1979 — 79 видов, Bobrov, 1995 — 97 видов, Бобров, Семенов, 2008 — 121 вид). Таким образом, всего за 3 года после опубликования последней сводки по заврофауне Вьетнама число известных там видов возросло на 40. Очевидно, что и нынешняя цифра не окончательная. Уже сейчас несколько видов находятся на стадии описания. Открытие популяции такой немелкой ящерицы, как *Shinisaurus crocodilurus*, в XXI веке (Le, Ziegler, 2003) говорит о недостаточной изученности фауны страны. Несколько родов (прежде всего, *Scincella*) нуждаются в серьезных ревизиях, которые наверняка повлекут за собой описания новых таксонов. Только за последние 20 лет с территории Вьетнама были описаны 4 новых рода (*Leptoseps*, *Livorimica*, *Paralipinia* и *Vietnascincus*), причем первые два из них — в результате ревизий собранного много лет назад материала.

Провести полноценный зоогеографический анализ фауны ящериц Вьетнама в настоящий момент не представляется возможным из-за очень слабой изученности герпетофаун двух прилежащих стран — Лаоса и Камбоджи, познание которых совершенно необходимо для понимания взаимоотношений и взаимопроникновений соседних фаун.

Появившиеся практически одновременно две работы по герпетогеографическому районированию Вьетнама (Tran et al., 1992; Бобров, 1993) продемонстрировали общие закономерности. Авторы первой статьи, проанализировав распространение всех видов земноводных и пресмыкающихся, разделили территорию страны на 7 районов: Северо-Западный, Северо-Восточный, Равнина Бак Бо и равнина Тхань-Нге-Тинь, Северный район Центрального Вьетнама, Центральный район Центрального Вьетнама, Южный район Центрального Вьетнама и Равнина Южного Вьетнама (Нам Бо).

На основании проведенного нами анализа фауны ящериц с использованием математических методов (Бобров, 1993) территория страны была подразделена (рис.) на две подобласти Индо-Малайской фаунистической области.

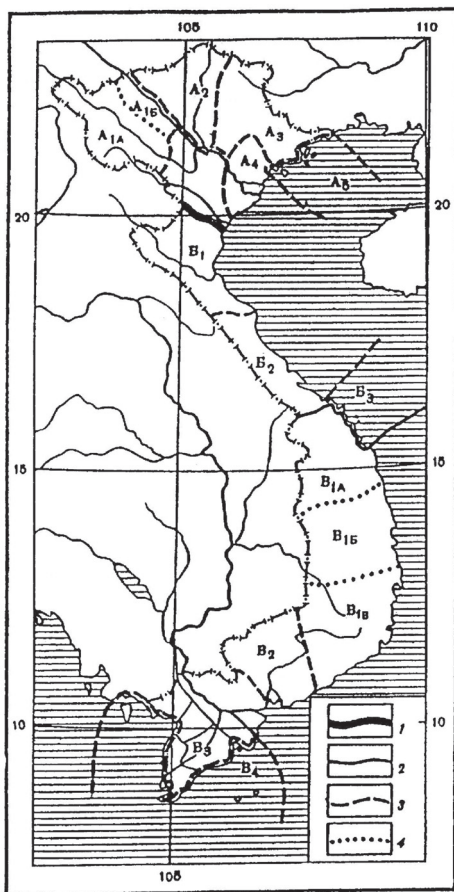


Рисунок. Схема зязеографического районирования Вьетнама (по данным о распространении ящериц) (по Боброву, 1993).

Тонкино-Южнокитайская подобласть: Тонкинская надпровинция (А): А₁ — Северо-западная провинция; А₂ — Тэйбакская провинция; А₃ — Центрально-Тонкинская провинция; А₄ — провинция Бак Бо; А₅ — Катбинская провинция.

Южно-Индокитайская подобласть: Северо-Аннамская надпровинция (Б): Б₁ — Нгетинская надпровинция; Б₂ — Биньчитхьенская надпровинция; Б₃ — Тямская надпровинция. Аннамо-Кохинхинская надпровинция (В): В₁ — Южно-Аннамская провинция; В₂ — Восточно-Кохинхинская провинция; В₃ — Меконгская провинция; В₄ — Кондао-Фукуокская провинция.

ческой области: Тонкино-Южнокитайскую с одной надпровинцией (Тонкинская) и пятью провинциями и Южно-Индокитайскую с двумя надпровинциями — Северо-Аннамской (с тремя провинциями) и Аннам-Кохинхинской (с четырьмя провинциями).

Со времени опубликования указанной работы произошли кардинальные изменения в понимании объема фауны ящериц Вьетнама. Учет всех вновь описанных и впервые найденных на территории страны видов показал, что фауны ящериц двух подобластей весьма различны даже на уровне родов. В Тонкино-Южнокитайской подобласти есть эндемичный род — *Livorimica*, а 4 рода распространены на территории Вьетнама только здесь: *Goniurosaurus*, *Japalura*, *Ateuchosaurus* и *Shinisaurus*. В Аннам-Кохинхинской подобласти есть два эндемичных рода: *Paralipinia* и *Vietnascincus*, а еще 12 родов на территории Вьетнама распространены только здесь: *Cnemaspis*, *Cyrtodactylus*, *Dixonius*, *Lepidodactylus*, *Ptychozoon*, *Bronchocela*, *Pseudocophotis*, *Dasia*, *Emoia*, *Leptoseps*, *Lipinia* и *Riopa*. Данные по числу видов, эндемичных для провинций или распространенных на территории Вьетнама только на их территории, приведены в таблице.

Таблица. Число эндемичных для герпетогеографических провинций Вьетнама и распространенные в пределах Вьетнама только на их территории виды ящериц.

Провинции	Эндемики	Распространены в пределах Вьетнама только здесь
A ₁	5	1
A ₂	–	1
A ₃	9	6
A ₄	–	–
A ₅	1	3
Б ₁	7	–
Б ₂	4	1
Б ₃	–	1
В ₁	22	2
В ₂	9	3
В ₃	6	3
В ₄	7	1

По особенностям распространения все виды ящериц фауны Вьетнама можно разделить на три типа и 17 групп ареалов.

I. ШИРОКО РАСПРОСТРАНЕННЫЕ В ТРОПИКАХ (5 видов):

1) Пантропические — 1 вид; 2) Палеотропические — 1 вид; 3) Ориентально-тропические (распространены в тропиках Индо-Малайской и Австралийской фаунистических областей) — 3 вида.

II. ШИРОКО РАСПРОСТРАНЕННЫЕ ИНДО-МАЛАЙСКИЕ (Широко распространены в индо-малайской фаунистической области, основная часть ареала лежит за пределами Вьетнама, 55 видов):

4) Широко распространённые индо-малайские (распространены от Индии до Малайского архипелага) — 6 видов; 5) Западно-Индо-Малайские (широко распространены в Индии и Индокитае, где находят восточный предел распространения, либо незначительно захватывают Малайский архипелаг) — 7 видов; 6) тонкино-южно-китайские (распространены в Южном Китае и Северном Вьетнаме, некоторые выходят за эти пределы в Северную Мьянму) — 22 вида; 7) индокитайско-китайские (распространены в Южном Китае и на всей территории Индокитая) — 9 видов; 8) китайско-малайские (распространены от Южного Китая до Малайского полуострова включительно) — 2 вида; 9) индокитайско-малайские (распространены в Индокитае и на Малайском полуострове) — 4 вида; 10) восточно-индо-малайские (основная часть ареала лежит в пределах Малайского архипелага, у некоторых — на Филиппинских островах) — 5 видов.

III. ИНДОКИТАЙСКИЕ ВИДЫ (Эндемики Индокитайского полуострова либо незначительно выходящие за его пределы, 100 видов):

11) Тонкинские (эндемики Северного Вьетнама) — 17 видов; 12) аннамские (эндемики Центрального Вьетнама) — 35 видов; 13) аннамско-кохинхинские (эндемики южной половины Вьетнама) — 4 вида; 14) кохинхинские (эндемики Южного Вьетнама) — 14 видов; 15) эндемики островов у южного побережья Вьетнама — 7 видов; 16) восточно-индокитайские (распространены только во Вьетнаме, но по всей стране) — 3 вида; 17) западно-индокитайские (основная часть ареала лежит в Таиланде и Южной Мьянме) — 11 видов; 18) южно-индокитайские (эндемики южной половины Вьетнама, Лаоса и Камбоджи) — 9 видов.

3 рода и 80 видов (50% всей фауны!) ящериц эндемичны для территории Вьетнама. Это весьма высокий показатель, говорящий о значительной самостоятельности фауны Вьетнама.

Всего в Индокитае и сопредельных регионах Южного Китая (провинции Юннань, Гуанси-Чжуанг и Гуандун и острова Хайнань, Гонконг и Тайвань) распространено более 350 видов ящериц из 50 родов и 9 семейств. Во Вьетнаме представлены все семейства, 36 родов из 50 (72%)

и 160 видов (45.7%), известных в регионе. Сравнимое с Вьетнамом разнообразие фауны ящериц наблюдается только в Таиланде (150 видов) (Uetz, 2011), что, вероятно, связано с лучшей изученностью территории этой страны, а также с ее большей площадью, чем у других стран региона. В Лаосе известен 41 вид (Uetz, 2011), из них во Вьетнаме отсутствуют лишь 15 (*Cnemaspis laoensis*, *Cyrtodactylus buchardi*, *C. interdigitalis*, *C. jarujini*, *C. lomyenensis*, *C. pageli*, *C. teinieii*, *C. wayakonei*, *Gekko petricolus*, *Hemiphyllodactylus yunnanensis*, *Leiolepis rubrataeniata*, *Mantheyus phuwuaenensis*, *Pseudocalotes poilani*, *Sphenomorphus lineopunctulatus* и *Tropidophorus laotus*), причем все они, кроме эндемиков Лаоса *Cnemaspis laoensis*, 6 видов рода *Cyrtodactylus* и *Pseudocalotes poilani*, известны также и из Таиланда, а некоторые и из Мьянмы. В Камбодже известно 52 вида, из них только 7 отсутствуют во Вьетнаме (*Cnemaspis chanthaburiensis*, *C. niyomwanae*, *Cyrtodactylus brevipalmatus*, *Dibamus dalajensis*, *Acanthosaura cardamomensis*, *Riopa isodactyla* и *Sphenomorphus punctulatus*), причем 6 из них распространены также и в Таиланде, и только один вид дибамуса эндемичен. Очевидно, что столь низкие показатели для Лаоса и Камбоджи являются следствием очень слабой изученности фауны этих двух стран. Гораздо больше таких видов в Южном Китае, что, вероятно, связано с лучшей его изученностью. И если эндемики острова Хайнань вряд ли будут найдены во Вьетнаме, то некоторые из материковых китайских видов в будущем, вполне возможно, могут быть обнаружены на территории страны. Недавнее нахождение *Shinisaurus criocodilurus* во Вьетнаме (Le, Ziegler, 2003) подтверждает это предположение. Виды, населяющие пограничные провинции Китая и не отмеченные во Вьетнаме, следующие: провинция Юннань — *Calotes jerdoni*, *C. kingdonwardi*, *Japalura dymondi*, *J. flaviceps*, *J. splendida*, *J. varcoae*, *Salea kakhienensis*, *Gekko chinensis*, *Hemidactylus garnotii*, *Hemiphyllodactylus yunnanensis*, *Takydromus intermedius*, *Scincella barbouri* и *Sphenomorphus incognitus*; провинция Гуанси-Чжуанг — *Takydromus septentrionalis*, *Scincella reevesii* и *Tropidophorus guangxiensis*; провинция Гуандун — *Gekko subpalmatus* и *Scincella reevesii*.

Список литературы

- Бобров В.В. 1993. Зоогеографический анализ фауны ящериц (Reptilia, Sauria) Вьетнама // Зоол. ж. Т.72. Вып.8. С.70–79.
- Бобров В.В., Семенов Д.В. 2008. Ящерицы Вьетнама. М.: Т-во научных изданий КМК. 226 с.
- Bobrov V.V. 1995. Checklist and bibliography of the lizards of Vietnam // Smithsonian Herpetological Information Service. No.105. 28 pp.

- Dao Van Tien. 1979. [Key to the lizards of Vietnam] // Tap Chi Sinh Vat Hoc. Vol.1. No.1. P.2–10 (in Vietnamese).
- Le Khac Quyet, Ziegler T. 2003. First record of the Chinese crocodile lizard from outside of China: report on a population of *Shinisaurus crocodilurus* Ahl, 1930 from North-Eastern Vietnam // Hamadryad. Vol.27. No.2. P.193–199.
- Tran Kien, Hoang Xuan Quang. 1992. [On the zoogeographical zones of reptiles and amphibians of Vietnam] // Tap Chi Sinh Hoc. Vol.14. No.3. P.8-13 (in Vietnamese).
- Uetz P. 2011. The Reptile database. Mode of access: <http://reptile-database.reptarium.cz/>

РОЛЬ АМЕРИКАНСКИХ ВИДОВ В СОСТАВЕ ФЛОРЫ ВЕРХНЕВОЛЖСКОГО РЕГИОНА

Е.А. Борисова

ROLE OF THE AMERICAN SPECIES IN THE UPPER VOLGA BASIN FLORA

Е.А. Borisova

Инвазии чужеродных видов в настоящее время приняли глобальный характер, происходит увеличение темпов и масштабов переселения видов, расширение вторичных ареалов (Тишков и др., 1995; Richardson et al, 2000; Биологические инвазии..., 2004; Theoharides, Dukes, 2007 и др.). Адвентивные виды растений проникают и расселяются во всех регионах и играют все большую роль в формировании флор. Процессы смешения флор приводят к утрате их региональной специфики и унификации, обостряют экологические проблемы.

Верхневолжский регион охватывает Тверскую, Ярославскую, Ивановскую, Костромскую и Владимирскую административные области (площадь территории — 231 тыс. км², численность населения — 6,7 млн. человек.). Он относится к индустриально развитым и урбанизированным районам центра Европейской России. Природные экосистемы региона в значительной степени антропогенно трансформированы, флора богата заносными растениями. В современной флоре региона к 2011 г. отмечено 790 адвентивных видов, из 2 отделов, 3 классов, 82 семейств, 392 родов. Среди них 155 видов (19,6%) имеют американское происхождение.

Наиболее многочисленны выходцы из Северной Америки (115 видов). Первые североамериканские виды появились в регионе еще в конце XIX в. (например, *Amaranthus retroflexus*, *Elodea canadensis*, *Epilobium adenocaulon*, *Lepidotheca suaveolens* и др.), в середине XX столетия поток их значительно увеличился. Многие североамериканские виды были интродуцированы как декоративные и ценные в хозяйственном отношении виды (*Acer negundo*, *Amelanchier spicata*, *Aster lanceolatus*, *A. salignus*, *Fraxinus pennsylvanica*, *Helianthus tuberosus*, *Physocarpus opulifolius*, *Populus balsamifera*, *Solidago canadensis*, *Zizania palustris* и др.), некоторые попали случайно (*Bidens frondosa*, *Conyza canadensis*, *Juncus tenuis*, *Phalacrologium septentrionale*, *Xanthium albinum* и др.).

Особенностью североамериканских видов является их высокая способность к натурализации. Почти половина из них (47,8%) хорошо приспособились к местным условиям. 32 вида внедрились в природные сообщества, где они успешно конкурируют и вытесняют местные виды ра-

стений (например, *Acer negundo*, *Amelanchier spicata*, *Bidens frondosa*, *Calystegia inflata*, *Echinocystis lobata*, *Epilobium adenocaulon*, *Juncus tenuis*, *Lupinus polyphyllus*, *Solidago gigantea*, *S. canadensis* и др.), изменяя структуру экосистем. Эти растения оставляют группу инвазионных растений, включены в «Черную книгу Средней России» (Виноградова и др., 2010).

12 видов североамериканского происхождения успешно освоили открытые нарушенные экотопы, став их постоянными компонентами (например, *Amaranthus albus*, *A. blitoides*, *A. retroflexus*, *Conyza canadensis*, *Hordeum jubatum*, *Lepidium densiflorum*, *Lepidotheca suaveolens* и др.). Пока не натурализовались в регионе 80 североамериканских видов, среди них, например, опасные сорные растения (*Ambrosia artemisiifolia*, *A. trifida*, *Cuscuta campestris*, *Collomia linearis*, *Cyclachaena xanthiifolia*, *Grindelia squarrosa* и др.). Они ежегодно заносятся с ж.-д. и автомобильным транспортом, семенным материалом, но не способны проходить в условиях региона полный жизненный цикл и формировать зрелые семена и устойчивые популяции. Однако их активность может измениться.

Многочисленность и высокая степень натурализации североамериканских видов объясняется, прежде всего, сходством природно-климатических условий, развитием хозяйственно-экономических связей, глобализацией рынков. Кроме того, многие североамериканские виды характеризуются экологической пластичностью, высокой семенной продуктивностью и устойчивостью к неблагоприятным факторам.

Некоторые североамериканские виды гибридизируют с видами местной флоры, например, в конце 1990-х гг. в регионе найдены гибриды *Bidens frondosa* × *B. tripartita*, *Bidens frondosa* × *B. radiata* (Папченков, Грарин, 2000), *Solidago virgaurea* × *S. canadensis* (Нотов и др., 2006).

Растения, происходящие из Южной и Центральной Америки, представлены во флоре региона 40 видами (5,2% от их общего числа). Среди них многие повсеместно культивируют как овощные и декоративные растения (например, *Amaranthus caudatus*, *Cosmos bipinnatus*, *Lycopersicon esculentum*, *Physalis ixocara*, *Tagetes patula* и др.). Среди случайно занесенных видов присутствуют опасные сорняки (например, *Ceratochloa cathartica*, *Galinsoga ciliata*, *G. parviflora*, *Ipomoea hederacea*, *Solanum cornutum*, *Xanthium spinosum* и др.). Большинство центрально- и южноамериканских видов отличаются низкой способностью к натурализации, относятся к эфемерофитам. Они существуют в местах заноса 1-2 года. Только немногие (6 видов) освоили нарушенные экотопы. Как правило, они удерживаются на местах с повышенным содержанием азота, рыхлыми прогреваемыми субстратами. Эти условия создаются на свалках бытовых отходов, пустырях очистных сооружений. Среди успешно натурализовавшихся видов сорные растения — *Galinsoga ciliata*, *G. parviflora*.

Они часто встречаются в цветниках, на обочинах дорог, строительных участках, нередко формируя крупные заросли. В последние годы отмечено нахождение их на полях пропашных культур, в огородах, тепличных хозяйствах. Отмечены также единичные случаи их произрастания в нарушенных лесах, куда они, вероятно, попадают с транспортом.

Таким образом, группа видов растений американского происхождения во флоре Верхневолжского региона значительна. Многие из них успешно натурализовались, прочно вошли в состав природных ценозов. Наибольшую опасность представляют агрессивные виды, вытесняющие местные виды, часто образующие гибриды с ними.

Список литературы

- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. 2004. / Под ред. А.Ф. Алимова и Н.Г. Богущкой. М.: Т-во научн. изданий КМК. 436 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. 2010. Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС. 512 с.
- Нотов А.А., Волкова О.М., Нотов В.А. 2006. Находки новых для Тверской области адвентивных растений // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир Отд. биол. Т.111. Вып.3. С.51–53.
- Папченков В.Г., Гарин Э.В. 2000. Флористические находки в бассейне Верхней Волги // Бот. ж. Т.85. № 12. С. 97–101.
- Тишков А.А., Масляков В.Ю., Царевская Н.Г. 1995. Антропогенная трансформация биоразнообразия в процессе непреднамеренной интродукции организмов (биогеографические последствия) // Изв. РАН. Сер. Геогр. № 4. С.74–85.
- Richardson D.M., Pysek P., Rejmanek M. et al. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions // Diversity and definitions. Vol.6. 93 p.
- Theoharides A.K., Duker J.S. 2007. Plant invasion across space and time: factors affecting noneindigenous species success during four stages of invasion // New Phytologist. Vol.176. No.2. P.256–273.

**СИСТЕМАТИКА И ГЕОГРАФИЯ ВИДОВ
EUPHORBIA (*EUPHORBIACEAE*) КАК МАТЕРИАЛ
ДЛЯ ПРИРОДНОГО РАЙОНИРОВАНИЯ
ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ**

Д.В. Гельтман

**TAXONOMY AND GEOGRAPHY OF THE GENUS
EUPHORBIA (*EUPHORBIACEAE*) AS THE MATERIAL FOR
THE NATURAL ZONING OF EASTERN EUROPE**

D.V. Geltman

Каждый систематик сталкивается с необходимостью ботанико-географического обобщения своей работы. Обычно это выражается в географическом анализе, т.е. отнесением каждого вида к тому или иному географическому элементу. Реже вносятся предложения изменить ту или иную биогеографическую границу.

В настоящей работе, первый вариант которой был доложен еще в 1996 г. (Geltman, 1996) предложен достаточно редкий подход к ботаническому районированию. Его идея состоит в том, чтобы построить определенную систему фитохорионов, основываясь на данных систематики и географии определенной таксономической группы, в данном случае — рода *Euphorbia* L. в применении к территории Восточной Европы.

Такой подход достаточно редок для систематики сосудистых растений умеренных флор, однако не является чем-то необычным для зоологов, у которых специальное районирование для отряда или семейства — в порядке вещей. Подобные специальные районирования создают и наши коллеги — систематики низших растений. Например, можно встретить примеры районирования мирового океана на основании географии отдельных групп водорослей. Наконец, есть попытка построения специального районирования с использованием данных о систематике и географии молочайных Центральной Африки (Lionard, 1965).

Такой подход, с моей точки зрения, позволяет достичь две цели — обобщить данные о географическом распространении видов конкретной группы и дать материал для построения общепринятых схем природного районирования определенной территории.

Необходимо остановиться на имеющихся точках зрения на правомерность построения различных схем районирования. Здесь выделяют две основные позиции: (1) необходимо сконцентрироваться на создании одного типа районирования — ботанико-географического, (2) правомерно и возможно создание отдельных типов районирования — фло-

ристического и геоботанического. Все три типа районирования имеют право на существование. Более того, не следует забывать о и комплексных видах районирования — биогеографическом и ландшафтном, где также используется ботаническая информация и которые могут оказаться полезными в ботанических исследованиях едва ли не больше, чем чисто ботанические виды районирования.

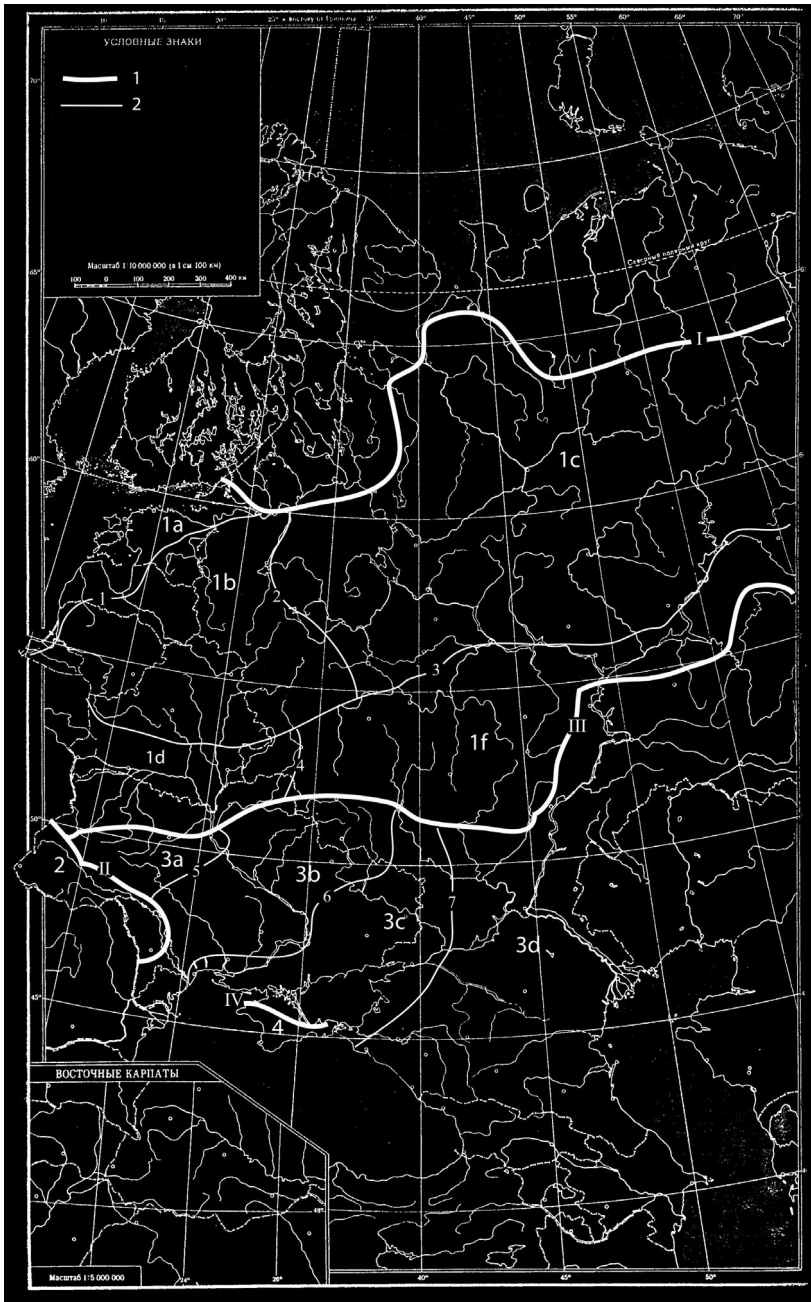
Работа была основана на результатах обработки рода *Euphorbia* L. для «Флоры Восточной Европы» (Гельтман, 1996). С учетом некоторых изменений, которые будут отражены в «Конспекте флоры Восточной Европы», на территории региона встречается 64 вида этого рода, из которых 57 — аборигенные, хотя некоторые из них могут быть заносными на части территории. Конечно, необходимы были достаточно подробные данные об ареалах видов.

На первом этапе работы были проведены «биогеографические границы» (биогеографические линии) первого и второго порядка (см. рис.). Каждая такая граница имеет свое «биогеографическое обоснование» — она может совпадать с границей ареала секции, быть комбинацией границ ареалов видов из разных групп, но экологически близких, являющихся характерными компонентами одного типа растительности, границей ареала вида, важного в биогеографическом отношении и т.п. Выделение более значимого происходит в известной мере интуитивно, основываясь на знании систематики и географии конкретной группы. Особое внимание уделено границам ареалов внутриродовых таксонов — секций и подсекций, а также видам, которые являются характерными компонентами зональных типов растительности. Сорные растения и фрагменты ареала, имеющие явно заносное происхождение, в анализ, как правило, не включались.

Приведем обоснование «биогеографических линий» первого порядка, обозначенных на рисунке римскими цифрами. Самая северная (линия I) — это предел распространения несорных видов рода. В основном это комбинация северных границ ареалов *E. borodinii* и *E. korshinskyi*, на самом западном участке она совпадает с северо-восточной границей ареала *E. esula* и *E. palustris*. Надо отметить, что практически с этой границей совпадает и граница устойчивого заноса *E. virgata*.

Линия II — северная граница ареала секции *Paralias*, фактически совпадает с северной границей ареала *E. seguieriana*, линия III — западная граница *E. amygdaloides* вне Крыма, IV - северная граница крымского фрагмента ареала *E. petrophila*.

Линии второго порядка (обозначены арабскими цифрами) обосновываются следующим образом. 1 — восточная граница распространения *E. palustris* и приморских местонахождений *E. esula*; 2 — в основном



соответствует западной границе *E. borodinii*, 3 — в западной части соответствует северной границе естественного распространения *E. cyparissias* и *E. lucida*, а далее — сочетание северных границ степных видов *E. semivillosa* и *E. subtilis*. Линия 4 представляет собой восточный предел распространения *E. lucida*, ему же примерно соответствует фрагмент западной границы ареала *E. semivillosa*. Линия 5 — восточный предел одного из фрагментов европейского реликтового вида *E. angulata*; 6 — северный предел распространения *E. leptocaula*, одного из характерных видов южных сухих степей. Линия 7 в целом соответствует восточному пределу сплошного распространения *E. stepposa* (не считая центральнопредкавказский фрагмент ареала), и то же время она примерно соответствует восточной границе распространения *E. undulata*.

Пересекаясь, биогеографические линии образуют «биогеографические единицы» первого и второго порядка (обозначены арабскими цифрами, второго порядка — цифрами с буквенными индексами). Этим единицам сознательно не придан формальный ранг, но выстраивается некоторая их иерархия, создается своего рода «биогеографический образ» рода. Естественно, затем происходит осмысление специфики получившихся территориальных единиц (условных фитохорионов). Например, в пределах территориальной единицы Ib не встречается ни одного несорного вида *Euphorbia*, а в пределах единицы 1c такие виды приурочены почти исключительно к интразональной растительности (поймы рек). Виды, являющиеся компонентами зональных типов растительности, появляются только в пределах единиц 1d и 1f.

За пределы территориальной единицы 2 не выходят восточные границы таких центральноевропейских видов как *E. epithymoides* L. и *E. salicifolia* Host., здесь же находится уникальное местонахождение кавказско-малоазиатского вида *E. oblongifolia*. Территориальная единица 4 включает целый ряд видов, известных только в Крыму.

Естественно, представляет интерес сопоставление полученного результата с обобщенными схемами районирования. Ясно, что границы территориальных единиц 1a и 2 близки к границам Центрально-европейской флористической провинции по А.Л. Тахтаджяну (1978), но не полностью совпадают с ней. Определенные параллели очевидны и при сравнении получившегося результата с флористическим районированием Ан.А. Федорова (1979), а также со схемой ботанико-географического районирования исследуемой территории (Исаченко, Лавренко, 1980).

Рисунок. Биогеографические единицы, выявленные на основании данных по систематике и географии видов *Euphorbia* Восточной Европы.

1 — биогеографические линии 1-го порядка; 2 — биогеографические линии 2-го порядка. Пояснения в тексте.

По-видимому, сам факт отличия схемы районирования по конкретной группе от общепринятой — тоже материал для размышлений как для систематиков, так и для фитогеографов, в том числе и при создании различных схем природного районирования: флористического, геоботанического, ботанико-географического, биогеографического, ландшафтного и др.

Список литературы

- Гельтман Д.В. 1996. Сем. Euphorbiaceae — молочайные // Флора Восточной Европы. СПб.: Мир и семья-95. Т.9. С.256–287.
- Исаченко Т.И., Лавренко Е.М. 1980. Ботанико-географическое районирование // Растительность европейской части СССР. Л.: Наука. С.10–20.
- Тахтаджян А.Л. 1978. Флористические области Земли. Л.: Наука. 248 с.
- Федоров А.А. 1979. Фитохории европейской части СССР // Флора европейской части СССР. Л.: Наука. Т.4. С.10–27.
- Geltman D.V. 1996. Taxonomy of the genus *Euphorbia* (Euphorbiaceae) as a material for biogeographical division of Eastern Europe // Global biodiversity research in Europe — International Senckenberg conference: Abstract volume. Frankfurt a. Main. P.23–24.
- Lionard J. 1965. Contribution a la subdivision phytogéographique de la Région guiney-congolaise d'après répartition géographique d'euphorbiacées d'Afrique tropicale // Webbia. Vol.19. Pt.2. P.627–649.

**БИОГЕОГРАФИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ РОДА
ALCHEMILLA L. (ROSACEAE) ВОСТОЧНОЙ
ЕВРОПЫ В ТРУДАХ В.Н. ТИХОМИРОВА:
РЕГИОНАЛЬНАЯ ИНВЕНТАРИЗАЦИЯ
БИОРАЗНООБРАЗИЯ**

К.П. Глазунова

**BIOGEOGRAPHICAL STUDYING *ALCHEMILLA* L.
(ROSACEAE) OF EAST EUROPE IN THE WORKS
OF V.N. TICHOMIROV: REGIONAL INVENTORY
OF BIODIVERSITY**

C.P. Glazunova

Выдающийся флорист Вадим Николаевич Тихомиров опубликовал с 1964 по 1998 г. по роду *Alchemilla* L. 36 работ, а итоговой стала 37-я работа — обработка рода *Alchemilla* L. во «Флоре Восточной Европы» — вышедшая в 2001 г., после кончины В.Н. Тихомирова.

Почти 40-летний период изучения манжеток Вадим Николаевич начинал общением с монографом рода С.В. Юзепчуком, воспринимая от него увлеченность тонкой диагностикой и своеобразием видов манжеток. Первой публикацией В.Н. Тихомирова по манжеткам стала обработка рода в 9-м издании «Флоры средней полосы Европейской части СССР» П.Ф. Маевского (1964). Как флорист, В.Н. Тихомиров создал региональные обработки рода во флорах Московской области (1969), Окского заповедника (1974), Рязанской Мещеры (1975), Северо-востока Европейской части СССР (1976), Московской Мещеры (1983), Арктической флоры СССР (1984), Башкирской АССР (1989), Липецкой области (1996), советского Дальнего Востока (1996), а также диагностические ключи и таблицы для определения видов других территорий СССР и Российской Федерации. Некоторые из этих публикаций снабжены оригинальными точечными картами местонахождений видов (= микровидов). Эта многолетняя фундаментальная работа проведена Тихомировым не только по коллекциям манжеток в гербариях России, но и на основании изучения растений в природе и личных сборов нескольких тысяч образцов. Кроме того, В.Н. Тихомирову сотни ботаников из разных регионов передали свои сборы или привозили материалы для определения видов; ученики профессора В.Н. Тихомирова — студенты и аспиранты — собирали гербарий по заданным темам и в больших выборках для сравнительного анализа внутривидовой изменчивости в сложных циклах и сериях системы

рода. Образцы, определенные и выверенные В.Н. Тихомировым, собраны в коллекцию «Herbarium Alchemillarum», включившую 3733 гербарных листа 119 видов. В.Н. Тихомиров описал шесть новых для науки видов, включая два из Монголии. Они хранятся в собрании типовых (аутентичных) образцов Гербария Московского университета (MW).

Рассматривая значение флористических трудов В.Н. Тихомирова, посвященных выявлению и изучению биологического разнообразия в роде *Alchemilla* L., можно сказать, что его работа по инвентаризации видового состава этого рода на громадной территории Восточной Европы представляет собой основополагающий базис для анализа закономерностей распространения видов манжеток по лику Евразии. Ранее многие периферийные и далее некоторые центральные территории России не были охвачены общими флористическими исследованиями, а в отношении видового состава рода *Alchemilla* были «белыми пятнами». Уже в ранних работах В.Н. Тихомиров выявил региональные аспекты биогеографических закономерностей распределения ареалов и выделил такие группы восточноевропейских видов *Alchemilla* как арктические субарктические и арктоальпайские виды; бореальные северо- и восточноевропейские виды; бореально-евросибирские. Кроме того, отмечены широко распространенные и в значительной мере синантропные виды европейского происхождения, а также эндемик Урала, Кавказа, Центральной России. Подтвердилась предсказание В.Н. Тихомирова о новых находках видов в регионах, например, *A. memorialis* Alech. в Московской области.

Как для авторитетнейшего флориста, создавшего свое представление об изучаемом объекте не только из личного богатого экспедиционного опыта, но и из продуманных теоретических обобщений, для В.Н. Тихомирова было характерно восприятие флоры как целостного природного явления, имеющего свою историю развития и свои законы существования. Поэтому он не отделял историю рода *Alchemilla* от флорогенеза на территории Восточной Европы, а изучение рода *Alchemilla* считал необходимым вести в русле проблематики биоценологических связей и эколого-географических условий обитания видов. Он подчеркивал приверженность большинства видов рода к нарушенным ценозам и отмечал, что видовой состав манжеток зависит не только от экологических условий произрастания, но и от возраста формирующегося сообщества и степени его нарушенности. Обитание в меняющихся условиях среды и синантропное расширение ареалов видов манжеток облегчается их широкой экологической амплитудой и факультативным апомиксисом. С интересом воспринимая сведения о существовании в природе агамно-половых комплексов у видов и микровидов разных родов цветковых растений, В.Н. Тихомиров обдумывал возможность выявить такие комплексы

у манжеток. Он придерживался общих представлений о горном происхождении древнейших манжеток группы *Alchemilla vulgaris* s.l. и расселении разных групп исходных форм в низкогорья и на равнины Восточной Европы, считал Урал и Кавказ областями формообразования.

Стремление В.Н. Тихомирова объективно оценить результаты видовой инвентаризации восточноевропейских манжеток на конец 20 века привело его к выводу о недостаточности данных для установления истории происхождения и расселения видов; еще он отметил неудовлетворительную изученность таких важных регионов как Урал, Кавказ и Поволжье, а также слишком скудный материал (иногда только типовой) по многим видам.

Продолжая и поддерживая направления флористических работ В.Н. Тихомирова, его коллеги, ученики и последователи В.С. Новиков, И.А. Губанов, К.П. Глазунова, Д.А. Нотов, С.Р. Майоров, Н.Б. Октябрева, Ю.Е. Алексеев, В.Б. Куваев, А.В. Щербаков, Д.Д. Соколов, А.П. Серегин, Т.В. Жирнова, Н.М. Решетникова, О.В. Жукова, М.А. Голубева и многие другие, дополнили банк данных В.Н. Тихомирова о распространении видов манжеток.

Выведенные данные о местонахождениях восточноевропейских видов представлены в международной сводке «Atlas Florae Europaeae» (2007). Сравнение данных Атласа по точечным ареалам видов манжетки, поступивших из разных стран, показывает, что Россия значительно уступает большинству центрально-европейских стран по изученности. Если точки на картах широкораспространенных видов *A. monticola* Opiz, *A. micans* Buser, *A. acutiloba* Opiz почти сплошь покрывают территории Германии, Австрии, государств Прибалтики и Скандинавии, то в Восточной Европе они более чем вдвое разрежены. Эта картина подтверждает мнение В.Н. Тихомирова о неполной флористической изученности нашей территории. В центральной части Восточной Европы, где сосредоточены основные силы флористов, мы видим на картах «облака» и «сгущения» точек местонаждений *A. semilunaris* Alechin, *A. cymatophylla* Juz., *A. heptagona* Juz., *A. propinqua* H. Lindb. ex Juz. и др., а многие отдаленные территории остаются малоисследованным. Кроме районов работы С.В. Юзепчука и В.Н. Тихомирова, откуда есть в гербариях массовые сборы, важный гербарный материал представлен и из Поволжья, Марий Эл, Удмуртии, Башкирии, Кольского полуострова и Белого моря — от активно работающих региональных флористов. Отмечено, что частота встречаемости манжеток на территории России уменьшается от запада к востоку, что лишь отчасти можно объяснить неполнотой изученности. Зональные регионы Восточной Европы различаются своеобразием наборов видов манжеток, отражающих как особенности климатических

условий, так и интенсивность антропогенных воздействий. Примером может служить манжетковая флора Кольского полуострова, которую составляют не только оригинальные аборигенные виды, но и занесенные человеком при хозяйственной деятельности. В России выявлены места, где манжетки не обнаружены даже и на хорошо обследованных территориях — это степи, леса предгорий Кавказа, значительные массивы европейских и сибирских хвойных лесов.

Таким образом, в биогеографическом и биоцедотическом изучении рода Манжетка В.Н. Тихомировым и его предшественником С.В. Юзепчуком проработан первый, базовый этап, а именно региональная инвентаризация биоразнообразия — выявлен видовой состав и собраны данные о географическом распространении нескольких десятков видов на многих территориях Европейской России. Этот труд еще не завершен, географические области изучены с разной степенью полноты, некоторые приходится считать малоизученными. Только после первого этапа возможен переход к биогеографическим и биоценотическим обобщениям. Они изложены в работах В.Н. Тихомирова, но пока носят предварительный характер. Указаны районы, принципиально важные для выяснения закономерностей биогеографии манжеток России, такие как Урал, Южная Сибирь, Дальний Восток.

Список литературы

- Губанов И.А., Кузьменко Р.И. 1994. Тихомиров Вадим Николаевич. М.: Наука. 112 с.
- Серегин А.П. 2006. «Herbarium Alchemillarum» профессора В.Н. Тихомирова // Баландин С.А. и др. Гербарий Московского университета (MW): история, современное состояние и перспективы развития. М.: каф. геоботаники и гербарий МГУ. С.217–229.
- Kurtto A., Frohner S.E., Lampinen R. (eds.). 2007. Atlas florae Europaeae. T.14. Rosaceae (*Alchemilla*, *Aphanes*j). Helsinki: Yammala. 200 p.

**ОСОБЕННОСТИ ФАУНОГЕНЕЗА МЕЛОВЫХ
И КАЙНОЗОЙСКИХ ПОЛУЖЕСТКОКРЫЛЫХ
НАСЕКОМЫХ НАДСЕМЕЙСТВА TINGOIDEA
(HETEROPTERA) ЕВРАЗИИ**

В.Б. Голуб, Ю.А Попов, В.А. Соболева

**FAUNOGENETIC PECULIARITIES OF CRETACEOUS
AND CENOZOIC HEMIPTERA INSECTS
OF THE SUPERFAMILY TINGOIDEA (HETEROPTERA)
IN EURASIA**

V.B. Golub, Yu.A. Popov, V.A. Soboleva

Предварительные результаты разработки вопросов фауногенеза надсемейства Tingoidea и отдельных его семейств содержатся лишь в немногих работах, посвященных в основном описанию новых таксонов и общим направлениям эволюции надсемейства, и относятся к отдельным историческим периодам (Golub, Popov, 1998, 1999, 2001, 2004; Golub, 2001, 2002; Голуб, Попов, 2005, 2007, 2011; Zhang et al., 2005).

С учетом установленных и частично описанных в последние годы таксонов различного ранга, в том числе двух вымерших семейств (Ignotingidae Zhang et al. и Hispanocaderidae Golub et al., fam.n.), основные этапы фауногенеза Tingoidea в Евразии на основе изученного нами ископаемого материала представляются следующим образом.

Наиболее древние известные Tingoidea (Ignotingidae Zhang, Hispanocaderidae fam.n., Cantacaderidae Stel), кроме Tingidae, известны из нижнего мела. Судя по их типовым местонахождениям (*Ignotingis* Zhang et al., 2005; *Hispanocader* Golub et al., gen.n., *Golmonia* Popov, 1989; *Sinaldocader* Popov, 1989, *Ambarcader* Perrichot et al, 2006), ареал становления большинства семейств Tingoidea (кроме Vianaidaidae) были вытянутые в длинном направлении обширные территории юга Евразии. При этом центры формирования разных семейств были рассредоточены. Вымершее семейство Ignotingidae известно из Восточного Китая. Предковые формы современных Cantacaderidae известны из Забайкалья (*Golmonia*, *Sinaldocader*) и юга Западной Европы (*Ambarcader*). Относительно близкое к Cantacaderidae вымершее семейство Hispanocaderidae известно с юга Западной Европы (Испания). Оба вымерших меловых семейства, Ignotingidae и Hispanocaderidae, существовавшие соответственно на юго-востоке и юго-западе Евразии, и все три известных меловых рода Cantacaderidae в кайнозое не представлены.

Для фауны Tingoidea кайнозоя Евразии характерны вымирания двух меловых семейств, полная смена состава таксонов надродового ранга Cantacaderidae как наиболее древнего современного семейства, появление семейства Tingidae и резкое увеличение разнообразия всего надсемейства. Кардинальная смена состава Tingoidea, как и всей энтомофауны, является следствием крупнейшей флористической смены — мезофита на кайнофит, которая происходила начиная с середины мела. При этом формирование Tingidae как наиболее эволюционно продвинутого семейства интенсивно происходило в Средней Европе (возможно, и на других территориях) наряду с расширением разнообразия более древнего семейства Cantacaderidae. Из 45 известных ископаемых видов, относящихся к 29 родам надсемейства Tingoidea, из эоцена–миоцена Евразии описаны 27 видов из 16 родов.

В эоцене многочисленные Cantacaderidae характеризуются полным отсутствием меловых родов и представленностью обеих современных триб — Phatnomatini и Cantacaderini. Наиболее мощные фауногенетические процессы в этом семействе в эоцене происходили именно в Средней Европе: отсюда известно 16 видов из 8 родов. Позже интенсивные процессы формообразования Cantacaderidae переместились в гораздо более южные районы. В современной фауне Cantacaderidae представлены почти исключительно в тропиках и лишь частично в субтропиках, и только единичные виды распространены на юге суббореального пояса. При этом лишь один род европейской эоценовой фауны Cantacaderidae (*Sinalda*) объединяет ее с современной тропической фауной семейства. Фауногенез же Tingidae в эоцене Европы занимал подчиненное положение по сравнению с таковым Cantacaderidae. Из эоцена известны только три рода Tingidae, отсутствующие в современной фауне.

С эоцена по миоцен в Евразии произошла еще одна почти полная смена таксономического состава и структуры фауны Tingoidea (Голуб, Попов, 2005, 2007). В олигоцене–миоцене по сравнению с эоценом соотношение объема фаун обоих подсемейств в Евразии изменилось на противоположное: известны только 2 вида из двух родов Cantacaderidae, в то время как из семейства Tingidae известны 9 видов из шести родов. При этом не менее трех родов Tingidae объединяют евразийскую фауну семейства олигоцен и миоцена с современной палеарктической фауной. Рецентные представители Cantacaderidae распространены почти исключительно в тропиках и субтропиках всего мира, а Tingidae — всесветно с повсеместным резким преобладанием над Cantacaderidae. В частности, северная граница ареала трибы Cantacaderini (Cantacaderidae) с эоцена по четвертичный период отступила на юг на 15–20 широтных градусов, а Phatnomatini еще больше — на 25–30 градусов. Некоторые же предста-

вители Tingidae в настоящее время в Восточном и Западном полушариях заходят в своем распространении даже за Северный Полярный круг.

Нами определена примерная длительность существования некоторых родов Tingoidea в мелу и кайнозое. Так, меловой род *Sinaldocader* Popov (Cantacaderidae) демонстрирует довольно большую длительность существования (достоверно с раннего мела до начала позднего мела). Три европейских вида кайнозойского рода *Intercader* Golub & Popov (Cantacaderidae) описаны из позднего эоцена, а один — из раннего миоцена. Оба рода, меловой и кайнозойский, широко распространение в Евразии и характеризуются однообразим видов и слабой межвидовой изменчивостью. По-видимому, в обоих случаях мы имеем дело с медленно протекавшей эволюцией Cantacaderidae, виды которого существовали в стабильных условиях. Наиболее вероятно, что максимальную стабильность условий клопам-фитофагам Tingoidea обеспечивало обитание на почве или в припочвенном ярусе растительности. Обитание в стабильных условиях тропиков Cantacaderidae сохранили по настоящее время.

В фауне Tingidae олигоцена и миоцена обоих полушарий были уже представлены современные роды, в Евразии — *Derephysia* (юг Западной Европы: Испания) и *Dictyonota* (Приморский край). Большинство рецентных видов этих родов входит в состав аридной и субаридной фаун Tingidae Палеарктики. По-видимому, в олигоцене–миоцене на обширных пространствах средней части Евразии формировалась автохтонная палеарктическая ксерофильная и мезоксерофильная фауна Tingidae (Golub, 2001).

В четвертичном периоде в бореальном и суббореальном поясах наиболее интенсивные фауногенетические процессы происходили в основном в семействе Tingidae. При этом ряд видов и целые роды перешли к обитанию на мхах и на холодоустойчивых видах таких семейств как Ericaceae и Sureraceae.

В плиоцене–плейстоцене в Евразии происходило дробление ареалов современных родов, центры многообразия и происхождения которых находились (и находятся в настоящее время) в субтропических районах, что показано на примере рода *Stephanitis* Stel, 1873 (Голуб, 2009). При этом наряду с сохранением основной части родового ареала в первичном центре видообразования (в случае *Stephanitis* — в Юго-Восточной Азии), формировались ареалы групп и изолированные ареалы отдельных видов в бореальных условиях северных широт и среднегорьях Кавказа и Понтийских гор.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 09-04-00463-а).

Список итературы

- Голуб В.Б., Попов Ю.А. 2005. *Sinalda applanata* sp. n., новый вид клопа-кружевницы из балтийского янтаря, и заметки об эволюции некоторых морфологических структур эоценовых Tingidae (Heteroptera, Tingoidea) // Евразиатск. энтомол. ж. Т.4. № 4. С.279–282.
- Голуб В.Б. 2009. Зоогеографическая структура фауны клопов-кружевниц (Heteroptera: Tingidae) Северного Кавказа и возможные пути ее формирования // Кавказск. энтомол. бюл. Т.5. Вып.2. С.147–152.
- Голуб В.Б., Попов Ю.А. 2007. *Intercader saxonicus* sp. n., новый вид клопа-кружевницы из саксонского янтаря, и обсуждение эволюционных изменений фауны Tingidae (Heteroptera) Евразии с эоцена по миоцен // Евразиатск. энтомол. ж. Т.6. № 2. С.223–228.
- Голуб В.Б., Попов Ю.А. 2011. Основные этапы эволюции и филогенетические взаимоотношения полужесткокрылых надсемейства Tingoidea (Heteroptera) // Материалы межд. науч. конф. «Фундаментальные проблемы энтомологии в XXI веке». Санкт-Петербург, 16–20 мая 2011 г. СПб.: Изд-во СПб. ун-та. С.33.
- Golub V.B. 2001. *Archepopovia yurii* n. gen., n. sp. a new remarkable lace bug from Baltic amber, with some notes on phylogeny and classification of Tingidae (Heteroptera, Tingidae) // Mitt. Geol.-Palaont. Inst. Univ. Hamburg. No.85. P.263–276.
- Golub V.B. 2002. Historical development of the superfamily Tingoidea // Second Quadrennial Meeting of the International Heteropterists' Society, Abstracts, St. Petersburg, 2002. P.20.
- Golub V.B., Popov Yu.A. 1998. Cretaceous and Paleogenic faunas of bugs of the superfamily Tingoidea of the Eastern and Western Hemispheres, their relationships and evolution // First Paleontomological Conference, Moscow, 1998. P.7.
- Golub V.B., Popov Yu.A. 1999. Composition and evolution of Cretaceous and Cenozoic faunas of bugs of the superfamily Tingoidea (Heteroptera: Cimicomorpha) // AMBA projects AM/PFICM 98/1.99: Proceedings of the First Int. Pal. Conf., Moscow. P.33–39.
- Golub V.B., Popov Yu.A. 2000. A remarkable fossil lace bug from Upper Cretaceous New Jersey amber. (Heteroptera: Tingoidea, Vianaididae), with some phylogenetic commentary // Studies on fossils in amber, with particular reference to the Cretaceous of New Jersey. Leiden. The Netherlands: Backhuys Publishers. P.231–239.
- Golub V.B., Popov Yu.A. 2001. Trends of morphological evolution of the Late Cretaceous Vianaididae (Heteroptera: Tingoidea), with the description of a new genus from the Cretaceous of New Jersey amber // Second International Congress on Palaeontology. 5–9 September, 2001. Krakow, Poland. Abstract Volume. P.15–16.
- Golub V.B., Popov Yu.A. 2004. Classification and phylogeny of recent and fossil Tingoidea (Heteroptera) // Third European Hemiptera Congress. St. Petersburg, June 8–11, 2004. Abstracts. St. Petersburg, 2004. P.39–40.
- Zhang J., Golub V.B., Popov Yu.A., Shcherbakov D.E. 2005. Ignotingidae fam. nov. (Insecta: Heteroptera: Tingoidea), the earliest lace bugs from the upper Mesozoic of eastern China // Cretaceous Research. London. No.26. P.783–792.

ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФЛОРЫ ЦИАНОПРОКАРИОТ РОССИЙСКОГО СЕКТОРА АРКТИКИ

Д.А. Давыдов, Е.Н. Патова

GEOGRAPHICAL ANALYSIS OF THE FLORA CYANOPROKARYOTES OF RUSSIAN ARCTIC

D.A. Davydov, E.N. Patova

Географический анализ Цианопрокариота на сегодняшний день разработан слабо. Сложилось устойчивое мнение о космополитном распространении группы и большинства ее представителей (Geitler, 1932; Водоросли, 1989). Затруднения, испытываемые при отнесении вида к тому или иному элементу, связаны с высокой способностью цианопрокариот к распространению и приуроченностью к микроишам, в которых пояснo-географические условия нивелируются, а решающее значение имеют узкоэкологические факторы среды. Одно и то же микроместообитание может быть свойственно нескольким зонам и такие местонахождения неизбежно расширяют границы ареала. Высоко число видов, приуроченных к интразональным (водоемы, водотоки, болота и т.п.) или азональным местообитаниям (скальные выходы, останцы, зона брызг водопадов и т.д.). Между тем, маловероятно, чтобы хотя бы два вида имели полностью совпадающие ареалы (Hulten, 1937), поэтому подчинение существующего распространения под ограниченное число типов ареала влечет за собой неизбежную формализацию (Городков, 1984).

Арктические экосистемы, свободные ото льда и пригодные для местообитания цианопрокариот характеризуются относительной молодостью, что может говорить в пользу отсутствия эндемичных видов (Zakhia et al., 2008). В то же время флора цианопрокариот Антарктиды отличается значительным эндемизмом (Kombrek, 1999; Taton et al., 2006; Zakhia et al., 2008).

Н.Н. Воронихиным (1950) было высказано предположение о географическом разнообразии на внутривидовом уровне: один и тот же вид в разных географических зонах отличается по входящим в его состав элементарным расам или вариантам.

Специальные работы, посвященные выделению и характеристике географических элементов флор цианопрокариот, немногочисленны (Donat, 1926; Ширшов, 1935; Кукк, 1969; Костиков, 1991; Namsaraev et al., 2010). Поэтому в нашей работе, как и в случае с десмидиевыми (Паламарь-Мордвинцева, 1982), мы использовали опыт, имеющийся в брио-

логии и лишенологии. Подходы к установлению закономерностей географического распределения цианопрокариот описаны нами ранее (Давыдов, 2010). Мы принимаем традиционную трехмерную систему для характеристики ареалов *Suano-prokaryota*: широтное распространение отражается отнесением вида к географическому элементу, долготное — в распределении по типам ареалов. Группа монтанных географических элементов (арктомонтанный, арктобореальномонтанный) призвана отразить распределение в соответствии с высотной поясностью. При отсутствии закономерности распределения по поясам вид отнесен к монтанному географическому элементу. Границы Арктики понимаются по Б.А. Юрцеву и др. (1978).

Всего в пределах российского сектора Арктики, включая Шпицберген зарегистрировано 394 вида цианопрокариот. Наибольшим числом представлена группа космополитов (173 вида, 43,8%), что традиционно для любой флоры цианопрокариот (возможно, из нее следует выделить большее число интразональных видов, пока таких нами насчитывается 4). Второе место в спектре занимают бореальные виды (41, 10,4%), они встречаются не только на юге Арктики, в месте стыковки двух зон, а распространены по всему арктическому биому. Несколько уступают им арктобореальные (35, 8,8%) и арктомонтанные виды (28, 7,1%). Невелико число видов арктического и арктобореальномонтанного элементов (по 12 видов, 3%). Редкость подлинно арктических видов неоднократно подчеркивалась для водоемов высоких широт (Гецен, 1973, 1985). Факт слабой приуроченности цианопрокариот к высокоширотным регионам объясняется широкой экологической амплитудой большинства видов, их пластичностью, что позволяет занимать различные, несхожие, экотопы. Соответственно у исследователя возникает ощущение плюризональности многих видов. Детальное изучение экологии, прежде всего выявление экологического оптимума, позволит, на наш взгляд, значительно пересмотреть географические элементы таких видов.

Монтанные виды практически не играют роли во флоре Арктики (9, 2,2%). Имеющийся объем доступных данных не позволил отнести 80 видов (20,3%) к какому-либо географическому элементу. Большинство из них имеют в своем ареале значительные дизъюнкции.

Спектр флоры российской Арктики в целом повторяет закономерности, прослеженные нами на региональных флорах Шпицбергена, Борльшеземельской тундры, что позволяет надеется на объективность применяемого подхода.

Фитогеографическая традиция, принятая в отечественной науке, не нашла распространения среди иностранных альгологов. Возможно, позитивным было бы принятие таких, употребимых в иностранной литера-

туре географических терминов, как «умеренный» (температный), который отражает распространение в бореальной и неморальной зонах.

Список литературы

- Воронихин Н.Н. 1950. Принципы флористических исследований в области альгологии водоемов континента // Проблемы ботаники. Вып.1. С.184–208.
- Гецен М.В. 1973. Водоросли бассейна Печоры: Состав и распространение. Л.: Наука. 147 с.
- Гецен М.В. 1985. Водоросли в экосистемах Крайнего Севера. Л.: Наука. 165 с.
- Городков К.Б. 1984. Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон европейской части СССР // Ареалы насекомых европейской части СССР. Вып.5. С.3–21.
- Давыдов Д.А. 2010. Особенности географического распределения и анализа цианопрокариот (Cyanoprokaryota/Cyanobacteria) на примере биоты Мурманской области // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.115. Вып.4. С.43–54.
- Паламарь-Мордвинцева Г.М. 1982. Десмидиевые водоросли Украинской ССР. Киев: Наук. думка. 238 с.
- Юрцев Б.А., Толмачев А.И., Ребристая О.В. 1978. Флористические ограничения и разделение Арктики // Арктическая флористическая область Л.: Наука. С.9–164.
- Hultin E. 1937. Outline of the history of arctic and boreal biota during the quaternary period: their evolution during and after the glacial period as indicated by the equiformal progressive areas of present plant species. Stockholm: Thule. 168 p.
- Komárek J. 1999. Diversity of cyanoprokaryotes (cyanobacteria) of King George Island, maritime Antarctica – a survey // Arch. Hydrobiol. Vol.94. P.181–193.
- Namsaraev Z., Mano M.-J., Fernandez R., Wilmotte A. 2010. Biogeography of terrestrial cyanobacteria from Antarctic ice-free areas // Ann. Glaciology. Vol.51. P.171–177.
- Taton A., Grubisic S., Ertz D., Hodgson D.A., Piccardi R., Biondi N., Tredici M.R., Mainini M., Losi D., Marinelli F., Wilmotte A. 2006. Polyphasic study of antarctic cyanobacterial strains // J. Phycol. Vol.42. P.1257–1270.
- Zakhia F., Jungblut A.-D., Taton A., Vincent W.F., Wilmotte A. 2008. Cyanobacteria in Cold Ecosystems // R. Margesin et al. (eds.) Psychrophiles: from Biodiversity to Biotechnology. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. P.121–135.

О ПРИРОДЕ БИОГЕОГРАФИЧЕСКИХ ГРАНИЦ

И.А. Жирков, М.К. Леонтович

ON THE NATURE OF BIOGEOGRAPHIC BOUNDARIES

I.A. Jirkov, M.K. Leontovich

Существует два основных взгляда на природу биогеографических границ:

1. Границы ареалов видов обусловлены способностью видов к выживанию. В этом случае (1) обилие вида падает к периферии ареала; (2) резкость биогеографических границ пропорциональна резкости градиента абиотических факторов.

2. Границы ареалов видов определяют границы биомов, или ценотических систем (ЦС), членами которых виды являются (Clements, 1916; Clements; Shelford, 1939; Разумовский, 1999; Жирков, 2010). В этом случае (1) обилие вида не падает к периферии; (2) резкость биогеографических границ вне зависимости от резкости градиента абиотических факторов является узкой линией.

Эти две гипотезы проверены на базе данных по распространению полихет, в которую внесены проверенные находки из коллекций МГУ, ИО РАН и ЗИН РАН. База данных включает 33874 находки 991 вида. Литературные данные практически не использованы из-за большого числа неправильных определений. Детальное описание материала дано ранее (Жирков, 2001). Кроме того, использованы данные по распространению Decapoda (Соколов, 2002).

Хотя в настоящее время существует множество математических методов анализа биогеографических данных, все они сравнивают уже выделенные регионы. Поэтому анализ видовых ареалов проводили следующим образом:

(1) для каждого вида составлены карты ареалов программой PanMap (Dierenbroek et al., 2000);

(2) обычно типизация ареалов заключается «в замене реального «кружевного» ареала идеализированным сплошным и в заполнении пробелов в наших знаниях об ареале данного вида сведениями о распространении локально лучше изученных видов с максимально сходным распространением» (Несис, 1985: 53). Поскольку различные виды могут быть членами разных сообществ одной ЦС и известны с разной полнотой, их ареалы могут слегка различаться, образуя вместо линии (синператы) «область сгущения границ ареалов». Мы проводили границу ареала по крайним точкам находок видов с данным типом ареала.

Многие виды имеют границы ареалов в местах, где отсутствуют сколько-нибудь значимые градиенты абиотических факторов, а их обилие на периферии ареала столь же велико, как и вдали от неё. Наиболее ярко это видно на ареале *Pectinaria granulata* (рис. 1). Вид был описан Линнеем в 1767 из «Северной Европы». В Дальневосточных морях России — это

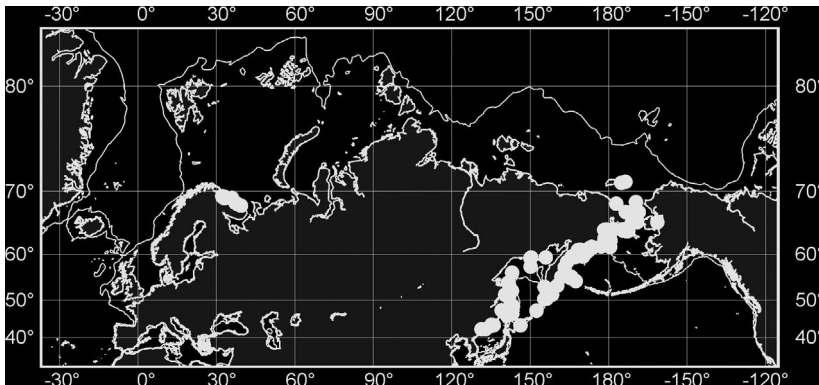


Рисунок 1. Ареал *Pectinaria granulata*.

массовый вид верхней сублиторали от Японского моря до Чукотского. Местами он — наиболее массовый вид макробентоса. В европейских водах он столь же обилен в верхней сублиторали баренцевоморского побережья Кольского полуострова. При этом он никогда не был найден в сибирских морях (кроме Чукотского). Никогда он не был найден и в европейских водах южнее Варангенфьорда (Holthe, 1986; Brattegard, Holthe, 1995). От других пектинариид вид *P. granulata* легко отличим даже неспециалистом. Поэтому, поскольку на протяжении двух с половиной веков никто не находил его в водах Европы за пределами этой небольшой акватории, мы можем утверждать, что наши знания о его ареале достоверны. Судя по тому, что все известные виды пектинариид имеют долгоживущую пелагическую личинку, мы можем предполагать тот же тип развития и у *P. granulata*. Мы не можем представить какой-либо фактор абиоты или их комбинацию, которые бы могли объяснить такое распространение вида.

Резкость биогеографической границы мы тестировали на материале из Баренцева моря. Биогеографическое подразделение моря рассматривали многие (Дерюгин, 1915, Шорыгин, 1928, Гурьянова, 1951, 1957, Екман, 1935, 1953, Филатова, 1957, Зенкевич, 1963, Голиков, 1963, 1980,

Briggs, 1995, Несис, 1982, Nerman, 1989, Jirkov, in preparation и др.). Согласно общепринятому мнению, (1) граница между арктическим и бореальным регионом расплывчата, (2) её положение меняется в соответствии с климатическими изменениями, (3) ареалы арктических и бореальных видов перекрываются.

Рисунок 2, основанный на данных по распространению полихет, показывает, что все три положения неверны. Если справедлива теория Сле-

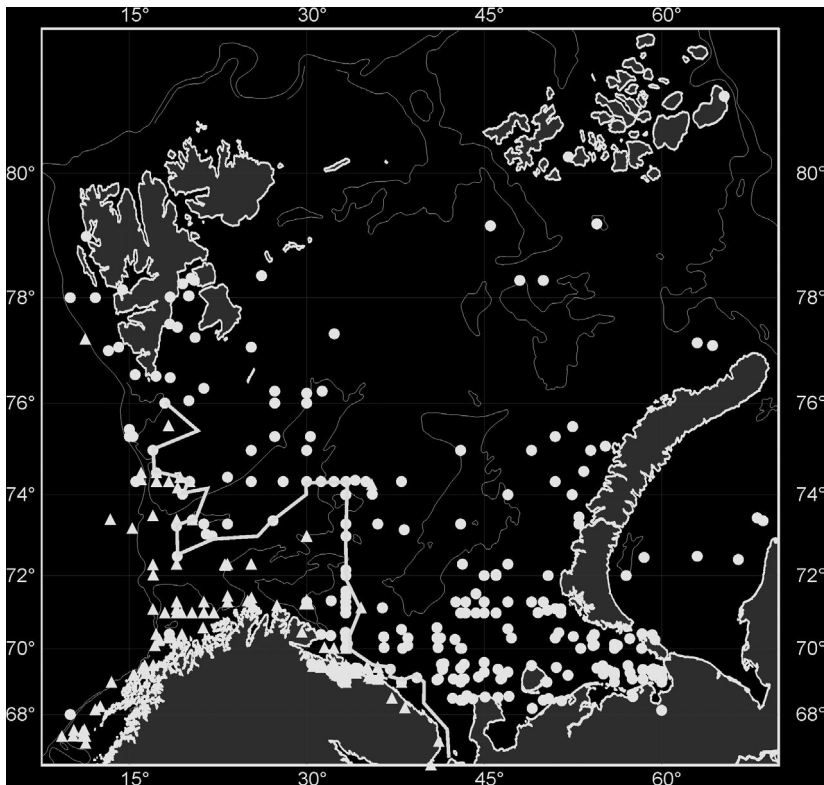


Рисунок 2. Граница между арктическим (кружки) и бореальным (треугольники) ценоотическими системами, основанная на распространении Polychaeta. Показаны изобаты 1000 и 300 м.

Арктические (включая аркто-тихоокеанские) виды: *Ampharete borealis*, *Amphicteis sundevalli*, *Axionice flexuosa*, *Branchiomma arctica*, *Clymenura polaris*, *Lanassa nordenkioeldi*, *Leaena ebranchiata*, *Lysippe labiata*, *Owenia polaris*. Бореальные виды: *Amphitrite grayi*, *Aphrodita aculeata*, *Eunice pennata*, *Filograna implexa*, *Goniada maculata*, *G. norvegica*, *Hyalinoecia tubicola*, *Laetmonice filiformis*, *L. uschakovi*, *Neoleanira tetragona*, *Nephtys hystericis*, *Owenia borealis*, *Paradiopatraa fjordica*, *P. quadricuspis*, *Pectinaria auricomma*.

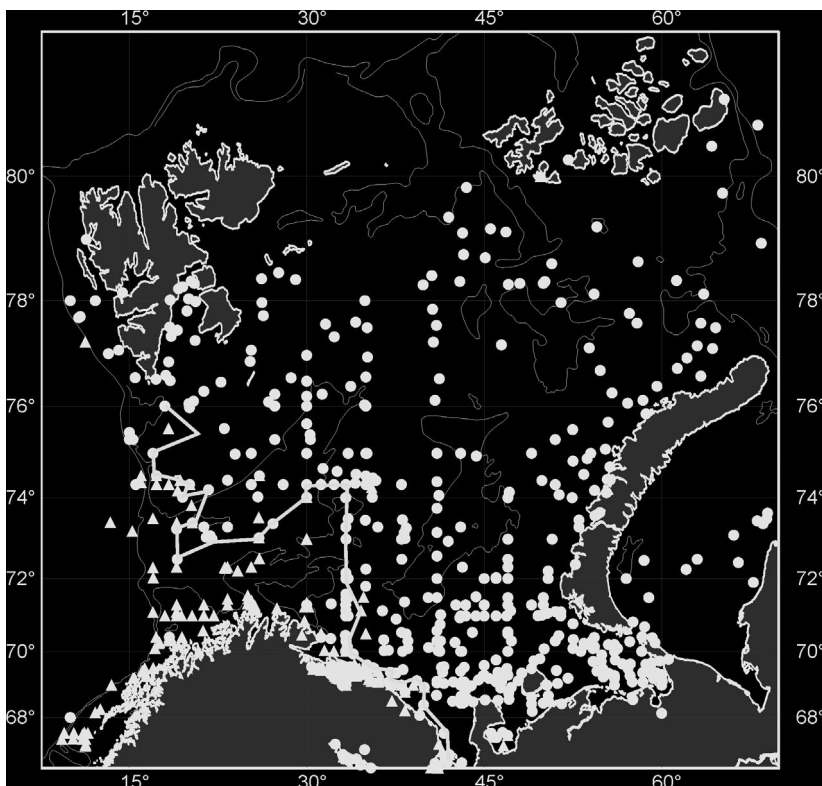


Рисунок 3. То же, но данные дополнены Decapoda.

Арктические виды Decapoda: *Sabinea septemcarinata*, *Spirontocaris phippsii*, *Scletrocrangon ferox*, *S. boreas*. Бореальные виды Decapoda: *Hyas coarctatus*, *Lithodes maja*, *Pandalus montagui*, *Sabinea sarsi*, *Spirontocaris lilljeborgi*.

ments-Разумовского, ареалы других таксонов должны быть теми же. Рисунок 3, на котором добавлены данные по распространению Decapoda, показывает, что это именно так.

Карты показывают, что данные по распространению арктических и бореальных видов поддерживают концепцию Clements-Разумовского. Арктические и бореальные виды, принадлежащие к разным ЦС, имеют общую границу, а их ареалы комплементарны. Используемые материалы собирали на протяжении всего 20-го века. За этот период интенсивность Северо-Атлантического течения значительно менялась, вызывая соответствующие изменения и в Баренцевом море. Если бы граница двигалась в соответствии с этими изменениями, мы имели бы вместо резкой

границы расплывчатую полосу. Но этого нет. Очевидно, что положение границ ЦС более стабильно, чем климат, по крайней мере, в течение века.

Список литературы

- Голиков А.Н. 1963. Брюхоногие моллюски рода *Neptunea* Volten // Фауна СССР. Нов. сер. Вып. 85. Л.: Наука. 218 с.
- Голиков А.Н. 1980. Моллюски Vucsinidae Мирового океана // Фауна СССР. Моллюски; Т.5. Вып.2. Л.: Наука. 508 с.
- Гурьянова Е.Ф. 1951. Бокоплавы морей СССР // Определители по фауне СССР. Т.41. 1033 с.
- Гурьянова Е.Ф. 1957. К зоогеографии Арктического бассейна // Материалы наблюдений научно-исследовательских станций СП-3 и СП-4 1954/55 г. Л.: Морской транспорт. Т.1. С.343–355.
- Дерюгин К.М. 1915. Фауна Кольского залива и условия ее существования // Зап. Акад. наук. Пг. Сер. 8. Т.34. № 1. 929 с.
- Жирков И.А. 2001. Полихеты Северного Ледовитого океана. М.: Yanus-K. 632 с.
- Жирков И.А. 2010. Жизнь на дне. Био-география и био-экология бентоса. М.: Т-во науч. изданий КМК. 453 с.
- Зенкевич Л.А. 1963. Биология морей СССР. М.: Изд-во АН СССР. 739 с.
- Несис К.Н. 1982. Зоогеография Мирового океана: сравнение зональности пелагиали и регионального членения шельфа // Кусакин О.Г. (ред.). Морская биогеография: предмет, методы, принципы районирования. М.: Наука. С.114–134.
- Несис К.Н. 1985. Океанические головоногие моллюски: распространение, жизненные формы, эволюция. М.: Наука. 287 с.
- Разумовский С.М. 1999. Избранные труды. М.: КМК Scientific Press. 560 с.
- Соколов В.И. 2002. Десятиногие ракообразные (Crustacea Decapoda) евразийских морей Полярного бассейна. Дис... к.б.н. М.: ВНИРО. 228 с.
- Филатова З.А. 1957. Зоогеографическое районирование северных морей по распространению двустворчатых моллюсков // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. Т.23. С.195–215.
- Шорыгин А.А. 1928. Иглокожие Баренцева моря // Тр. Плавуч. морск. науч. инст. Т.3. 107 с.
- Brattegard T., Holthe H. (eds). 1995. Kartlegging av egnede marine verneområder i Norge // Tilråding fra radgivende utvalg. Untredning for DN 1995-3. Direktoratet for naturforvaltning. 174 p.
- Briggs J.C. 1995. Global biogeography. Amsterdam; Lausanne; New York; Oxford; Shannon; Tokyo: Elsevier. 454 p.
- Clements F.E. 1916. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Washington: Carnegie Inst. Publ. House. 512 p.
- Clements F.E., Shelford V.E. 1939. Bio-Ecology. New York: J. Wiley & Sons, Inc. I–VI+425 p.
- Diepenbroek M., Grobe H., Sieger R. 2000. PanMap. Mode of access: <http://www.pangaea.de/Software/PanMap>

- Ekman S. 1935. Tiergeographie des Meeres. Leipzig: Akademische Verlagsgesellschaft. 542 S.
- Ekman S. 1953. Zoogeography of the sea. London, Sidgwick and Jackson. 417 p.
- Herman Y. 1989 (ed.). The Arctic Seas — climatology, oceanography, geology, and biology. New York: Van Nostrand Reinhold Co. 888 p.
- Holthe T. 1986. Polychaeta Terebellomorpha // Marine Invertebrates of Scandinavia. Norwegian University Press. Vol.7. 194 p.
- Jirkov I.A. (in prep.). Biogeography of the Barents Sea benthos.
- Linné C., von. 1767. Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. 12th ed. Vol. 1(2). Holmiae [Stockholm].

БИОГЕОГРАФИЯ БЕНТАЛИ ЕВРАЗИЙСКОЙ ЧАСТИ ПОЛЯРНОГО БАССЕЙНА

И.А. Жирков, М.К. Леонтович

BENTHOS BIOGEOGRAPHY OF THE EURASIAN NORTH POLAR BASIN

I.A. Jirkov, M.K. Leontovich

Первые схемы биогеографического районирования Полярного бассейна предложены ещё в середине XIX в. В XX в. было предложено много схем районирования этого океана (Дерюгин, 1915; Гурьянова, 1951, 1972; Ekman, 1953; Филатова, 1957; Зенкевич, 1963; Голиков, 1963, 1980; Briggs, 1974; Несис, 1982; Петряшев, 2009). Три опубликованные работы основаны на распространении полихет (Жирков, Миронов, 1985; Жирков, 2001, 2010). Накопленные нами данные по распространению полихет в евразийском секторе океана позволяют сделать предложить более детальную схему, чем опубликованные ранее.

Наша схема основана на кафедральной базе данных. В неё внесены проверенные находки из коллекций МГУ, ИО РАН и ЗИН РАН. Используются данные по распространению 157 видов семейств: Phyllodocidae, Aphroditidae, Sigalionidae, Goniadidae, Nereidae*, Eunicidae*, Onuphidae*, Chaetopteridae, Flabelligeridae, Scalibregmidae, Maldanidae, Arenicolidae, Pectinariidae*, Ampharetidae*, Terebellidae*, Sabellidae and Serpulidae* (*отмечены семейства, изученные во всех коллекциях, остальные — только в коллекции кафедры гидробиологии МГУ). Литературные данные из-за большого числа неверных определений не использованы. Детальное описание большей части исследованных данных опубликовано ранее (Жирков, 2001).

Распространение полихет в американском секторе, судя по другим таксонам бентоса, должно быть сходно, однако в отечественных коллекциях сборы оттуда отсутствовали, равно как и опубликованные данные.

Для каждого вида составлены карты ареалов программой PanMap (Dierenbroek et al., 2000). Далее была проведена типизация ареалов (Несис, 1985), при этом мы проводили границу ареала по крайним точкам находок видов с данным типом ареала. Каждая из выявленных синперат была участком границы ареала для видов с комплементарным в данном месте распространением. Выявленные синператы разделили акваторию океана на регионы, показанные на рисунке.

В фитогеографии суши было показано, что «Если районы и округа различаются между собой десятками видов, то на границе провинций

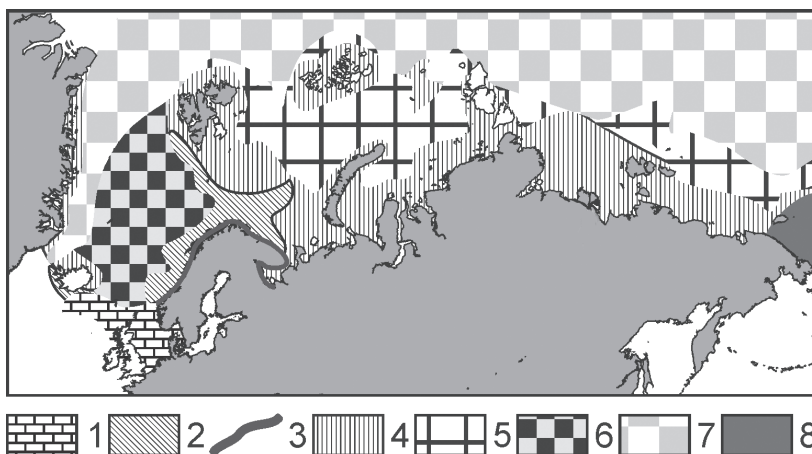


Рисунок. Биogeографическое районирование Северного Ледовитого океана, основанное на видовых ареалах полихет.

Провинции: 1 — Нижне-бореальная атлантическая; 2 — Норвежскоморская шельфовая; 3 — Скандинавская мелководная; 4 — Северо-полярная шельфовая; 5 — Северо-полярная нижнесублиторально-верхнебатиальная (границы региона за пределами Баренцева моря показаны приблизительно); 6 — Норвежскоморская глубоководная; 7 — Глубоководная северополярная, 8 — Высокобореальная тихоокеанская.

исчезают и появляются многие сотни видов» (Разумовский, 1999: 63). Мы считаем, что, располагая данными по распространению сравнительно небольшого числа видов, мы в первую очередь могли выявить только регионы ранга провинций. Более детальная схема районирования Баренцева моря подготавливается к печати (Jirkov, in preparation).

Распространение всех видов полихет в пределах Северного Ледовитого океана включает один или несколько регионов, изображённых на рисунке. Общее число разных типов распространения весьма велико, поэтому ограничимся лишь некоторыми примерами.

Ареал высокоарктических глубоководных видов (примеры: *Melinopsis arctica*, *Hyalopomatus claparedii*, *Protis arctica*, *Paradiopatra pauli*, *Chauvinelia arctica*) ограничен регионом 7. Ареал глубоководных панарктических видов (примеры: *Nereis gracilis*, *Laonice blakei*, *Brada tzetlini*, *Polyphysia baffinensis*, *Grubianella klugei*, *Jasmineira schaudinni*, *Potamethus malmgreni*, *Phyllochaetopterus bhaudi*) ограничен регионами 6 и 7. Ареал эврибатных панарктических видов (примеры: *Amage auricla*, *Amphitecis ninonae*, *Anobothrus laubieri*, *Maldane arctica*, *Nicomache quadri-spinata*, *Protula globifera*, *Pseudoscalibregma parvum*) включает регионы

5, 6 и 7 и отдельные части региона 2, у большинства видов — это юго-запад Баренцева моря). Ареал шельфовых панарктических видов (примеры: *Ampharete borealis*, *A. vega*, *Amphicteis sundevalli*, *Bispira crassicornis*, *Brada incrustata*, *B. rugosa*, *B. strelzovi*, *Branchiomma arctica*, *Clymenura polaris*, *Euchone papillosa*, *Micronephthys minuta*, *Paranaitis wahlbergi*, *Pterocirrus slastnikovii*, *Scalibregma robusta*) ограничен регионом 4 (некоторые виды были найдены на границе между регионами 2 и 7, но не в самих этих регионах). Низкобореальные виды (примеры: *Nothria africana*, *Petta pusilla*, *Lysippides fragilis*, *Eclysippe vanelli*, *Lanice conchilega*) найдены только в регионе 1. Шельфовые атлантические бореальные виды (примеры: *Amphitrite grayi*, *Aphrodita aculeata*, *Filograna implexa*, *Goniada maculata*, *G. norvegica*, *Hyalinoecia tubicola*, *Hydroides norvegica*, *Laetmonice filicornis*, *L. uschakovi*, *Neoleanira tetragona*, *Nephtys hystricis*, *Owenia borealis*, *Paradiopatra fjordica*, *P. quadricuspis*, *Pectinaria auricoma*) только в 1, 2 (некоторые и в 3). Верхнесублиторальные бореальные (примеры: многие Phyllococidae и Spirorbidae, *Alitta virens*, *Amphitrite figulus*, *Baffinia hesslei*, *Branchiomaldane labradorensis*, *Fabricia* spp., *Manayunkia* spp., *Micronephthys neotena*, *Pectinaria granulata*, *P. koreni*, *Potamilla reniformis*, *Pomatoceros triquiter*) только в регионе 3 (некоторые амфибореальные и в 8), тихоокеанские (примеры: *Glycinde wireni*, *Nephtys rickettsi*, *Ampharete sibirica*) — только в 8-м регионе.

Список литературы

- Голиков А.Н. 1963. Брюхоногие моллюски рода *Neptunea* Bolten // Фауна СССР. Нов. сер. Вып. 85. Л.: Наука. 218 с.
- Голиков А.Н. 1980. Моллюски Vuccinidae Мирового океана // Фауна СССР. Моллюски. Т.5. Вып.2. Л.: Наука. 508 с.
- Гурьянова Е.Ф. 1951. Бокоплавцы морей СССР // Определители по фауне СССР. Т.41. 1033 с.
- Гурьянова Е.Ф. 1972. Зоогеографическое районирование моря // Исследования фауны морей. Л. Вып.10(18). С.8–21.
- Жирков И.А. 2001. Полихеты Северного Ледовитого океана. М.: Yanus-K. 632 с.
- Жирков И.А. 2010. Жизнь на дне. Био-география и био-экология бентоса. М.: Т-во науч. изданий КМК. 453 с.
- Жирков И.А., Миронов А.Н. 1985. К зоогеографии полихет Северного ледовитого океана // Тр. ин-та океанол. АН СССР. Т.120. С.137–151.
- Зенкевич Л.А. 1963. Биология морей СССР. М.: Изд-во АН СССР. 739 с.
- Несис К.Н. 1982. Зоогеография Мирового океана: сравнение зональности пелагиали и регионального членения шельфа // Кусакин О.Г. (ред.). Морская биогеография: предмет, методы, принципы районирования. М.: Наука. С.114–134.
- Несис К.Н. 1985. Океанические головоногие моллюски: распространение, жизненные формы, эволюция. М.: Наука. 287 с.

- Разумовский С.М. 1999. Избранные труды. М.: КМК Scientific Press. 560 с.
- Филатова З.А. 1957. Зоогеографическое районирование северных морей по распространению двустворчатых моллюсков // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. Т.23. С.195–215.
- Briggs J.C. 1974. Marine Zoogeography. New York: McGraw-Hill Book Co. 475 p.
- Diepenbroek M., Grobe H., Sieger R. 2000. PanMap. Mode of acces <http://www.pangaea.de/Software/PanMap>
- Ekman S. 1935. Tiergeographie des Meeres. Leipzig: Akademische Verlagsgesellschaft. 542 S.
- Ekman S. 1953. Zoogeography of the sea. London: Sidgwick and Jackson. 417 p.
- Jirkov I.A. (in prep.). Biogeography of the Barents Sea benthos.
- Petryashev V.V. 2009. The biogeographical division of the Arctic and North Atlantic by the mysid (Crustacea: Mysidacea) fauna // Russian J. Marine Biol. Vol.35. No.2. P.97–116.

КОНЦЕПЦИЯ ГЕОМЕРИДЫ КАК ЗЕМНОЙ ВЕРСИИ ЖИЗНИ

Н.А.Заренков

THE CONCEPTION OF GEOMERIDA AS A VERSION OF EARTH'S LIFE

N.A. Zarenkov

Поколения натуралистов воссоздают картину жизни на Земле такой, как описывают ее «дети природы»: «река вижу — река пою, гора вижу — гора пою». Поэтому натуралистская картина жизни объективна, содержательна и заслуживает полного безоговорочного доверия. Именно к ней следует обратиться, пытаясь упорядочить понятийный аппарат биогеографии. Обратившись к ней, мы увидим, что она структурирована шестью межорганизменными отношениями: совместность обитания, единовременность сосуществования, сходство, родство, скоррелированность морфофизиологии, симметрии геометрических планов строения. Пользуясь этими отношениями, можно выявить логическую структуру биогеографии и ее место в натуралистской картине Геомериды, земной версии жизни, на примере фрагмента этой картины — населения океанской эпипелагиали (рис. 1).

С точки зрения фауниста население эпипелагиали состоит из 2 фаунистических элементов, вторичноводного (дельфин, морская змея) и первичноводного (все прочие организмы). С точки зрения эколога выделяются 2 жизненные формы хищников макрофагов: пассивный (сифонофора) и активный (все прочие организмы). С точки зрения сравнительного анатома животные относятся к двум–трем типам организации: вооруженная стрекочущими щупальцами сифонофора, лишенная двигательного аппарата, и все прочие животные с высокоразвитым двигательным аппаратом. С точки зрения систематика выделяется некоторое приближение к таксону Рыбы (акула, меч-рыба), тогда как прочие организмы относятся к разным таксонам. Наконец, по типу симметрии выделяется сифонофора (особый геометрический план строения), тогда как все прочие имеют двустороннюю симметрию.

Эти разные точки зрения осуществлены в натуралистской картине жизни. Они могут быть формализованы следующим образом (рис. 2).

На генеральной совокупности всех вообще мыслимых организмов зададим отношение совместности (рис. 1) Совокупность организмов, совместно обитающих на Земле, носит название Геомериды в смысле К.Д. Старынкевича – В.Н. Беклемишева и является биотой. Такая пла-

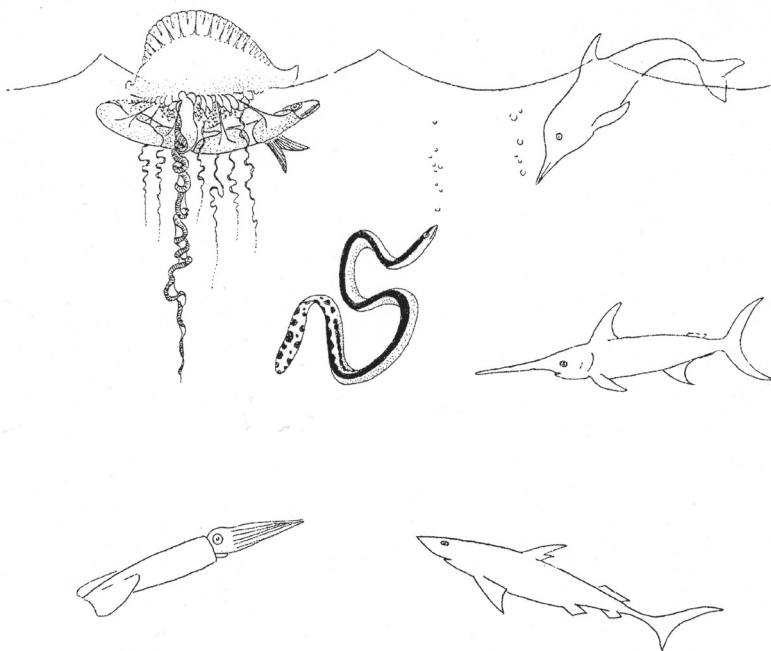


Рисунок 1. Население эпипелагиали океана.

нетная совместность — предельно широкая совместность. Примеры более узкой совместности — биота Байкала, флора Гондваны. На той же генеральной совокупности зададим отношение одновременного сосуществования. Оно выделит сообщества экологически взаимосвязанных жизненных форм, например, наших современников. Разумеется, одновременное сосуществование имело место и в каждое мгновенье минувшего прошлого. Два способа упорядочения означим пересекающимися кругами Эйлера. Они служат для логического деления общего понятия. В пересечении кругов окажется живая Геомерида как сообщество-биота совместно сосуществующих на Земле организмов. Примером служит сообщество-биота современного Байкала или растительное сообщество Гондваны в отдельные мгновенья ее существования. Таким образом, формализовано реально существующее соотношение понятий биогеографии и экологии. Таким же образом последовательно упорядочим генеральную совокупность четырьмя прочими отношениями и означим их кругами Эйлера. Пересечение 6 кругов Эйлера надлежащим образом геометрически невозможно, поэтому круги заменены другими фигурами. Получится биологическая розетка, состоящая из 63 внутренних ячеек. В каж-

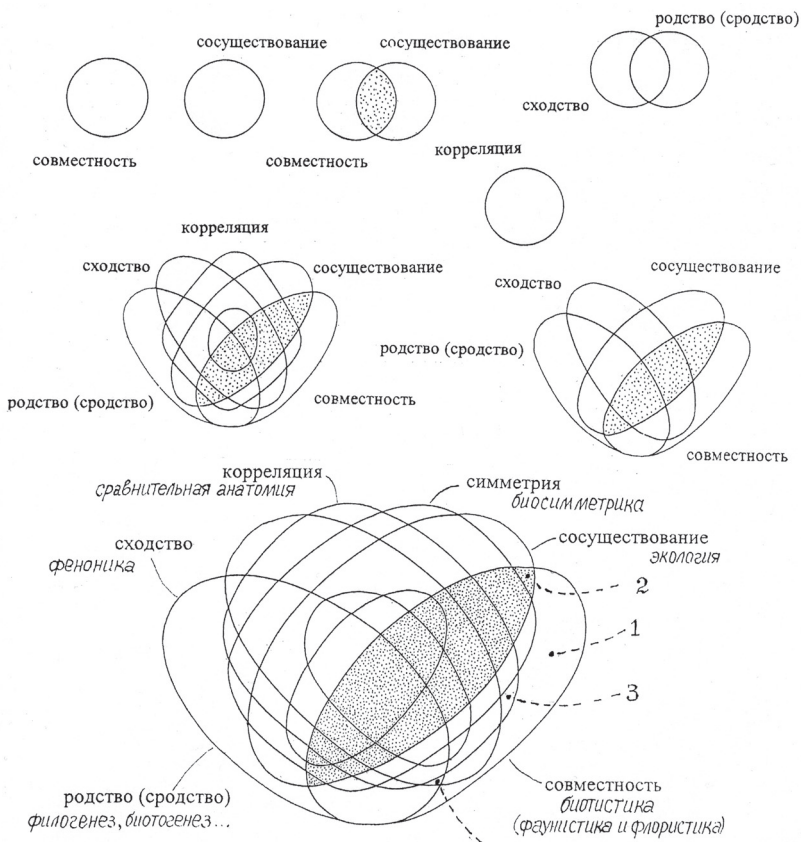


Рисунок 2. Типы отношений.

дой ячейке генеральная совокупность организмов упорядочена одним из шести отношений, а также их всевозможными комбинациями числом от 2 до 6. Фигура «совместность» биологической розетки означает 2 раздела биогеографии: экологический (в пересечении с фигурой «сосуществование») и исторический (вне фигуры «сосуществование»). Они дублируют друг друга, в каждом насчитывается по 16 ячеек. Объектом экологической биогеографии служит живой покров Земли, живая Геомерида, например, наша современница; однако таким же объектом остается и Геомерида в каждое мгновение ее уже прошедшей жизни. В обоих случаях совпадают понятия биотопа и региона, сообщества и биоты, биотического элемента и жизненной формы. Однако структура биогеографии не исчерпывается этими двумя традиционными разделами. О сложности

структуры свидетельствуют прочие ячейки в пределах фигуры «совместность». В пределах каждого раздела ячейки означают следующее: биотический элемент (1), биотический элемент как жизненная форма (2), биотический элемент как тип организации жизненной формы (3), биотический элемент как таксон (4) и т.д. Значит, посредством комбинаций межорганизменных отношений ячейки отражают многообразие биотических элементов и биот. В более широком плане комбинаторика отношений структурирует всю натуралистскую картину жизни. При обсуждении места биогеографии в биологии необходимо считаться и с умонастроением научной общественности. В современную эпоху глобализации мировое сообщество сжилось с идеей о том, что жизнь — это уникальное планетное явление. Вместе с тем, вид живого покрова планеты со спутника — «Земля в иллюминаторе!», вызывает у общественности предчувствие открытий внеземных версий жизни. Эти обстоятельства открывают второе дыхание не только у биогеографии, но и у всей натуралистской биологии. Чтобы разобраться в этом вопросе, следует разграничить в сознании, в словах, биологическое и географическое, которые слиты воедино в природном предмете биогеографии. Подобная слитность, когда живые организмы вместе с вулканами участвуют в формировании состава воздуха атмосферы, свойственна живому покрову Земли в концепции В.И. Вернадского. Природная слитность биологического и географического выражается и в широком использовании топонимики для именования фаун и флор. Совсем иное дело Геомерида. Она соотносится с географической оболочкой планеты как население с биотопом. Как жидкость, налитая в сосуд, принимает форму сосуда, так и жизнь, освоив поначалу безжизненные ландшафты древней планеты, приняла внешность ландшафтной оболочки с ее климатическими зонами, разновысотным макрорельефом и секторными материками и океанами. Однако, так же как жидкость в сосуде сохраняет собственную паракристаллическую структуру, так и жизнь в своей конкретной земной версии, в Геомериде, сохранила собственную структуру, наглядно изображаемую кругами Эйлера. Почему бы ей не заселить и другие планеты: планету Океан, планету без большого количества свободной воды, планету, обогреваемую только изнутри или несколькими светилами. На бескрайней неевклидовой поверхности Земли площадью 510 млн. км² целостными и непрерывными остаются и ландшафтная оболочка, и населяющий ее живой покров. Но сохранит ли целостность ландшафтная оболочка на существенно более крупной планете и не осуществится ли на такой планете несколько обособленных версий жизни? Сохранятся ли на таких планетах привычные климатические пояса, меридиональные сектора и разновысотные формы макрорельефа? В этих вопросах, остающихся без ответа, имеется

в виду воображаемая независимость двух структур реальной Геомериды — географическая, варьирующая в допустимых пределах, и неизменяемая биологическая (биологическая розетка). В связи с автономностью структур представляется оправданным и различие зоогеографии и фаунистики, фитогеографии и флористики. Таким образом, следует констатировать усложнение представлений о жизни, бытующих в общественном сознании эпохи глобализма: жизнь — это не только свойство каждого отдельного организма («сколько организмов — столько жизней»); жизнь — это и свойство целостного живого покрова планеты, состоящего из взаимосвязанных организмов. В связи с этим представляется уместным прибегнуть к сравнению Геомериды с архитектурным памятником, в котором воплощен архитектурный образ; однако его нет в отдельных строительных блоках — организмах.

О ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ СУЩЕСТВОВАНИЯ РОДОВ В СОВРЕМЕННОЙ ФАУНЕ БРАХИОПОД

О.Н. Зезина

ON THE AGES OF GENERA IN THE RECENT BRACHIOPOD FAUNA

O.N. Zezina

В качестве исходного материала использованы два наиболее новых глобальных обобщения: 1 — международное шеститомное издание в серии *Treatise on Invertebrate Paleontology* (Williams et al., 1997–2007); 2 — составленная мною сводка *Check-List of Holocene Brachiopods* (Zezina, 2010). *Treatise* приводит данные о систематическом положении родов в системе и в пределах каждого рода указывает типовой вид, а *Check-List* суммирует распространение видовых и подвидовых таксонов, позволяя определить их биогеографическую приуроченность.

В основу анализа положено выявление фаунистических поясов по широтному принципу, выделяемых на основании распространения таксонов видового ранга. Таким образом, широтные фаунистические поясы рассматриваем не в градусах географической широты, а в пределах границ видовых ареалов по методу К.В. Беклемишева (1969). Типы ареалов, складывающиеся в широтной последовательности, рассматриваются как пояса фаунистические, слагаемые из географических элементов фауны. При таком подходе возникла возможность оценить условия формирования современных фаунистических поясов по числу видов, обилию эндемичных родов и продолжительности существования таких родов.

Между высокоширотными фаунистическими поясами (бореально-арктическим и антарктическим) и самым низкоширотным (тропическо-экваториальным) выделяются так называемые «промежуточные» пояса умеренных вод, которые, следуя терминологии Свена Экмана (1953), именуют умеренно тепловодными (субтропическими) и умеренно холодноводными (низкобореальным и нотальным).

В составе «промежуточных» фаунистических поясов умеренных вод встречаются наибольшее количество видов современных брахиопод: 32% на севере и 25% на юге, сравнимое с числом видов в тропическо-экваториальном поясе (31%), в то время, как в высокоширотных фаунистических поясах видов значительно меньше (7% на севере и 5% на юге от всей современной фауны брахиопод в пределах поверхностной и промежуточной структуры вод). Сходное соотношение показателей дает оценка эндемичных родов по поясам. В «промежуточных» фаунистических по-

ясах содержится 31 и 30% эндемичных родов от общего число родов в пределах каждого пояса. В тропическо-экваториальном поясе — 28%. В бореально-арктическом — 15%, в антарктическом — 12%.

Самые древние таксоны родового ранга в тропическо-экваториальном поясе известны с юры и раннего мела, в бореально-арктическом — с плейстоцена, а в антарктическом — не ранее голоцена. В «промежуточных» поясах субтропические фауны содержат эндемичные роды, известные из маастрихтских отложений, а умеренно холодноводные — из эоценово-миоценовых.

Получается, что современные субтропические фаунистические пояса, выявленные на брахиоподах, хранят остатки самых тепловодных фаун, наиболее древних, сложившихся после великого палеозойско-мезозойского вымирания. Умеренно холодноводные фауны на родовом уровне ведут свою историю со времени перехода от палеогена к неогену, когда сформировалось Антарктическое Циркумполярное течение, определившее современный контрастный климат на нашей планете.

Список литературы

- Беклемишев К.В. 1969. Экология и биогеография пелагиали. М.: Наука. 291 с.
- Ekman S. 1953. Zoogeography of the Sea. London: Sedgwick and Jackson. 417 p.
- Williams A. et al. (eds.). 1997–2007. Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H. Brachiopoda Revised. Vol.1, 1997, p.1–547; vol.2–3, 2000, p.1–919; vol.4, 2002, p.920–1688; vol.5, 2006, p.1689–2320; vol.7, 2007, p.2321–3226.
- Zezina O.N. 2010. Check-List of Holocene Brachiopods // Paleontol. J. Vol.44. No.9. P.1176–1199.

**ЦЕНОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВИТЫ МИКОБИОТЫ
ЛЕСНОЙ ЗОНЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ
И.В. Змитрович, Т.С. Булгаков, Н.П. Васильев**

**COENOGENETIC SUITES OF FOREST ZONE
OF EUROPEAN RUSSIA MYCOBIOTA
I.V. Zmitrovich, T.S. Bulgakov, N.P. Vasilyev**

Вопросы ценогеографии грибов относятся к числу малоработанных в отечественной и зарубежной литературе. Вместе с тем грибной компонент во многом лимитирует зональные рубежи распространения различных типов лесных экосистем, поскольку осуществляет деструкцию и гумификацию растительного детрита и оптимизацию минерального обмена редусферы, удержание плакоров облигатно-микоризной древесной растительностью в олиготрофных, либо ксеротических условиях (Юрцев, 1966; Змитрович, 2002; Змитрович и др., 2003), «подтягивание» азота из горизонта вымывания в активно функционирующие почвенные страты (Шубин, 2010), сопряжение процессов делигнификации и иммобилизации извлекаемых из ППК кислотными продуктами делигнификации оснований микоризой (Dighton et al., 2005; Змитрович, 2011).

Грибные сообщества представляют собой специфическую часть биогеоценозов, описательное представление которой до сих пор затруднено, а общепринятой схемы классификации не выработано. Предпринимались попытки классификации грибных сообществ вне увязки с фитосферой ценозообразователей и контурами эдафотопов (Jahn, 1966; Darimont, 1973; Šmarda, 1972; Von, 1981), но они не нашли широкого признания и большинство микоценологических исследований были привязаны в основном к синтаксонам растительности (Jahn, 1986; Bujakiewicz, 1992; Richard, 2000, и др.).

В настоящее время предлагается выделение грибных ассоциаций путем совмещения 3-х критериев: 1) консортивного (приуроченность к фитосреде определенного древесного ценозообразователя, как в условиях древостоев, так и соответствующих ветровально-почвенных комплексов), 2) эдафического (сопряженность с эдафотопом и соответствующими доминантами подчиненных ярусов фитоценоза) и 3) доминантного (возможность выделения в характерных и сопутствующих видов грибов) (Змитрович, 2011). Грибные ассоциации при таком подходе соответствуют определенным элементам мозаик лесных ассоциаций, связанных с фитосредой древесного ценозообразователя и определенными эдафо-климатическими условиями, характерными для данной серии типов леса.

Отчетливое тяготение грибных группировок к фитосреде ценозообразователей значительно облегчает ценогеографический анализ микобиоты — процедуру, актуальную не только для фитогеографов, но также специалистов по биомониторингу и интродукторов. Было сформировано представление о ценогенетических свитах грибов (Змитрович и др., 2005; Малышева, Малышева, 2008), понимаемых как первичные (ценоспектровые) микофлористические комплексы. Верность конкретного вида ценогенетической свиты определяется его трофической амплитудой. Узкоспециализированные виды, каковых много среди микромицетов, ограничены обычно в распространении ареалом ценозообразователя, причем во многих случаях иррадируют с ним за пределы оптимум-ареала. Виды с широкой трофической амплитудой могут быть охарактеризованы определенным ценоциклом — чрезвычайно широким (виды-полихоры), либо ограниченным определенными подразделениями растительности. С грибными сообществами ценогенетические свиты соотносятся как обобщающая категория, фиксирующая определенный — ценогенетически обусловленный — элемент микоценоза.

В представленный далее обзор включены ценогенетические свиты микобиоты лесной зоны европейской России в диапазоне «северная тайга – байрачные леса», реконструированные нами на основании собственных материалов и данных гербариев LE, TAA, CFMR, MSK, H, HAI, RV.

1. Северная боровая свита (*Chaetodermella luna*, *Antrodia primaeva*, *A. gossypium*, *Fibroporia norrlandica*, *Gloeophyllum protractum*, *Sarcodon lundellii*, и нек др.) — виды, тяготеющие к разреженным низкобонитетным соснякам, развивающимся в мезоксерофильных олиготрофных условиях и при низком уровне инсоляции (1200–1400° годовых активных температур). Нарастание фитомассы и оборот поколений в этих условиях заторможены, детрит слабо обводнен; очень характерен окоренный сухостой (фин. kelo). Среди грибов преобладают ксерофильные виды, среди которых наиболее характерны продуценты сухой гнили. Более развернутый очерк экологических предпочтений грибов этой свиты дает Renvall (1995).

2. Северная еловая свита (*Amylocystis lapponica*, *Peniophora septentrionalis*, *Amylostereum chailletii*, *Aleurodiscus lividocoeruleus*, *Exobasidium vaccinii*, и др.) — виды, тяготеющие к несомкнутым низкобонитетным еловым лесам с кустарничковым покровом, развивающимся в менее дренированных, в сравнении с северотаежными сосняками, условиях. Среди грибов преобладают мезоксерофилы, специфически связанные с еловым субстратом, либо паразиты и сапротрофы, связанные с доминантами кустарничкового покрова и обладающие более или менее ксерофильными свойствами.

3. Пихтарниковая свита (*Hymenochaete mougeotii*, *Aleurodiscus amorphous*, *Phellinus hartigii*, *Suillus abietinus*, *Melampsorella cerastii*, и др.) — виды, тяготеющие к сомкнутым пихтарникам и фитосфере пихты (*Abies sibirica*) в пихто-елово-лиственных мозаиках с мезо- гигрофильным травяно-кустарничковым покровом. Среди грибов преобладают мезофилы, специфически связанные с пихтовым субстратом.

4. Лиственничниковая свита (*Fomitopsis officinalis*, *Phaeolus schweinitzii*, *Suillus grevillei*, *Phellinus niemelaei*, *Ganoderma valesiacum*, *Lachnellula willkommii*, и др.) — виды, тяготеющие к фитосфере лиственницы (*Larix sibirica*) в широком диапазоне эдафо-микrokлиматических условий, перекрываемых мощными средообразующими свойствами лиственницы. Среди грибов преобладают мезоксерофилы, специфически связанные с лиственницей и лиственничным опадом.

5. Теневая еловая свита (*Phellinus chrysoloma*, *Ph. ferrugineofuscus*, *Fomitopsis rosea*, *Gloeophyllum odoratum*, *Рыснопореллус фульгенс*, *Laurilia sulcata*, *Junghuhnia collabens*, *Boletus edulis*, *Calocera viscosa*, и др.) — виды, приуроченные к сомкнутым ельникам кисличной, майниковой, зеленомошной, черничной, сфагновой и болотнотравяной серий типов леса. Среди грибов преобладают мезогигрофилы, специфически связанные с елью и еловым детритом.

6. Теневая боровая свита (*Fomitopsis pinicola*, *Diplomitoporus flavescens*, *Antrodia albobrunnea*, *A. sinuosa*, *A. xantha*, *A. crassa*, *Hydnellum ferrugineum*, *Boletus pinophilus*, *Leccinum vulpinum*, и др.) — виды, приуроченные к сомкнутым сосновым и сосново-еловым лесам брусничной, зеленомошной, черничной, кисличной, майниковой, сфагновой и болотнотравяной серий типов леса. Среди грибов преобладают ксеромезофилы, тяготеющие к сосновой фитосреде.

7. Березовая свита (*Phellinus nigricans*, *Ph. lundellii*, *Ph. laevigatus*, *Fomes fomentarius*, *Piptoporus betulinus*, *Lenzites betulina*, *Inonotus obliquus*, *Trichaptum bifforme*, *Hyphodontia barba-jovis*, *Boletus betulicola*, *Leccinum scabrum*, *L. variicolor*, и др.) — виды, приуроченные к фитосфере березы (*Betula pubescens*, *B. pendula*) в широком диапазоне условий таежных и широколиственных лесов, перекрываемых мощным средообразующим воздействием этого ценозообразователя. Ксилотрофные виды березовой свиты подробно охарактеризованы в недавней монографии С.П. Арефьева (2010). В целом доминирующими видами здесь являются мезофилы, тяготеющие к березе, березовому опадку и детриту.

8. Осинниковая свита (*Phellinus tremulae*, *Ph. populicola*, *Inonotus rheades*, *Antrodia mellita*, *A. pulvinascens*, *Crepidotus calolepis*, *Ceriporiopsis aneirina*, *Punctularia strigosozonata*, *Peniophora rufa*, *P. polygonia*, *Leccinum aurantiacum*, *L. albobostipitatum*, и др.) — виды, приуроченные к фитосфе-

ре осины в широком диапазоне условий таежных и широколиственных лесов, перекрываемых мощным средообразующим воздействием этого ценозообразователя. Среди грибов преобладают мезофилы, специфически связанные с осиной, осиновым отпадом и детритом.

9. Ивняковая свита (*Phellinus igniarius*, *Trametes suaveolens*, *Haploporus odoratus*, *Lentinus suavissimus*, *Physisporinus vitreus*, *Cytidia salicina*, *Exidia recisa*, *Steccherinum bourdotii*, *Inocybe saliceticola*, и др.) — виды, связанные с фитосредой, создаваемой древесными и кустарниковыми ивами в сообществах пойм, реже в ивовых интрузиях в пойменные и плакорные таежные, либо широколиственнолесные сообщества. Среди грибов преобладают мезогигрофилы, связанные с ивой, ивовым отпадом и детритом.

10. Ольшаниковая свита (*Phellinus alni*, *Ph. punctatus*, *Polyporus ciliatus*, *Stereum rugosum*, *Chondrostereum purpureum*, *Schizopora paradoxa*, *Cylindrobasidium evolvens*, *Hyphodontia crustosa*, *H. sambuci*, *Lactarius lilacinus*, *Naucoria alnetorum*, *Hebeloma crustuliniforme*, и др.) — виды, связанные с фитосредой, создаваемой *Alnus glutinosa*, *Alnus incana* и *Duschekia fruticosa*, а также подлесочными деревьями и кустарниками *Padus avium*, *Sorbus aucuparia*, *Frangula alnus*, *Sambucus racemosa*, *S. nigra*, *Lonicera xylostemum*, вполне освоенными грибами — консортами ольхи. Среди грибов преобладают мезогигрофилы, связанные с обилием мелкомерного древесного детрита, специфические микоризообразователи ольхи, а также виды-нитрофилы и микромицеты, ассоциированные с крапивой.

11. Теневая широколиственнолесная свита (*Sarcodontia spumea*, *Polyporus squamosus*, *Phellinus ferruginosus*, *Pluteus umbrosus*, *P. leoninus*, *Crepidotus crocophyllus*, *Gymnopus fusipes*, *Peniophora rufomarginata*, *Volvarella volvacea*, и др.) — виды, приуроченные к теневым участкам широколиственных (хвойно-широколиственных) лесов, создаваемых *Tilia cordata*, *T. platyphyllos*, *Acer platanoides*, *A. tataricus*, *A. saccharinus*, *Ulmus scabra*, *U. laevis*, *Fraxinus excelsior*, *Fagus sylvaticus*, *Carpinus betulus*. Преобладают мезофилы, специфически связанные с широколиственными породами и сухими раскисленными почвами.

12. Дубравная свита (*Inonotus dryophilus*, *I. andersonii*, *Phellinus robustus*, *Daedalea quercina*, *Fistulina hepatica*, *Dichomitus campestris*, *Hapalopilus croceus*, *Xylobolus frustulatus*, *Peniophora quercina*, *Colpoma quercinum*, *Boletus luridus*, и др.) — виды, ассоциированные с *Quercus robur* во всем диапазоне его местопроизрастаний, и сохраняющие ценогенетические связи с микобиотой ксерофильных дубрав (Tura et al., 2011). Преобладают ксеромезофилы, проявляющие повышенную специализацию к дубовому субстрату.

В составе перечисленных свит грибы иррадируют за пределы оптимум-ареала. И наоборот, при внедрении в аборигенные сообщества древесных эдификаторов из чуждых растительных зон (например, при интродукции), происходит значительная элиминация их собственной свиты свитой ближайшего аборигенного экологического аналога, в результате чего формируется новая грибная свита, представляющая в большей или меньшей степени «обогащенный» вариант свиты зонального экологического аналога породы-интродуцента.

Список литературы

- Арефьев С.П. 2010. Системный анализ биоты дереворазрушающих грибов. Новосибирск: Наука. 260 с.
- Змитрович И.В. 2002. *Byssocorticiaceae* в лесных экосистемах таежной зоны // Матер. 5-й Межд. конф. «Проблемы лесной фитопатологии и микологии». (7–10 октября 2002 года). М. С.97–101.
- Змитрович И.В. 2011. Средняя тайга Карельского перешейка: зональные, интразональные и экстразональные явления // Вест. экол., лесовед. и ландшафтоведения (в печати).
- Змитрович И.В., Малышева Е.Ф., Малышева В.Ф. 2003. Некоторые понятия и термины микogeографии: критический обзор // Вестн. экол., лесовед. и ландшафтоведения. № 4. С.173–188.
- Змитрович И.В., Малышева Е.Ф., Малышева В.Ф. 2005. Актуальные вопросы генетического анализа микофлор // Проблемы лесной фитопатологии и микологии. Матер. 6-й Межд. конф. Петрозаводск. С.149–154.
- Малышева В.Ф., Малышева Е.Ф. 2008. Высшие базидиомицеты лесных и луговых экосистем Жигулей. СПб.: Т-во научн. изданий КМК. 242 с.
- Юрцев Б.А. 1966. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. М.; Л.: Наука, 94 с.
- Шубин В.И. 2010. Значение симбиоза и содержания азота в почве для плодonoшения эктомикоризных грибов. II. Значение азота // Микол. и фитопатол. Т.44. Вып.4. С.352–358.
- Bon M. 1981. *Lactrietum lacunarum*, nouvelle association fongique des lieux inondables // *Docum. Mycol.* T.11. P.19–28.
- Bujakiewicz A. 1992. Macrofungi on soil in deciduous forests // *Handbook of vegetation science founded by R. Tьxen. Vol.19/1. Fungi in vegetation science.* Dordrecht. P.49–78.
- Darimont F. 1973. *Recherches mycosociologiques dans les forьts de Haute Belgique* // *Inst. Roy. Sci. Nat. Belg. Mem.* T.170. P.1–220.
- Dighton J., White J. F., Oudemans P. (eds.) 2005. *The fungal community. Its organization and role in the ecosystem.* Third edition. L.; N.Y.; Singapore: Taylor & Francis. 936 p.
- Jahn H. 1966. *Pilzgesellschaften an Populus tremula* // *Z. Pilzk.* H.32. S.26–42.
- Jahn H. 1968. *Das Bisporetum antennatae, eine Pilzgesellschaft auf den Schnittflьdchen von Buchenholz* // *Westf. Plzbr.* H.7. S.41–47.

- Renvall P. 1995. Community structure and dynamics of wood-rotting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in northern Finland // *Karstenia*. Vol.35. No.1. P.1–51.
- Richard B. 2000. Les mycocoenoses des pelouses calcicoles du Barrois lorrain. Analyse inventoriale, patrimoniale et conservatoire. These... Doct. Pharmacie. Nancy, Univ. H. Poincare. 65 p.
- Šmarda F. 1973. Die Pilzgesellschaften einiger Fichtenwälder Mährens // *Act. Natural. Acad. Sci. Bohemosl. Brno. Nov. ser. H.7.* S.1–44.
- Ṭura D., Zmitrovich I.V., Wasser S.P., Spirin W.A., Nevo E. 2010. Biodiversity of Heterobasidiomycetes and non-gilled Hymenomycetes (former Aphylophorales) of Israel. Ruggell: A.R.A. Gantner Verlag K.-G. 566 p.

О ТЕОРЕТИЧЕСКИХ ЗАДАЧАХ ФЛОРИСТИКИ

М.В. Казакова

ABOUT THEORETICAL TASKS OF FLORISTIC INVESTIGATIONS

M.V. Kazakova

В.Н. Тихомиров на протяжении нескольких десятилетий разрабатывал и руководил реализацией широкой программы изучения флоры Средней России. В основу всей деятельности флориста он ставил возможно полное выявление состава флоры и характера распространения видов. При этом В.Н. четко обозначал важнейшие теоретические задачи флористики — «реконструкция истории формирования флоры, выявление закономерностей и реальных путей ее становления и динамики, ... прогноз изменений в будущем» (Флора Липецкой области, 1996, с.247). Не менее важным он считал и прикладной — природоохранный — аспект флористических работ.

В настоящее время можно констатировать достижение значительно-го прогресса в отношении выявления видового состава природной и адвентивной компонент флоры Средней России, изученности реальной картины распространения видов. Столь же заметен прогресс и в отношении выявления и сохранения редких видов растений и флоры в целом. В то же время до сих пор наблюдается весьма слабое продвижение в сторону решения теоретических задач флористики. Обязательным итогом флористических исследований в Средней России, по мнению В.Н. Тихомирова, с которым мы полностью согласны, должны быть коллективные труды, детально характеризующие процессы становления и динамики флоры Средней России как части флоры Восточной Европы в целом.

Нынешний уровень флористической изученности территории Европейской России позволяет, наконец, отойти от тривиальной констатации известных ботанико-географических закономерностей в виде количественных соотношений таксономических групп или элементов в парциальных, локальных или региональных флорах и уделить основное внимание фундаментальным проблемам географии растений. К актуальнейшим задачам относится изучение ареалов отдельных видов или групп видов, закономерностей их формирования, что, в свою очередь, дает возможность подойти к решению вопросов истории и динамики флоры Восточной Европы.

Вопросы, касающиеся истории формирования и развития флоры относятся к традиционным в любой региональной работе. Однако, как пра-

вило, подобный очерк лишь в самых общих чертах, «крупными мазками», представляет картину развития растительности в плейстоцене и голоцене и ее проявление в изучаемом регионе в соответствии с принятыми схемами. Как правило, авторы ограничиваются упоминанием нескольких ведущих таксонов, «определявших» в прошлые доисторические периоды характер растительности. Более подробно иногда рассматривают исторический период трансформации флоры под воздействием человеческой деятельности. В региональных флористических работах последних десятилетий, как правило, не принято останавливаться на детальном анализе отдельных видов природной флоры, показательных в ботанико-географическом и флорогенетическом отношениях. Нас чрезмерно увлекла математика во флористике, а представление о возможности достижения каких-то значимых результатов с помощью математических расчетов заставило концентрировать усилия именно в этом направлении. В последние десятилетия в работах флористов преобладает формальный подход к осмыслению и анализу фактических данных. Однако на современном этапе изучения флоры Европейской России можно и необходимо обратиться к тщательному рассмотрению отдельных видов и их ареалов.

Выдающиеся ботанико-географы, оставившие нам классические труды по истории флоры, в своих работах всегда прибегали к анализу ареалов конкретных видов. М.Г. Попов (1947) в работе «К истории развития флоры (флорогенезу) Украины» построил весь флорогенетический очерк на изучении видов *Carex*. Ю.Д. Клеопов (1990), рассматривая в 1941 г. генезис и историю развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР, опирался на многочисленные примеры видов «бучинного (фагетального) ценоэлемента», рассматриваемого в качестве восточноазиатского генетического элемента фагетальной флоры. Другие генетические элементы (приатлантическо-североамериканский, средиземноморский), выделенные им, также иллюстрированы конкретными примерами. Вдохновенная работа А.И. Толмачева (1954) по истории возникновения и развития темнохвойной тайги построена на анализе конкретных видов: их ареалов, морфолого-экологических особенностях.

Серия работ Г.Э. Гроссета (1964, 1965, 1968 и др.) показывает пример последовательного углубления в проблему флорогенеза Восточной Европы. Его теоретические рассуждения богато иллюстрированы детальным рассмотрением ареалов отдельных групп видов: *Daphne cneorum* L., *Euonymus europaea* L., *Seseli elegans* Schischk., *Gasparrina donetzica* Dubovik, *Erysimum silvaticum* M.B. и др. Bieb. Тихомиров высоко ценил труды Г.Э. Гроссета и считал его публикации образцом классических работ по истории флоры и растительности.

Тщательное изучение и анализ современных ареалов видов, их эколого-ценотических и морфо-биологических особенностей положены в основу отмеченных работ. Значение, которое придавалось эндемичным, реликтовым таксонам в раскрытии истории формирования флоры и растительности, нашло свое отражение во многих публикациях ботанико-географов, систематиков и флорогенетиков. Вполне естественно, что эти вопросы глубоко интересовали и В.Н. Тихомирова. Материалы, которые были собраны нами в период работы по флоре Липецкой области, дали обильную пищу для размышлений на тему реликтовости ряда видов. Анализируя обширный список реликтов разных возрастов, отмечавшихся для Центрального Черноземья, мы пришли к выводу о мнимой реликтовости ряда видов, достигающих на Среднерусской возвышенности крайних пределов ареалов (Казакова, Тихомиров, 1984). Анализу проблемы реликтов Среднерусской возвышенности было посвящено исследование А.Г. Еленевского и В.И. Радыгиной (2002). Очевидно, проблема исследования реликтовых элементов среднерусской флоры еще весьма далека от своего решения. До сих пор не проведено анализа видового состава этой группы видов, среди которых заслуживают внимания *Isotles echinospora* Durieu, *I. lacustris* L., *Asplenium ruta-muraria* L., *Cystopteris sudetica* A. Br. et Milde, *Diplazium sibiricum* (Turcz. ex G. Kunze) Kurata, *Sparganium gramineum* Georgi, *Caulinia tenuissima* (A. Br. ex Magnus) Tzvelev, *Carex obtusata* Liljeb., *Cladium mariscus* (L.) Pohl., *Lupinaster pentaphyllus* Moench и ряд других видов. Рассмотрение этой группы видов — лишь часть флорогенетического анализа среднерусской флоры, в котором необходимо охарактеризовать также эндемичные виды, в том числе восточноевропейские *Iris aphylla* L., *Arenaria micradenia* P. Smirn., *Delphinium cuneatum* Stev. ex DC., *Linum flavum* L., *Euphorbia kaleniczenkii* Czern., *Acer tataricum* L., *Thymus cimicinus* Blum. ex Ledeb., *Pedicularis kaufmannii* Pinzger, *Cephalaria litvinovii* Bobr., *Centaurea sumensis* Kalen., *Serratula lycopifolia* (A. Vill.) A. Kerner и др. Основного внимания, безусловно, заслуживает история формирования зональных флористических комплексов среднерусской флоры.

Важной проблемой вовлечения флористических исследований в русло биогеографии является их узколокальная направленность, в то время как для биогеографии важно рассмотрение вопросов в контексте полного ареала какого-либо таксона или флоры какого-либо фитохорона (желательно более высокого ранга), или какой-либо природной зоны и т.д. Эта проблема особенно остро стоит на равнинных территориях с их относительно однообразной флорой. Наконец, в современной практике биогеографических исследований наблюдается тенденция к отходу от обобщений, связанных исключительно с экспертными оценками, основанными

ми на интуитивном анализе массивов информации о распространении современных таксонов. Все большее значение уделяется данным палеоботаники, решительный скачок сделан в использовании молекулярных методов анализа истории расселения видов. В то время как отечественные ботаники размышляли о достоинствах и недостатках молекулярных методов, наши западные коллеги создали и активно используют методики молекулярной филогеографии. Отставание в этой области придется наверстывать в ближайшие годы, и оно будет болезненным. Важно при этом сохранить все преимущества отечественной флористической школы, такие как целостное видение флоры и способность распознавать большинство видов локальной флоры в природе, а не в виде пробирок с выделенной ДНК.

Список литературы

- Гроссет Г.Э. 1964. Материалы по истории флоры и растительности. 1. Систематическое положение, экология и генезис ареала *Daphne julia* K-Pol. (= *D. cneorum* L.) // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.69. Вып.5. С.86–102.
- Гроссет Г.Э. 1965. Географическое распространение рас европейского бересклета (*Euonymus europaea* L. s.l.) как материал для истории флоры Русской равнины // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.70. Вып.6. С.99–115.
- Гроссет Г.Э. 1968. Мнимые палеоэндемы — *Seseli elegans* Schischk., *Gasparrina donetzica* Dubovik, *Erysimum silvaticum* M.B. — и время их появления во флоре Русской равнины // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.73. Вып.2. С.81–100.
- Еленевский А.Г., Радыгина В.И. 2002. О понятии «реликт» и реликтомании в географии растений // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. Биол. Т.107. Вып.3. С.39–49.
- Казакова М.В., Тихомиров В.Н. 1984. О мнимых реликтах на Среднерусской возвышенности // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.89. Вып.5. С.102–117.
- Клеопов Ю.Д. 1990. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Киев: Наукова думка. 352 с.
- Попов М.Г. 1947. К истории развития флоры (флорогенезу) Украины // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.52. Вып.1. С.91–107.
- Толмачев А.И. 1954. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 156 с.
- Флора Липецкой области. 1996. / К.И. Александрова, М.В. Казакова, В.С. Новиков, Н.А. Ржевуская, В.Н. Тихомиров. М.: Аргус. 376 с.

**ИСТОРИЧЕСКАЯ ЗООГЕОГРАФИЯ
И ВАЖНЕЙШИЕ СОБЫТИЯ
ИСТОРИИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ
Н.Н. Каландадзе, А.С. Раутиан**

**HISTORICAL ZOOGEOGRAPHY AND MAJOR EVENTS
IN MAMALIAN HISTORY
N.N. Kalandadze, A.S. Rautian**

Зоогеографическое деление суши Ф.Л. Склэтера (Sclater, 1856, 1875) и А.Р. Уоллеса (Wallace, 1876) — одно из крупнейших достижений зоологии. За прошедшее более чем столетие оно не подверглось существенной ревизии и вошло даже в школьные учебники. Оно позволяет судить: 1) о былом пространственно-временном (географическом и стратиграфическом) распространении организмов по их нынешнему распространению; 2) о родственных отношениях организмов по распространению неродственных им групп. На нем основаны все практические мероприятия по реконструкции фаун, реакклиматизации и акклиматизации, карантинной службы и медицинской зоологии в части наземных позвоночных (Элтон, 1960).

Хуже обстоит дело с главной теоретической проблемой исторической зоогеографии, заявленной еще Ч.Р. Дарвином (1859) и А.Р. Уоллесом (1876), т.е. происхождением зоогеографических областей. Эта задача поныне не имеет решения. Больше того, зреет сомнение в способности зоогеографии с ней справиться. Действительно, наземные позвоночные — самая изученная группа организмов. Состав и распространение членов их фаун известны практически исчерпывающе. Поэтому рассчитывать на появление нового фактического материала не приходится, а задача по-прежнему остается нерешенной.

Однако происхождением и историей фаун занимается не только историческая зоогеография, но и палеонтология. До последнего времени не было попыток систематического сопоставления зоогеографических данных и обобщений обеих наук.

Главные задачи своих исследований (Каландадзе, Раутиан, 1980, 1981, 1983, 1991, 1992, 1993; Kalandadze, Rautian, 1997) мы видели: 1) в последовательном палеонтологическом обосновании зоогеографического деления Склэтера – Уоллеса; 2) в использовании межконтинентальных фаунистических связей для глобальных мелкомасштабных палеогеографических реконструкций, прежде всего контактов и дизъюнкций крупных массивов суши в разные моменты геологической истории наземных тет-

рапод; 3) в использовании этих данных для восполнения пространственно-временной неполноты палеонтологической летописи, а также наших знаний по истории фаун и филогении наземных тетрапод.

Историческая зоогеография, как писал еще А.Р. Уоллес (Wallace, 1876), начинается с глобального фаунистического деления. Его обоснование требует анализа палеонтологического материала на протяжении геологической истории, сопоставимой с временем формирования соответствующих фаун. В противном случае остается слишком большое «убежище невежества» (по выражению А.А. Любищева, 1982): соблазн выносить возникающие при реконструкции фаунистической истории трудности за пределы исследуемого географического региона и/или интервала геологического времени.

Поэтому мы использовали все данные о пространственно-временном распространении ископаемых и ныне живущих наземных тетрапод. Сравнение фаун проводили по степени их таксономического сходства. Чтобы избежать в начале исследования субъективности палеогеографических реконструкций, все фауны сравнивали попарно, независимо от их нынешнего или прошлого положения на поверхности Земли. Это позволило в дальнейшем использовать полученные результаты для создания глобальных мелкомасштабных палеогеографических реконструкций по наземным тетраподам. Предварительные реконструкции фаунистических связей и зоогеографического деления строили для каждого отдела стратиграфической шкалы и, насколько позволял материал, в глобальном масштабе.

Выборку ложных (унаследованных от прошлых эпох и опосредованных) фаунистических связей на каждой из предварительных реконструкций производили при помощи сочетания двух операций.

Операция «проваливания» фаунистических связей во времени. Если непосредственная связь двух фаун по некоторому таксону может быть объяснена его фактически известным распространением в прошлом, то такой таксон изымали из рассмотрения на связи данного времени.

Операция сведения опосредованных фаунистических связей к непосредственным. Если непосредственная связь между фаунами двух регионов оказывалась слабее или полностью сводилась к двум или большему числу опосредованных связей (т.е. каждому из таксонов непосредственной связи соответствовал тот же таксон опосредованных связей), то такую связь полагали ложной, вызванной связью двух фаун через посредство третьей или большего числа фаун.

На палеогеографических реконструкциях наличие действительных фаунистических связей интерпретировали как свидетельство наличия сухопутной связи соответствующих территорий в течение всего или час-

ти данного интервала геологического времени, а их полное отсутствие - как свидетельство морской изоляции территорий в течение всего данного интервала геологического времени. Главная цель заключалась в создании такой последовательности палеогеографических реконструкций, которая максимально непротиворечиво описывала бы все известные данные о пространственно-временном распространении ныне живущих и ископаемых наземных тетрапод и одновременно давала бы непротиворечивый сценарий их глобального фауногенеза. Столь жестким требованием соответствует единственная палеогеографическая реконструкция.

Сравнительно немногие оставшиеся противоречия являются неизбежным следствием пространственно-временной неполноты палеонтологической летописи, неточных определений ряда неполных палеонтологических остатков и незавершенности филогенетической системы наземных позвоночных. Частично эту неполноту удалось компенсировать, благодаря реконструкции пространственно-временного распространения таксонов за пределами разрешающей способности палеонтологической летописи.

Филогенез отдаленных (Therapsida) и непосредственных предков млекопитающих (Synodontia) связан с Гондваной (Южная Америка – Африка – Антарктида – Австралия – Индия). Глобальное распространение звери получили на заре своей истории, в позднем триасе. В это время наблюдалась наибольшая консолидация всех фаун тетрапод, которая не повторялась в их истории ни до, ни после этого времени. Зоогеографическая «Пангея» позднего триаса разрушила предшествующее зоогеографическое деление. Поэтому история нынешнего зоогеографического деления не может простираться вглубь времен дальше позднего триаса.

Отделение южного блока континентов (Южная Америка – Антарктида – Австралия) произошло не позже середины юры. С этим событием связаны дивергенция Prototheria на Monotremata и Multituberculata, а Theria — на Metatheria и Eutheria. Не позже конца юры Тургайское море на месте Западной Сибири и восточно-европейские внутренние моря разделили Азию и Европу. С азиатским центром раннего развития млекопитающих связано происхождение древних (Deltatheridia и Creodonta) и псовых (Caniformia, включающих Procyonidae, Ursoidea, Mustelidae и Canidae) хищников, тулай (Scandentia, включая Anagalida) и их родственников (Menotyphla, включая Proteutheria), рукокрылых (Chiroptera), шерстокрылов (Dermoptera) и их родственников (Plesiadapiformes и Apatotheria), зайцеобразных (Lagomorpha) и их родственников (Mixotheridia, Mixodontia и Taeniodontia). С западным центром (Африка – Европа – Северная Америка) связано происхождение насекомоядных (Lypotyphla, включая Dryolestia) и происходящих от них Amblypoda, общего ствола Edentata

(включающего неполнозубых Xenarthra, трубкозубов Tubulidentata и пангалинов Pholidota), приматов (Primates) и грызунов (Rodentia). Отсутствие насекомоядных в Азии, а родственников тупай в западном центре свидетельствует в пользу: 1) происхождения плацентарных от ствола хищных Aegialodontia, связывающих восточную и западную ойкумены плацентарных, а не насекомоядных, как это предполагал еще К.Э. фон Бэр (1959); 2) близкого родства тупай с рукокрылыми и шерстокрылами, а не с настоящими приматами. Аналогичным образом, у сумчатых насекомоядные группы (Peramelida, Murmeciobiidae, Notoryctidae, Caenolestidae) происходят от хищного ствола (Marsupicarnivora) поссумов (Dasyuroidea) и опоссумов (Didelphoidea).

На рубеже юры и мела разделились Африка, Европа и Северная Америка. Фауна Мадагаскара, изолированная в течение всего кайнозоя, позволяет судить о меловой фауне Африки. В ней произошли: виверры (Viverridae) — родоначальники Feliformia (включающего кошек — Felidae и гиен — Hyaenidae), тенреки (Tenrecomorpha) — родоначальники Soricomorpha (включающие шелезубов — Solenodontoidea, кротов — Talpoidea и землероек — Soricoidae), лемуров (Lemuriformes), хомякообразных (Cricetoidea) и трубкозубов (Oructeropidae).

Древняя фауна Южной Америки лишена зверей азиатского происхождения. Возникновение древнейшей Берингии относится к концу раннего мела. Поэтому контакт Северной и Южной Америк следует ожидать не позже середины раннего мела. В это время из Южной Америки в Северную проникли опоссумы (Didelphoidea), а из Северной Америки в Южную — плацентарные: долгопяты (Omomyiformes) — предки широконосых обезьян (Platyrhina), предки южноамериканских грызунов (Nototrogomorpha), ленивцы (Ancodontia) и муравьеды (Murgmecosophaginae), пантодонты (Pantolambdinae) и древние копытные Notoungulata (от которых произошли Astrapotheria и Pyrotheria) и Condylarthra — предки Litopterna.

В древней фауне Южной Америки плотоядные звери представлены сумчатыми (Didelphoidea, Borhyaenoidea и Coenolestidae), а фитофаги за немногими исключениями (Polydolopidae, Groeberiidae, Argirolagidae) — плацентарными: грызунами (Nototrogomorpha), неполнозубыми (Ancodonta, Dasypididae, Glyptodontia) и копытными (Notoungulata, Astrapotheria, Pyrotheria, Condylarthra, Litopterna). Северная Америка — родина ствола копытных (Notoungulata и Condylarthra) и одновременно единственный материк, лишенный местных хищных плацентарных. Очевидно, в момент встречи сумчатых и плацентарных в раннем мелу сумчатые были представлены более специализированными хищниками, а по крайней мере часть плацентарных — обладателями выраженных преадаптаций к фи-

тофагии. Возможно, Didelphoidea могли стимулировать специализацию предков копытных. Хищная специализация кондилляртр вторична. Отсутствие берингийской связи с конца мела до раннего палеоцена в сочетании с происхождением в эти же сроки непарнопалых (Artiodactyla) в Северной Америке и китов (Cetacea) в бассейне Тетиса заставляет предположить позднемеловой возраст их общих предков — хищных кондилляртр (Eparctoscyonia).

Отсутствие сумчатых–фитофагов австралийского происхождения (Diprotodonta) в Америке и плацентарных в миоценовой фауне Австралии свидетельствует об изоляции последней до середины раннего мела. Находки южно-американских групп (Polydolopidae, Ancodonta, Astrapotheria, Lioterna, Phorusrhacidae, Sebecidae) в Антарктиде (Hooker, 1992) подтвердили нашу реконструкцию (Каландадзе, Раутиан, 1982) связи Антарктиды с Южной Америкой после отделения от них Австралии.

**РАЗМЕЩЕНИЕ И БИОЦЕНОТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ
ХИЩНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ (CARNIVORA,
MAMMALIA) В ЗОНАЛЬНОМ ЭКОТОНЕ «ЮЖНАЯ
ТАЙГА – ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫЕ ЛЕСА»
ЦЕНТРАЛЬНОГО СЕКТОРА ЕВРОПЕЙСКОЙ
РОССИИ**

В.А. Зайцев, Л.Г. Емельянова, Т.В. Кинер

**THE DISTRIBUTION AND BIOCOENOTIC RELATIONS
OF CARNIVOROUS BEASTS (CARNIVORA, MAMMALIA)
IN THE ZONAL ECOTONE «SOUTHERN TAIGA –
CONIFEROUS–BROAD-LEAVED FOREST» IN THE
CENTRAL SECTOR OF EUROPEAN RUSSIA**

V.A. Zaitsev, L.G. Emelyanova, T.V. Kiener

Сравнение распространения в разные периоды и характеристика биоценологических связей крупных и средних хищников: бурого медведя (*Ursus arctos*), волка (*Canis lupus*), рыси (*Lynx lynx*) и лисицы (*Vulpes vulpes*), характера использования ими местообитаний в экотоне «южная тайга – хвойно-широколиственные леса» составляет основную задачу сообщения. Большая часть исследований выполнена на контрольных участках в Ярославской и Костромской областях в 1983–2002 гг. Методы полевых исследований — учет следов зверей на постоянных и эпизодических маршрутах в разные сезоны года (> 4000 км), тропление зверей по снегу, визуальные наблюдения за медведем на овсах, учёт нор лисицы и выводков волка. При учете медведя применяли оклад с регистрацией следов, оставляемых на лесных дорогах и просеках. Волка учитывали по следам и при имитации воя с августа, учтено 14 выводков. Для локализации полученных учётных материалов использованы планы лесоустройства, карты и космические снимки, GPS (с 2004 г.) с обработкой в программе MapInfo. Включены данные опросов охотников и ведомственные материалы зимнего маршрутного учета.

Современное (на 2010 г.) распространение бурого медведя ограничено северными и восточными территориями обследуемого региона в 100 км от Ярославля и 40–50 км от Костромы. До 1990 г. медведи заходили в Нерехтский и Красносельский районы Костромской области (Баскин, 1996). Отмечены сезонные перемещения (весной) медведя вдоль рек и в северо-восточном направлении в междуречьях. Распределение лесных массивов вместе с влиянием фактора беспокойства человеком влия-

ют на резкое различие в плотности его населения в полосе, простирающейся по Островскому, Галичскому, Буйскому и Любимскому районам. Минимальная площадь лесного массива, постоянно используемая медведем, составляет 100 км² при среднемноголетней плотности 1–2 особи. Максимальная плотность популяции (5–8/100 км²) отмечена при показателе лесопокрытой площади 80–90% в южно-таежных лесах площадью до 7–14 тыс. км², расположенных к востоку от рек Немды и Неи и в междуречье Унжи и Ветлуги. С 1990 г. в период нерегулируемой охоты и сокращения посевов овса и ячменя отмечено сокращение обилия до 0,8/100 км² и сосредоточение повышенной плотности медведя в центральной части крупных южно-таежных лесных массивов Мантуровского, Кологривского и других восточных районов. Перераспределение позволило медведю сохранить часть своих плотных группировок. Высокой плотности медведя на востоке региона благоприятствует обилие наживочных кормов: ягод брусники и черники, порубочных остатков на вырубках. С уменьшением пресса нерегулируемой охоты с 2005 г. отмечено увеличение численности медведя.

Распределение рыси и медведя сходно, максимум плотности населения свойственен северным и восточным районам, лежащим в южно-таежной тайге. Рысь отмечена в окрестностях Костромы (Сумароковский заказник), известны ее заходы в окрестности Ярославля (Русинов, 2003). До 1995 г. в Нейском, Мантуровском, Шарьинском, Кологривском и других восточных районах Костромской области максимальная плотность достигала 2–4/100 км², вдали от населенных пунктов — 5–6/100 км² при среднемноголетней плотности для обследованной территории 1–2 ос./100 км². Чередование открытых участков с небольшими массивами леса (2–3 тыс. га и меньше) не препятствует проникновению этого хищника в хвойно-широколиственные леса Костромской и Ярославской областей. Трофическая зависимость рыси от зайца-беляка (*Lepus timidus*), составляющего в питании этого хищника 95% (по составу зимних экскрементов), определяет ее распределение и динамику численности. Стабильное обилие рыси отмечено в начале периода падения численности беляка (в 1990–1992 гг. в 2,3 раза). Но к 1996–1999 гг. оно уменьшилось в 3,8 раза. К 2005–2010 гг. рысь стала очень редка на многих территориях. На правом берегу р. Унжи для отдельных особей были отмечены протяженные перемещения по полосе полей и лугов с деревьями вдоль реки, что, очевидно, связано с недостаточным количеством пищи в сплошном лесу. Более плотные группировки сохранились в междуречье Унжи и Ветлуги, где отмечена повышенная плотность зайца.

Волк распространен широко, в 1975–1997 гг. был обычен на востоке региона: 2,2–2,5 ос./100 км² (2–3 выводка), что связано с обилием пище-

вых ресурсов. Соотношение численности волка и лося в южно-таежных лесах составляло в некоторые периоды 1 : 4,6 (Баскин, 1996). К 2000 г. плотность населения волка упала до 0,8–1,6/100 км². Выживание волка в условиях постоянного преследования обусловлено его частичной синантропизацией при сборе пищи у скотомогильников в окрестностях деревень, охоте, но при устройстве логова обычно не менее, чем в 10–15 км от деревень. Несмотря на запрет применения ядов в 1990 г., численность волка к 2000–2005 гг. снизилась. Если в периоды повышенной численности обычные участки охоты волка зимой включали сельскохозяйственные угодья и окружающие их леса, то в период ее падения, обусловленного снижением плотности популяции лося и зайца-беляка, основные территории его распространения находились в глубине лесных массивов.

Лисица имеет иное по сравнению с вышеописанными видами распределение. Область очень высокой плотности вида 60–80 ос./100 км² отмечена в оптимальных для нее местообитаниях Ярославской области и в юго-западных районах Костромской, при среднемноголетней 7,5–10/100 км² и 5–7,5/100 км² соответственно. Здесь лисицей сплошь заселены мелколиственные леса с участием хвойных пород площадью 2–6 км², перемежающиеся с полями, выводковые норы обычны в их центральной части. Много лисицы в центральных районах Костромской области вплоть до Чухломского, где начинаются крупные массивы леса. При значительной площади южно-таежных лесов к востоку от рек Немды, Неи и Унжи население лисицы (5–6 ос./100 км²) сосредоточено в полосе сельскохозяйственных угодий, лугов и кустарников вдоль рек, где по оврагам отмечена большая часть ее нор. В сплошные массивы южно-таежного леса она не проникает далее 0,5 км от опушки. При снижении численности в 1991–1992 гг. лисица сократила число своих заходов к окраинам города. Ее численность уменьшалась медленнее, чем у рыси и волка. Лисицы больше всего в мозаичных местообитаниях с чередованием древесной растительности и открытых участков, что позволяет рассматривать ее как характерный вид экотонов разного иерархического уровня: зональных, ландшафтных и внутриландшафтных.

Положительное влияние заповедного режима на численность и размещение зверей прослежено на примере медведя, волка и рыси в заповеднике «Кологривский лес». К этому времени перераспределение этих видов в глубину таежных лесов уже произошло. К 2010 г. численность медведя возросла в 1,3 раза, увеличилась численность волка. На неохраняемых территориях обилие этих хищников возрастало медленнее.

Современное распространение медведя и рыси в южной тайге севера и востока региона сходно и обусловлено как биоценотическими связями, так и результатами антропогенной трансформации ландшафта. Фак-

тор беспокойства также влияет на изменение размещения хищников и на биоценотические связи. Значение различий экологических условий в широком экотоне между южной тайгой и хвойно-широколиственными лесами как в прошлом, так и в настоящем имеет подчиненное значение в размещении этих видов в регионе. В настоящий период наивысшие показатели плотности их населения приурочены к территориям с долей лесопокрытой площади 80–90%. Противоположная тенденция отмечена в распространении лисицы, максимальные показатели плотности которой приурочены к территориям с высокой фрагментацией местообитаний: полей, лугов, мелколиственных лесов с участием хвойных пород, кустарников. Хотя распределение волка носит промежуточный характер в сравнении с размещением других видов, но при сокращении численности всех видов хищников с 1990-х гг. станции переживания волка, медведя и рыси в пределах основных групп местообитаний в обширных лесах совпали.

Причины, вызвавшие снижение численности вышеописанных видов в период с 1990 по 2000 г., различны. Снижение численности медведя обусловлено интенсивной охотой при сокращении посевов зерновых культур у окраин леса. Падение обилия рыси и волка согласуется с резким уменьшением обилия лося, зайца-беляка и тетеревиных. Упорному преследованию со стороны человека подвергается лишь волк. Распределение лисицы зависит от соотношения облесенных и открытых участков, а флуктуации ее численности обусловлены, прежде всего, естественными факторами. Антропогенная трансформация мест обитания, сопровождающаяся сокращением площади леса на протяжении нескольких столетий, оказалась благоприятной для широкого распространения лисицы в регионе, способствовала увеличению численности волка, но отрицательно сказалась на обилии бурого медведя и рыси.

Список литературы

- Баскин Л.М. 1996. Бурый медведь в России: есть ли у него будущее? // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.101. Вып.2. С.18–29.
- Русинов А.А. 2003. Млекопитающие // Красная книга Ярославской области. Ярославль. С.340–350.

**КАЙНОЗОЙСКИЕ НИЗКОШИРОТНЫЕ ФЛОРЫ
ЮЖНОГО КИТАЯ И ИХ
ПАЛЕОФИТОГЕОГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ**
Т.М. Кодрул, Цзяньхуа Цзинь

**CENOZOIC LOW-LATITUDE FLORAS OF SOUTH CHINA
AND THEIR PALEOPHYTOGEOGRAPHIC IMPLICATIONS**
T.M. Kodrul, Jianhua Jin

Интерес к изучению палеобиот, палеофлоры и палеоклиматов низких широт определяется как необходимостью получения фактологической основы для решения вопросов о происхождении и распространении тропических лесов, о причинах и факторах возникновения их экстремально высокого таксономического разнообразия, так и потребностью в теоретической основе для практических действий по сохранению этого биома в условиях изменяющегося климата. Свидетельства существования позднемеловых, палеоценовых и эоценовых тропических флор получены в основном для современных неотропиков (Johnson, Ellis, 2002; Burnham, Johnson, 2004; Jaramillo et al., 2010). В палеотропических регионах исследования такого рода проводились в Африке (Jacobs, 2004), на полуострове Индостан (Lakhanpal, Guleria, 1983; Mehrotra et al., 2005), но сведения о юго-восточных азиатских тропических флорах, особенно эоценовых, когда появились многие современные таксоны преимущественно родового ранга, остаются немногочисленными. В последние годы были получены репрезентативные данные о южнокитайских кайнозойских флорах из осадочных бассейнов Чанчан (северо-восток о. Хайнань) и Маомин (запад провинции Гуандун). Во флоре Чанчан, датированной по палинологическим данным эоценом (Lei et al., 1992), установлено около 260 морфотаксонов, представленных преобладающими покрытосеменными, немногочисленными папоротниками и редкими хвойными (Podocarpaceae). Состав флоры характеризуется высоким разнообразием и доминирующей ролью покрытосеменных из семейств Lauraceae, Fagaceae, Hamamelidaceae, Leguminosae и Arecaceae (Palmae), в меньшей степени представлены Altingiaceae, Malvaceae, Myricaceae, Juglandaceae, Rhamnaceae, Ulmaceae, Celastraceae, Aceraceae (Jin et al., 2009a). Для части покрытосеменных не удается установить принадлежность к естественной системе, поэтому по архитектуре листьев были выделены их различные морфотипы (Ash et al., 1999), которые наравне с таксонами естественной системы использовались для палеоэкологического анализа, определения уровня разнообразия флор и подсчета ко-

личественных параметров климата. В составе палинофлоры из бассейна Чанчан также доминируют представители Fagaceae, преимущественно вечнозелёные дубы (свыше 80% комплекса). Акцессорные элементы, представленные Osmundaceae, Pinaceae, Taxodiaceae, Podocarpaceae, Hamamelidaceae (несколько родов), *Liquidambar*, Betulaceae, *Myrica*, *Ulmus*, Juglandaceae (морфотипы, сходные с *Engelhardia*, *Platycarya*, *Carya*, *Juglans*), Loranthaceae, *Ilex*, *Diospyros*, Sapotaceae, Aceraceae, Symlocaceae, Sterculiaceae, Euphorbiaceae, Rutaceae, Vitaceae, *Craigia* и др., значительно расширяют состав флоры, установленный по макроостаткам (Kodrul et al., 2009).

Современные таксоны, родственные растениям флоры Чанчан, распространены как в тропических, так и в субтропических и умеренных зонах, но присутствие некоторых высших таксонов (Sapotaceae, Sterculiaceae, Loranthaceae и др.) свидетельствует о безморозном климате и довольно высоком количестве осадков. Присутствие пальм предполагает климат со среднегодовой температурой не ниже 10°C и средней температурой наиболее холодного месяца не менее 5°C (Greenwood, Wing, 1995). Для получения количественных параметров эоценового климата использована усовершенствованная методика физиономических характеристик листьев древесных двудольных растений (Wilf et al., 1998; Burnham et al., 2001), что позволило оценить среднегодовую температуру в 23,5–24 °C, а среднегодовое количество осадков — в 900–1000 мм. В бассейне Чанчан реконструирован биом низинного лиственного леса с вечнозелеными и листопадными видами, существовавшего в условиях безморозного гумидного климата. При использовании палинологических данных (Yao et al., 2008) реконструирован теплый и влажный субтропический климат со среднегодовой температурой 14,2–19,8°C и осадками около 784,7–1113,3 мм в год.

Флора Чанчан по ряду общих таксонов сопоставима с флорой из формации Юганво в бассейне Маомин. Флористический комплекс Юганво существенно беднее хайнаньского. Он также образован преимущественно покрытосеменными (*Nelumbo*, Lauraceae, Fagaceae, Altingiaceae), в меньшей степени хвощами, папоротниками, хвойными. Формация Юганво по палинологическим данным датируется эоцен–олигоценом (Li et al., 2006), а остатки позвоночных (черепях, крокодилов, рыб, млекопитающих) из горючих сланцев в верхней части формации свидетельствуют в пользу ее эоценового возраста (Jin, 2008). Вышележащая формация Хуаннюлин, которая датируется миоценом (Nan, Zhou, 1996), содержат многочисленные остатки листьев и репродуктивных органов хвойных (Pinaceae, Podocarpaceae) и покрытосеменных (Lauraceae, Fagaceae, Altingiaceae, Annonaceae, Leguminosae, Juglandaceae, Dipterocarpaceae и др.).

Впервые установленное присутствие ряда таксонов в южнокитайских кайнозойских флорах дает важную информацию для фитогеографических и филогенетических заключений и анализа флористических миграций. Обнаруженный в эоценовых (Jin, 2009) и миоценовых флорах Южного Китая род *Palaeocarya* (Juglandaceae) был широко распространен в теплоумеренных и паратропических флорах Европы, Северной Америки и Азии с эоцена по плиоцен, но впервые выявлен в регионе, вероятно, принадлежавшем в эоцене к тропической зоне (Scotese, 2003). Впервые в эоцене о. Хайнань и бассейна Маомин обнаружен род *Podocarpium* (Leguminosae), хорошо представленный в более молодых раннеолигоценовых–плиоценовых флорах Евразии. Эти находки подтверждают предположение (Wang et al., 2007), что предковая популяция *Podocarpium* могла возникнуть в раннем палеогене в Восточной Азии, а в миоцене, когда южная граница аридной зоны сместилась к северу, распространиться в средние широты Евразии. Новые данные о происхождении и эволюции рода *Craigia* (Malvaceae s.l.), а также миграции флор в начале палеогена получены благодаря обнаружению его нового вида во флоре Чанчан (Jin et al., 200%). Сейчас род *Craigia* сохранился на юге Китая и во Вьетнаме, но в палеогене и неогене был широко распространен в Северном полушарии (Kvascek et al., 2005). Наиболее древние его находки известны в палеоцене Сахалина и Камчатки. В эоценовой флоре о. Хайнань нами выявлен также вымерший род *Chaneya* (Rutaceae), известный из эоцена Северной Америки, эоцена-миоцена Восточной Азии и олигоцена - миоцена Европы (Wang, Manchester, 2000). Род *Nageia* (Podocarpaceae) впервые описан из эоценовых и миоценовых флор региона (Jin et al., 2010), который сейчас является его природным ареалом. В миоценовой флоре Маомина зафиксировано появление в материковой части Китая диптерокарповых.

Список литературы

- Ash A.W., Ellis B., Hickey L.J., Johnson Ê.R., Wilf P. 1999. Manual of leaf architecture: morphological description and categorization of dicotyledons and net-veined monocotyledonous angiosperms. Washington: Smithsonian Institution. 65 p.
- Burnham R.J., Pitman N.C.A., Johnson K.R., Wilf P. 2001. Habitat-related error in estimating temperatures from leaf margins in a humid tropical forest // Am. J. Bot. Vol.88. P.1096–1102.
- Burnham R.J., Johnson K.R. 2004. South American paleobotany and the origins of neotropical rainforests // Philos. Trans. Royal Soc. Lond. B. Vol.59. P.1595–1610.
- Greenwood D.R., Wing S.L. 1995. Eocene continental climates and latitudinal temperature gradients // Geology. No.23. P. 1044–1048.
- Jaramillo C., Hoorn C., Silva S.A.F., Leite F., Flerrera F., Quiroz L., Dino R., Antoni-

- oli L. 2010. The origin of the modern Amazon rainforest: implications of the palynological and palaeobotanical record // C. Hoorn, F.P. Wesselingh (eds.). Amazonia, Landscape and Species Evolution: A Look into the Past. Wiley-Blackwell. P.317–334.
- Jacobs B.F. 2004. Paleobotanical studies from tropical Africa: relevance to the evolution of forest, woodland, and savannah biomes // Philos. Trans. Royal Soc. Lond. B. Vol.359. P.1573–1583.
- Jin J.H. 2008. On the age of the Youganwo Formation in the Maoming Basin, Guangdong Province // J. Stratigraphy. Vol.32. P.47–50.
- Jin J.H., Codrul T.M., Herman A.B., Liao W.B. 2009a. Eocene Flora and Paleoclimate of Hainan Island. South China // E.M. Crouch, C.P. Strong, C.J. Hollis (eds.). Climatic and Biotic Events of the Paleogene (CBEP 2009). GNS Science Miscellaneous Series. No.18. P.84–86.
- Jin J.H., Kodrul T.M., Liao W.B., Wang X. 2009b. A new species of *Craigia* from the Eocene Changchang Formation of Hainan Island, China // Rev. Pal. Pal. Vol.153. No.1–2. P.150–152.
- Jin J.H., Qui J., Zhu Y., Kodrul T.M. 2010. First fossil record of the genus *Nageia* (Podocarpaceae) in south China and its phytogeographic implications // Plant Syst. Evol. Vol.285. P.159–163.
- Jolmsen K.J.R., Ellis B. 2002. A tropical rainforest in Colorado 1.4 million years after the Cretaceous-Tertiary boundary // Science. Vol.296. P.2379–2383.
- Kodrul T.M., Jin J.H., Herman A.B., Hofmann C.-C. 2009. Fossil flora of the Changchang Basin (Hainan Island, China) and its paleoclimatic interpretation // J.H. Jin, X. Feng (eds.). Proceedings of Sino-Russian seminar on evolution and development of Eastern Asian flora based on palaeobotanical data. Sept. 24–29, 2009, Guangzhou, China. P.28–30.
- Kvacek Z., Manchester S.R., Akhmetiev M.A. 2005. Review of the fossil history of *Craigia* (Malvaceae s.l.) in the northern hemisphere based on fruits and co-occurring foliage // M.A. Akhmetiev, A.B. Herman (eds.). Modern Problems of Palaeofloristics, Palaeophytogeography and Phytostratigraphy. Vol.1. Ì.: GEOS. P.114–140.
- Lakhanpal R.N., Guleria J.S. 1983. A preliminary appraisal of the Tertiary megafloora of Kach district, Gujarat, western India // Geophytology. Vol.13. No.1. P.46–54.
- Lei Y.Z., Zhang Q.R., He W., Cao X.P. 1992. Tertiary // Geology of Hainan Island. I. Stratigraphy and paleontology. Beijing: Geol. Publ. House. P.218–266 (in Chinese).
- Li D.C., Zhu J.W., Yan H.R., Guo Ì., Zheng Z.W. 2006. Sedimentary characteristics and distribution rule of oil shale in Maoming Basin in Guangdong province // J. Jilin Univ. Earth Sci. Edition. Vol.36. P.938–943.
- Mehrotra R.C. 2003. Status of plant megafossils during the Early Paleogene in India / S.L. Wing, P.D. Gingerich, B. Schmitz, E. Thomas (eds.). Causes and Consequences of Globally Warm Climates in Early Paleogene. Geol. Soc. Am. Sp. Paper. Vol.369. P.413–423.
- Nan Y., Zhou G.Q. 1996. Stratigraphy (lithostratic) of Guangdong Province // Multiple classification and correlation of the stratigraphy of China. Wuhan: China Univ. Geosciences Press. Vol.44. 264 p. (in Chinese).

- Scotese S.R. 2003. Paleomap project. Climate history // www.scotese.com/climate.htm
- Wang Q, Dilcher D.L., Lott T.A. 2007. *Podocarpium* A. Braun ex Stizenberger 1851 from the middle Miocene of eastern China, and its palaeoecology and biogeography // *Acta Palaeobot.* Vol.47. P.237–251.
- Wang Y.F., Manchester S.R. 2000. *Chaneya*, a new genus of winged fruits from the Tertiary of North America and eastern Asia // *Int. J. Plant Sci.* Vol.61. P.167–178.
- Wilf P., Wing S.L., Greenwood D.R., Greenwood C.L. 1998. Using fossil leaves as paleoprecipitation indicators: an Eocene example // *Geology.* Vol.26. P.203–206.
- Yao Y.F., Bera S., Ferguson D.K., Mosbrugger V., Paudyal K.N., Jin J.H., Li C.S. 2009. Reconstruction of paleovegetation and paleoclimate in the Early and Middle Eocene, Hainan Island, China // *Clim. Change.* Vol.92. P.169–189.

**РОЛЬ СЕВЕРНЫХ РЕГИОНОВ ТИХОГО И
АТЛАНТИЧЕСКОГО ОКЕАНОВ В
ФОРМИРОВАНИИ СОВРЕМЕННОЙ ФАУНЫ
ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ СЕВЕРНОГО
ЛЕДОВИТОГО ОКЕАНА**

Е.М. Крылова, Д.Л. Иванов

**ROLE OF THE NORTH PACIFIC AND NORTH ATLANTIC
IN THE ORIGIN OF THE MODERN ARCTIC FAUNA
OF BIVALVES**

E.M. Krylova, D.L. Ivanov

Относительную роль таксонов с атлантическим и тихоокеанским генезисом в современной фауне Северного Ледовитого океана оценивают по-разному. По мнению З.А. Филатовой (1957), в фауне двустворчатых моллюсков Арктики доли видов тихоокеанского, атлантического и автохтонного происхождения примерно равны. А.М. Кафанов (1979) полагает, что подавляющее большинство арктических родов имеют тихоокеанские корни. Напротив, В.В. Федяков и А.Д. Наумов (Fedyakov, Naumov, 1989) считают, что большая часть видов арктических двустворчатых моллюсков имеет атлантическое происхождение. Относительно глубоководной фауны, большинство авторов согласны в том, что она имеет преимущественно атлантический генезис (Филатова, 1957; Bouchet, Waren, 1979).

Целью этой работы было оценить долю видов двустворчатых моллюсков атлантического и тихоокеанского происхождения в разных географических районах Арктики и на разных батиметрических горизонтах на основе данных по распространению родов в прошлом и настоящем. Для анализа были выбраны 7 мелководных районов Арктики с глубинами от 0 до 300 м: моря Норвежское, Баренцево, Карское, Лаптевых, Чукотское, Восточно-Сибирское и Бофорта, и 3 глубоководных района с глубинами более 1000 м: Норвежская + Гренландская котловины, котловины Нансена + Амундсена, а также Канадская котловина. Для каждого анализируемого района были подсчитаны число видов, число видов, общих с северной Атлантикой и северной Пацификой, а также число арктических эндемиков. За южные границы северной Атлантики и северной Пацифики принята широта 40° N. Всего проанализировано распространение 267 видов, относящихся к 133 родам.

Вывод о районе вселения в Арктику был сделан для каждого рода на основе палеонтологических данных, а также данных о современном распространении и родства между видами. Данные о находениях в про-

шлом получены из литературных источников и базы данных Paleobiology Database (<http://www.paleodb.org>). 110 родов (83% из родов, представленных сейчас в Арктике) известны из отложений северных регионов начиная со среднего или позднего миоцена. При палеобиогеографическом анализе было принято допущение о том, что род проник в Арктику из района наиболее его раннего нахождения в период времени с миоцена. Определение района расселения рода в Арктику с использованием данных о современном распространении основано на комплексе критериев, включающем географический район центра видового богатства фауны рода, тип ареалов арктических видов и распространение видов, близкородственных арктическим. Роды, эндемичные для Арктики, рассматривались как автохтонные. Если род проник из северной Пацифики в северную Атлантику через Арктику, затем какой-либо из видов этого рода из северной Атлантики вновь расселился в Арктике, то принималось, что этот вид, как и род в целом, расселялся из северной Пацифики. Независимое проникновение рода в Арктику как из Пацифики, так и из Атлантики принимали только в том случае, если это независимое происхождение подтверждено данными палеонтологии для каждого вида.

Сопоставление результатов анализа палеонтологических и неонтологических данных показывает высокий процент (91%) совпадающих или не противоречащих друг другу выводов о происхождении рода. Среди критериев по современному распространению наиболее эффективным признаком расселения из Пацифики оказалось отсутствие рода в северной Атлантике. Аналогично, расселение из Атлантики наиболее вероятно для родов, отсутствующих в северной Пацифике. Выводы по этому критерию совпали с палеонтологическими данными в 100% случаев. На основании другого критерия (род отмечен в северных районах и Атлантики, и Пацифики, но представлен разным числом видов), выводы совпали с палеонтологическими данными в 94% случаев. Эти результаты подтверждают адекватность выбранных критериев для определения района расселения на основе современного распространения и позволяют включить в итоговый анализ роды, по которым отсутствуют палеонтологические сведения.

Проведенный анализ показывает, что виды двустворчатых моллюсков, относящиеся к родам атлантического происхождения, преобладают в Арктике в целом. Из 267 видов 197 (74%) предположительно имеют атлантическое происхождение, 61 вид (23%) — тихоокеанское происхождение, 3 вида (1%) имеют автохтонное происхождение и происхождение 6 видов (2 %) неясно. Видовое богатство двустворчатых моллюсков в краевых морях уменьшается в направлении от Норвежского моря (195 видов) до Восточно-Сибирского (61 вид), затем несколько увеличивает-

ся в Чукотском море (72 вида) и опять снижается в море Бофорта (62 вида). Тенденции изменения числа видов, общих с Атлантикой, и доли видов атлантического происхождения в краевых евразийских морях совпадают: наблюдается уменьшение значений от Норвежского моря до Чукотского, а затем некоторое увеличение в море Бофорта (рис.). Этим тенденциям противоположно направление изменений числа видов, общих с Тихим океаном, и доли видов тихоокеанского происхождения: происходит увеличение значений от Норвежского моря до Чукотского, и уменьшение в море Бофорта. Доля видов тихоокеанского происхождения превышает долю видов атлантического происхождения только в Чукотском море и море Бофорта; в Восточно-Сибирском море виды атлантического и тихоокеанского происхождения представлены равными долями. Число видов, общих одновременно для Атлантики и Тихого океана, варьирует в краевых морях незначительно (от 47 в Баренцевом до 34 в море Лаптевых) и составляет наибольшую долю для всех морей (47–62%), кроме Норвежского (23%). Большая часть родов, содержащих виды, распространенные одновременно в Атлантике и Тихом океане, имеет тихоокеанский генезис, подтверждая асимметричность трансарктического обмена. В глубоководных котловинах видовое разнообразие гораздо ниже, чем в шельфовых морях, и доля видов атлантического происхождения значительно превышает долю видов тихоокеанского происхождения (рис.).

Оценка соотношения таксонов различного происхождения, выявленная в работе, наиболее близка к результатам, полученным А.Д. Наумовым и В.В. Федяковым (1987). В соответствии с их данными, 55% видов Арктики имеют атлантическое происхождение, 12% — тихоокеанское, 13% видов — автохтонные и происхождение 26% видов неясно. Заметные отличия касаются в основном, оценки доли автохтонных видов, которые, по нашим данным, составляют только 1%. Поскольку мы оценивали район проникновения в Арктику для отдельных видов по роду в целом, автохтонными видами мы считали только виды автохтонных родов, число которых заметно меньше, чем всех автохтонных видов.

Полученные результаты по оценке роли таксонов различного генезиса сильно отличаются от данных Кафанова (1979) и Миронова и Дильман (2010). В соответствии с результатами Кафанова (1979), в собственно Арктическом бассейне (т.е. исключая Гренландское, Норвежское и Баренцево моря), 70% родов арктических двустворок имеют тихоокеанские корни, доля родов атлантического происхождения составляет 17,5%, район проникновения остальных 12,5% родов неясен. По результатам Миронова и Дильман (2010), полученным на морских звездах, во всех евразийских морях преобладают виды тихоокеанского генезиса.

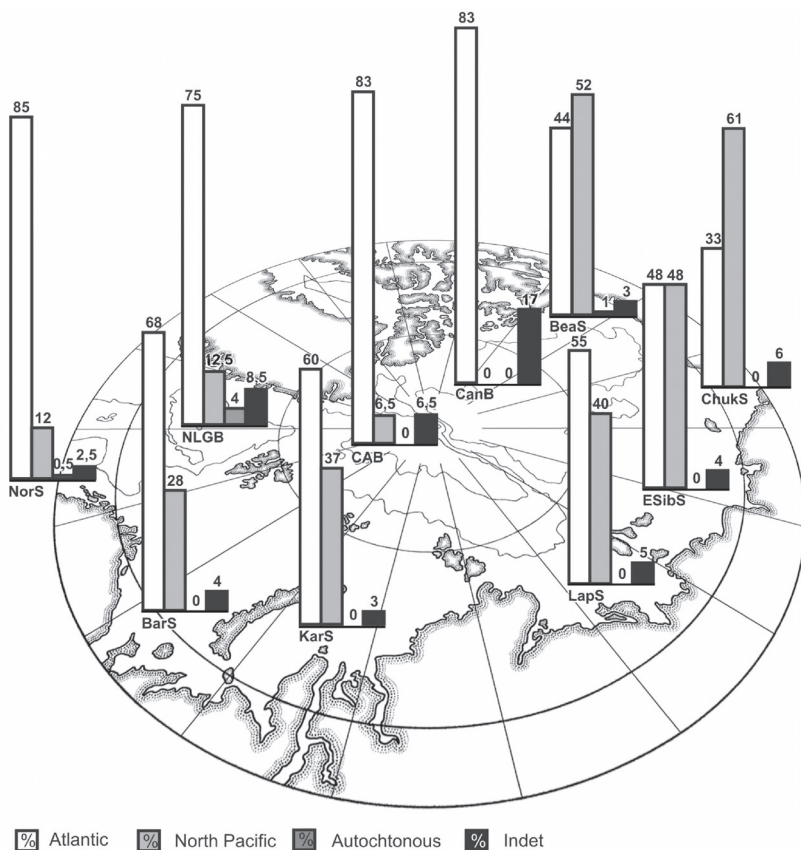


Рисунок. Доли видов различного происхождения в отдельных бассейнах Северного Ледовитого океана. NorS — Норвежское море; BarS — Баренцево море; KarS — Карское море; LapS — море Лаптевых; ESibS — Восточно-Сибирское море; ChukS — Чукотское море; NLGB — Норвежская и Гренландская котловины; CAB — котловины Нансена и Амундсена; CanB — Канадская котловина.

Современное сходство фаун Арктики и северной Атлантики эти авторы объясняют тем, что почти все северотихоокеанские элементы арктической фауны являются вторичными иммигрантами из Северной Атлантики. Действительно, виды, которые заселили Арктику уже вторично из Атлантики, трудно выявить исключительно по особенностям современного распространения. Однако использование палеонтологических

данных позволяет с большей степенью уверенности различать исходно и вторичноатлантические элементы.

Несмотря на различия в долях таксонов различного происхождения у двустворчатых моллюсков и звезд, динамика изменения этих показателей, а также числа видов, общих с Атлантикой и Тихим океаном, в евразийских морях имеет одинаковую тенденцию. Роль Восточно-Сибирского моря как барьера для расселения тихоокеанских видов, проникающих в Арктику вдоль азиатского побережья, подтверждается на двустворчатых моллюсках.

Список литературы

- Кафанов А.И. 1979. О статусе арктической морской биогеографической области (по палеонтологическим данным) // Е.В. Краснов (ред.). Палеоэкология сообществ морских беспозвоночных. Владивосток. С.100–129.
- Миронов А.Н., Дильман А.Б. 2010. Влияние восточносибирского барьера на расселение иглокожих в Северном Ледовитом океане // Океанология. Т.50. Вып.3. С.371–386.
- Наумов А.Д., Федяков В.В. 1987. Двустворчатые моллюски Арктики // Природа. № 3. С.49–57.
- Филатова З.А. 1957. Общий обзор фауны двустворчатых моллюсков северных морей СССР // Труды Ин-та океанол. АН СССР. Т.20. С.3–59.
- Bouchet P., Waren A. 1979. The abyssal molluscan fauna of the Norwegian Sea and its relation to other faunas // Sarsia. Т.64. P.211–243.
- Fedyakov V.V., Naumov A.D. 1989. Marine Bivalvia of the Arctic Ocean // Y. Herman (ed.). The Arctic seas. Climatology, oceanography, geology and biology. New York. P.303–324.

ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА НЕМОРАЛЬНО- БОРЕАЛЬНОГО ЭКОТОНА ВОСТОЧНОЙ АЗИИ

М.В. Крюкова

ECOLOGICAL AND GEOGRAPHICAL STRUCTURE OF THE PLANT COVER OF BOREAL ECOTONE EAST ASIA

M.V. Kryukova

Типологическая структура видового разнообразия растительного покрова неморально-бореального экотона Восточной Азии рассматривается нами на примере территории, охватывающей бассейн нижнего течения р. Амур. Богатство и пестрота флоры территории исследования обусловлены высокой степенью разнообразия растительного покрова, общей ландшафтной пестротностью, географической провинциальностью и развитием азональных процессов в формировании ландшафтов, которые в совокупности определяют разнообразие экологических условий во времени и пространстве и, в конечном итоге — зоны контактов различных по генезису фратрий растительных формаций (Сочава, 1962).

Флора экотона в пределах Нижнего Приамурья включает 2231 вид из 759 родов и 158 семейств, что составляет 80% видового состава российской части бассейна р. Амур (Кожевников, 2007), причем аборигенная флора региона насчитывает 1794 вида из 600 родов и 152 семейств. Именно они включены в последующий анализ.

Флора Нижнего Приамурья содержит значительное число общих видов с остальными районами бассейна Амура. Южные районы, расположенные в междуречье Амур – Уссури, представлены равнинными и низкогорными территориями, растительный покров которых богат уникальными реликтами Восточной Азии: *Panax ginseng*, *Eleutherococcus sessiliflorus*, *Asarum sieboldii*, *Phyllitis japonica*, *Euryale ferox*, *Eriocaulon komarovii*. Небольшие по площади локусы реликтовых видов — *Taxus cuspidata*, *Arisaema amurensis*, *Aralia elata*, *Tilia amurensis* — отмечены севернее 51° с.ш.

Долина р. Амур в пределах 51–52° с.ш. является основным рубежом распространения термофильных восточноазиатских суббореальных и суббореально-субтропических видов. Суровые природно-климатические условия, а также близость очагов многолетней мерзлоты на севере исследуемой территории препятствуют широкому расселению их в Приамурье. Вместе с тем наличие значительных заболоченных территорий в долинах нижнего течения рек Амур, Амгунь, а также горных систем субме-

ридионального простирания способствует проникновению на юг гипоарктических, гипоаркто-монтанных, аркто-альпийских элементов (*Salix rhamnifolia*, *S. polaris*, *S. fuscescens*, *Carex brunnescens*, *C. rariflora*), сближающих флоры Западного Приохотья и северной части Нижнего Приамурья.

Анализ структуры основных таксономических единиц флоры Нижнего Приамурья свидетельствует о ее неоднородности. По уровню видового разнообразия она превосходит большинство флор зонального экотона южного предела распространения таежных экосистем Голарктики. Состав семейств первой триады флоры сосудистых растений региона (*Asteraceae*, *Cyperaceae*, *Poaceae*) указывает на принадлежность ее к флоре *Cyperaceae*-типа, арктобореально-восточноазиатской по классификации А.П. Хохрякова (2000). Вторая позиция семейства *Cyperaceae* обусловлена значительным разнообразием родов и видов восточноазиатского происхождения. Положение семейства *Ranunculaceae* на четвертой позиции определяет отнесение флоры к *Ranunculaceae*-подтипу, т.е. к флорам лугово-альпийским. Шестое место семейства *Polygonaceae* является специфичной особенностью флоры российской части бассейна Амура, определяющей «амурский», тяготеющий к субтропическому подтипу, вариант флоры в ряду флор Голарктики (Кожевников, Кожевникова, 2007). Лесные гумидные черты ярко выражены в видовом и родовом разнообразии семейств *Lamiaceae*, *Scrophulariaceae*, которые наряду с *Asteraceae*, *Cyperaceae*, *Poaceae* входят в десятку ведущих семейств, а также семейств *Orchidaceae*, *Ariaceae*, *Violaceae*, *Campanulaceae*, *Convallariaceae*, *Liliaceae*, *Rubiaceae*, занимающих соответственно 12, 16, 19, 20, 23, 24, 25 позиции семейственно-родового спектра.

Десятка ведущих семейств объединяет 51,4% флоры региона, а десятка ведущих родов — 18,4%. Для флоры Нижнего Приамурья соотношение числа видов и родов составляет 3,0, что свидетельствует о сложности процессов флорогенеза и о влиянии миграций в освоении суровых по климатическим условиям горных и равнинных территорий бассейна р. Амур. Лишь некоторые роды увеличили численное представительство вследствие интенсивного видообразования *in situ*: *Carex*, *Saxifraga*, *Salix*, *Oxytropis*, *Arctopoa*, *Saussurea* (Шлотгауэр и др., 2001). Центрами видообразования являются преимущественно горные системы бассейна Нижнего Приамурья, для которых отмечено повышение коэффициента автономности от $-0,05$ (горные системы Сихотэ-Алинь, Баджал) до 0 (хр. Ям-Алинь), что свидетельствует уже о сбалансированности автохтонных и аллохтонных тенденций в процессе флорогенеза этих территорий.

Географически флора Нижнего Приамурья наиболее тесно связана с флорами Юго-Восточной Азии и Сибири, что подтверждается преобла-

данием растений с дальневосточным (*Lychnis fulgens*, *Sanicula rubriflora*, *Platanthera extremiorientalis*, *Gastrodia elata*, *Scirpus nipponicus*, *Eleuterococcus senticosus*, *Aralia elata*) и восточносибирско-дальневосточным (*Ledum decumbens*, *Pinus pumila*, *Larix cajanderi*, *Carex rigidioides*, *Tephrosia flammaea*, *Rorripa globosa*, *Patrinia rupestris*, *Atragene ochotensis*) типами ареала азиатской группы. Для термофильных, восточноазиатских элементов флоры максимальные показатели встречаемости и обилия отмечены на юге региона, в пределах равнинных и низкогорных территорий (*Nyphar japonica*, *Macropodium pterospermum*, *Ilex rugosa*, *Smilax maximoviczii*, *Phyllitis japonicus*, *Pleopeltis ussuriensis*).

Специфика дальневосточной группы определяется эндемичными элементами, как эуэндемиками, ограниченными небольшими территориями в бассейне нижнего течения р. Амур, так и более широко распространенными гемиэндемиками, выходящими за пределы Нижнего Приамурья. Выявлены буреинский, сихотэ-алиньский, амурский, охотско-амурский центры эндемизма (*Kitagawia eryngiifolia*, *Heuchera sichotensis*, *Aster woroschilovii*, *Valeriana gotvanskyi*, *Artemisia medioxima*, *Gnaphalium mandshuricum*).

Виды растений, экогенетически связанные с бореальной областью имеют широкое распространение в Евразии (*Betula fruticosa*, *Cardamine trifida*, *Carex cespitosa*, *C. lasiocarpa*, *Actaea erythrocarpa*), Северной Америке (*Artemisia borealis*, *Luzula pallidula*, *Carex media*, *C. limosa*, *Calamagrostis langsdorffii*). Доминирующим положением в экосистемах региона эти виды обязаны изменениям климата в четвертичный период, современные условия благоприятствуют этим таксонам и они прочно удерживают свои позиции.

Поясно-зональные группы соответствуют основным биоклиматическим поясам зонального экотона, но на территории Нижнего Приамурья они осложнены за счет интразональных и аazonальных гидродинамических, орографических и др. факторов. Количественно преобладают бореальная и суббореальная группы. Представители бореальной группы — преимущественно растения темнохвойно-лесные, светлохвойно-лесные и пребореальные: *Abies nephrolepis*, *Picea ajanensis*, *Acer ukurunduense*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Carex appendiculata*. Последние мы считаем представителями подзоны южной тайги, образующей довольно широкую полосу на Нижнем Амуре.

Зональное значение в Нижнем Приамурье имеет лесной комплекс видов. Современные климатические условия способствуют развитию на горных и равнинных водоразделах и на склонах бореальных темнохвойных и светлохвойных лесов берингийского, охотского и восточносибирского флороценогенетических комплексов. Их основу образуют виды

сибирско-дальневосточной, сибирско-японской, дальневосточной, охотско-японской, охотско-амурской ареалогических групп: *Larix cajanderi*, *Picea ajanensis*, *Ostercicum maximowiczii*. Они оттесняют к югу теплолюбивые формации неморальных широколиственных и хвойно-широколиственных лесов маньчжурского флороценогенетического комплекса, ядром которого являются растения амурской и амуро-японской ареалогической групп: *Picea korajensis*, *Schisandra chinensis*, *Vitis amurensis*.

Слабее выражен комплекс высокогорных и монтанных растений ядро которого составляют виды умеренной зоны, общие с Восточной Сибирью либо представляющие автохтонный элемент дальневосточных высокогорий: *Rhododendron aureum*, *Carex ensifolia*, *Saxifraga laciniata*. В составе лесного комплекса Нижнего Приамурья также существенную роль играют скальные, луговые, болотные, водно-прибрежные, прибрежно-морские растения, объединяющие до 25% флоры региона, которые выделяются как самостоятельные типы азональных флористических комплексов. Их распределение по территории исследования носит дизъюнктивный характер, не подчиняющийся общим зональным закономерностям, и определяется рельефообразующими процессами в зоне контакта «суша–море», гидродинамической деятельностью рек, явлениями карста и т.д.

Разнообразие типологической структуры комплексов, пограничное положение различных по генезису флороценологических комплексов в растительном покрове неморально-бореального экотона, богатство флоры реликтовыми видами растений, а также таксонами, находящимися здесь на пределе своего распространения, делает территорию Нижнего Приамурья уникальным объектом исследований и одним из ключевых участков с точки зрения сохранения генофонда растительного мира Восточной Азии. Усиление хозяйственного освоения территории способствует все большей фрагментации ареалов, раздроблению популяций реликтовых растений, что приводит к еще большей экотонизации природных экосистем и возникновению экологических кризисных ситуаций.

Список литературы

- Кожевников А.Е., Кожевникова З.В. 2007. Флора бассейна реки Амур (Российский Дальний Восток): таксономическое разнообразие и пространственные изменения таксономической структуры // Комаровские чтения. Владивосток. Вып.55. С.104–183.
- Сочава В.Б. 1962. Опыт деления Дальнего Востока на физико-географические области и провинции // Докл. Ин-та географии Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск. Вып.1. С.23–33.
- Хохряков А.П. 2000. Таксономические спектры и их роль в сравнительной флористике // Бот. ж. Т.85. № 5. С.1–11.
- Шлотгауэр С.Д., Крюкова М.В., Антонова Л.А. 2001. Сосудистые растения Хабаровского края и их охрана. Владивосток; Хабаровск: ДВО РАН. 195 с.

БИОГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПЕРМСКИХ АММОНОИДЕЙ

Т.В. Леонова

BIOGEOGRAPHICAL ANALYSIS OF THE PERMIAN AMMONOIDS

T.V. Leonova

На пермский период пришлась глобальная климатическая перестройка (смена холодного, ледникового климата конца палеозоя на теплый, безледниковый климат мезозоя), связанная, главным образом, с позднегерцинскими тектоническими и вулканическими процессами (Чумаков, Жарков, 2003). На фоне общей регрессии, характеризующей это время, наблюдались более мелкие, относительно кратковременные, трансгрессивно-регрессивные циклы (Ross, Ross, 1995), которые существенно влияли на развитие морских фаун. Последняя эпоха палеозоя была богата абиотическими событиями разного ранга и завершилась крупнейшим биотическим кризисом.

Раннепермская эпоха характеризуется процессами оледенения, площадь распространения ледников была максимальной в конце позднего карбона – начале ранней перми. Первое значительное потепление произошло во второй половине сакмарского – начале артинского века. Вторая половина артинского и кунгурский века рассматриваются как наиболее теплые в раннепермскую эпоху. Климат средней и поздней перми был относительно более теплым, но в это время активно развивались процессы аридизации и сужения морских акваторий.

Деление всех аммоноидных сообществ лишь на два типа — «бореальных» и «тетических» — уже не соответствует современному уровню их биогеографической изученности. Для того, чтобы создать более информативную систему областей, проведена качественная оценка родового и семейственного состава всех местонахождений, выявлены эндемичные роды, намечены центры диверсификации и прослежены количественные изменения динамики обновления аммоноидных сообществ на родовом уровне.

Имеющиеся материалы позволили обосновать существование пяти крупных областей (Уральской, Североамериканской, Арктической, Австралийской и Палеотетической), которые могут быть охарактеризованы представительными комплексами, имеющими специфический таксономический состав и обладающими определенным уровнем эндемизма на родовом уровне. Самая большая, Палеотетическая, область подразделе-

на на три части, остальные четыре области рассматриваются в целом, что обусловлено недостаточностью данных или неточностью датировок некоторых местонахождений. Изменения биогеографических связей по областям в ходе эволюционного развития группы рассмотрены в соответствии с этапами развития пермских амmonoидей (Леонова, 1999а; Leonova, 2011)

Динамика обновления биогеографической структуры сообществ амmonoидей по основным регионам их распространения просчитана с частичным использованием методики, предложенной для кембрийских археоциат (Наймарк, Розанов, 1997). Для каждого временного интервала выявлено общее родовое разнообразие и число вновь появившихся (новых) родов, подразделенных на три группы: иммигрантов, аборигенов и космополитов. Под иммигрантами понимаются роды, вселившиеся в данный регион из другого центра происхождения, который может быть установлен с определенной степенью достоверности. В группу родов, условно называемых аборигенами, включены формы, возникновение которых связано с данным регионом, отдельно подсчитано число эндемиков, т.е. родов, которые не вышли за пределы этого региона за все время своего существования. К группе космополитов отнесены широко распространенные роды, место происхождения которых остается невыясненным. Этот метод позволяет наглядно показать, какие процессы преобладали в развитии региональных фаун в тот или иной момент их истории (Leonova, 2011).

Подавляющее большинство всех пермских родов происходит из Палеотетической области. В начале ранней перми из всех известных в это время родов (ИР) около 45% принадлежит Палеотетису; в конце ранней перми — более 60 родов (80% ИР). В начале средней перми в Палеотетической области известно 78–96% ИР, на долю эндемиков из них в различные века приходилось до 60–70% комплекса. В поздней перми амmonoидеи сохранились только в Палеотетисе (100% ИР), в других районах они не известны.

В Уральской области (Средний и Южный Урал, Северный Казахстан) возникли три из четырех типично пермских. В самом начале ранней перми амmonoидеи здесь были особенно многочисленны (71% ИР в ассели и 61% ИР в сакмаре). Раннеартинские амmonoидеи наиболее полно представлены в этой области (78% ИР). В позднеартинское время разнообразие амmonoидей уменьшилось до 45% ИР, а в кунгуре упало до 6% ИР.

В Арктической области (Северо-Восточная Азия, Новая Земля, Пай-Хой, о-в Вайгач, Канадский Арктический архипелаг, Юкон и Аляска, Волжско-Уральского региона и Сев. Монголии) в ассели амmonoидеи составляли 22% ИР, в сакмаре 29% ИР в, раннеартинские — 14% ИР. В конце артинского века разнообразие уменьшилось до 8% ИР, в кунгуре-

ком — до 10% ИР. Вместе с этим увеличился уровень эндемизма. В роуде разнообразие оставалось почти на прежнем уровне, а затем резко пошло на спад (Леонова, 2006; Leonova, 2007).

В Американской области (Северная и Центральная Америка) аммоноидеи были умеренно разнообразны: в ассели — 31% ИР, в сакмаре — 26% ИР. Из 23 родов восемь возникли в этой области, а четыре эндемичны. В течение арти-кунгура общее разнообразие аммоноидей уменьшилось до 16 родов, четверть из них были аборигенами. С начала средней перми разнообразие стало увеличиваться: в роуде оно составило 27% ИР, в ворде — 38% ИР, в кэпитене — 80% ИР. Почти все новые роды были аборигенами.

В Австралийской области в сакмарских отложениях известно 8 родов (19% ИР), все они являются вселенцами из других областей. В артинском веке — 12% ИР, в кунгурском — 6% ИР, в роуде — 7% (4 рода). Состав роудского комплекса весьма своеобразен: два рода — космополиты, один род тетический и один — арктический.

На протяжении перми существовало несколько обособленных центров формообразования в пределах океана Палеотетис (Памирский, Тиморский, Сицилийский, Южно-Китайский), что указывает на периодическую возникающую изоляцию бассейнов внутри этой области. Районы Памира, Афганистана, Юго-Западного Китая, Таиланда, Малайзии и Тимора были связаны между собой устойчивыми морскими миграционными путями в течение всей ранней перми, с более интенсивным обменом во второй ее половине (Леонова, 1999б). В начале поздней перми районы Сицилии, Туниса, Омана, Ирака, Крыма, Греции и Хорватии имели свободный обмен пелагической фауной, особенно в вордское время (Bledinger et al., 1992). Ограниченный обмен фаунами происходил между Восточной частью Палеотетиса и Американским регионом. В конце поздней перми Южнокитайский, Дальневосточно-Японский и Ирано-Закавказский бассейны были населены родственными аммоноидными сообществами (Ehigo, 2010), что было, по-видимому, обусловлено сходными условиями обитания, близким географическим положением и существованием миграционных путей.

Существенным фактором, влиявшим как на морфологические, так и на палеобиогеографические изменения, являлись колебания климата в течение перми. Широкое расселение аммоноидных фаун в конце артинского времени совпадает с глобальным потеплением, а резкое сужение их ареалов и возрастание провинциализма в конце перми — с общей тенденцией к аридизации и достаточно сильными похолоданиями. Значительное потепление в самом конце перми существенно изменило морфологическую и биогеографическую структуру триасовых аммоноидных сообществ, которые практически появились вновь.

Список литературы

- Леонова Т.Б. 1999а. Об этапности развития и биогеографии пермских аммоноидей // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т.7. № 6. С.53–65.
- Леонова Т.Б. 1999б. Памирский центр диверсификации пермских аммоноидей // Палеонтол. ж. № 4. С.27–37.
- Леонова Т.Б. 2006. Роудские аммоноидеи в северных районах земного шара // С.В. Рожнов (отв. ред.). Эволюция биосферы и биоразнообразие. Сборник статей. М.: Т-во научных изданий КМК. С.540–551.
- Наймарк Е.Б., Розанов А.Ю. 1997. Закономерности развития региональных фаун правильных археоциат // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т.5. № 1. С.67–78.
- Чумаков Н.М., Жарков М.А. 2002. Климат во время пермо-триасовых биосферных перестроек. Ст.1. Климат ранней перми // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т.10. № 6. С. 62–81.
- Blendinger W., Furnish B.M., Glenister B.F. 1992. Permian cephalopod limestones, Oman Mountains: evidence for a Permian seaway along the northern margin of Gondwana // *Paleogeography, Paleoclimatology, Palaeoecology*. Vol.93. P.13–20.
- Ehiro M. 2010. Permian ammonoids of Japan: their stratigraphic and paleobiogeographic significance // K. Tanabe et al. (eds.). *Cephalopods Present and Past*. Tokyo. P.233–241.
- Leonova T.B. 2007. Correlation of the Kazanian of the Volga-Urals with the Roadian of the global Permian scale // *Paleoworld*. Vol.16. P.246–250.
- Leonova T.B. 2011. Permian Ammonoids: Biostratigraphic, Biogeographical and Ecological Analysis // *Paleontol. J*. Vol.45. No.10. P.1–107.
- Ross C.A., Ross J.R.P. 1995. Permian Sequence Stratigraphy // P.A. Scholle, T.M. Peryt, D.S. Ulmer-Scholle (eds.). *The Permian of Northern Pangea*. Berlin: Springer-Verlag. P.98–123.

БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ СВОЕОБРАЗИЕ ИНВАЗИОННЫХ ВИДОВ ФЛОРЫ СРЕДНЕЙ РОССИИ

С.Р. Майоров, Ю.К. Виноградова, Л.В. Хорун

BOTANICO-GEOGRAPHICAL FEATURES OF INVASIVE SPECIES OF MIDDLE RUSSIAN FLORA

S.R. Majorov, J.K. Vinogradova, L.V. Khorun

Инвазионные виды растений представляют собой наиболее активную часть адвентивной фракции флоры. Они оказались способными к активному размножению и расселению в новом географическом и биотическом окружении, при этом нередко вытесняя аборигенные виды. Имеющиеся данные по этим видам обобщены авторами в «Черной книге флоры Средней России». На основе экспертной оценки нами выделено 52 наиболее активных вида.

Предпринята попытка для каждого инвазионного вида восстановить историю его расселения в Европейской России и более подробно для Средней России. Исходными данными являлись гербарные сборы в крупнейших гербариях России (LE, MW, MHA), в меньшей степени региональные гербарии (PKM, KLN, KOKM, IBIW, GMU, NNGU, MGU, TVBG, MOSP, гербарии Орловского, Рязанского, Удмуртского, Тульского университетов), а также литературные данные. В результате ни для одного вида не выявлен «фронт расселения», как это можно было предположить *a priori*. Время появления вида в каждом субъекте Федерации не имеет, на первый взгляд, явных закономерностей. Несколько выделяется московский регион (Москва и Московская область), в котором зафиксировано наибольшее число первых находок инвазионных видов для всей Средней России. Объяснений этому возможно несколько: а) лучшая изученность флоры, б) московский регион — крупнейший транспортный и хозяйственный узел, в) заметная нарушенность естественного растительного покрова. Оказалось, что многие адвентивные виды чрезвычайно скудно представлены в гербариях. Такая ситуация касается не только опасного *Heracleum sosnowskyi*, но и *Acer negundo* или *Fraxinus pennsylvanica*. Недостаточная представленность инвазионных видов в гербарных коллекциях коррелирует с низкой плотностью сборов на квадратный километр в Средней России в целом. Этот показатель не превышает 3,3 гербарных листов на кв. км, что ниже среднемирового показателя (Щербаков, Серегин, 2006). К тому же, многие виды долгое время ускользают от внимания флористов, так как отсутствуют в привычных «Флорах» и оп-

ределителях, например, *Poa supina* или *Symphytum caucasicum* (Скворцов, 1973; Тихомиров и др., 1998).

С другой стороны, подобная картина расселения хорошо соответствует математической модели распространения адвентивных видов, предложенной недавно американскими исследователями (Korniss, Caraco, 2005). Согласно этой модели, важную роль в распространении заносных видов играет перенос диаспор на большие расстояния, при котором возникают новые локальные центры дальнейшего расселения. Это резко увеличивает скорость распространения адвентивных видов, на 1–2 порядка выше, чем в ранее предлагавшихся моделях. Такие исходные положения хорошо соответствуют гипотезе о важной роли «распространения на дальние расстояния» (long-distance dispersal) для аборигенных видов, что в последние годы в биогеографии получает все большую популярность. Действительно, для завоевания территории Средней России инвазионным видам требуется менее столетия, иногда всего несколько десятилетий.

Области первичного ареала для инвазионных видов разнообразны. Это, например, Центральная и Южная Америка (*Galinsoga* spp.), Гималаи (*Impatiens glandulifera*). Среди инвазионных видов нет растений Австралии и, возможно, Африки, что легко объясняется климатическими адаптациями растений этих континентов. К тому же, поток грузов и товаров с этих континентов относительно невелик. По сравнению со всей адвентивной фракцией среди инвазионных растений много растений Северной Америки (21 вид, или 40%). Следует отметить, что *Amelanchier spicata*, *Oenothera biennis*, *Symphythrichum* *r salignum*, которые нередко относят к американским видам, на этом континенте достоверно неизвестны. Относительно меньшая доля евроазиатских видов объясняется, вероятно, спецификой выбора инвазионных видов для «Черной книги». В их число включены только виды, инвазионный характер которых не вызывает сомнения, то есть расселение которых произошло не ранее XIX века. Археофиты, таким образом, оказались вне рассмотрения, а именно среди них много растений средиземноморского и ирано-туранского происхождения.

По-видимому, во многих случаях расселение адвентивных видов по территории Средней России происходило из вторичного ареала в Европе, а не из естественной области распространения, как, например, в случае с *Elodea canadensis*. Только для *Acer negundo* документально подтверждено, исходный посадочный материал был получен из Северной Америки. Отметим, что элодея и *Acorus calamus* не имеют семенного размножения, что не помешало им освоить огромные территории.

Среди инвазионных видов большое число таксонов гибридогенного происхождения. Это *Reynoutria* *× bohemica*, *Aster* *× saliginus* и, вероятно,

Amelanchier spicata. Кроме того, *Oenothera biennis* и *Epilobium pseudo-rubescens*, имеющие американских предков, возникли на территории Европы. Таким образом, инвазионные виды демонстрируют высокую эволюционную активность. На инвазионных видах борщевика продемонстрировано генетическое своеобразие инвазионных популяций, их заметное отличие от растений в естественном ареале (Jahodová et al., 2007).

Что же позволяет инвазионным видам демонстрировать высокую активность? Многочисленные исследования по сравнительному изучению в парах инвазионный вид — близкий неинвазионный не позволили обнаружить общих закономерностей. Так, облигатно апомиктический триплоидный *Erigeron annuus* оказался пластичнее близкого перекрестноопыляемого диплоидного *E. strigosus* s.str. (excl. *E. septentrionalis*). Европейские популяции *E. annuus* оказались генетически разнообразнее родительских североамериканских (Edwards et al., 2006).

Исследованиями Ю.К. Виноградовой показано, что во многих случаях при продвижении инвазионного вида к северу происходит ускоренное развитие растений благодаря переходу к репродуктивной фазе при меньшем числе метамеров (обзор см.: Виноградова и др., 2010). «Двигателями адаптации» являются годы с аномально холодными погодными условиями, в этих случаях происходит отбор адаптивных генотипов, устойчивых к более низким температурам. С другой стороны, в жаркое лето 2010 и 2011 гг. некоторые эфемерофиты дали плоды, что может привести к образованию адаптированных растений местной репродукции.

Отметим, что среди инвазионных растений Средней России нет ни одного вида, который бы в пределах естественного ареала был бы доминантом растительного покрова. Это в большинстве своем эксплеренты, обитающие в условиях нарушенного растительного покрова, либо растения речных долин, как *Acer negundo* или *Fraxinus pennsylvanica*. Исходная «нетребовательность» к биотическому окружению, экологическая пластичность и широкая норма реакции позволяют этим видам стать инвазионными во вторичном ареале.

Список литературы

- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. 2010. Черная книга флоры Средней России: Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС. 502 с.
- Сергеев А.П., Щербаков А.В. 2006. Основные гербарные фонды по флоре Средней России // И.М. Калиниченко, В.С. Новиков, А.В. Щербаков. Флора Средней России: Аннотированная библиография. Второе дополнение. М.: Т-во научн. изданий КМК. С.60–71.

- Скворцов А.К. 1973. Новые данные об адвентивной флоре Московской области. 1 // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. Вып.87. С.5–11.
- Тихомиров В.Н., Майоров С.Р., Соколов Д.Д. 1998 (1999). О роде *Symphytum* L. (Boraginaceae) в Средней России // Новости систематики высших растений. Т.31. С.231–248.
- Edwards P.J., Frey D., Bailer H., Baltisberger M. 2006. Genetic variation in native and invasive populations of *Erigeron annuus* as assessed by RAPD markers // Int. J. Plant Sci. Vol.167. No.1. P.93–101.
- Jahodová Š., Trybush S., Pyšek P., Wade M., Karp A. 2007. Invasive species of *Hera-
cleum* in Europe: an insight into genetic relationships and invasion history // Diver-
ser. Distrib. Vol.13. No.1. P.99–114.
- Korniss G., Caraco T. 2005. Spatial dynamics of invasion: the geometry of introduced species // J. Theor. Biol. Vol.233. P.137–150.

ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ АНТРОПИЧЕСКОЙ ТРАНСФОРМАЦИИ АРЕАЛОВ ПТИЦ В ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ

Ю.И. Мельников

GENERAL PATTERNS OF ANTHROPOGENIC TRANSFORMATIONS OF BIRD RANGES IN EASTERN SIBERIA

Yu.I. Mel'nikov

Восточная Сибирь во второй половине XX столетия являлась ареной грандиозных изменений окружающей среды, связанных с распашкой лесостепных пространств, массового, практически не контролируемого сведения лесов, строительством крупных гидроэлектростанций и железнодорожных магистралей. Данная тенденция, правда, в урезанном виде, сохраняется до сих пор. В результате такой деятельности вдоль Восточно-Сибирской железнодорожной магистрали, проходящей через лесостепные районы этого региона, в ряде административных районов лесосырьевая база, за исключением лесов первой категории и водоохраных полос, использована практически полностью. Естественно, такие изменения в окружающей среде не могли остаться без последствий.

Сильно сократились численность и плотность населения лесостепных видов птиц, ранее бывших обычными в пределах Восточной Сибири. Основная причина этого — почти полная распашка островных степных участков региона. В настоящее время резкое снижение уровня и интенсивности ведения сельскохозяйственного производства привело к зарастанию пашни сорными травами (разные виды полыней, марей и дикая конопля) и резкому изменению видовой структуры птиц. Практически исчезли типичные степные виды птиц, ранее обитавшие на данной территории (восточная дрофа *Otis tarda dybowskii*, могильник *Aquila heliaca*, степной орел *A. rapax*, балобан *Falco cherrug*, белогорлый рогатый жаворонок *Eremophila alpestris brandti* и др.). В то же время возросла численность видов, использующих для гнездования заросли крупных трав и кустарники (пятнистый сверчок *Locustella lanceolata*, черноголовый чекан *Saxicola torquata*, обыкновенная *Emberiza citrinella* и белошапочная *E. leucocephala* овсянки и др.). Эти виды во многих случаях при сохранении прежнего обилия значительно продвинулись к северу (Мельников, 2006, 2009; Малеев, Попов, 2007).

Строительство гидроэлектростанций привело к увеличению обилия многих ранее малочисленных или даже не встречавшихся прежде видов

птиц (поручейник *Tringa stagnatilis*, турухтан *Philomachus pugnax*, чибис *Vanellus vanellus*, большая поганка *Podiceps cristatus* и др.). Этот процесс сочетался с сокращением численности ряда ранее обычных видов (связь *Anas penelope*, касатка *A. falcata*, широконоска *A. clypeata*, хохлатая чернеть *Aythya fuligula* и др.), использующих для гнездования прибрежные мелководья относительно небольших пойменных озер с хорошо развитой надводной и погруженной водной растительностью. Однако эти изменения не имели принципиального значения в сокращении их обилия. Вполне очевидно, что с изменением соотношения разных местообитаний, вызванных крупным гидростроительством, менялась и структура населения птиц данных территорий. В результате было нарушено общее кружево ареалов у видов, распространение которых имеет пятнистый характер, обусловленный особенностью распределения по территории типичных местообитаний. В Восточной Сибири водно-болотные экосистемы, несмотря на большую площадь крупных искусственных водохранилищ, занимают незначительную площадь. Поэтому любые изменения в структуре местообитаний сразу же сказываются на распределении по территории околководных и водоплавающих птиц. В связи с этим необходимо отметить большую роль сравнительно небольших прудов в повышении видового разнообразия птиц лесостепных районов этого региона (Малеев, Попов, 2007). Благодаря их строительству здесь резко увеличилось обилие типичных видов околководных птиц, среди которых отмечены и редкие, особо охраняемые виды.

Наиболее заметные антропоические изменения ареалов птиц, несомненно, связаны с интенсивным освоением лесных пространств Сибири. Использование лесов связано не только с промышленными заготовками древесины, но и со строительством протяженных путей сообщения, в частности, Байкало-Амурской железнодорожной магистрали. Как правило, параллельно с такими путями сообщения строят и шоссейные дороги. В результате среди сплошных северных таежных массивов формируются большие по площади открытые пространства, привлекающие на гнездовье многие виды птиц, в обычных условиях осваивающих лесопольный ландшафт. В большинстве своем это обычные, даже тривиальные виды с широкой экологической нишей, легко приспосабливающиеся к новым условиям среды обитания (коньки, овсянки, мухоловки).

В центральной части региона и вдоль железнодорожных магистралей покрывая лесом площадь пройдена сплошными рубками на 25–50%, а иногда и более. Регионы с интенсивными рубками характеризуются высокими классами пожарной опасности. Периодичность прохождения пожарами лесных экосистем бассейна Байкала и прилежащих районов составляет 40 лет. Это вызывает резкое омоложение лесов. В местах, где

сплошными рубками пройдено более 25% лесопокрытой площади, значительно снижается их экологический потенциал. Накопление площадей сплошных вырубок ухудшает качество воды, нарушает гидрологический режим на больших территориях, изменяет микроклимат, вызывает отрицательные эдафические последствия (Бизюкин и др., 1999; Мельников и др., 2000, 2002). В результате хозяйственной деятельности начинают резко преобладать расstroенные рубками и пожарами разные варианты смешанных лесов. Резкое увеличение доли лиственных пород деревьев, а также появление больших площадей необлесенных вырубок, гарей и молодняков разных возрастов.

Для нарушенных лесов характерно резкое изменение структуры доминирования и видового состава наиболее массовых видов птиц (Мельников, 2003). В данной группе начинают преобладать наиболее обычные виды осветленных лесов. Резко сокращается обилие редких видов, требующих специальной охраны или повышенного внимания к общим тенденциям изменения численности. Характерно, что рост видового разнообразия нарушенных лесов происходит за счет заметного увеличения числа второстепенных и редких для этих биотопов видов, обычно не свойственных данным типам лесных насаждений. Это весьма типично для зарастающих гарей с множеством открытых плохо зарастающих участков. Заметно различается и общая плотность населения птиц коренных и нарушенных лесных насаждений данного региона. В коренных, особенно темновойных лесах она низка и не превышает 100 ос/км². В нарушенных лесах плотность населения птиц обычно выше 200 ос/км² (Мельников, 2003). С разрушением коренных лесов исчезают не конкретные виды, формирующие структуру населения птиц, а их сообщества, наиболее характерные для данных типов леса. В связи с этим коренные ландшафты теряют свой первоначальный облик и уникальную структуру населения птиц, хотя их общее разнообразие заметно увеличивается. Явно прослеживается процесс инсуляризации аборигенной фауны птиц на фоне общей ее тривиализации (замена редких и уникальных видов наиболее массовыми и обычными).

Таким образом, в результате хозяйственной деятельности человека распространение практически всех видов птиц существенно меняется. Однако надо иметь в виду, что в таких случаях изменяются не ареалы, а характер распределения птиц внутри них. Если создаются очень благоприятные условия, на отдельных участках ареалов возможен резкий рост численности птиц. В большинстве случаев наблюдается продвижение птиц к северу и соответствующее расширение ареалов в этом же направлении. В то же время отмечаются и сдвиги границ ареалов, совпадающие с общей тенденцией изменения климата к заметному потеплению. Иног-

да они могут определяться и общей исторической тенденцией к изменению ареала конкретного вида. Основная часть птиц на территории Восточной Сибири расселяются с западного и южного направлений — более 60 видов. С востока их появилось значительно меньше — не более 20?25 видов.

Динамика границ ареалов у птиц, вызванная человеческой деятельностью и современными изменениями климата, часто совпадает по направлению. В таких случаях для выявления ее первопричин необходим сложный ретроспективный анализ материалов. Несомненно, наиболее общими тенденциями в изменении населения птиц Восточной Сибири под влиянием хозяйственной деятельности человека являются постоянно усиливающиеся инсуляризация и тривиализация их фауны. Последний фактор существенно корректируется постоянными выселениями птиц к северу из южных регионов в результате климатических изменений в Центральной Азии.

Список литературы

- Бизюкин В.В., Вейола П., Миеттинен Н. и др. 1999. Актуальные проблемы сохранения биоразнообразия лесов Байкальского региона // Биоразнообразие Байкальской Сибири. Новосибирск. С.192–199.
- Малеев В.Г., Попов В.В. 2007. Птицы лесостепей Верхнего Приангарья. Иркутск: НЦ ВСНЦ СО РАМН, Изд-во “Время странствий”. 275 с.
- Мельников Ю.И. 2003. Роль особо охраняемых природных территорий в сохранении аборигенной фауны птиц лесов Восточной Сибири // Роль природно-заповедных территорий у підтриманні біорізноманіття. Канів. С.243–245.
- Мельников Ю.И. 2006. Биологическое разнообразие островных степей на Северо-Восточной окраине ареала (Южное Предбайкалье) // Степи Северной Евразии (Мат-лы IV Межд. симп, сентябрь 2006 г., Оренбург, Россия). Оренбург. С.469–472.
- Мельников Ю.И. 2009. Островные степи Северной Азии на границе ареала в Южном Предбайкалье: современное состояние и перспективы на будущее // Степи Северной Евразии: Мат-лы V Межд. симп. Оренбург. Т.1. С.459–463.
- Мельников Ю.И., Лямкин В.Ф., Дурнев Ю.А. 2000. Биоразнообразие животного мира (наземные позвоночные) юго-западного Предбайкалья и пути его сохранения // Сохранение биологического разнообразия Приенисейской Сибири. Красноярск. Ч.1. С. 45–47.
- Мельников Ю.И. Ананин А.А., Бойченко В.С. 2002. Биоразнообразие бассейна озера Байкал // Атлас. Охраняемые природные территории бассейна озера Байкал. Иркутск. С.92–95.

**РАЗГРАНИЧЕНИЕ БИОТИЧЕСКОГО,
БИОЦЕНОТИЧЕСКОГО И ЛАНДШАФТНОГО
ПОДХОДОВ К БИОГЕОГРАФИЧЕСКОМУ
РАЙОНИРОВАНИЮ: ПРИМЕР ИССЛЕДОВАНИЙ
СЕВЕРНОГО ЛЕДОВИТОГО ОКЕАНА**

А.Н. Миронов

**DELIMITATION OF THE BIOTIC, BIOCEBOTIC
AND LANDSCAPE APPROACHES TO BIOGEOGRAPHIC
REGIONALIZATION: CASE STUDIES
OF THE ARCTIC OCEAN**

A.N. Mironov

Биогеографическое районирование характеризуется большим разнообразием подходов и постоянным их смешением в разных комбинациях. В последние десятилетия смешение подходов значительно усилилось по причине участия биогеографов в управлении экосистемами и оценке перспектив этого управления с научных, юридических и политических позиций (Spalding et al., 2007; Wang, 2004). Управление экосистемами обычно связано с представлением, что чем больше критериев было использовано для районирования, тем достовернее результат. Второй причиной является возрождение идеи о существовании универсальной структурно-функциональной единицы биосферы, то есть единицы, которую можно выявлять с помощью принципиально разных подходов. Критика этой идеи дана в работе Ю.И. Чернова (1984).

Реальное разнообразие подходов к биогеографическому районированию может быть сведено к трем основным: биотическому (флоро-фаунистическому), биоценотическому и ландшафтному. Теоретически вполне допустимо, что несколько сравнительно небольших по площади биоценотических или ландшафтных выделов в сумме составят одну биотическую провинцию. С.М. Разумовский (1981) предполагает, что группа сообществ, объединенных в одну сукцессионную систему, занимает территорию, совпадающую с флористической провинцией. Это положение затем было развито И.А. Жирковым (2010). А.Н. Миронов (1990, 2004) отмечает экологическую универсальность биотических границ (границ биотического комплекса), так как они совпадают с границами разной природы, в том числе биоценотическими. Чисто методологически, биотический комплекс определяется как множество живых организмов, обитающих на территории, очерченной зоной сгущения границ видовых аре-

алов. С экосистемных позиций биотический комплекс есть множество биоценозов, интегрированных в биологическую систему, которая, в свою очередь, является живой составляющей крупной экосистемы — биогеокомплекса (Миронов, 1990, 2004). Организация сообществ в сукцессионные системы является одним из доводов в пользу существования биогеокомплексов (Миронов, 2004). Термин «экосистема» используется в значении, предложенном Танслеем (Tansley, 1935) и В.Н. Сукачевым (1964), но не Эвансом (Evans, 1956).

Биотический комплекс трактуется здесь как состоящий из нескольких сукцессионных (ценологических) систем, сосуществующих на одной территории. Биоценозы разных сукцессионных систем расположены относительно друг друга мозаично, например, биоценозы гидротермальной и фоновой фаун. В состав биотического комплекса входят также представители ценофобных видов, не интегрированные в сообщества. Предполагается, что биотический комплекс на биологическом уровне организации или биогеокомплекс на экосистемном уровне являются универсальными структурно-функциональными единицами биостромы или биосферы соответственно (Миронов, 1990, 1999, 2004).

Чтобы подтвердить это положение, необходимо провести строгое разграничение биотического и ландшафтно-биоценологического подходов, выявить с их помощью биотические и ландшафтно-биоценологические провинции, а затем оценить степень их совпадения в пространстве. В настоящей работе разграничение подходов к районированию дано на примере Северного Ледовитого океана. Проведено методологическое сравнение многочисленных (более 70) схем районирования отдельных арктических морей или Северного Ледовитого океана в целом. В большинстве работ по биогеографическому районированию Северного Ледовитого океана смешаны элементы разных подходов. Даже когда в публикации изначально декларируется применение какого-то конкретного критерия, в этой же работе он часто подменяется критерием иного характера. Чтобы еще более упростить задачу методологического анализа, различаются не подходы к биогеографическому районированию, а их основные элементы. Таких признаков выбрано пять. Допущение о непрерывности видового ареала считается главным отличием биотической биогеографии от других. Использование данных о неживом окружении на начальных стадиях районирования рассматривается как главное отличие ландшафтной биогеографии от биотической и биоценологической биогеографий. Последовательность действий в биоценологическом и ландшафтном подходах характеризуется как постепенный переход от мелких единиц районирования к более крупным, в то время как в биотической биогеографии уже на начальной стадии районирования выделяются круп-

ные территориальные единицы (к большому минуя малое). Методологическую основу биоценотического подхода составляет кластерный анализ, биотического подхода — ареографический анализ.

Число выделяемых на шельфе Северного Ледовитого океана биогеографических регионов возрастает в следующем порядке: от схем, построенных с помощью чисто биотического подхода, к схемам, где смешаны элементы биотического и биоценотического подходов и далее к схемам, при построении которых использован ландшафтно-биоценотический подход. С помощью биотического подхода удалось выделить только две провинции на шельфе Северного Ледовитого океана (не включая шельф Норвежского и Гренландского морей). Если сложить максимальные числа подразделений, выявленных в отдельных арктических морях с помощью ландшафтно-биоценотического подхода, то Северный Ледовитый океан окажется поделенным приблизительно на 50 биогеографических регионов.

Границы нескольких ландшафтно-биоценотических провинций или не совпадают с границами одной более крупной биотической провинции, или их совпадение неполное. Зоны сгущения границ видовых ареалов (биотические границы) Северного Ледовитого океана характеризуются большой шириной, до нескольких сотен километров. Некоторые ландшафтно-биоценотические провинции полностью помещаются в зоны сгущения. Предполагается, что сообщества в зонах сгущения имеют черты, характеризующие их структуру и динамику как переходные между смежными биотическими провинциями.

Ранее была предложена гипотеза о трех основных этапах в эволюции биогеокомплексов, в течение которых границы видовых ареалов все более тесно группируются в зоны сгущения. Постепенное сближение границ видовых ареалов по причине развития у ценофильных видов коадаптаций обозначается как группирующий эффект адаптаций (Миронов, 2004). На основе этих представлений большая ширина зон сгущения рассматривается как свидетельство молодости (незрелости) арктических сукцессионных систем и биотических комплексов.

Несовпадение границ группы ландшафтно-биоценотических провинций с границами одной биотической провинции, скорее всего, объясняется несовершенством методов биогеографического районирования. В первую очередь слабо разработаны методы биоценотического районирования, с помощью которых территориально очерчиваются группы биоценозов, относящихся к единой сукцессионной системе.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (№ 12-05-00384-а).

Список литературы

- Жирков И.А. 2010. Жизнь на дне. М.: Т-во научн. изданий КМК. 453 с.
- Миронов А.Н. 1990. Фаунистический подход к изучению современных экосистем // *Океанология*. Т.30. № 6. С.1006–1012.
- Миронов А.Н. 1999. Проблемы «чистой» биогеографии и разграничения биотического и биоценотического подходов // *Журн. общ. биол.* Т.60. № 2. С.13–28.
- Миронов А.Н. 2004. Природа биотических границ // А.И. Кафанов (ред.). *Общие вопросы морской биогеографии: памяти академика О.Г. Кусакина*. Владивосток: Дальнаука. С.67–97.
- Разумовский С.М. 1981. Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука. 231 с.
- Сукачев В.Н. 1964. Основные понятия лесной биогеоценологии // В.Н. Сукачев, Н.В. Дылис (ред.). *Основы лесной биогеоценологии*. М: Наука. С. 467–482.
- Чернов Ю.И. 1984. Флора и фауна, растительность и животное население // *Журн. общ. биол.* Т.45. № 6. С.732–748.
- Evans F.C. 1956. Ecosystem as the basic unit of ecology // *Science*. Vol.123. No.320. P.153–167.
- Spalding M.D., Fox H.E., Allen G.R., Davidson N., Ferdaca Z.A., Finlayson M., Halpern B.S., Jorge M.A., Lombana A., Lourie S.A., Martin K.D., McManus E., Molnar J., Recchia C.A., Robertson J. 2007. Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas // *Bioscience*. Vol.57. No.7. P.573–583.
- Tansley A.G. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms // *Ecology*. Vol.16. P.284–307.
- Wang H. 2004. Ecosystem management and its application to large marine ecosystems: science, law, and politics // *Ocean Development & International Law*. Vol.35. P.41–74.

**РАННЕПЕРМСКАЯ ФЛОРА ГОДАРЕ-ГАЧАЛ
(ЦЕНТРАЛЬНЫЙ ИРАН) И ЕЕ ЗНАЧЕНИЕ
ДЛЯ ПАЛЕОФИТОГЕОГРАФИЧЕСКИХ
РЕКОНСТРУКЦИЙ
С.В. Наугольных**

**EARLY PERMIAN FLORA OF GODARE-GACHAL
(CENTRAL IRAN) AND ITS SIGNIFICANCE FOR
PALAEOPHYTOGEOGRAPHICAL RECONSTRUCTION
S.V. Naugolnykh**

Раннепермская флора Годаре-Гачал (центральный Иран: Leven et al., in press) по своему таксономическому составу является типичным примером смешанной флоры (mixed-flora), объединяющей евразийские (*Annularia carinata* Gutbier, *Pecopteris monyi* Zeiller, *Pecopteris cyathea* Schlotheim) и катазиатские (*Fasciapteris* cf. *robusta* (Kawasaki) Broutin, *Taeniopteris* cf. *crassicaulis* Jongmans et Gothan) компоненты. Род *Discinities*, также присутствующий во флоре Годаре-Гачал, встречается и в Евразии, и в Катазии.

Возможность широких миграционных обменов между периферическими районами Евразии и Катазии в позднем палеозое отмечали многие исследователи (Laveine et al., 1989; Wang, 1996 и др.). При этом общность флор обеих палеофлористических областей в каменноугольном периоде была велика настолько, что для этого времени нередко выделяют единый Амеро-Синийский (или Амеросинийский) экваториально-тропический пояс (Wagner, 1962). В пермском периоде, особенно в раннепермскую эпоху, степень эндемизма евразийских и катазиатских флор значительно возросла (Мейен, 1987), однако в начале перми по северному побережью Тетиса растения могли расселяться из Палео-Европы дальше на восток. Этот миграционный канал, очевидно, проходил именно через район развития флоры Годаре-Гачал, что подтверждается и глобальными палинспастическими реконструкциями, предложенными для раннепермской эпохи.

Согласно схеме палеофлористического районирования (схеме палеофитогеографического районирования, построенной по флористическому принципу), флора Годаре-Гачал попадает в приграничную полосу распространения евразийских – «атлантических» флор на юго-западе и субангарских флор на северо-востоке (Мейен, 1987). На карте, показывающей распространение растений разной палеофитогеографической принадлежности, построенной для конца раннепермской и начала поздне-

пермской эпохи (Мейен, 1987, рис. 76) местонахождения Хазро и Га'ара, также как и та территория Ирана, к которой приурочена флора Годаре-Гачал, отнесены непосредственно к Катазиатскому царству, которое, судя по этой же схеме, граничит с «Атлантическим» (Еврамерийским) царством без какого-либо перехода. Объяснение этому можно найти на другой палеофитогеографической схеме С.В. Мейена (1987, рис.75, б), где совершенно отчетливо показано, что Еврамерийская область (царство?) и Катазиатская область (царство?) разделены обширным океаническим бассейном.

Однако факты не позволяют согласиться с этими схемами. Даже в таксономическом составе флор Хазро и Га'ара наблюдается смешение еврамерийских и катазиатских элементов, а во флоре Годаре-Гачал еврамерийские элементы в количественном отношении даже превалируют. Это со всей очевидностью указывает на то, что между флорами Еврамерики и Катазии в течение первой половины пермского периода существовали возможности для миграционных обменов.

Некоторая формальность палеофитогеографических схем, основанных на сравнительном анализе таксономического состава флор близкого возраста, уже отмечалась в литературе (см., подробнее, Наугольных, 2005).

В качестве альтернативной схемы палеофитогеографического районирования Земли в пермском периоде было предложено использовать в первую очередь физиономические признаки растительности, а не таксономический состав флор (Наугольных, 2005). Были выявлены и закартированы следующие основные биомы, основанные на типах растительности: (1) обедненная бореальная растительность тундрового или лесотундрового типа; (2) типично-ангарская листопадная растительность (пермский аналог современных бореальных лесов, «ангарская тайга»); (3) тропическая и экваториальная засушливые зоны с растительностью средиземноморского типа; (4) экваториальная и тропическая вечнозеленая растительность (пермский аналог современных дождевых лесов); (5) ксерофильная растительность бессточных внутриконтинентальных котловин; (6) биом зоны смещения растительности средиземноморского эколого-физиономического типа, охарактеризованной еврамерийским типом флор, и нотальной растительности южного умеренного и холодно-умеренного биома; (7) нотальная листопадная растительность с доминированием глоссоптерид (диктиоптеридиевых).

Флору Годаре-Гачал можно рассматривать в качестве принадлежащей раннепермской растительности средиземноморского типа, произраставшей как на северном, так и на южном побережьях Палеотетиса. Однако отсутствие в ее составе таких ксерофильных элементов как каллиптериды и вальхиевые хвойные при доминировании относительно гидро-

фильных пекоптерид, указывает на более влажные условия произрастания растений в этом регионе, что могло быть обусловлено относительно высокой влажностью биотопов, непосредственно примыкавших к морскому побережью. Более благоприятные условия произрастания растений в этом регионе, по сравнению с засушливым зимневлажным климатом расположенных западнее районов Еврамерики, очевидно, способствовали расселению части еврамерийских растений вдоль северного побережья Тетиса вплоть до северной части Катазии, а также обеспечивали проникновение в этот район растений-мигрантов из Катазии.

Флоры, демонстрирующие смешение еврамерийских и катазиатских элементов, встречаются практически по всей северной периферии Перитетиса, начиная с южной части Испании (флора Гвадалканал: Broutin, 1986), а также в Турции (флора Хазро: Wagner, 1962), Саудовской Аравии (флора Унайзах: El-Khayal et al., 1980; Lemoigne, 1981; El-Khayal, Wagner, 1983, etc), Ираке (флора Га'ара: Стуроку, 1973) и в ряде других местонахождений. Почти во всех этих флорах катазиатские элементы представлены споровыми растениями — папоротниками *Fascipteris* и членистостебельными (возможно, каламитовыми) *Lobatannularia*. В силу особенностей репродуктивной биологии споровых растений, которым в периоды размножения для переноса половых продуктов, образования гаметофита и прорастания спор обязательно требуется влага, можно предположить, что в пределах всей этой относительно узкой приморской полосы климат был по меньшей мере сезонно-влажным, семи-гумидным.

Сам факт миграции растений из Еврамерики в пределы Катазии объяснялся действием муссонов (Wang, 1996), однако можно предложить и его совершенно иную трактовку. За счет исключительной мелководности всей восточной части Тетиса, где в пермском периоде существовала протяженная цепочка островов и микроконтинентов, протягивающаяся с юга на север и облегчавшая миграцию гондванских растений в пределы Катазии, океаническое северное пассатное течение должно было поворачивать далеко на север до 50-й параллели, и только там отклоняться в западном направлении. Поэтому и действие муссонов сказывалось значительно севернее, чем сейчас, в основном, в северной части Катазии и южной части Ангариды (где, кстати, в пермском периоде имели место интенсивные процессы угленакопления). Однако далее к западу действие муссонов резко ослабевало или полностью исчезало, поскольку на их пути располагался Палео-Урал, представлявший в конце палеозоя высокое горное сооружение. В области «муссонной тени» Палео-Урала, накрывавшей все Приуралье, Русскую платформу и значительную часть Западной Европы, климат постепенно становился суше вследствие глобальной аридизации, локально усугублявшейся «муссонной тенью», что во

многим провоцировало миграцию гигрофильных растений вдоль северного побережья Тетиса на северо-восток, в области с более влажным климатом.

Список литературы

- Мейен С.В. 1987. Основы палеоботаники. М.: Недра. 403 с.
- Наугольных С.В. 2005. Пермский каламит *Calamites gigas* Brongniart, 1828: морфологическая концепция, палеоэкология и значение для палеофитогеографии и палеоклиматологии // Палеонт. ж. № 3. С.94–103.
- BROUTIN J. 1986. Etude paleobotanique et palynologique du passage carbonifere permien dans le sud-ouest de la peninsula Iberique. Paris: Centre Nat. de la recherche scientifique. 165 p.
- Стыроky P. 1973. Permian flora from the Ga'ara region (western Iraq) // N. Jahrbuch f. Geologie und Palaontologie. Monatshefte Nr.1. S.383–388.
- El-Khayal A.A., Chaloner W.G., Hill C.R. 1980. Palaeozoic plants from Saudi Arabia // Nature. Vol.285. P.33–34.
- El-Khayal A.A., Wagner R.H. 1983. Upper Permian stratigraphy and megaflores of Saudi Arabia: palaeogeographic and climatic implications // C.R. 10e Congres Carbonifere, Madrid. Vol.3. P.17–26.
- Laveine J.-P., Zhang S., Lemoigne Y. Global paleobotany, as exemplified by some Upper Carboniferous pteridosperms // Bull. Soc. Belge de Geologie. Vol.98. No.2. P.115–125.
- Lemoigne Y. 1981. Flore mixte au permien superieur en Arabie Saoudite // Geobios. Vol.14. Fasc.5. P.611–624.
- Leven E.Ja., Naugolnykh S.V., Gorgij M.N. 2011. New findings of Permian marine and terrestrial fossils in Central Iran (the Kalmard block) and their significance for correlation of the Tethyan, Uralian and West European scales // Riv. Ital. Paleontol. Stratigrafia. Vol.117. No.3.
- Wagner R.H. 1962. On a mixed Cathaysia and Gondwana flora from S.E. Anatolia (Turkey) // C. R. 4-e Congr. Carbonifere. Heerlen. T.3. Maestricht. P.745–752.
- Wang Z.-Q. 1996. Past global floristic changes: the Permian great Eurasian floral interchange // Palaeontology. Vol.39. Pt.1. P.189–217.

В.Н. ТИХОМИРОВ И СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ФЛОРИСТИКИ

**С.Р. Майоров, В.С. Новиков, Н.М. Решетникова,
А.В. Щербаков**

MODERN FLORISTIC PROBLEMS (ON THE EXAMPLE OF MIDDLE RUSSIAN REGIONS)

**S.R. Majorov, V.S. Novikov, N.M. Reshetnikova,
A.V. Shcherbakov**

Более 45 лет назад силами московских ботаников, прежде всего Московского университета, были начаты работы по изучению флоры московского и сопредельных регионов. От частных маршрутов и отдельных заметок Вадим Николаевич Тихомиров предложил перейти к исследованию целостного во флористическом отношении района Подмоскovie — Окско-Клязьминского междуречья, продуманно связанного с проведением здесь полевой учебной практики по ботанике студентов 3-го курса каф. высших растений и с участием сотрудников МГУ. Немалую роль в реализации этого проекта надо отвести МОИП, через секцию ботаники которого на страницах «Бюллетеня МОИП» и «Докладов МОИП» шло оперативное обнародование свежей информации, а также проведение координационных совещаний, и Московскому отделению Всесоюзного ботанического общества, по линии которого удалось опубликовать компактный «Определитель растений Московской области» (Ворошилов, Скворцов, Тихомиров, 1966), сумевший объединить в себе не только известные к тому времени данные по видовому составу сосудистых растений в регионе, но и связать их с ботанико-географическими аспектами в изучении московской флоры.

На базе Мещёрской экспедиции и по её многочисленным материалам, прежде всего «Конспекта флоры Рязанской Мещёры» (1975), удалось подготовить новый отряд специалистов-ботаников и развернуть флористические исследования на всей территории средней полосы европейской части России. Современные сводки и обстоятельные обобщающие флористические списки опубликованы практически по всем областям и республикам Средней России.

Полемизуя с Б.А. Юрцевым и Р.В. Камелиным, В.Н. Тихомиров отстаивал достаточность традиционного понимания термина флора: «Флора — полная совокупность растений любой страны или местности»... (Бекетов, 1896). «Первейшая и главная задача флориста — выявление таксономического состава флоры и составление «голового» флористичес-

кого списка» (Флора..., 1996, с. 245). Кратко и чётко проведены разделительные линии между флористикой, геоботаникой и систематикой. «Нет нужды при характеристике флоры писать о том, что флора — исторически сложившаяся совокупность» («словосочетание, которое по существу не несет никакой смысловой нагрузки»)». «Не менее очевидно, что не нужно вводить в определение понятия «флора» популяции, трактуя флору как «совокупность местных популяций видов»... «Замещение понятия «вид» на понятия «местная популяция»... с изучением фенетических (морфологических, физиологических, биологических, экологических, ценологических и хорологических, а в перспективе и генетических) особенностей местной популяции выходит за рамки флористики и в совокупности представляют комплекс проблем, которые решаются на основе мультидисциплинарного подхода». Обобщающее заключение его сформулировано следующим образом: «Флора — сложное динамичное явление. Важнейшие теоретические задачи флористики — реконструкция истории формирования флоры, выявление закономерностей и реальных путей её становления и динамики, а также прогноз изменений в будущем. Но чтобы подойти к обсуждению этих проблемы необходимо иметь возможно более полное представление о флоре» (с. 247).

Современное состояние последнего тезиса наглядно отражается в 10-м издании «Флоры...» П.Ф. Маевского (2006). В нём уточнены состав среднерусской флоры, распространение отдельных видов. К концу 2011 г. удалось подготовить новое, 11-е издание, существенно дополненное и переработанное. Этим работам помогает регулярное издание библиографических сводок по флоре Средней России (1998, 2002, 2006, 2011). Следует признать, что для ряда родов (например, *Rosa*, *Crataegus*, *Aster* s.l., *Pilosella*) остаются неразрешимые пока таксономические проблемы.

Анализ изменений в природной флоре Средней России в целом показывает, что изменения видового состава незначительны. Находки новых видов в основном приурочены к окраинным, удалённым районам. «Новации» связаны с таксономическими и номенклатурными изменениями. Тем не менее, прослеживаются два основных направления расселения видов: с юго-востока для степных, часто галофитных видов, а также растений водоемов и с запада — для европейских, преимущественно псаммофитных растений. Велики изменения в адвентивной флоре: обнаруживаются и расселяются новые виды, некоторые меняют степень натурализации.

Таким образом, если флору всей Средней России на видовом уровне можно считать выявленной в достаточно высокой степени, то точное распределение видов изучено явно недостаточно, что наглядно показывает проект «Atlas Florae Eororaeae». Плотность гербарных сборов на единицу площади в Средней России неудовлетворительно низкая и не превы-

шает 5 гербарных листов на км² (Серегин, Щербаков, 2006). Нет современных «Флор» для Брянской, Воронежской, Ивановской, Костромской, Нижегородской, Орловской, Смоленской областей, Чувашии.

Анализ распространения редких видов показал важность полноты выявления их местонахождений и при обсуждении причин редкости необходимость учета антропогенной трансформации ландшафтов, фрагментации местообитаний и способности видов к расселению. В противном случае, «реликтовость» ряда видов оказывается мнимой (Казакова, Тихомиров, 1984).

Современные флористические диссертационные работы, особенно кандидатского уровня, более или менее успешно решают задачу «полного представления о флоре» региона, но в массе своей страдают формальным подходом к анализу флоры. Многочисленные вычисления соотношений разнообразных компонентов флоры едва ли приближают к пониманию специфики флоры изученной территории. Особенно неинформативен он при совместном анализе адвентивной и аборигенной фракции флоры. Вероятно, для разных целей нужно учитывать разный состав флоры — при и сравнении адвентивных растений учитывать все виды, а при сравнении флор в целом — не учитывать недолговечные культурные дичающие виды и эфемерофиты, пользуясь введенным В.Н. Тихомировым понятием «природная флора», понимаемым как аборигенные и возобновляющиеся адвентивные растения. Лишь в последнее время начались работы по изучению статистической достоверности результатов, полученных методами сравнительной флористики.

Стало очевидным, что при анализе флор разного размера необходимы специфические методы анализа. Для локальных флор особенно важна полнота выявления видового состава и локализации отдельных таксонов. Для региональных флор определяющими являются общие вопросы дислокации растений, границы ареалов, центры флористического разнообразия, активность видов при разном геоморфологическом окружении, динамические процессы во флоре.

При изучении флоры чрезвычайно полезными стали цифровые технологии. Средства глобального позиционирования (GPS, ГЛОНАС) вместе с геоинформационными системами потенциально позволяют как автоматизировать ряд технических задач (построение карт ареалов, повторное наблюдение учетных площадей), так и решать ряд «интеллектуальных» задач: выявление корреляции между распределением отдельных видов и геоморфологической структурой местности, создание системы ООПТ на базе представлений об экологических сетях и т.п. Основной проблемой подобных систем является наполнение баз данных корректными данными. К сожалению, программы сплошного сеточного карти-

рования растений крайне ограничены (работы А.П. Серлгина во Владимирской обл.). Заметим, что разработка территориальных схем охраны растительного покрова должна выполняться с учетом общего каркаса природных территорий Средней России, призванных обеспечить обмен генетических потоков по всему набору биотопов. Актуальными остаются работы по программе «Биологической флоры».

Необходим переход формирования списков региональных «красных книг» от метода экспертных оценок к более объективным балльным методикам (Алешенко и др., 1995).

Адвентивные растения представляют собой наиболее динамичную часть флоры. Для московского региона число заносных видов приближается к числу аборигенных. Неконтролируемое расселение адвентивных растений приводит как к ущербу для биоразнообразия, так и к прямым экономическим потерям (как в случае с *Ambrosia artemisiifolia* или *Heraclеum sosnowskyi*). Как и «краснокнижные» виды адвентивные растения требуют постоянного и непрерывного мониторинга. В настоящее время наблюдения за динамикой адвентивных видов носят нерегулярный и в известной степени случайный характер. Необходимо создание национальной системы контроля за инвазионными видами. «Черная книга Средней России» (Виноградова и др., 2010) — лишь первый шаг в этом направлении.

Список литературы

- Алешенко Г.М., Букварёва Е.Н., Щербаков А.В. 1995. Использование экспертных оценок для анализа территории по критериям биоразнообразия // Успехи соврем. биол. Т.115. Вып.6. С.645–654.
- Бекетов А.Н. 1896. География растений: Очерк учения о распространении и распределении растительности на земной поверхности с особым прибавлением о Европейской России. СПб.: Типогр. В. Демакова. 388 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. 2010. Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС. 512 с.
- Казакова М.В., Тихомиров В.Н. 1984. О мнимых реликтах на Среднерусской возвышенности // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.89. Вып.5. С.102–117.
- Конспект флоры Рязанской Мещёры. 1975 / Н.Н. Водолазская, И.А. Губанов, К.В. Киселева, В.С. Новиков, Н.Б. Октябрева, В.Н. Тихомиров; под ред. В.Н. Тихомирова. М.: Лесн. пром-сть. 326 с.
- Флора Липецкой области. 1996 / К.И. Александрова, М.В. Казакова, В.С. Новиков, Н.А. Ржевуская (Вьюкова), В.Н. Тихомиров. М.: Аргус. 376 с.
- Серегин А.П., Щербаков А.В. 2006. Основные гербарные фонды по флоре Средней России // И.М. Калиниченко, В.С. Новиков, А.В. Щербаков. Флора Средней России: Аннотированная библиография. 2-е доп. М.: Т-во науч. изданий КМК. С.60–71.

**РЕКОНСТРУКЦИЯ ДИНАМИКИ
РАСТИТЕЛЬНОСТИ ГОЛОЦЕНА:
ДАЛЬНИЙ ТРАНСПОРТ ПЫЛЬЦЫ И ЕГО
ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ИНТЕРПРЕТАЦИИ СПЕКТРОВ**
М.Б. Носова, Е.Э. Северова, Я.В. Косенко, О.А. Волкова

**RECONSTRUCTION OF HOLOCENE VEGETATION
DYNAMICS: LONG DISTANCE TRANSPORT
AND ITS SIGNIFICANCE FOR INTERPRETATION
OF POLLEN SPECTRA**

M.B. Nosova, E.E. Severova, Ja.V. Kosenko, O.A. Volkova

Спорово-пыльцевые спектры, как современные, так и ископаемые, формируются пыльцой различного происхождения. В зависимости от расстояния до возможного источника эмиссии компоненты спектра подразделяют на локальные, субрегиональные, региональные и дальнезаношенные (Birks, 1981). Первые три категории подлежат качественному и количественному изучению и служат основой для интерпретации спорово-пыльцевых данных. Пыльца из удаленных источников, с одной стороны, достаточно часто встречается и отмечается аналитиками в современных и ископаемых спектрах, с другой — либо остается без внимания, попадая в категорию «неопределенная пыльца», либо создает почву для недостоверных выводов о присутствии соответствующего таксона *in situ*.

Современные работы, посвященные дальнему транспорту пыльцы (long distance transport — LDT) связаны в основном с исследованиями в области аэробологии. Как правило, в таких работах анализируют эпизоды дальнего транспорта экзотической пыльцы или несвоевременного обнаружения типичной для исследуемого региона пыльцы. Использование математического моделирования и анализ архивных метеорологических данных позволяет для каждого эпизода дальнего транспорта реконструировать обратные траектории движения воздушных масс и определить регионы — потенциальные источники дальнезаношенной пыльцы (Makra, Pólfí, 2007; Rousseau et al., 2005; Sofiev, 2000). Интересными примерами изучения явления переноса пыльцы на большие расстояния могут служить и «цветные» осадки: «черный шторм» в Центральной Европе в марте 2007 г. (Jankovska, 2009), «коричневый снег» в январе и «красный дождь» в октябре 1987 г. в Швеции, «желтый снег» в марте 1991 г. в северной Фенноскандии (Hjelmroos, Franzen, 1994), желто-серый снег в апреле 1984 г. во Владивостоке (Верховская, 1988). Несмотря на то, что используемые в аэробологии методы не применимы к фоссильным дан-

ным, анализ аэробиологических спектров показывает, что дальний занос происходит постоянно и характерен для всех климатических зон.

По мнению Hjelmsroos & Franzen (1994), дальний транспорт экзотической пыльцы, вызванный катастрофическими атмосферными событиями, был в голоцене распространенным явлением и, таким образом, является потенциальным источником ошибок при интерпретации голоценовых пыльцевых диаграмм. Регулярность дальнего заноса пыльцы подтверждают и немногочисленные свидетельства отечественных авторов (Давидович, 1978; Мальгина, 1950; Федорова, 1952).

Один из ключевых вопросов при выявлении дальнезаносного компонента в составе фоссильного спектра — определение порогового содержания пыльцы, которое можно уверенно интерпретировать как достоверное присутствие таксона (Lisitsyna et al., 2011; Poska, Pidek, 2010). Эта проблема может быть решена в ходе комплексных исследований, включающих анализ современных пыльцевых спектров, растительности и границ ареалов основных таксонов. Именно такой подход реализуется в рамках Программы мониторинга пыльцы (Hicks et al., 1996).

В рамках Программы мониторинга пыльцы в 2010 г. были изучены спорово-пыльцевые спектры средней полосы Европейской России, отобранные в 6 ключевых точках. Места отбора проб расположены в четырех растительных подзонах, от южной тайги до лесостепи и отражают 6 типов растительности: 1) Псковская обл., заповедник «Полистовский» — южная тайга, смешанные вторичные леса по периферии болотной системы; 2) Тверская обл., биостанция «Чистый лес» — южная тайга, вторичные сосново-березовые леса; 3) Тверская обл., Центрально-Лесной заповедник — южная тайга, малонарушенный массив еловых лесов; 4) Московская обл., Звенигородская биостанция МГУ — зона хвойно-широколиственных лесов; 5) Тульская обл., окрестности Тулы — широколиственные леса в окружении сельхозугодий; 6) Тульская обл., музей-заповедник «Куликово Поле» — лесостепь, сельскохозяйственный регион. Отбор проб проводили при помощи ловушек Таубера (Hicks et al., 1996).

Анализ спектров позволил выделить в их составе 4 основные компонента (рис.):

1. Региональный — характеризующий зональную растительность территории;

2. Локальный — представляющий растительность непосредственного окружения ловушки;

3. Субрегиональный — включающий пыльцу таксонов, произрастающих в регионе, но не характерных для места отбора проб;

4. Дальнезаносный — пыльцевые зерна таксонов, нетипичных для данной растительной зоны.

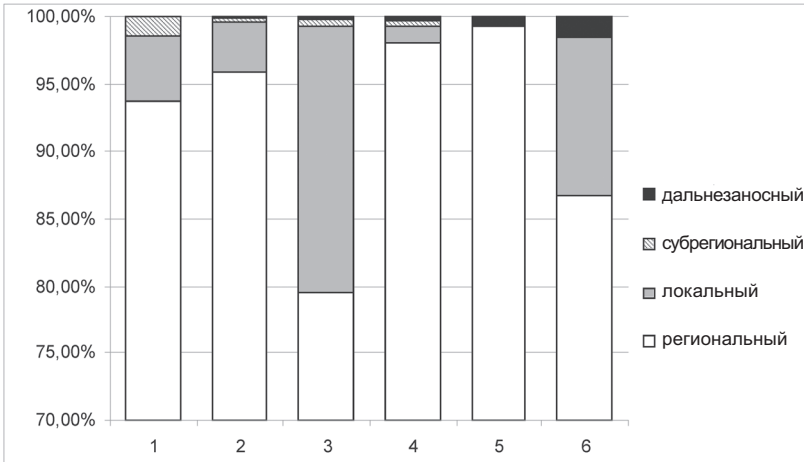


Рисунок. Соотношение между компонентами спорово-пыльцевых спектров.

Во всех спорово-пыльцевых спектрах совокупность пыльцы регионального происхождения превышает 80%. В составе всех спектров преобладает пыльца ветроопыляемых растений, в первую очередь *Betula* и *Pinus*. В лесостепной зоне региональный компонент спектра сформирован пылью *Poaceae* и *Betula*. Участие субрегионального компонента не превышает 1%. В зоне южной тайги и хвойно-широколиственных лесов (точки 1, 2, 3, 4) это, в основном, рудеральные таксоны (*Urtica*, *Chenopodiaceae*, *Artemisia*), на южных территориях относящиеся к региональной группе. На юге (5, 6) к этой же группе мы относим пыльцу *Picea*. Локальный компонент спектра всегда хорошо представлен, на открытых территориях (точки 1, 3, 6) его доля может достигать 20%. В лесной зоне эта часть спектра сформирована главным образом болотными таксонами (*Ericaceae*, *Sheuchzeria* и *Sphagnum*), в лесостепи — пылью энтомофильных видов.

Пыльца дальнезонального происхождения присутствует во всех спектрах. Наиболее часто отмечена пыльца *Ambrosia* (точки 2–6), реже — пыльца *Carpinus* (точки 3, 6) и *Fagus* (точка 6). Западная граница ареала граба проходит примерно по линии Минск – Полтава – Кременчуг – Кишинев (Двораковский, 1949, цит. по: Мальгина, 1950). Бук в настоящее время произрастает на западе Украины, в Крыму и далее на запад и юго-запад (Котов, 1952). Ареал амброзии в последние годы стремительно меняется. Этот карантинный сорняк, характерный для южных регионов, активно продвигается вдоль дорог на север и восток и в настоящее время

отмечен в Белгородской, Воронежской, Курской, Московской, Ивановской, Калужской, Тамбовской, Пензенской обл. (Виноградова и др., 2010).

Обнаруженная нами в составе современных спорово-пыльцевых спектров пыльца дальнезаносного происхождения была выявлена и при анализе ископаемых спектров, отобранных из колонок в точках 3 и 5. В пыльцевых спектрах болотного массива Старосельский мох единичные пыльцевые зерна граба регулярно встречаются (Носова, 2008) в течение всего среднего и позднего голоцена, пыльца *Fagus* была отмечена в голоценовых отложениях Тульской обл. (устное сообщение Е.Ю. Новенко). Пыльца амброзии в голоценовых спектрах не зафиксирована, что согласуется с историей расселения этого сорняка по территории Европы.

Таким образом, пыльца дальнезаносного происхождения характерна для спектров любого генезиса, что необходимо учитывать при анализе и интерпретации фоссильных спектров.

Данное исследование выполнено в рамках проекта РФФИ 11-04-01467а.

Список литературы

- Верховская Н.Б. 1988. Роль дальнего ветрового заноса пыльцы и спор в формировании спорово-пыльцевых спектров // Бот.журн. Т.73. С.62–65.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. 2010. Черная книга флоры Средней России. М.: ГЕОС. 512 с.
- Давидович Т.Д. 1978. Современные спорово-пыльцевые спектры восточного и южного побережья Чукотского полуострова // Палинологические исследования на северо-востоке СССР. Мат-лы I межвед. семинара. Владивосток. С.74–80.
- Котов М.И. 1952. Флора УРСР. Київ: Видавництво АН Української РСР. Т.4. С.118–121.
- Мальгина Е.А. 1950. Опыт сопоставления распространения пыльцы некоторых древесных пород с их ареалами в пределах Европейской части СССР // Тр. ИГ АН СССР. Т.46. Вып.3. С.256–270.
- Носова М.Б. 2008. История лесной растительности Центрально-Лесного государственного заповедника в голоцене (по данным спорово-пыльцевого анализа). Автореф. дис... канд. биол. н. М. 22 с.
- Федорова Р.В. 1952. Количественные закономерности распространения пыльцы древесных пород воздушным путем // Тр. ИГ АН СССР. Т.52. Вып.7. С.91–103.
- Birks H.J.B. 1981. The use of pollen analysis in the reconstruction of past climates // T.M.L.Wigley et al. (eds.). Climate and History. Cambridge. P.111–138.
- Hicks S., Ammann B., Latašova M., Pardoe H., Tinsley H. 1996. European Pollen Monitoring Programme. Project Description and Guidelines. Oulu: Univ. Press. 28 p.

- Hjelmroos M., Franzřin L.G. 1994. Implications of recent long-distance pollen transport events for the interpretation of fossil pollen records in Fennoscandia // Rev. Palaeobot. Palin. Vol.82. P.175–189.
- Jankovska, V. 2009. Long distance pollen transport: examples from past and present times // Proc. 7 Int. Meet. Pollen Monitoring Programme. Thessaloniki. P.18–22.
- Lisitsyna O.V., Giesecke T., Hicks S. 2011. Exploring pollen percentage threshold values as an indication for the regional presence of major European trees // Rev. Palaeobot. Palynol. Vol.166. P. 311–324.
- Makra L., Pálfi S. 2007. Intra-regional and long-range ragweed pollen transport over southern Hungary // Acta Climatol. Chorol. T.40–41. P.69–77.
- Poska A., Pidek I.A. 2010. Pollen dispersal and deposition characteristics of *Abies alba*, *Fagus sylvatica* and *Pinus sylvestris*, Roztocze region (SE Poland) // Veget. Hist. Archaeobot. Vol.19. P.91–101.
- Rousseau D.D., Schevin P., Duzer D., Cambon G., Ferrier J., Jolly D., Poulsen U. 2005. Pollen transport to southern Greenland: new evidences of a late spring long distance transport // Biogeosci. Discuss. Vol.2. P.829–847.
- Sofiev M. 2000. A model for the evaluation of long-term airborne pollution transport at regional and continental scales // Atmospheric Environment. Vol.34. P.2481–2493.

РОЛЬ СОПРЯЖЕННОГО АНАЛИЗА РАЗНЫХ КОМПОНЕНТОВ ФЛОРЫ ВО ФЛОРОГЕНЕТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

А.А. Нотов

ROLE OF INTEGRATED ANALYSIS OF VARIOUS COMPONENT OF FLORA IN FLOROGENETIC RESEARCH

A.A. Notov

Флорогенетические реконструкции предполагают системный анализ флоры как исторически сложившейся динамической природной системы высшего по сравнению с ценозами уровня организации (Юрцев, 1982; Камелин, 1987 и др.). Растительный покров и отдельные фитоценозы, являющиеся основой территориальной совокупности видов, сложно структурированы и включают, кроме сосудистых растений, разные группы споровых организмов. Однако флорогенетический анализ по каждой крупной группе делают, как правило, независимо (Камелин, 1987). Необходимость сопряженного анализа разных компонентов флоры пока еще недостаточно осознана, а возможности такого подхода оценены не в полной мере. Взаимодействие специалистов, изучающих флоры сосудистых растений, мхов, печеночников, водорослей и лишайников, способствовало бы разработке более корректных подходов к выделению географических и генетических элементов флоры, созданию комплексных флорогенетических реконструкций с учетом синэкологических и биологических особенностей каждой группы. Сопряженный анализ разных компонентов флоры во флорогенетических построениях требует развития методологической базы современной биогеографии и предполагает специальные исследования.

Актуально дальнейшее выяснение биогеографической специфики крупных систематических групп и характера ее обусловленности климатическими и ландшафтными особенностями, выявление основных трендов изменения богатства и структуры флор. На примере Восточной Европы и Северной Евразии было показано увеличение общего уровня видового богатства флор сосудистых растений с севера на юг (Малышев, 1992; Морозова, 2008 и др.), а наиболее богатые флоры мхов и лишайников приурочены к приокеаническим и горным районам (Ignatov, 1993, 2001; Урбанавичюс, 2001 и др.). Отмеченные различия обусловлены разной соотносительной ролью температурного фактора и водного режима в пространственном распределении биоразнообразия пойкилогидрических мохообразных и лишайников и гомойогидрических сосу-

дистых растений. Эти особенности определяют разнонаправленность основных зональных трендов изменения видового богатства флор сосудистых растений, мхов и лишайников (Ignatov, 2001; Нотов, 2009). Разнообразие мхов и лишайников на равнинах в средних широтах уменьшается вдоль градиента океаничность – континентальность. Долготные тренды у них выражены более четко, чем широтные. Встречаемость многих мхов и лишайников в большей степени зависит от наличия характерных субстратов, микроиш, геоморфологических элементов, в меньшей степени — от распространения определенных фитоценозов, зональных или секторальных особенностей климата. Это обуславливает более значительную по сравнению с сосудистыми растениями макромозаичность показателей видового богатства флор в соответствии с геоморфологической структурой территории (Нотов и др., 2004; Нотов, 2009). Дальнейший сопряженный анализ специфики флорогенеза основных компонентов флоры важен для разработки подходов к выделению географических и флорогенетических элементов в разных систематических группах и решения проблемы флористического районирования (Урбанавичюс, 2001; Пчелкин, 1991; Љьскинг, 2002 и др.). Учет биогеографических и синэкологических особенностей споровых растений сделает флорогенетические гипотезы более полными и обоснованными, позволит создать синтетическую флористическую систему Земного шара.

Синэкологические особенности компонентов флоры, принимавших участие в филоценогенезе, обусловили выявляемые в структуре современной биоты различия в относительной роли групп споровых организмов и сосудистых растений вдоль широтных и долготных градиентов. Их характеризуют с помощью лишайникового коэффициента (соотношение числа видов лишайников и сосудистых растений), показателя соотношения числа видов грибов и сосудистых растений, других индексов (Урбанавичюс, 2009 и др.). Соотносительная роль групп особенно контрастно менялась в экстремальных для жизни сосудистых растений регионах. Например, в арктической биоте прослежено изменение структуры флор сосудистых и споровых растений и их относительного долевого участия вдоль широтного градиента, сопряженное с перераспределением видов в ландшафтном профиле и изменением их активности в климатическом градиенте, вдоль которого перестраивалась таксономическая, географическая и биоморфологическая структура флоры и ее компонентов (Матвеева, 1998).

Синэкологическая специфика основных таксонов оказывала существенное влияние на состав и характер взаимодействия флорогенетических миграционных потоков, определила особенности современной биогеографической структуры компонентов флоры. На примере Верхневол-

жья показано, что в составе сосудистых растений (в меньшей степени для мхов) во флорах более южных районов возрастает доля степных и аридных элементов (Нотов и др., 2010), а у лишайников это тенденция проявляется слабо. «Северная» фракция у мхов и лишайников более многочисленна, чем у сосудистых растений и в южных районах представлена более полно. При сопоставимом относительном доленом участии «северных» фракций у мхов и лишайников сильно отличается эколого-фитоценотический состав этих групп. У мхов преобладают болотные, в меньшей степени распространены петрофитно-ключевые виды, а у лишайников доминируют эпилиты во флоре Верхневолжья. Выявлены значительные различия и при анализе фракции, характеризующей монтанную связь. У сосудистых растений отмечены только единичные представители этой группы (Нотов и др., 2010). Во флорах мхов и лишайников она объединяет от 7,6 до 14,2% видов. Мхи этой фракции представляют петрофитную, петрофитно-лесную, петрофитно-ключевую группы. Монтанная лишайники — преимущественно типичные петрофиты. В Тверской области 60% лишайников связано с гранитами, 35% — с известняками, среди мхов 64% эпилитов встречается на карбонатных породах, 20% — на гранитах. Сходное распределение эпилитов выявлено в Средней и Северо-Западной России в целом.

Характер локализации в Верхневолжье наиболее богатых эпилитными видами брио- и лишайнофлор отражает специфику ландшафтогенеза и флорогенетических миграционных потоков. Максимальное число эпилитных лишайников отмечено на Валдайской возвышенности, на территорию которой в период последнего оледенения ледником были принесены россыпи гранитных валунов вместе с характерным арктомонтаным компонентом лишайнофлоры. Наиболее разнообразны эпилитные мхи в Ржевско-Старицком Поволжье, где сформировались самые крупные долинские комплексы, урочища с обнажениями карбонатных пород и некоторыми аридными элементами бриофлоры (Нотов и др., 2010). Достаточно высокая доля степных и лесостепных сосудистых растений во флоре этой территории свидетельствует о значительной роли раннеголоценовых миграций представителей степного флороценотического комплекса. У мхов и лишайников миграционные потоки из южных районов имели меньший относительный объем.

Таким образом, определенная структура миграционных комплексов и формирующейся флоры развивается в соответствии с синэкологической и биологической спецификой крупных систематических групп. Эта специфика в конечном итоге определяет разнонаправленные модусы изменения основных характеристик и параметров флоры в целом и отдельных ее компонентов. В процессах трансформации биоты флора выступа-

ет как блочная система. Сопряженный анализ разных ее компонентов позволяет более полно реализовать системный подход в изучении флорогенеза.

Список литературы

- Камелин Р.В. 1987. Процесс эволюции растений в природе и некоторые проблемы флористики // Теоретические и методические проблемы современной флористики: Мат-лы 2 раб. совещ. по сравнительной флористике. Л.: Наука. С.36–42.
- Малышев Л.И. 1992. Биологическое разнообразие в пространственной перспективе // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб. С.41–52.
- Матвеева Н.В. 1998. Зональность в растительном покрове Арктики. СПб. 220 с.
- Морозова О.В. 2008. Таксономическое богатство флоры Восточной Европы: факторы пространственной дифференциации. М.: Наука. 328 с.
- Нотов А.А. 2009. О проблеме сопряженного биогеографического анализа разных компонентов биоты // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. Вып.14. № 18. С.195–220.
- Нотов А.А., Нотов В.А., Павлов А.В. 2010. Ботанико-географическая специфика флоры природных комплексов Верхневолжья с обнажениями карбонатных пород // Окская флора: Мат-лы Всерос. школы-семинара по сравнительной флористике. Рязань. Ч.1. С.173–182.
- Нотов А.А., Спирина У.Н., Колосова Л.В. 2004. О некоторых результатах сопряженного анализа флор мхов и сосудистых растений в южнотаежных и подтаежных районах Русской равнины // Развитие сравнительной флористики в России: вклад школы А.И. Толмачева: Мат-лы VI раб. совещ. по сравнительной флористике. Сыктывкар. С.131–141.
- Пчелкин А.В. 1991. Использование принципа сопряженности флоры сосудистых растений и лишайников для флористического районирования // Проблемы экологического мониторинга экосистем. Л. Т.13. С.176–188.
- Урбанавичюс Г.П. 2001. Как определить географический элемент лишайников // Тр. I Рос. лишенол. шк. Петрозаводск. С.223–237.
- Урбанавичюс Г.П. 2009. Лишайниковый коэффициент и его значение в региональных лишенофлористических исследованиях // Новости сист. низш. раст. М.: Т-во научн. изданий КМК. Т.43. С.246–260.
- Юрцев Б.А. 1982. Флора как природная система // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.87. № 4. С.3–22.
- Ignatov M.S. 1993. Moss diversity patterns on the territory of the former USSR // *Arctoa*. Vol.2. P.13–47.
- Ignatov M.S. 2001. Moss diversity in the Western and Northern Palearctic // *Arctoa*. Vol.10. P.219–236.
- Lücking R. 2003. Takhtadjan's floristic regions and foliicolous lichen biogeography: a compatibility analysis // *Lichenologist*. Vol.35. No.1. P.33–54.

**СТРУКТУРНОЕ РАЗНООБРАЗИЕ
ПЕРФОРАЦИОННЫХ ПЛАСТИНОК ARALIACEAE:
ПОПЫТКА БИОГЕОГРАФИЧЕСКОЙ
ИНТЕРПРЕТАЦИИ**

А.А. Оскольский

**DIVERSITY OF THE PERFORATION PLATE STRUCTURE
IN ARALIACEAE: AN ATTEMPT OF BIOGEOGRAPHIC
INTERPRETATION**

A.A. Oskolski

Распределение морфологических признаков организмов в пространстве редко становится предметом интереса биогеографов. Вместе с тем привлечение данных исторической биогеографии помогает объяснить возможные причины наблюдаемых географических паттернов структурного разнообразия, а также уточнить пути эволюции таксонов. Этот подход оказался очень полезен, в частности, для интерпретации данных по структуре древесины представителей семейства Araliaceae.

Анализ большого массива данных по строению древесины Araliaceae (245 образцов, относящихся к 178 видам из 37 родов) обнаружил статистически достоверную сопряженность изменений ряда признаков (густота просветов сосудов, диаметр сосудов, число сосудов в группе, длина члеников сосудов, число перекладин на лестничных перфорационных пластинках, доля простых перфорационных пластинок, число лучей на 1 мм, гетерогенность лучей) с географической широтой. Наибольший интерес представляет тенденция к возрастанию доли простых перфораций в древесине по мере увеличения широты вплоть до полного исчезновения лестничных перфорационных пластинок в высоких широтах. Дело в том, что для других таксонов и целых флор обычно характерна обратная тенденция (Lens et al., 2004; Jansen et al., 2004; Wheeler & Baas, 2007) или же отсутствие связи этого признака с широтой (Van der Oever et al., 1981).

Более детальный анализ географического распространения и филогенетических связей видов с разными типами перфорационных пластинок, относящимся к различным монофилетическим группам в пределах Araliaceae, позволил выявить следующие паттерны распределения этого признака:

(1). У таких монофилетических групп, как азиатские *Schefflera*+*Heteropanax*+*Tetrapanax*, типовая секция *Schefflera*, *Meryta*, *Cussonia* + *Seemannaralia*, одна из сестринских субклад представлена многочисленны-

ми тропическими видами, имеющими преимущественно лестничные перфорационные пластинки, другая же содержит лишь 1–2 вида, распространенных вне или на краю основного ареала группы и характеризующихся простыми перфорационными пластинками. Во всех этих случаях, по-видимому, наличие лестничных перфорационных пластинок следует рассматривать как анцестральное, а их утрату — как производное состояние. Тогда виды первой клады могут трактоваться как относительно молодые и малоспециализированные таксоны, возникшие в зоне активной диверсификации групп, немногочисленные же виды второй субклады — как «оттесненные реликты» с длительной эволюционной историей, сопряженной с освоением новых зон обитания.

(2). У *Polyscias s.lato* представители одной сестринской субклады (около 50 видов) имеют лестничные перфорационные пластинки и распространены в центре обширного ареала группы (Австралия, Малазия); другая субклада (около 100 видов) объединяет несколько подгрупп, имеющих простые перфорационные пластинки и распространенных по преимуществу по периферии ареала группы (Африка, Мадагаскар, Гавайи). Данный паттерн подобен предыдущему (1), отличаясь от него наличием нескольких центров видообразования далеко за пределами исходного очага диверсификации группы (вероятно, в Австралии (Nicolas & Plunkett, личн. сообщ.)).

(3). У *Dendropanax* одна из двух сестринских субклад (около 40 видов) представлена от тропиков до умеренной зоны Восточной Азии и характеризуется преимущественно простыми перфорационными пластинками, другая — примерно 50 видами, распространенными в тропиках Центральной и Южной Америки и имеющими лестничные перфорационные пластинки. По-видимому, эта группа проникла в Новый Свет из Старого (Li & Wen, in press), так что почти полное отсутствие лестничных перфорационных пластинок у азиатских видов могло бы рассматриваться как анцестральное состояние для нее. Для более надежной трактовки этого паттерна, однако, необходимы данные по структуре древесины у представителей небольших групп (*Merrillioanax*, *Dendropanax hainanensis*), базальных по отношению к двум основным субкладам в составе *Dendropanax*. Такими данными мы пока не располагаем.

Итак, утрата лестничных перфорационных пластинок в рассмотренных случаях (паттерны 1 и 2) имеет место в субкладах, расселившихся за пределы предполагаемой исходной области формирования группы. Важно отметить, что речь идет не только о таксонах, проникающих из тропической в умеренную зону, но и о группах, осваивающих новые области в тропиках. Таким образом, переходы от лестничных к простым перфорационным пластинкам не удастся связать с современными условиями их обитания соответствующих таксонов.

По-видимому, строение перфорационных пластинок не имеет существенного адаптивного значения для деревьев влажных тропиков: у представителей тропических аралиевых встречаются оба типа этих структур. В условиях же сезонного умеренного климата лестничные перфорационные пластинки предотвращают распространение по сосудам пузырьков газа, образующихся при весеннем таянии воды (Zimmermann, 1983; Baas et al. 2004). Эта задача, однако, может успешно решаться и при наличии простых перфораций – например путем формирования сосудистых трахеид и кольцесосудистости (Huber, 1935; Ellmore & Ewers, 1986). Отсутствие же лестничных перфорационных пластинок характерно для регионов со средиземноморским и более засушливым климатом, то есть для местообитаний, предъявляющих наиболее жесткие требования к эффективности водопроведения (Baas & Schweingruber, 1987; Wheeler & Baas, 1991; Alves & Angyalossy-Alfonso, 2000).

Семейство *Araliaceae* формировалось в Южном полушарии (главным образом — в Австралии), и расхождение основных его клад датируется эоценом (Nicolas & Plunkett, личн. сообщ.) — эпохой, в конце которой произошло резкое похолодание и аридизация климата (напр. Dupont-Nivet et al, 2007). Исходя из этого можно предположить, что утрата лестничных перфорационных пластинок в отдельных группах аралиевых сопряжена с освоением засушливых местообитаний, имевших место при их расселении в позднем эоцене и миоцене. Этим сценарием можно объяснить и тенденцию к исчезновению лестничных перфорационных пластинок в высоких широтах, обнаруженную нами у аралиевых. По-видимому, современные виды *Araliaceae*, населяющие умеренную зону Северного полушария, унаследовали тип перфорационных пластинок от своих предков, которые смогли выжить в аридных условиях.

Обратная тенденция (увеличение доли лестничных перфорационных пластинок в высоких широтах) отмечена у подсем. *Vaccinoideae* (*Ericaceae*) (Lens et al., 2004). Диверсификация этого таксона, однако, проходила в Северной Америке, откуда он расселялся на восток и на юг (Kron & Luteyn, 2005). При этом предки современных *Vaccinoideae* могли утрачивать лестничные перфорационные пластинки, подобно тому, как это происходило у *Araliaceae* при продвижении на север.

Мы предполагаем, таким образом, что широтные тенденции и иные географические паттерны структурного разнообразия перфорационных пластинок сосудов (и, вероятно, ряда других признаков древесины) в значительной мере обусловлены историческими особенностями диверсификации и расселения соответствующих таксонов. Для проверки этого предположения необходим детальный анализ ксилотомических данных по другим группам растений в сопоставлении с реконструкциями их эволюционной истории.

Список литературы

- Alves E.S., Angyalossy-Alfonso V. 2000. Ecological trends in the wood anatomy of some Brazilian species. 1. Growth rings and vessels // IAWA J. Vol.21. No.1. P.3–30.
- Baas P., Ewers F.W., Davis S.D., Wheeler E.A. 2004. Evolution of xylem physiology // A.R. Hemsley, I. Poole (eds.). The evolution of plant physiology. Amsterdam. P.273–295.
- Baas P., Schweingruber F.H. 1987. Ecological trends in the wood anatomy of trees, shrubs and climbers from Europe // IAWA Bull. n.s. Vol.8. P.245–274.
- Dupont-Nivet G., Krijgsman W., Langereis C.G., Abels H.A., Dai S., Fang X. 2007. Tibetan plateau aridification linked to global cooling at the Eocene–Oligocene transition // Nature. Vol.445. P.635–638.
- Ellmore G.S., Ewers F.W. 1986. Fluid flow in the outermost xylem increment of a ring-porous tree, *Ulmus americana* // Amer. J. Bot. Vol.73. P.1771–1774.
- Huber B. 1935. Die physiologische Bedeutung der Ring- und Zerstreiporigkeit // Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd.53. S.711–719.
- Jansen S., Baas P., Gasson P., Lens F., E. Smets. 2004. Variation in xylem structure from tropics to tundra: evidence from vestured pits // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V.101. P.8833–8837.
- Kron K.A., Luteyn J.L. 2005. Origins and biogeographic patterns in Ericaceae: new insights from recent phylogenetic analyses // I. Friis, H. Balslev (eds.). Plant Diversity and complexity patterns: local, regional, and global dimensions. Copenhagen. P.479–500.
- Lens F., Luteyn J.L., Smets E., Jansen S. 2004. Ecological trends in wood anatomy of Vaccinioideae (Ericaceae s.l.) // Flora. Vol.199. P.309–319.
- Li R., Wen J. (in press). Phylogeny and biogeography of *Dendropanax* (Araliaceae), an amphi-Pacific disjunct genus between tropical/subtropical Asia and the Neotropics // Systematic Botany.
- Van der Oever L., Baas P., Zandee M. 1981. Comparative wood anatomy of *Symplocos* and latitude and altitude of provenance // IAWA Bull. n.s. Vol.2. P.3–24.
- Wheeler E.A., Baas P. 1991. A survey of the fossil record for dicotyledonous wood and its significance for evolutionary and ecological wood anatomy // IAWA Bull. n.s. Vol.12. P. 271–332.
- Wheeler E.A., Baas P., Rodgers S. 2007. Variations in dicot wood anatomy. A global analysis // IAWA J. Vol.28. P.229–258.
- Zimmermann M.H. 1983. Xylem structure and the ascent of sap. Berlin: Springer. 143 p.

**ФИЛОГЕОГРАФИЯ ГЛУБОКОВОДНЫХ
МОРСКИХ ЕЖЕЙ ОТРЯДА HOLASTEROIDA
Н.Б. Петров, И.П. Владыченская, А.Н. Миронов**

**PHYLOGEOGRAPHY OF THE DEEP SEA ECHINOIDS
OF THE ORDER HOLASTEROIDA
N.B. Petrov, I.P. Vladychenskaya, A.N. Mironov**

Мнения о биогеографической истории глубоководной фауны океана противоречивы. Существуют разные точки зрения о времени и месте проникновения современных таксонов в океанические глубины, возможности длительной самостоятельной эволюции таксонов в абиссальной зоне, глубоководных центрах видообразования и путях расселения. В настоящее время активно обсуждается гипотеза о том, что абиссальные популяции многих видов существуют длительное время за счет постоянного притока личинок из батииали. Согласно этой гипотезе, абиссальность предоставляет более ограниченные возможности для эволюции, чем батиаальность, и видовое разнообразие в абиссали сохраняется благодаря «поддержке» из батиаали (Rex et al., 2005).

Ранее опубликованные сведения об эволюции и биогеографической истории морских ежей отряда Holasteroidea (Миронов, 1975, 1980; Mironov, 2008) не согласуются с изложенной выше гипотезой. Эти сведения были получены в основном с помощью сравнительно-морфологического анализа. В настоящей работе для реконструкции биогеографической истории группы использованы результаты филогенетического анализа, основанного на сравнении фрагментов нуклеотидных последовательностей митохондриальных генов 16S рРНК и цитохромоксидазы (COI) 14 видов, представляющих 10 родов холастероид. Ниже (рис.) показано филогенетическое дерево объединенных нуклеотидных последовательностей 16S рРНК и COI, представляющее консенсус деревьев, построенных методами максимальной экономии и максимального правдоподобия с использованием пакета филогенетических программ MEGA (Tamura et al., 2011), а также с помощью Байесова анализа с использованием программы MrBayes (Huelsenbeck, Ronquist, 2001). Числа на внутренних ветвях дерева показывают статистическую поддержку группировок, полученную тремя методами. На дереве можно выделить две статистически хорошо поддерживаемые группы, соответствующие более полно представленным в анализе семействам Pourtalesiidae и Urechinidae, а также три линии, соответствующие трем остальным семействам холастероид: Plexechinidae, Camarechinidae и Stegasteridae.

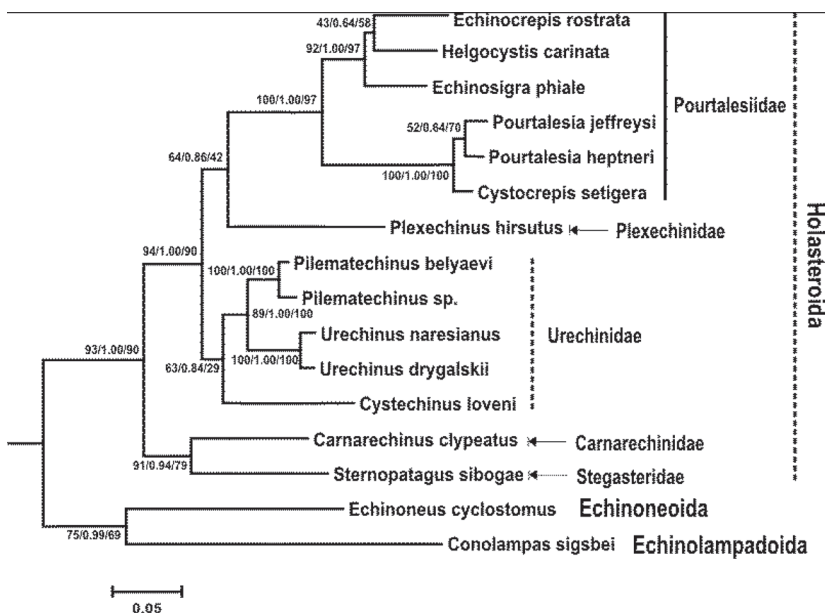


Рисунок. Филогенетическое дерево объединенных нуклеотидных последовательностей 16S рРНК и COI морских ежей отряда Holasteroidea с двумя представителями близких отрядов Echinoneoidea и Echinolampadoidea в качестве внешней группы.

Сопоставление данных по молекулярной филогении и географическому распространению видов и родов позволяет сделать выводы по биогеографической истории группы, поддерживающие ранее предложенный сценарий видообразования и расселения холастероид по следующим позициям.

1. Наиболее примитивные представители современной фауны холастероид обитают в низких широтах Индо-Вест Пацифики и проникли из мелководья только до батиальных глубин (менее 2000 м). На филогенетическом дереве род *Sternopatagus*, обитающий в батиали Индо-Вест Пацифики, действительно занимает положение в основании группы холастероид.

2. Морфологическая эволюция в наиболее крупных семействах современных холастероид, Pourtalesiidae и Urechinidae, характеризуется развитием адаптаций к зарыванию в тонкий ил и питанию в его толще. Наиболее специализированные к зарыванию таксоны одновременно являются наиболее эволюционно продвинутыми. В целом результаты молекулярно-филогенетического анализа подтверждают это положение,

однако следует отметить также и два несоответствия. Так, в одной из двух линий *Pourtalesiidae* морфологически более специализированный род *Echinisigra* на филогенетическом дереве выглядит эволюционно менее продвинутым, чем слабо специализированный род *Echinocrepis*. Аналогичным образом в линии *Urechinidae* род *Pilematechinus* представляется морфологически несколько менее специализированным, чем *Cystechinus*, но на филогенетическом дереве выглядит более продвинутым. Мы предполагаем, что эти несоответствия являются результатом недостатка таксономической выборки, и ее расширение с включением в молекулярно-филогенетический анализ других видов может изменить взаиморасположение этих пар видов на филогенетическом дереве.

3. В процессе эволюции семейство *Pourtalesiidae* рано разделилось на три независимые ветви. Наличие двух эволюционных линий, *Echinocrepis* – *Helgocystis* – *Echinisigra* и *Cystocrepis* – *Pourtalesia*, подтверждается молекулярно-генетическим анализом. Представителей третьей группы в нашем распоряжении не было.

4. Параллельная эволюция в семействе *Pourtalesiidae* привела к появлению внешне слабо отличимых друг от друга высокоспециализированных форм (*Echinisigra* и *Pourtalesia* с наиболее удлиненным панцирем) и расселению в абиссали по одному и тому же сценарию. Семейство сформировалось в океанических глубинах Антарктики, где в настоящее время представлено 8 из 10 родов. Наименее специализированные роды (*Cystocrepis*, *Echinocrepis*) расселялись на север только вдоль восточных континентальных склонов Тихого океана до его северной части. Специализированные роды *Pourtalesia* и *Echinisigra* расселились в абиссали всего мирового океана; в котловины Северного Ледовитого океана проник только род *Pourtalesia*. Результаты генетического анализа соответствуют этому сценарию за исключением положения на дереве *Echinocrepis* и *Echinisigra* относительно друг друга.

5. Морские ежи семейства *Urechinidae* расселялись по такому же сценарию, как и *Pourtalesiidae*. Результаты генетического анализа соответствуют этому сценарию. Некоторое несоответствие наших представлений положению на дереве *Pilematechinus* и *Cystechinus* относительно друг друга не нарушает рассматриваемый сценарий. Оба рода являются слабо специализированными и имеют одинаковый ареал, включающий в себя Антарктику, восточную и северную части Тихого океана. Род *Urechinus* занимает в семействе продвинутое положение. Соответственно он имеет широкое распространение, от Антарктики до северных частей Тихого и Атлантического океанов.

6. На примере эволюционной линии *Cystocrepis* – *Pourtalesia* генетический анализ подтверждает предположение о подъеме абиссальной фа-

уны в батииаль. *Cystocrepis*, лежащий у основания этой линии, не встречен на глубинах менее 2000 м. *Pourtalesia jeffreysi* — продвинутый вид и поднимается до глубины 200 м.

Таким образом, глубоководные морские ежи отряда Holasteroidea претерпели в океанических глубинах длительную эволюции, приведшую к образованию новых адаптаций и интенсивному видообразованию. Самые крупные по числу видов семейства Pourtalesiidae и Urechinidae расселялись преимущественно в абиссальной зоне. Наиболее специализированные роды проникли во все глубоководные котловины Мирового океана, а также расселялись вверх, из абиссали в батииальную зону.

Список литературы

- Миронов А.Н. 1975. Образ жизни пурталезиидных морских ежей (Echinoidea: Pourtalesiidae) // Тр. Ин-та океанол. АН СССР. Т.103. С.281–288.
- Миронов А.Н. 1982. Роль Антарктики в формировании глубоководной донной фауны Мирового океана // Океанология. Т.22. № 3. С.486–491.
- Huelsenbeck J.P., Ronquist F. 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees // Bioinformatics. Vol.17. No.8. P.1572–1574.
- Mironov A.N. 2008. Pourtalesiid sea urchins (Echinodermata: Echinoidea) of the northern Mid-Atlantic Ridge // Marine Biology Research. Vol.4. No.1–2. P.3–24.
- Rex M.A., McClain C.R., Johnson N.A., Etter R.J., Allen J.A., Bouchet P., Warén A. 2005. A source-link hypothesis for abyssal biodiversity // The American Naturalist. Vol.165. No.2. P.163–178.
- Tamura K., Peterson D., Peterson N., Stecher G., Nei M., and Kumar S. 2011. MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods // Molecular Biology and Evolution. Vol.28. No.10. P.2731–2739.

**ПАЛЕОБИОГЕОГРАФИЯ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ
В ПОЗДНЕМ МЕЛУ (НА ОСНОВАНИИ
РАСПРОСТРАНЕНИЯ ФОРАМИНИФЕР)**

В.М. Подобина

**THE LATE CRETACEOUS PALEOBIOGEOGRAPHY
OF WESTERN SIBERIA (ON THE BASE
OF FORAMINIFERS AREAS)**

V.M. Podobina

Палеобиогеографическое районирование поздне меловых бассейнов Западной Сибири проведено на основе анализа комплексов бентосных фораминифер. В сеномане–сантоне они представлены преимущественно агглютинированными, кварцево-кремнистыми формами и отнесены к первой группе фораминифер (трансгрессия с севера). В кампане–маастрихте по преобладанию секреторных и секреторно-агглютинированных известковых форм установлена вторая группа фауны (трансгрессия с юга). Такое резкое различие в систематическом составе фораминифер определяет положение Западно-Сибирской провинции сначала в составе Арктической (сеноман–сантон), а затем Бореально-Атлантической (кампан–маастрихт) области.

При выделении районов в пределах Западно-Сибирской провинции на протяжении отдельных веков позднего мела автор учитывала ареалы различных видов и структуру комплексов фораминифер. Среди видов каждого комплекса устанавливались как локальные, так и широко распространенные формы. Соотношение последних при учете их количественного содержания послужило основой при выделении отдельных районов. Бентосные фораминиферы тесно взаимосвязаны с фациями, поэтому границы выделяемых районов часто совпадают с границами фаций на палеогеографических схемах, построенных для турона, коньяка – сантона – кампана и маастрихта (Гольберт и др., 2000; Маринов и др., 2008). Схемы дополнены сведениями по палеогеографии Западной Сибири в отдельные века позднего мела, приводимые ранее автором (Подобина, 2000, 2009; Podobina, 1995).

Палеобиогеографическое районирование Западно-Сибирской провинции проведено наиболее детально для тех подъярусов, времени которых соответствует максимальное распространение трансгрессии и комплексов фораминифер. Начало туронского этапа осадконакопления отмечено развитием обширной трансгрессии, распространившейся на территорию Западной Сибири с севера. В раннетуронское время трансгрессия моря

заняла почти всю Западную Сибирь, протягиваясь от восточного склона Урала на западе до Напаса на востоке, на юге — до Павлодара. Глубина раннетуронского бассейна, судя по литологическим особенностям пород и включаемой микрофауне, была в среднем небольшой и не выходила за пределы глубин, свойственных современному шельфу. Однако в пределах данного бассейна можно выделить относительно глубоководные, мелководные и прибрежно-морские фации. Более глубоководные фации охватывают центральную часть провинции, включая районы Омска, Тюмени, Тары, Увата, Сургута, Нового Васюгана, и соответствуют области наиболее устойчивого ее прогибания. В литологическом отношении это довольно однообразные темно-серые, серые глины и аргиллиты нижней части кузнецовской свиты одноименного горизонта с редкими прослоями алевролитов и песков.

В породах раннего турона установлено богатое сообщество фораминифер с *Gaudryinopsis angustus*, основу которого составляют виды, широко распространенные не только в глубоководных, но и в окраинных мелководных и прибрежно-морских фациях. Небольшое видовое разнообразие, почти полное отсутствие известковых форм при значительном скоплении особей вида-индекса, гаплофрагмиидей и трохаммин в центральном районе бассейна указывают на некоторое отклонение от нормальной солености, преобладание восстановительной среды обитания и недостаточно благоприятный кислородный режим. В комплексе встречаются относительно небольшие, мелкозернистые, сероцветные раковины удовлетворительной сохранности, зачастую заполненные пиритом. Распространение раннетуронского комплекса подобного видового состава и облика определяет положение центрального района Западно-Сибирской провинции. В северном районе провинции (бассейны рек Пур и Таз, Обская губа) вид-индекс *Gaudryinopsis angustus* Podobina встречен в меньших количествах (до 30 экз. и менее), увеличивается содержание отдельных представителей гаплофрагмиидей, псевдоклаулин, появляются известковые формы родов *Gavelinella*, *Neobulimina* и др. Вмещающие породы кузнецовского горизонта более опесчанены и включают указанный своеобразный годриинописовый комплекс, который дает возможность наметить положение северного района провинции. Граница центрального и восточного районов почти совпадает с контуром, отделяющим границы относительно глубоководных и мелководных фаций; на юге граница центрального района — несколько южнее Транссибирской железнодорожной магистрали; на западе граница более условна, т.к. годриинописовый комплекс в Зауралье мало изменяется по систематическому составу. В целом окраинные (приконтинентальные) районы отличаются присутствием характерных известковых форм, изменением облика агглютинированных

раковин (увеличением их грубозернистости), уменьшением количественного содержания вида-индекса и других характерных видов комплекса.

К позднему турону намечается начало регрессивной фазы, повлекшей за собой некоторое обмеление заметно сократившегося западносибирского бассейна. В центральном районе относительно глубоководным фациям соответствуют более алевроитовые глины верхов кузнецовской свиты с преобладанием в комплексе *Pseudoclavulina hastata* и представителей родов *Haplophragmoides*, *Ammoscalaria*, *Trochammina*. Стенка большинства форм светлоокрашенная, грубозернистая, вследствие чего целостность некоторых раковин нарушена. Подобный состав и облик раковин обычно присущ более мелководному бассейну с довольно холодной температурой вод, несколько благоприятным кислородным режимом по сравнению с раннетуронским временем.

Сообщества позднеуронских фораминифер окраинных районов также включают единичные известковые формы, имеющие узколокальные или приконтинентальные ареалы. Последние недостаточно четко определены из-за существенного обмеления окраинных районов бассейна в позднеуронское время. В восточном районе в более мелководный бассейн (р. Парабель, п. Каргасок) поступало большое количество терригенного материала, что препятствовало жизнедеятельности придонных форм. Поэтому в серых алевролитах и песках начавшей формироваться в это время ипатовской свиты одноименного горизонта встречены единичные фораминиферы туронского облика. И только севернее, в районе Амбаров, Назино, в более глинистых разностях пород верхов кузнецовской или ипатовской свиты известен позднеуронский комплекс фораминифер *Pseudoclavulina hastata*, *Cibicides westsibiricus*. Из-за ограниченного распространения микрофауны восточный район в позднеуронское время выражен неотчетливо.

Прибрежно-морские фации позднего турона восточного склона Урала, по данным Ф.В. Киприяновой (1961), представлены песчано-алевролитовыми породами кузнецовской свиты. К ним приурочены грубозернистые агглютинирующие фораминиферы весьма обедненного видового состава с преобладанием реофаксов и гаплофрагмиидей. Фауна подобного типа характеризует мелководную, возможно прибрежную обстановку позднеуронского, а возможно и раннеконьякского бассейна и определяет положение западного района провинции (Podobina, 1995).

Фораминиферы на юге провинции обеднены по количественному и систематическому составу, поэтому южный район в позднеуронское время намечается менее четко.

Окраинные районы как для раннего турона, так и для других веков (коньяк–сантон) установлены по странам света (северный, западный,

восточный, южный). В основу выделения районов положено изменение систематического состава, а также структуры комплексов фораминифер.

В раннем сантоне наблюдается значительная трансгрессия с севера. Почти на всей территории распространены в это время агглютинированные кварцево-кремнистые фораминиферы. На юго-восток Западной Сибири проникли секреторные известковые формы из Казахской провинции (Подобина, 2009).

Подобное районирование проведено и для раннего маастрихта, фораминиферы которого, как и кампанские, относятся ко второй группе — известковые секреторные формы (южное направление трансгрессии).

Большое сходство сеноман–туронских комплексов фораминифер Западной Сибири, Канады и Северной Аляски указывает на существование в начале позднего мела неглубокого эпиконтинентального бассейна на месте современного Северного Ледовитого океана. В коньяке–сантоне наблюдается начало разобщения бассейнов Западной Сибири и Канады, в связи с чем комплексы фораминифер уже значительно отличаются родовым составом и наличием многих эндемичных видов. В противоположность Канадскому бассейну, находившемуся под влиянием южных морей (пролив Seaway), в Западной Сибири связь с южными бассейнами была непостоянной, и поэтому здесь коньяк–сантонские комплексы фораминифер довольно своеобразны.

Список литературы

- Гольберг А.В., Маркова Л.Г., Полякова И.Д., Сакс В.Н., Тесленко Ю.В. 1968. Палеоландшафты Западной Сибири в юре, мелу и палеогене. М.: Наука. 152 с.
- Киприянова Ф.В. 1961. Стратиграфия морских меловых отложений восточного склона Среднего Урала в свете изучения фораминифер // Тр. Горно-геол. ин-та УФ АН СССР. Вып.61. С.11–48.
- Маринов В.А., Амон Э.О., Игольников А.Е., Урман О.С. 2008. Основные черты палеогеографии Западно-Сибирского морского бассейна в сеноне // Литосфера. № 5. С.3–14.
- Подобина В.М. 2000. Фораминиферы и биостратиграфия верхнего мела Западной Сибири. Томск: Изд-во НТЛ. 388 с.
- Подобина В.М. 2009. Фораминиферы, биостратиграфия верхнего мела и палеогена Западной Сибири. Томск: Томск. гос. ун-т. 432 с.
- Podobina V.M. 1995. Paleozoogeographic regionalization of Northern Hemisphere Late Cretaceous Basins based on Foraminifera // M.A. Kaminski, S. Geroch and M.A. Gasinski (eds.). Proceedings of the IV International Workshop on Agglutinated Foraminifera (Krakow Poland, 1993). Grzybowski Foundation Special Publication. P.239–247.

ПАЛЕОБИОГЕОГРАФИЯ ПЛЕЙСТОЦЕНА: ФОРМИРОВАНИЕ СОВРЕМЕННОГО МИРА

А.Г. Пономаренко

PALAEOGEOGRAPHY OF PLEISTOCENE: ARISING OF RECENT WORLD

A.G. Ponomarenko

Формирование современного мира началось более 30 миллионов лет назад, когда закончилось самое длительное за фанерозой время существования на Земле эквабильной биосферы. Организация биосферы эквабильной Земли была совершенно отличной от привычной нам. В океанах галинная циркуляция была распространена намного шире термической, в связи с чем отсутствовала психросфера, большая часть водной массы и дна были населены только бактериями. Не было ни материковых, ни морских льдов, существовали только горные оледенения. Существовавшая слабая широтная зональность определялась в основном влажностью, температурные различия между высокими и низкими широтами были малы. Сезонные изменения температуры также были незначительными. Большая часть территории была занята семиаридным жестколистным кустарниковым биомом, который В.А. Красилов назвал «мезозойским чапаралем», или разреженными лесами. Начиная с позднего мела распространяются покрытосеменные, представленные почти исключительно в рипарийных лесах, травы были также в основном приводными формами. Судя по строению зубов и скелетов, млекопитающие были по большей части листоядными, среди растительоядных насекомых сосущие формы резко преобладали над листогрызущими.

Положение начинает меняться с конца эоцена. Температура падает не сильно, но усиливается зональность. Заметно холодают приполярные области, на Антарктиде впервые появляется материковое оледенение, хотя большая ее часть еще долго остается не оледеневшей. В океанах сформировалась система термомоторных диагональных течений, ставших основными переносчиками тепла от экватора к полюсам. Атмосферная циркуляция перешла на трехячейный тип. По-видимому, появляется биом дождевого тропического леса, которого на Земле не было с карбона. В геологической летописи появляются такие его характерные компоненты, как диптерокарповые. Широко распространяются саванны, причем этот биом раньше появляется в южном полушарии. Распространение травяных биомов маркируется и семенными флорами и фаунами млекопитающих и насекомых. Высокую биомассу травоядных копытных демонстри-

руют постоянные находки навозных шаров скарабейд. Продуктивность фитоценозов росла, особенно важно было повышение удельного содержания белка. Разнообразие листогрызущих насекомых стало догонять разнообразие сосущих. Новые экосистемы гораздо быстрее восстанавливались, что хорошо показало быстрое восстановление экосистем после катастрофического средиземноморского кризиса конца миоцена. В плиоцене зональность и биомная организация стали почти современными, но и фито- и зоогеография оставались весьма отличными от современных.

Полтора миллиона лет назад процесс развития зональной биосферы резко ускорился, Земля вступила в ледниковый период, началось убыстряющееся чередование оледенений и межледниковий, материковые оледенения появились в обоих полушариях. Оледенение не было однократным, их было не менее десятка, но ранние плохо диагностируются из-за наложения морен. На разных территориях изменения ландшафтов и биоты шло совершенно по-разному в зависимости от размера и формы материков и от их орографии, по-разному шли изменения биоты на территориях подвергшихся и не подвергшихся оледенениям. Тем не менее, эти изменения захватили всю биосферу, не исключая и тропический пояс. Темпы эволюции разных групп животных сильно различались. У млекопитающих мы видим быструю эволюцию со сменой крупных таксонов, для насекомых, наоборот, установлена практически полная таксономическая стабильность, вымершие виды встречаются исключительно редко, зато их распространение постоянно меняется, прохорезы на тысячи километров совершаются за ничтожное время. Рассел Куп сформулировал принцип, согласно которому в современном распространении насекомых не осталось никаких следов их доплейстоценового распространения. В таком максималистском виде он, возможно, верен только для Западной Европы.

Как и плейстоцен в целом, оледенения и межледниковья состояли из неоднократных циклических потеплений и похолоданий. Можно только удивляться, как быстро возникали и стаивали многокилометровые толщи льда. Продвигаясь к низким широтам, ледники работали как мощные холодильники, создавая необычные ландшафтные комплексы, где достаточно высокие летние температуры сочетались с воздействием ледников, приводивших к возникновению мощных холодных антициклонов. Отступая, ледники оставляли совершенно измененные ландшафты с уничтоженной почвой и системой водотоков. Для восстановления нормальных экосистем требовалась весьма долговременная экогенетическая сукцессия, вокруг ледников и на освобожденных ими территориях долго существовали сорные фитоценозы. Эти территории быстро заселялись

переселяющимися насекомыми и позвоночными. Реконструкции условий, сделанные по палиноспектрам и по остаткам насекомых, не совпадают. Такая ситуация, например, возникла для позднплейстоценового эпизода Виндзор на территории Британии. Палинология указывала на довольно суровые условия, поскольку отсутствовала пыльца деревьев, а проанализированные остатки жуков оказались принадлежащими видам, ныне живущим на Паннонской степи и даже в северной Италии. Эпизод был хотя и необычно теплым, но коротким, его продолжительность оказалась недостаточной для восстановления лесов. Тщательно исследованная последовательность перехода от плейстоцена к голоцену с контролем по C^{14} показала, что требуется до двух тысяч лет для восстановления лесов.

Эволюционная теория описывает повышенный эволюционный потенциал для форм с быстрой сменой поколений, высокой изменчивостью и обитающих в изменчивых условиях. Оказалось, что реальная скорость эволюции была выше всего у слонов и ниже всего у насекомых, которые предпочитали не изменяться, а переселяться в более благоприятные районы. При этом даже подвиды мигрировали как единое целое. Эволюция более активно шла в более стабильных районах, в Европе с ее резкими колебаниями условий не известно ни одного вымершего вида насекомых, тогда как в относительно стабильной теплоумеренной Японии их найдено значительное число.

Наиболее сильные преобразования в Европе происходили под действием идущих навстречу друг другу ледников со Скандинавии и с южных горных систем. Остатки биоты выдавливались в Испанию и к Уралу. Наиболее древние оледенения возникли в Приуралье, и каждое следующее сдвигалось западнее. Ледники перехватывали осадки, и в Сибири существовали только незначительные горные оледенения, во время европейских оледенений господствовала тундростепь, холодный засушливый ландшафт со значительной растительностью только по долинам рек. Тем не менее, здесь существовали стада травоядных, малая глубина снегового покрова позволяла находить пищу и во время суровой зимы. Во время межледниковий, наоборот, распространялась малокормная тундра. Анализ остатков жуков показал, что покрытие растениями было много меньше, чем считалось ранее. Тот же анализ показал, что наиболее теплолюбивые насекомые появлялись в периоды, когда на западе были ледники. Длинный день при безоблачном небе давал достаточно тепла для обитания на Колыме и Новосибирской суше насекомых, ныне не обитающих севернее Забайкалья. В Притихоокеанских районах тайга простиралась далеко на юг, и современная биота Приморья имеет не реликтовый характер, а состоит из голоценовых мигрантов из Китая.

Особенности плейстоценовой биоты Северной Америки определялись ее геоморфологией. Небольшая ширина материка и меридиональное расположение основных хребтов приводили к значительным оледенениям с умеренными условиями за пределами ледника. При нарастании ледника биота отступала на юг, при стаивании возвращалась, не претерпевая значительных изменений.

Субтропики и тропики также претерпевали значительные изменения. Считается, что от площади дождевых тропических лесов сохранялось не более 5%, причем попытки палинологических поисков рефугиев, предположительное положение которых определяли по современному распространению растений, пока не дали результатов. Фрагментация и последующее воссоединение лесных биомов приводило к «накачиванию» разнообразия фауны и флоры. В сущности, происходило лишь перераспределение площадей, занятых биомами, в которых достаточно стабильные условия способствовали микроэволюции. Довольно быстрое восстановление тропических биомов позволяет надеяться на их восстановление после снятия антропогенного давления.

Таким образом, можно констатировать, что современная биосфера есть результат длительного процесса, начавшегося с переходом от экваториальной к зональной климатической системе. Важнейшим приобретением этого процесса было возникновение высокопродуктивных травяных биомов. Крайне быстрые изменения условий во время кульминации оледенений не приводили к существенному ускорению эволюции экосистем, большая часть биоты предпочитала миграции изменениям. Быстрое восстановление биоты после схода ледников показывает ее значительную устойчивость, в том числе и к антропогенным воздействиям. Почти полное исчезновение тундростепи в голоцене показывает, что голоцен, возможно, не простой интерстадиал или даже межледниковье.

ЭВОЛЮЦИЯ КЛИМАТА: ЗОНАЛЬНАЯ И ЭКВАБИЛЬНАЯ ЗЕМЛЯ

А.Г. Пономаренко

EVOLUTION OF CLIMATE: EQUABLE AND ZONAL EARTH

A.G. Ponomarenko

В формировании излагаемой концепции важнейшую роль сыграл выдающийся палеоботаник В.А. Вахрамеев, который убедительно продемонстрировал принципиальное отличие мезозойской фитогеографии от современной (Вахрамеев, 1964, 1988). Оказалось, что вместо многочисленных современных широтных поясов с сильными отличиями растительности высоких и низких широт в мезозое в каждом полушарии в сущности было всего по две зоны, причем более холодная простиралась почти до полюсов? и градиент различий в растительности был невелик. В умеренной зоне очень слабо можно было видеть секторальные различия, не наблюдалось изгибания зон к полюсам вблизи западных побережий и резкая континентализация внутриматериковых территорий. Необыкновенно широкая экваториальная зона была занята ксерофильной растительностью, полностью или почти полностью отсутствовали аналогии дождевых лесов.

Сказанного вполне достаточно для признания того, что климатическая машина того времени действовала совершенно отличным от современной способом. Такое распределение растительности требовало несравненно большего переноса тепла от низких широт к высоким, чего явно не в состоянии обеспечить теплые диагональные течения, которые ныне служат основными переносчиками тепла в полярном направлении. Тем более это было невозможно в мезозое, когда теплые полярные области лишали эти течения двигателя, ибо массовое погружение холодной воды в приполярных областях не могло осуществляться. Слабая асимметрия западных и восточных побережий, как и отсутствие внутриматериковых ксерофитизованных территорий, также свидетельствовало против существенной роли таких течений в организации переноса тепла.

К сожалению, из этих очевидных фактов не было сделано соответствующих выводов при попытках восстановления климата мезозоя. Этот недостаток стал фатальным при компьютерном моделировании мезозойских климатов. Модели по-прежнему считали по трехячеечной схеме организации современного климата. Полученные результаты категорически расходились с палеоботаническими и литологическими наблюде-

ниями, но вместо того, чтобы сменить базисную модель, ограничивались все новыми и новыми усложнениями старой.

Смене модели препятствовало то, что альтернативная модель, более или менее соответствующая палеоботаническим данным, неизбежно оказывалась ближе всего к схеме климата Земли, предложенной еще в XVII веке Гадлеем. Все знали, что построения Гадлея не верны для современной Земли, и господствующая униформатистская парадигма заставляла скорее игнорировать факты, чем выйти за ее границы. Постепенно накапливались все новые данные в поддержку концепции. Изотопная термометрия отложений полярных бассейнов давала непомерно высокие температуры, до +25 °С. Теплые приполярные области требовали гораздо большего переноса тепла от термического экватора. Литологические данные также лучше соответствовали построениям В.А. Вахрамеева. Однако попытки заинтересовать новыми данными профессиональных климатологов не приносили успеха. Не следовало ни поддержки, ни критики. Модели климата продолжали считать по современной схеме. Пришлось заняться разработкой концепции геологам и палеонтологам (Чумаков, 1995; Чумаков и др., 1995).

Ныне (и в криоэрах вообще) значительный (основной?) приток тепла в высокие широты осуществляется мощными теплыми течениями. Эти течения возникают за счет связности водных масс как компенсация погружения в высоких широтах больших масс холодной воды, обеспечивающее существование холодной обогащенной кислородом психросферы. Возникает термическая аномалия, когда океан близ 60-х широт нагрет на 20° выше, чем следует из геометрических соображений, а на материке развивается мощный зимний антициклон с температурами на 20° ниже. Из антициклона вытекает холодный сухой воздух, причем ныне влияние сибирского антициклона простирается далеко на юг, приводя к холодным зимам в Приморье, Китае и даже Вьетнаме, где оно ощущается далеко южнее тропика. Теплый воздух поступает в верхушку антициклона, где тепло тратится на механическую работу против силы тяжести, приподнимая верхушку антициклона. Тем самым мощные континентальные зимние антициклоны работают как всепланетные холодильники. Поскольку большая часть тепла переносится течениями, ослабленный муссон не в состоянии преодолеть антициклон и не может продвинуться далеко в полярном направлении. Теплые воды отводятся от экватора в полярном направлении, не успевая существенно осолониться за счет испарения, тем самым галинная часть циркуляции, работающая против описанной выше термической, ослабляется. В атмосфере возникают в каждом полушарии три конвективные ячейки, в экваториальной происходит разгрузка теплоты парообразования тропиков, средние широты обогреваются

циклонами, порождаемыми теплыми течениями, высокие широты и материковые массивы оказываются очень холодными. Представляется, что и расчетные модели для термоэра строятся для такой организации теплопереноса.

Однако, как кажется, термическая циркуляция в термоэры должна строиться по иной схеме. Термоэры, в первую очередь, отличаются несравненно более высокой температурой в умеренных и высоких широтах. Температура воды не падает до $+4\text{ }^{\circ}\text{C}$, когда она приобретает наибольшую плотность и происходит полное опускание поверхностных вод. Психросфера и компенсирующие погружение мощные теплые течения не возникают, основной перенос тепла в высокие широты осуществляется атмосферой, муссон необыкновенно силен, а зимние антициклоны практически отсутствуют. Поскольку теплая вода не отводится от экваториальной зоны, она осолоняется вследствие испарения и погружается на дно, галинное влияние на циркуляцию велико, а температурное ослабляется еще больше. Поскольку тепло приносится в высокие широты с теплым воздухом и водяным паром муссона, который гораздо дальше продвигается в высокие широты, зимние антициклоны ослаблены. Климат становится весьма ровным и на разных широтах и между океаном и континентом, который в умеренных широтах по отношению к континенту холоднее, чем ныне. Широтный перенос водных масс в океанах определялся равновесием между экваториальной, преимущественно галинной, и высокоширотной, термической ячейками. Последняя дополнительно ослабляется опреснением высокоширотных вод конденсатом паров воды, испарившихся в тропиках. В зонах конвергенции этих водных масс возникают апвеллинги и зоны повышенной продуктивности, маркируемые черносланцевыми породами. Судя по прохождению маркируемых растениями климатических зон, разгрузка муссонов происходит в весьма высоких широтах и, возможно, существовала единая для полушария конвективная ячейка. Климат на большей части Земли был близок к субтропическому и тепло-умеренному муссонного типа с влажным летом и теплой сухой зимой. Именно такой климат дают исследования окремненных древесин из цаган-цабских отложений юго-восточной Монголии (Keller, Hendrix, 1997).

Переход во времени между этими циркуляционными системами может быть постепенным или иметь характер фазового перехода. При потеплении увеличивается воздушная часть переноса тепла, при похолодании — водная. При потеплении температурные градиенты выравниваются, снижается мощность поверхностных теплых течений и повышается температура глубинных вод. Именно такие процессы были обнаружены в Атлантике в ходе современного потепления. Похолодание происхо-

дит быстро, с самоускорением, потепление — медленнее. При потеплении в криозэры происходят быстрые осцилляции климата из-за подавления погружения воды в высоких широтах за счет опреснения вод таящими ледниками. Похожим образом шла редукция последнего ледникового стадиала.

Последний вопрос, который здесь стоит затронуть — был ли климат ксрофитизованной приэкваториальной зоны ближе к средиземноморскому или муссонному? Обычно без специальной аргументации принимают, что он был первого типа с влажной зимой. Однако уже широкое использование палеоботаниками цикадофитного индекса должно было наводить на большую вероятность второго типа климата с сухой зимой и влажным летом. Анализ всего комплекса доказательств однозначно свидетельствует в пользу второго варианта.

Список литературы

- Вахрамеев В.А. 1964. Юрские и раннемеловые флоры Евразии и палеофлористические провинции этого времени // Тр. Геол. ин-та АН СССР. М.: Наука. Вып.102. 263 с.
- Вахрамеев В.А. 1988. Юрские и меловые флоры и климаты Земли. М.: Наука. 214 с.
- Чумаков Н.М. 1995. Проблема теплой биосферы // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т.3. № 3. С.3–14.
- Чумаков Н.М., Жарков М.А., Герман А.Б., Долуденко М.П., Каландадзе Н.Н., Лебедев Е.Л., Пономаренко А.Г., Раутиан А.С. 1995. Климатические пояса в середине мелового периода // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т.3. № 3. С.42–63.
- Keller A.M., Hendrix M.S. 1997. Paleoclimatologic analysis of a Late Jurassic Petrified Forest, Southeastern Mongolia // PALAIOS. Vol.12. No.3. P.282–291.

БИОГЕОГРАФИЯ ВО ВРЕМЕНИ: БАССЕЙНЫ ПАРАТЕТИСА И ИХ КОНТИНЕНТАЛЬНОЕ ОБРАМЛЕНИЕ

С.В. Попов, М.А. Ахметьев

BIOGEOGRAPHY DURING TIME: PARATETHYS BASINS AND THEIR CONTINENTAL SURROUNDINGS

S.V. Popov, M.A. Akhmetiev

Методы и терминологическая база биогеографического анализа, применяемые в палеонтологии, в основном заимствованы из современной биогеографии. Они также адаптированы к исследованиям на фиксированных временных срезах или интервалах в прошлом, когда ситуация кардинально не менялась во времени. Как и в современной биогеографии, основой анализа является выделение биохорий — территорий, заселенных и определенным типом флоры или фауны. Здесь также различаются два основных аспекта изучения закономерностей размещения биоты: зависимость от широтно-климатической зональности и анализ собственно сходства-различия фаун, которое, наряду с температурой, определялось гидрологией, наличием преград и мостов, течений, биотическими взаимоотношениями и т.д.

При этом подходы и методы современной биогеографии применимы к ископаемому материалу лишь с существенными ограничениями, накладываемыми его спецификой. Так, из-за неполноты палеонтологической летописи и неточностей корреляции, обычно невозможен анализ ситуации на временных срезах, подобных современному. Представительные комплексы ископаемых удается набрать лишь для интервалов геологического времени значительной протяженности, в течение которых ситуация заведомо не оставалась постоянной. Но даже при этом представление об исходной биоте и приходится составлять часто по непредставительным выборкам разного объема и сохранности, из различающихся фаций, заключающих органические остатки. Поэтому обычно оказываются возможными лишь самые грубые, приблизительные оценки. Хорологический подход может быть здесь лишь вспомогательным, так как приблизительные ареалы возможно восстанавливать лишь для некоторых наиболее широко распространенных видов и родов. Основным методом является сопоставление списочного состава таксонов из немногих наиболее богатых местонахождений. Во многих случаях видовые списки столь неполны или требуют ревизии, что для сопоставимости информации лучше использовать надвидовые таксоны — роды, подроды и даже семейства.

Правомочность использования надвидовых таксонов для зоогеографии была показана при анализе современных малакофаун (Campbell, Valentine, 1977), продемонстрировавших различия провинций на родовом, а часто и семейственном уровнях. При этом становится особенно методически важной проверка гипотез по разным систематическим группам.

В то же время палеонтологический материал дает уникальные возможности прослеживания во времени миграций и эволюции биоты, что обеспечивает принципиально иные возможности реконструкции динамической картины в исторической биогеографии. Только с использованием ископаемого материала возможно проследить становление и разрушение биохорий, получить представление о факторах, приводивших к дифференциации или интеграции флор и фаун, показать синхронность или гетерохронность таких процессов в экологически и таксономически разных группах биоты.

При прослеживании длительной истории биохорий и в кризисных ситуациях таксономический состав биот существенно менялся. Если такие изменения во времени сопровождались и пространственными изменениями в распространении биот, то они обычно фиксируются в терминах палеобιοгеографии и территориально новая биохория получает новое название. Если же изменения состава происходят на той же территории, то они чаще всего не получают адекватного отражения в палеобιοгеографической номенклатуре, т.е. при существующей традиции названия биохорий больше привязаны к географии (современной или палеогеографии), чем к составу биот, что, на наш взгляд, неправильно (Попов и др., 2009).

Крупнейшим событием кайнозойской истории Земли, определившим всю последующую систему океанической и воздушной циркуляции и климат, стало замыкание широтно вытянутого океана Тетис. Вдоль осевой зоны замыкания образовались поднятия альпийской складчатой системы, разделившие зону северных прогибов — бассейны Паратетиса — от южной окраины Тетиса, куда относится и Средиземноморье. В позднем палеогене северная окраина океана Тетис принадлежала к Северо-европейской биогеографической области, а средиземноморская часть Тетиса — к Древнесредиземноморской области (Попов и др., 2009).

В процессе редукции Тетиса, прогрессирующего похолодания, формирования психросферы и более интенсивной термогалинной циркуляции в Мировом океане, состав фауны постепенно менялся. Роль центра формирования морских бентосных фаун Западной Евразии перешла от мелководий Тетиса к Средиземноморью и Восточной Атлантике. Поэтому термин Древне-Средиземноморско-Атлантическая область (Proto-

Mediterranean – Atlantic Region, Harzhauzer et al., 2002), взамен предшествующей Древнесредиземноморской области, кажется нам достаточно удачным для олигоцена – миоцена Средиземноморья и Паратетиса. По разным группам биоты время формирования этой области существенно различается — от середины олигоцена до бурдигала. Провинции были обособлены в бассейне Северного моря (Германская) и в Восточном Паратетисе (Туранская в эоцене, Пшехская и Соленовская в рюпеле и Скифско-Туранская в хатте — Попов и др., 2009).

Мессинский кризис солености и повторное заселение Средиземноморья фауной атлантического происхождения показало, что к концу миоцена Средиземноморье уже утратило свое значение центра формирования морских фаун и эта роль перешла к Восточной Атлантике. Поэтому термин Северо-Атлантическая бореальная область, применяемый в современной биогеографии, вероятно, правильно будет использовать с начала плиоцена, когда состав фауны сменился почти наполовину. Замыкание и нарушение гидрологического режима бассейнов Паратетиса в олигоцене?неогене привели к формированию эндемичной фауны и быстрому обособлению короткоживущих биохорий высокого ранга, которые разрушались при последующих изменениях экологии.

Во вторую половину эоцена основная часть Западной Евразии входила в Тетическую область, разделенную в пределах Европейского континента на три основные провинции: Северо-, Центрально- и Южноевропейскую, занятые тропическими и субтропическими, в позднем эоцене — дубово-лавровыми лесами с активной ролью вересковых и восковниковых в подлеске, с участием кипарисовых и пальм (May, 1995; Akhmetiev, 2005). Похолодание в олигоцене сопровождалось трансформацией фитохорий. Североевропейская провинция, в растительном покрове которой основное место заняли листопадные растения, с начала рюпеля становится частью Бореальной области. В позднем олигоцене произошло дальнейшее расширение Бореальной области вследствие присоединения к ней территории бывшей Центральноевропейской провинции. Тетическая область в своей западной части стала представлена единственной Южноевропейско-Закавказской провинцией (рис.).

С позднего олигоцена началась радиация многих ныне существующих родов древесных растений. Флоры раннего миоцена Северного Перитетиса почти полностью были образованы представителями современных родов, входивших в биотопы с иной системой провинциального деления. Вновь возникшая Древнесредиземноморская область имела границы, значительно отличающиеся от современных, распространялась на восток почти до тихоокеанского побережья. В нее вошла и Североафриканская провинция. Основу обновленной флоры составили те выходцы



Рисунок. Схема фитогеографического районирования Бореальной и Тетической областей в хатте.

Условные обозначения: 1–4 — Бореальная область: 1 — Североευропейская провинция — листопадные мезофильные хвойно-широколиственные леса с доминированием берез, грабов, циклокарий, буков, платанов и участием вечнозеленых. 2 — Тургайская провинция с мезофильной листопадной флорой тургайского экотипа: смешанные полидоминантные леса с буком, дубом, дзельквой, пеканом без участия вечнозеленых. 3 — Среднеазиатская провинция с мезофильной листопадной флорой на влагообеспеченных склонах и ксерофитными травянисто-кустарничковыми ассоциациями во внутренних межгорных впадинах. 4 — Центральноевропейская провинция с доминированием буков, разнообразным спектром теплоумеренных мезофильных растений (клен, ольха, береза, граб, крайгия, платан, тополь, птерокария, ива, дзельква, тополь) и присутствием субтропических. 5 — Тетическая область: Южноевропейско-Закавказская провинция с субтропической гумидной флорой с лавровыми, буковыми, вечнозелеными, включая пальмы. 6 — Африканская область.

из Тетической области, которые лучше адаптировались к сезонному климату и сухим местообитаниям. Пик аридизации пришелся на вторую половину раннего миоцена.

Статья подготовлена при поддержке программы 15, направление 2 Президиума РАН и грантов РФФИ 11-05-00408, 11-05431.

Список литературы

- Попов С.В., Ахметьев М.А., Лопатин А.В., Бугрова Э.М., Сычевская Е.К., Щерба И.Г. 2009. Палеогеография и биогеография бассейнов Паратетиса. Ч. 1. Поздний эоцен – ранний миоцен // Тр. Палеонтол. ин-та РАН. М.: Научный мир. Т.292. 178 с.
- Akhmetiev M.A., Popov S.V., Lopatin A.V., Sychevskaya E.K., Zaporozhiec N.I. 2005. Biogeography of the Northern Peri-Tethys from late Eocene to the early Miocene. Pt.4. Late Oligocene – Early Miocene. Terrestrial surroundings. Conclusions // Paleontol. J. Suppl.1., P.S1-S54
- Campbell C.A., Valentine G.W. 1977. Comparability of modern and ancient marine faunae provinces // Paleobiology. Vol.3. No1. P.49-57.
- Harzhauser I., Piller W., Steininger F. 2002. Circum-Mediterranean Oligo-Miocene biogeographic evolution — the gastropods point of view // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecology. Vol.183. P.103-133.
- Mai D. 1995. Tertiary Vegetationsgeschichte Europas. Methoden und Ergebnisse. Jena: Gustav Fischer Verlag. 691 S.

**АМФИБИИ И РЕПТИЛИИ ЮЖНОГО ВЬЕТНАМА:
ИСТОЧНИКИ ФАУНИСТИЧЕСКОГО
РАЗНООБРАЗИЯ**

Н.А. Поярков, А.Б. Васильева

**AMPHIBIANS AND REPTILES OF SOUTH VIETNAM:
SOURCES OF FAUNISTICAL DIVERSITY**

N.A. Poyarkov, A.B. Vasil'eva

Вьетнам, занимающий восточную прибрежную часть полуострова Индокитай (Китайско-Бирманская зоогеографическая подобласть), является одной из наиболее интересных территорий для герпетофаунистических исследований. В последние 10–20 лет ведется особенно интенсивное изучение состава и распределения фауны амфибий и рептилий этого региона силами вьетнамских и иностранных (в немалой доле — российских) герпетологов. Результатом этого изучения стало стремительное пополнение фаунистических списков: по имеющимся оценкам, с 1996 по 2009 г. общее число видов амфибий и рептилий, зарегистрированных на территории Вьетнама, возросло более чем в два раза (Орлов, Ананьева, 2007); а к настоящему времени оно стало еще больше. Накопление большого массива новых данных привело к опубликованию крупных обобщающих трудов, в которых рассмотрен не только состав, но и закономерности распространения различных таксономических групп амфибий и рептилий на территории Вьетнама (Inger, Voris, 2001; Орлов, Ананьева, 2007; Бобров, Семенов, 2008; Bain, Hurley, 2011). Несмотря на то, что эти и другие труды представляют собой прорыв в изучении зоогеографии Вьетнама, они оставляют также и ряд неразрешенных вопросов. Это связано с колоссальной скоростью накопления новых таксономических и филогенетических данных, а также с объективной трудностью реконструкции исходной картины распределения биоразнообразия на территории Вьетнама в связи с очень давней историей антропогенного влияния на естественные экосистемы.

Весьма высокие показатели герпетофаунистического богатства Вьетнама относительно Юго-Восточной Азии в целом объясняются особенностями географического положения этой страны и преимущественно горным характером ее ландшафтов (Орлов, Ананьева, 2007). Историческая связь фауны восточного Индокита с фаунами Индийского субконтинента и неоднократно формировавшейся Зондской суши определила обилие на территории Вьетнама видов индо-малайского происхождения, а протянувшаяся далеко на юг система Аннамских гор обеспечила проникновение почти в приэкваториальные области видов сино-гималайс-

кого генезиса. Кроме того, большое разнообразие биотопических условий в горных ландшафтах и высокий уровень изоляции между населенными отдельными гористых участков порождают обилие эндемичных форм, которые образуют внушительную долю фауны земноводных и пресмыкающихся Вьетнама (Орлов, Ананьева, 2007). В силу названных причин герпетофаунистическое разнообразие Вьетнама сосредоточено главным образом в горных районах. Напротив, равнинная область, занимающая самую южную часть страны (Кохинхина) заметно уступает им по богатству фауны; это связано и с объективными биогеографическими факторами (меньшее разнообразие биотопических условий в равнинных ландшафтах), и с историческими (длительное освоение этой области человеком и сильный антропогенный пресс на естественные биоценозы). Согласно существующим взглядам, герпетофауна Кохинхины представлена в основном широкоареальными, экологически пластичными и зачастую синантропными видами, с относительно небольшим числом эндемиков, которые среди амфибий отсутствуют вовсе (Орлов, Ананьева, 2007). Тем не менее, исследования последних лет убедительно показывают, что герпетофаунистическое богатство этого региона существенно недооценено и что существует целый ряд важных биогеографических факторов, определяющих сложный состав герпетофауны Кохинхины.

Фаунистические исследования на юге Вьетнама проводили в 2009–2011 гг. на территории от южной оконечности Аннамских гор (Далатское плато) до предгорных и равнинных районов к северу от дельты р. Меконг, а также на архипелаге Кондао. Сбор материала проводили преимущественно во время дождевого сезона, в ходе обследования всех доступных биотопов в дневное и ночное время. Отловленных животных идентифицировали, фотографировали, фиксировали и передавали в герпетологическую коллекцию Зоологического музея МГУ. У всех экземпляров брали пробы тканей для ДНК-идентификации (DNA-barcoding) по программе iBOL. Всего за период работы было собрано более 4000 экземпляров амфибий и рептилий, представляющих более 300 видов, 144 рода и 33 семейства. Дополнительно использовали материал вьетнамских коллекций Зоологического института РАН (Санкт-Петербург), а также предоставленные коллегами различные фаунистические сборы из Камбоджи, Таиланда и Китая.

В результате проведенного исследования установлено, что среди факторов, определяющих разнообразие герпетофауны южного Вьетнама, наиболее важными можно считать следующие.

1) Взаимопроникновение фаунистических комплексов различного происхождения. Хотя разнообразие биотопических условий обеспечивает глубокое взаимопроникновение «северной» (то есть горной) и «южной» (равнинной) фауны в пределах всей страны (Орлов, Ананьева, 2007),

до сих пор значение этого фактора как источника обогащения герпетофауны Кохинхины не привлекало специального внимания герпетологов. В ходе проведенных исследований удалось показать, что ареалы многих видов амфибий и рептилий значительно шире, чем считалось ранее, и что при наличии подходящих для жизни биотопов они могут встречаться далеко за пределами известных границ их распространения. Например лягушки индо-малайского генезиса из семейства веслоногов (*Rhacophoridae*) за редким исключением тяготеют к горно-лесным биотопам, многие относятся к высокогорной фауне и лишь очень немногие встречаются в антропогенных ландшафтах (*Polypedates*, *Chiromantis*). Тем не менее, обнаружено, что в равнинной части южного Вьетнама, на небольших абсолютных высотах, могут встречаться ранее не зарегистрированные там представители рода *Rhacophorus*, а также виды родов *Philautus* и *Kurixalus*, которые в целом, безусловно, принадлежат к горному фаунистическому комплексу и имеют весьма строгие биотопические предпочтения. В качестве другого выразительного примера можно назвать горных чесночниц (*Megophryidae*): это стенобионтные амфибии в силу особенности своей репродуктивной биологии относятся к формам, обитание которых приурочено исключительно к каскадным ручьям в горных лесах. Однако при наличии затененных ручьев с быстрым течением некоторые представители семейства (*Ophryophryne*) могут встречаться далеко к югу от гор и предгорий, на небольших высотах. Эти и другие подобные примеры подтверждают, что взаимопроникновение различных герпетофаунистических комплексов возможно не только за счет экологически пластичных эврибионтных видов, но и за счет видов, крайне требовательных к определенному набору экологических условий (например, представители родов *Dasia* и *Lygosoma* (*Scincidae*), *Dinodon* (*Colubridae*)).

2) Видовые комплексы и криптическое видообразование. Наличие большого числа криптических видов и сложных видовых комплексов хорошо известно в герпетофауне Вьетнама (см. Орлов, Ананьева, 2007). Благодаря развитию молекулярно-генетических исследований в последние годы появляется все больше описаний новых видов из Вьетнама, которые по морфологическим критериям не удавалось отличить от их видов-двойников. Среди амфибий яркими примерами криптического видообразования могут послужить червяги *Ichthyophis* (*Ichthyophiidae*), лягушки *Odorrana* (*Ranidae*) или *Philautus* (*Rhacophoridae*), *Fejervarya*, среди рептилий — гекконы *Cyrtodactylus*, *Cnemaspis*, *Gekko*, *Hemidactylus* (*Gekkonidae*), змеи *Oligodon* (*Colubridae*) и *Cryptelythrops* (*Viperidae*). Полученные нами результаты генетического баркодинга показывают, что некоторые виды, входящие в герпетофауну равнинной части южного Вьетнама, в действительности тоже представляют собой комплексы криптических форм, которые требуют описания как самостоятельные таксо-

ны. К их числу относятся, в частности, лягушки родов *Phrynoglossus* и *Limnonectes* (Dicroglossidae), кривопалые гекконы *Cyrtodactylus* (группа *C. irregularis*, Gekkonidae) (Nazarov et al., 2011, in press), малые сцинки *Scincella* + *Sphenomorphus* (Scincidae); кроме того, выявлены глубокие различия (возможно, видового уровня) между популяциями калотов *Calotes mystaceus*, генетическими линиями летучих дракончиков *Draco maculatus* и рогатых агам *Acanotosaura coronata* (Agamidae), а также некоторых других видов, населяющих равнинные леса Кохинхины. До 7 новых криптических видов выявлено среди вьетнамских червяг рода *Ichthyophis* (Ichthyophiidae) распространенных значительно шире, чем предполагали ранее. Дальнейшие исследования, несомненно, приведут к обнаружению еще новых самостоятельных таксонов среди амфибий и рептилий южного Вьетнама и расширению представлений о разнообразии герпетофауны этого региона.

3) Узкоареальный эндемизм. Распространение на территории южного Вьетнама эндемичных форм, как правило, ограничено отдельными возвышенностями среди равнинных ландшафтов или островами. Хорошими примерами таких «очагов» локального эндемизма могут служить гора Баден в провинции Тайнинь, остров Фукуок в Сиамском заливе и архипелаг Кондао в Южно-Китайском море. В последние годы (2007–2011) с материковой части Кохинхины и некоторых прибрежных островов было описано несколько новых видов гекконов (роды *Cnemaspis*, *Cyrtodactylus*, *Gekko*) (Nazarov et al., 2008; Geissler et al., 2009, Ngo, Bauer, 2008; Ziegler et al., 2010; Nguyen et al., 2010; Ngo, Grismer, 2006 и др.); во всех случаях распространение этих видов связано с небольшими горами, и, особенно, карстовыми массивами и т.п., то есть ограниченными участками суши, которые в силу особенностей рельефа естественным образом изолированы от прилежащих территорий. Для карстовых районов характерно также необычайно высокое разнообразие змей (Ziegler, 2002; Ziegler et al., 2007). Все прибрежные острова южного Вьетнама имеют материковое происхождение и во время неоднократных регрессий моря образовывали единый массив суши с материковой частью Индокитая (Voris, 2000), представляя собой отдельные лесные возвышенности на заболоченной шельфовой равнине. Таким образом, все повышения рельефа на территории Большой Южновьетнамской равнины можно рассматривать как своего рода «острова», на которых процессы видообразования происходили в изолированных условиях и закономерно приводили к образованию узкоареальных эндемиков. В связи с этим можно ожидать, что фаунистические исследования на еще не обследованных островах и возвышенностях в различных провинциях Кохинхины приведут к обнаружению новых видов амфибий или рептилий. Кроме того, применение современных молекулярно-генетических методов, возможно, позволит

выявить новые таксоны на уже изученных территориях; так, например, по нашим наблюдениям популяции некоторых видов амфибий (*Ichthyophis* cf. *kohtaoensis*, *Microhyla* cf. *picta*) с острова Коншон (о-ва Кондао) имеют явные морфологические отличия от материковых популяций.

В качестве заключения можно сказать, что в целом состав, а также история и механизмы формирования герпетофауны южного Вьетнама в настоящее время находятся лишь в процессе познания, и для того, чтобы оценить истинное фаунистическое богатство Кохинхины, требуются дальнейшие исследования.

Список литературы

- Бобров В.В., Семенов Д.В. 2008. Ящерицы Вьетнама. М.: Т-во научн. изданий КМК. 226 С.
- Орлов Н.Л., Ананьева Н.Б. 2007. Амфибии Юго-Восточной Азии // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т.309. 270 с.
- Bain R.H., Hurley M.M. 2011. A biogeographic synthesis of the amphibians and reptiles of Indochina // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. No.360. 138 p.
- Geissler P., Nazarov R., Orlov N.L., Вүһме W., Phung T.M., Truong N.Q., Ziegler T. 2009. A new species of the *Cyrtodactylus irregularis* complex (Squamata: Gekkonidae) from southern Vietnam // Zootaxa. No.2161. P.20–32.
- Inger R.F., Voris H.K. 2001. The biogeographical relations of the frogs and snakes of Sundaland // J. Biogeogr. Vol.28. P.863–891.
- Nazarov R.A., Orlov N.L., Sang N.N., Cuc H.T. 2008. Taxonomy of naked-toes geckos *Cyrtodactylus irregularis* complex of South Vietnam and description of a new species from Chu Yang Sin Natural Park (Krong Bong district, Dac Lac Province, Vietnam) // Russian Journal of Herpetology. Vol.15. No.2. P.141–156.
- Ngo V.T., Bauer A.M. 2008. Descriptions of two new species of *Cyrtodactylus* Gray 1827 (Squamata : Gekkonidae) endemic to southern Vietnam // Zootaxa. No.1715. P.27–42.
- Ngo V.T., Grismer L.L. 2006. The first record of Cardamom slender-toed gecko — *Cyrtodactylus intermedius* Smith, 1917 in Vietnam // Proceedings of the 5th Scientific Conference of University of Natural Science, Ho Chi Minh City, 30 November 2006. P. 328.
- Nguyen Q.T., Kingsada P., Roesler H., Auer M., Ziegler Th. 2010. A new species of *Cyrtodactylus* (Squamata: Gekkonidae) from northern Laos // Zootaxa. No.2652. P.1–16.
- Voris H.K. 2000. Maps of Pleistocene sea levels in Southeast Asia: Shorelines, river systems and time durations // J. Biogeogr. Vol.27. P.1153–1167.
- Ziegler Th. 2002. Die Amphibien und Reptilien eines Tieflandfeuchtwald-Schutzgebietes in Vietnam. Мюнстер: Natur & Tier Verlag. 342 S.
- Ziegler Th., Hendrix R., Vu N.T., Vogt M., Forster B., Kien D.N. 2007. The diversity of a snake community in a karst forest ecosystem in the central Truong Son, Vietnam, with an identification key // Zootaxa. No.1493. P.1–40.
- Ziegler Th., Nazarov R., Orlov N., Nguyen Q.T., Vu N.T., Dang N.K., Dinh T.H., Schmitz A. 2010. A third new *Cyrtodactylus* (Squamata: Gekkonidae) from Phong Nha-Ke Bang National Park, Truong Son Range, Vietnam // Zootaxa. No.2413. P.20–36.

ПРОСТРАНСТВЕННО-ТИПОЛОГИЧЕСКАЯ НЕОДНОРОДНОСТЬ ЭКОСИСТЕМ ЗАПАДНО- СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ

**Ю.С. Равкин, В.П. Седелников, М.Г. Сергеев,
А.А. Титлянова, В.А. Хмелёв**

SPATIAL AND TYPOLOGICAL HETEROGENEITY OF THE ECOSYSTEMS OF THE WEST SIBERIAN PLAIN

**Yu.S. Ravkin, V.P. Sedel'nikov, M.G. Sergeev,
A.A. Titlyanova, V.A. Khmelev**

Изучение пространственной неоднородности (изменчивости) животного населения мы считаем зоогеографической задачей, а животного населения и растительности, вместе взятых — биогеографической. Корректнее в биогеографический анализ было бы включать ещё и микробиоценозы, т.е. рассматривать территориальную неоднородность биоценозов в целом. Дальнейшее расширение задачи логически приводит к исследованию биогеоценозов (экосистем) и смыкания биогеографии и ландшафтоведения. Усложнение объекта изучения, его многомерность и вероятностная (стохастическая) природа обуславливают необходимость применения специальных методов математической обработки, в частности кластерного и факторного анализа, метода главных компонент и шкалирования. Эти формализованные методы увеличивают сравнимость (сопоставимость) результатов анализа, жёстко закрепляя его условия. В этом случае нередко возникает проблема сопоставимости данных, пересчитываемых на различные единицы, а главное, резкое доминирование одних блоков и низкая доля других. Так, если проводить районирование по фауне беспозвоночных и позвоночных животных вместе, то первые из-за значительно большего числа видов полностью затушёвывают закономерности распределения вторых. То же будет при биогеографическом (совместном) анализе флоры и фауны, поскольку видов растений значительно меньше, чем животных. Ещё большие трудности могут возникнуть при использовании формализованных методов в биогеографических исследованиях в биоценологическом аспекте.

В сообщении на примере экосистем Западно-Сибирской равнины показана возможность их анализа с помощью специальных математических методов на усреднённых матрицах коэффициентов сходства по отдельным блокам, что нивелирует значительные различия в доле разных, как биологических, так и биогенных (биокосных), составляющих экосистем. При этом независимо от различий в их доле по анализируе-

тому показателю сохраняется специфика закономерностей территориальных изменений отдельных блоков и адекватное отражение эмерджентных свойств экосистем.

Воздушно-сухая масса рассчитана отдельно по четырём составляющим экосистемы компонентам. Первый блок включает подземную часть (гумус почв по слоям, мортмассу и подземную фитомассу), второй — надземную растительность (по доминирующим видам различных жизненных форм), третий — беспозвоночных животных (по группам видов), четвертый — позвоночных (по видам). Итоговая классификация экосистем выполнена по матрице усреднённых коэффициентов сходства по всем блокам вместе. Показано несовпадение пространственной изменчивости отдельных блоков между собой и по сравнению с экосистемами в целом. Эти различия проявляются как при типологическом, так и при типолого-хорологическом анализе. Отмеченные особенности территориальной смены в указанных блоках порождают континуальность экосистем и условность всех классификаций и проведённых границ.

Классификация растительности, составленная И.С. Ильиной с соавторами (1976), предусматривает выделение трёх геоботанических зон: тундровой, бореальной (лесной) и суббореальной (степной). Далее эти зоны разделены на подзоны. Затем разделение идёт по внутриподзональным полосам, динамическим рядам (группам типов формаций), в т.ч. по степени заливания в половодье, заболоченности (с учётом трофности, облесённости и обводнённости), а также по составу растительности и сельскохозяйственному использованию территории.

При формализованном кластерном анализе экосистем по растительности, рассматриваемой на уровне средних значений по выделам карты, целесообразно выделить две группы типов: тундрово-бореальную и суббореальную (Седельников и др., 2011; Хмелёв и др., 2011; Сергеев и др., 2011; Sedel'nikov et al., 2011; Khmelev et al., 2011; Sergeev et al., 2011; Ravkin et al., 2011). В отличие от представлений И.С. Ильиной с соавторами, это отображение на карте растительности Западно-Сибирской равнины даёт дополнительную информацию, свидетельствуя о меньшей постепенности в смене лесной растительности степями по сравнению с тундрами (при рассмотрении по показателям фитомассы). На следующем шаге разбиения это приводит к выделению лесотундрового типа экосистем, к которому в Западной Сибири следует отнести сообщества предтундровой и северотаёжной подзон. Собственно лесные экосистемы образуют формации лесов, пойм и болот в пределах от средней тайги до лесостепи и сосновых боров степной зоны. Дальнейшее деление совпадает с разнообразными сочетаниями тех же признаков среды, что и на карте И.С. Ильиной с соавторами, начиная с подзональности. Однако

различия в том, что при формализованном анализе учтено доминирование этих сочетаний, в то время как у И.С. Ильиной и др. иерархия влияния факторов задана изначально (подзона, полоса, ряд). Это, судя по результатам кластерного анализа, не всегда соответствует выборке и прослежено даже при выделении типов экосистем по растительности, не говоря уже о подзональном делении и различении её динамических рядов.

Заданное деление, в частности, не даёт ответа на вопрос о степени доминирования на суходолах, внепойменных болотах и в поймах влияния подзональности по отношению к таким факторам как заболоченность, антропогенная трансформация и поемность. Правда, следует отметить, что использованная в качестве основы карта составлена по типологическому принципу. Так, например, среднетаёжные верховые болота могут проникать далеко к югу вплоть до лесостепи, а поймы — смещены на подзону к северу по отношению к плакорам. При формализованном подходе с учётом сходства экосистем, отражающего интегральное влияние всех факторов среды, сходные видовой состав и фитомасса могут формироваться под влиянием разных факторов среды, которые отражают в этом плане одинаковые последствия существования фитоценозов в целом.

Классификация экосистем по гумусу почв, мортмассе и подземной фитомассе существенно отличается от классификации по растительности, что обусловлено в первом случае большей значимостью заболоченности по сравнению с теплообеспеченностью. Поскольку на болотах гумуса образуется очень мало, они резко отличаются по этому признаку от незаболоченных территорий. Теплообеспеченность значимо определяет различия на уровне тундровых и бореально-суббореальных экосистем. Кроме того, луга тундровой зоны по сходству (в рассматриваемых параметрах) ближе к болотам, чем к тундрам. Подразделение остальной части пойменных и плакорных незаболоченных экосистем совпадает с различными сочетаниями факторов: зональности (подзональности), облещённости, заливания в половодье, сельскохозяйственного использования земель и иссушения почв. При этом нет чёткого совпадения с зонально-подзональным делением, а пойменные экосистемы вовсе не могут быть разделены по подзональной принадлежности.

По беспозвоночным выделено 6 типов населения: 1 — тундровый; 2 — лесотундровый (суходолов в пределах предтундровых редколесий и северной тайги); 3 — таёжный (суходолов в пределах средней тайги и южнотаёжных темнохвойных и мелколиственных лесов); 4 — подтаёжно-степной (суходольных подтаёжных, лесостепных и степных сообществ и, кроме того, пойм в пределах этих подзон, а также южнотаёжных сосняков и полей в сочетании с перелесками); 5 — болотно-пойменный предтундрово-таёжный тип населения и 6 — болотный подтаёжно-степ-

ной (в пределах подзон от подтаёжных лесов до настоящих степей). Таким образом, на плакорах роль заболоченности и поемности в формировании неоднородности сообществ становится значимой, начиная с предтундровых редколесий, а поемность в лесостепи и степи столь же незначима, как в тундровой зоне. Это связано с высокой степенью заболоченности и обводнённости тундр, существенным отличием по облесённости пойм и болот в предтундровых редколесьях и таёжных подзонах. Население беспозвоночных в мозаичных ландшафтах подтаёжных лесов, лесостепи и степи весьма сходно, но существенно отличается на заболоченных территориях при общем дефиците влаги на юге Западно-Сибирской равнины.

Наземные позвоночные существенно отличаются от беспозвоночных большей подвижностью. Арена их жизнедеятельности шире, чем у беспозвоночных, причём многие из них предпочитают экотопы и далеко проникают в пределы соседних местообитаний. Кроме того, многие птицы перелётны или частично откочёвывают к югу во внегнездовое время, используя более северные территории только в период сезонного температурного оптимума. Поэтому первое деление их населения вдвое менее дробно, чем по беспозвоночным. По первому (не идеализированному) разбиению может быть условно выделено три «зоны» — северная (лесотундрово-тундровая), срединная (лесов, болот, пойм от средней тайги до лесостепи) и южная (внепойменных лугов, степей, сельскохозяйственных земель на их месте и степных сосняков). После идеализации результатов разбиения границы между этими зонами оказываются размытыми. Дальнейшее деление по сходству, так же как по беспозвоночным, совпадает, хотя и очень нечётко, с сочетаниями тех же факторов среды: от подзональности до состава растительности.

Исследования, послужившие основой для настоящей публикации, частично поддержаны грантами РАН (№ Б. 26.4) и РФФИ (№ 10-04-00639).

Список литературы

- Ильина И.С., Лапшина Е.И., Лавренко Н.Н., Мельцер Л.И., Романова Е.А., Боговяленский Б.А., Махно В.Д. 1976. Растительность Западно-Сибирской равнины. Карта масштаба 1:1500000. М.: ГУГК.
- Седельников В.П., Равкин Ю.С., Титлянова А.А., Богомолова И.Н., Николаева О.Н. 2011. Пространственно-типологическая неоднородность экосистем Западно-Сибирской равнины. Сообщение I. Растительный покров // Сибирск. экол. журн. Т.18. № 3. С.311–323.
- Сергеев М.Г., Стриганова Б.Р., Мордкович В.Г., Молодцов В.В., Богомолова И.Н., Николаева О.Н. 2011. Пространственно-типологическая неоднородность

- экосистем Западно-Сибирской равнины. Сообщение III. Наземные беспозвоночные // Сибирск. экол. журн. Т.18. № 4. С.467–474.
- Равкин Ю.С., Богомолова И.Н., Чеснокова С.В. 2011. Пространственно-типологическая неоднородность экосистем Западно-Сибирской равнины. Сообщение IV. Наземные позвоночные // Сибирск. экол. журн. Т.18. № 4. С.475–485.
- Хмельёв В.А., Титлянова А.А., Седелников В.П., Равкин Ю.С., Богомолова И.Н., Кокорина И.П. Пространственно-типологическая неоднородность экосистем Западно-Сибирской равнины. Сообщение II. Подземная фитомасса, гумус почв, мортмасса // Сибирск. экол. журн. Т.18. № 4. С.325–339.
- Khmelev V.A., Titlyanova A.A., Sedel'nikov V.P., Ravkin Yu.S., Bogomolova I.N. 2011. Spatial-typological differentiation of ecosystems of the West Siberian Plain. Communication II: Underground phytomass, dead organic matter, and soil humus // Contemporary Problems of Ecology. Vol.4. No.3. P.241–247.
- Sedel'nikov V.P., Ravkin Yu.S., Titlyanova A.A., Bogomolova I.N., Nikolaeva O.N. 2011. Spatial-typological differentiation of ecosystems of the West Siberian Plain. Communication I: Plant cover // Contemporary Problems of Ecology. Vol.4. No.3. P.229–240.
- Sergeev M.G., Striganova B.R., Mordkovich V.G., Molodtsov V.V., Bogomolova I.N., Nikolaeva O.N. 2011. Spatial-typological differentiation of ecosystems of the West Siberian Plain. Communication III: Terrestrial invertebrates // Contemporary Problems of Ecology. Vol.4. No.4. P.347–354.
- Ravkin Yu.S., Bogomolova I.N., Chesnokova S.V. 2011. Spatial-typological differentiation of ecosystems of the West Siberian Plain. Communication IV: Terrestrial vertebrates // Contemporary Problems of Ecology. Vol.4. No.4. P.355–365.

ИТОГИ РАЙОНИРОВАНИЯ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ ПО ФАУНЕ НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ

Ю.С. Равкин

RESULTS OF NORTHERN EURASIA'S REGIONALIZATION, BASED ON THE TERRESTRIAL VERTEBRATE FAUNA

Yu.S. Ravkin

Северная Евразия в пределах границ СССР 1991 г. разделена с целью районирования по фауне наземных позвоночных на 245 участков по карте растительности масштаба 1 : 20 000 000 таким образом, чтобы каждый из них занимал территорию природной подзоны, протяженностью по долготе в 10°. Для каждого выделенного участка по ареалам наземных позвоночных составлен список обитающих там видов, а затем по этим спискам рассчитаны коэффициенты сходства Жаккара, использованные в дальнейшем для кластерного анализа. Методы, подходы и характеристика материалов изложены ранее (Блинова, Равкин, 2008; Ravkin et al., 2010a,b). В итоге получена следующая классификация.

ПОЛЯРНО-ПУСТЫННЫЙ ОСТРОВНОЙ РЕГИОН.

1. Полярно-пустынная островная подобласть.

ТУНДРОВЫЙ МАТЕРИКОВО-ОСТРОВНОЙ РЕГИОН.

2. Тундровая материково-островная подобласть.

Провинции:

2.1. Островная,

2.2. Северная материковая,

2.3. Северо-Восточная равнинная материково-островная,

2.4. Северо-Восточная горно-анклавная.

ЛЕСНОЙ РЕГИОН.

3. Лесная транспалеарктическая подобласть.

3.1. Западная провинция.

Округа: 3.1.1 – Беломорско-Уральский, 3.1.2 — Балтийско-Иртышский, 3.1.3 — Печерско-Енисейский, 3.1.4 — Иртышско-Алтайский, 3.1.5 — Прикарпатский.

3.2. Восточная провинция.

Округа: 3.2.1 — Северо-Уральский, 3.2.2 — Уральско-Енисейский, 3.2.3 — Оленёкско-Верхоянский, 3.2.4 — Янско-Андырский, 3.2.5 — Енисейско-Охотский, 3.2.6 — Енисейско-Ленский, 3.2.7. — Байкало-Охотский.

Провинции:

3.3. Юго-Восточная горно-анклавная,

3.4. Камчатская,

- 3.5. Алтае-Саянская,
 - 3.6. Саяно-Приморская.
 - Округа: 3.6.1 — Саяно-Байкальский, 3.6.2 — Аргуньско-Приморский.
 - 3.7. Сахалинская провинция.
4. Лесная уссурийская подобласть.
ПУСТЫННО-СТЕПНОЙ РЕГИОН.
5. Пустынно-степная подобласть.
Провинции:
 - 5.1. Полупустынно-степная,
 - 5.2. Пустынная,
 - 5.3. Горная среднеазиатская,
 - 5.4. Полупустынно-пустынная,
 - 5.5. Кавказская.
- ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫЙ ОСТРОВНОЙ РЕГИОН.
6. Дальневосточная островная подобласть.
Провинции:
 - 6.1. Командорская,
 - 6.2. Курильская,
 - 6.3. Шантарская.

Предлагаемое деление, судя по учетной дисперсии, в 2–2,5 раза информативнее схем, разработанных ранее по отдельным группам животных и отражающих, по мнению предшественников, неоднородность фауны наземных животных суши в целом. При сопоставлении результатов районирования, выполненного по отдельным классам наземных позвоночных, прослежено значительное сходство причин неоднородности фаун. Однако различия в толерантности к среде рассмотренных животных порождают при частном районировании значительное несовпадение границ выделенных зоохорий и их иерархии по сравнению с таковыми по всем позвоночным.

Структура фауны наземных позвоночных указанной части Северной Евразии выявлена в результате анализа сходства-различия фауны подобластей при пороге значимости коэффициента в 11 единиц. Схема сходства, так же как составленная карта, иллюстрирует влияние зональности (отличий в тепло- и влагообеспеченности в направлении север – юг), островного характера территории, преимущественно как степени удаленности от материка, и муссонного климата. При этом средняя суммарная встречаемость и число видов по подобластям уменьшаются к северу, а видовое богатство в лесных подобластях зависит ещё и от их площади.

Наиболее значимая связь с неоднородностью фауны выявлена для теплообеспеченности, заданной в расчетах как простое сочетание зональ-

ности и провинциальности. Ею можно объяснить 70% дисперсии коэффициентов сходства, а с учётом дифферентности (диагонального смещения границ таксонов предложенной классификации к юго-востоку) — 75%. Послеледниковое расселение и зональность при индивидуальной оценке объясняют в 1,7 и 1,4 раза меньшую часть неоднородности. С провинциальностью можно связать в 4 и 7 раз меньшую часть дисперсии фауны, чем с теплообеспеченностью. Совсем невелика в среднем по территории сила и общность связи с островным характером территории и с поясностью. Всеми перечисленными факторами объясняется 78% дисперсии коэффициентов сходства конкретных фаун. Со структурными и классификационными режимами можно связать 46 и 57% дисперсии, а общая информативность представлений составляет 83%, что примерно равно коэффициенту множественной корреляции 0,91.

При проведении расчётов силы и общности связи между факторами среды и фаунистической неоднородностью Северной Евразии выявлено, что приращение информативности к теплообеспеченности дают только провинциальность и островной характер территории (6 и 2%), а также классификационные и структурные режимы (4 и 1%).

Информативность классификации по наземным позвоночным Северной Евразии максимальна — 57% дисперсии коэффициентов сходства Жаккара. По теплокровным позвоночным соответствующие оценки равны 51–52%, а холоднокровным — 34–39%. Дополнение классификации по фауне позвоночных результатами аналогичной классификации по фауне млекопитающих даёт приращение на 15%, по остальным классам — на 8–9%, а нарастающим итогом по птицам приращение равно 9%, по млекопитающим 13%, по земноводным 2%, а по пресмыкающимся 4%. Таким образом, классификация фауны наземных позвоночных в целом не включает в себя всех особенностей в неоднородности составляющих этот тип отдельных классов, отражая лишь часть эмерджентных свойств всей совокупности.

Предлагаемые варианты имеют большую дробность. Кроме подобластей и провинций, они включают обычно фаунистические ряды, регионы, округа и районы. Если сравнивать классификации только по подобластям и провинциям, то превышение информативности меньше на 5–13% и составляет 1,5–3,3 раза. Это свидетельствует о том, что большее совпадение предлагаемых классификаций с неоднородностью конкретных фаун связано не столько с дробностью разделения, сколько с более корректным проведением границ зоохорий.

Некоторые авторы проводили районирование отдельно по фауне наземных животных: птиц, жёсткокрылых насекомых, млекопитающих и отдельно мелких млекопитающих, полагая, что предлагаемое ими районирование может быть распространено на всю фауну (Северцов, 1877;

Семёнов-Тянь-Шанский, 1936; Кузнецов, 1950; Мекаев, 1987). Однако их зоохории имеют в 1,8–2,5 раза меньшую информативность, чем предлагаемая классификация по фауне всех наземных позвоночных, поэтому едва ли можно надеяться на создание универсальной схемы для всей фауны, имея информацию по какой-либо одной отдельной группе животных.

Степень совпадения выделенных подобластей с границами распространения зональной растительности различна. Стопроцентное совпадение по вошедшим в таксон участкам прослежено только на островах и в уссурийской лесной подобласти. В тундровой материково-островной подобласти 96% участков заняты равнинными и горными тундрами и только 4% — северотаёжными территориями, включая редкостойные леса. В лесную транспалеарктическую подобласть вошло 73% участков, отнесенных к равнинным и горным лесам и к предтундровым редколесьям. Десять процентов приходится на участки горных тундр и подгольцовых редколесий, 9% — на лесостепные, 8% — на равнинные и горные степные и полупустынные. Пустынно-степная подобласть на 68% занята равнинными и горными степями, полупустынями и пустынями. Остальное приходится на включения высокогорных лугов и кустарников (24%), европейских широколиственных лесов (6%) и ксерофитных редколесий и кустарников (3%).

Таким образом, степень совпадения названия подобластей с типом растительности в лесной и пустынно-степной фаунистических подобластях сравнительно велика и составляет соответственно 96 и 68%. При этом следует учитывать, что на карте растительности, использованной в качестве основы для выделения участков, полярные пустыни включены в арктические тундры, южные — в типичные, а предтундровые редколесья объединены с северной тайгой. Поэтому эти широтные подразделения в расчётах отсутствуют. Лесостепные участки по фауне позвоночных полностью входят в лесную подобласть. Отнесение части участков в нетипичные подобласти связано с малой площадью и невысокой точностью определения внутренних границ ареалов, так как в масштабе 1 : 20 000 000 не все участки, где не встречаются некоторые виды, могут быть отражены, особенно в горах, в первую очередь, на северо-востоке. Так, по земноводным и пресмыкающимся ареалы охватывают здесь высокогорья, где эти животные, как правило, не встречаются.

Исследования, послужившие основой для настоящей статьи, частично поддержаны грантами РАН (№ Б. 26.4) и РФФИ (№ 10-04-00639).

Список литературы

Блинова Т.К., Равкин Ю.С. 2008. Орнитофаунистическое районирование Северной Евразии // Сибирск. экол. журн. Т.15. № 1. С.101–121.

- Кузнецов Б.А. 1950. Очерк зоогеографического районирования СССР. М.: Изд-во Московского общества испытателей природы. 176 с.
- Мекаев Ю.А. 1987. Зоогеографические комплексы Евразии. Л.: Наука. 127 с.
- Северцов Н.А. 1877. О зоологических (преимущественно орнитологических) областях внетропических частей нашего материка // Изв. Русск. геогр. о-ва. Т.13. Вып.3.
- Семёнов-Тянь-Шанский А. 1936. Пределы и зоогеографические подразделения Палеарктической области для наземных сухопутных животных на основании географического распределения жёсткокрылых насекомых. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 16 с.
- Ravkin Yu.S., Bogomolova I.N., Chesnokova S.V. 2010a. Amphibian and Reptile Biogeographic Regions of Northern Eurasia, Mapped Separately // Contemporary Problems of Ecology. Vol.3. No.5. P.562–571.
- Ravkin Yu.S., Bogomolova I.N., Yudkin V.A. 2010b. Herpetofaunistic zonation of Northern Eurasia // Contemporary Problems of Ecology. Vol.3. No.1. P.63–75.

**БИОГЕОГРАФИЯ РАННЕПАЛЕОЗОЙСКИХ
ИГЛОКОЖИХ: ПРОБЛЕМА ЦЕНТРОВ
ПРОИСХОЖДЕНИЯ ВЫСШИХ ТАКСОНОВ
С.В. Рожнов**

**BIOGEOGRAPHY OF THE EARLY PALAEOZOIC
ECHINODERMS: PROBLEM OF HIGHER TAXA
CENTER OF ORIGIN
S.V. Rozhnov**

Иглокожие появились одновременно в раннем кембрии в эпиконтинентальных морях сразу трех кембрийских континентов — Лаврентии, Гондваны и Сибири, где они были представлены сразу всеми тремя подтипами — элевтерозоями, пельматозоями и карпозоями. На четвертом крупном континенте того времени, Балтике, они появились в позднем кембрии. Из-за недостаточности данных невозможно говорить о центрах происхождения первых кембрийских представителей этих подтипов, но можно выделить отдельные регионы с эндемичной фауной иглокожих. Дожившие до современности классы иглокожих: морские лилии, морские звезды, офиуры, морские ежи и, вероятно, голотурии - появились в ордовике. Все останки раннепалеозойских иглокожих приурочены к мелководным эпиконтинентальным морям и, реже, к шельфу окраинных морей. Океанические пространства служили в то время серьезными препятствиями для распространения иглокожих, видимо, из-за характерных для этих животных лецитотрофных личинок. Классы и другие высшие таксоны иглокожих появлялись в палеонтологической летописи внезапно, сразу с уже сформированным планом строения. Отсутствие переходных форм между ними можно объяснить комбинаторным способом макроэволюционных изменений, когда признаки комбинируются благодаря гетерохрониям (Рожнов, 2009). Поэтому все переходные формы скрыты в тех стадиях онтогенеза, которые обычно не сохраняются в ископаемом состоянии. Другой причиной такого внезапного появления новых таксонов надродового ранга является их географическая обособленность от предковых форм: новые таксоны возникают обычно в ином бассейне, чем тот, где обитали предковые формы. Это, возможно, связано не столько с отсутствием для новых таксонов подходящей свободной экологической ниши в ареале предков, сколько с тем, что длительное плавание личинок при миграции из одного бассейна в другой способствует проявлению гетерохроний, прежде всего педоморфоза. Хорошим примером может служить развитие надсемейств диспаридных

морских лилий *Nomocrinacea*, *Pisocrinacea* и *Allagecrinacea* (Rozhnov, 2007).

Сравнительный морфологический анализ, данные по позднему онтогенезу скелета, анализ аберрантных форм и последовательное стратиграфическое распространение убедительно показывают филогенетическую последовательность *Nomocrinacea* → *Pisocrinacea* → *Allagecrinacea*. Предковые гомокринацеи обитали только в Лаврентии, а первые и наиболее примитивные их потомки среди пизокринацей сначала появились в Балтике, и лишь потом их специализированные формы проникли в Лаврентию. План строения пизокринацей возник в результате педоморфных изменений плана строения гомокринацей. Поэтому сделан вывод, что длительное путешествие личинок гомокринацей из Лаврентии в Балтику через разделявший их океан Япетус после его сужения в начале силура привело к задержке их развития и возникновению педоморфных изменений в морфологии, приведших к возникновению пизокринидного плана строения. Образно говоря, из Лаврентии пустились в плавание гомокринидные личинки, а в Балтике они осели на дно уже как представители пизокринацей. Таким образом, в этом случае отсутствует центр происхождения, если таковым не считать океанические течения, но ярко выражен первичный центр расселения в Балтике. По обилию доказательств это уникальный случай, но появление потомков первоначально в другом регионе, чем область распространения предковых форм, типично для происхождения высших таксонов разного таксономического уровня. В частности, верхнепалеозойские потомки пизокринацей аллагекринацей появились впервые в Северной Америке, тогда как их непосредственные предки среди пизокринацей были распространены в Азии и Австралии. Если предположение о возникновении высших таксонов при переселении в новый регион окажется верным для многих случаев, то представление о центре происхождения оказывается размытым, и вместо него в таких случаях следует говорить лишь о первичном центре расселения.

Из-за неоднозначности реконструкций филогенетических отношений между высшими таксонами раннепалеозойских иглокожих и фрагментарности данных по их распространению трудно определить их первичный центр расселения. Тем не менее, и в этом случае можно наметить его расположение, основываясь на распространении так называемых сиблинговых таксонов (Rozhnov, 2010). Для морфологически почти неразличимых видов, имеющих общего предка, но изолированных репродуктивно Э. Майр (Mayr, 1942) ввел специальный термин — виды-близнецы, или сиблинговые виды. Такие сходные виды нередко обитают в разных изолированных регионах или биотопах. По аналогии с сиблинговыми видами мы назвали сиблинговыми морфологически сходные роды, а

также и таксоны более высокого ранга, например, семейства, имеющие общего предка, по крайней мере, на том же таксономическом уровне. Другими словами, морфологически сходные роды, имеющие предком общий род, мы называем сиблинговыми родами. Семейства, имеющие предком общее семейство, являются сиблинговыми семействами. Присутствие сиблинговых таксонов на разделенных континентах предполагает их миграцию из некоего третьего региона, где обитал их общий предок. Отличить сиблинговые таксоны от других можно анализом индивидуальной и возрастной изменчивости, изучением аберрантных форм, позволяющих выявить, с одной стороны, важные особенности онтогенеза, а с другой стороны, оценить морфогенетические возможности сравниваемых форм. Большое число сиблинговых таксонов обнаружено при сравнении фаун иглокожих среди морских лилий, эокриноидей, ромбифер и эдриоастероидей, живших в ордовикских эпиконтинентальных морях разделенных континентов, особенно Балтики и Лаврентии.

Сиблинговые таксоны на каждом из разделенных континентов имеют определенные направления их иммиграции на континент. Пересечение этих направлений, условных азимутов, проведенных с каждого континента, указывают на некий регион, который и является местообитанием предкового таксона и, соответственно, центром происхождения сиблинговых таксонов. В Балтику иммиграция большинства сиблинговых родов шла с востока, а в Лаврентию — с запада, в обоих случаях минуя североафриканскую часть Гондваны и Перигондвану (Франция, Испания, Богемия) с хорошо изученной фауной иглокожих. Об этом свидетельствует отсутствие в Перигондване сиблинговых родов иглокожих, общих для Балтики и Лаврентии. В Балтику эти роды должны прийти из умеренно-холодных вод или быть достаточно эвритермными, если они пришли из тепловодных или тропических морей, так как в Балтике в то время были холодноводные условия. Значительная часть родов (*Paracryptocrinites*, *Rhipidocystis*, большая часть морских лилий) оказалась, видимо, умеренно-холодноводными и относительно стенотермными, так как они исчезли при потеплении, а небольшая часть была эвритермной, потому что, проникнув в Балтику при холодной воде, они дожили до тропических условий (*Hoplocrinus*). Под такие условия не попадают тропические моря Сибири с их бедной фауной иглокожих. Поэтому регион обитания предков сиблинговых родов иглокожих следует искать в обширном регионе умеренно-холодноводных и тепловодных морей «восточной» Гондваны. Фауна раннеордовикских иглокожих в этом регионе не сохранилась, но ее следы остались в средне-верхнеордовикских фаунах Южного Китая и Таиланда. Находки позднеордовикских иглокожих в Южной Монголии и Казахстане отражают, возможно, миграционный путь раннеордовикских

и среднеордовикских иглокожих из Восточной Гондваны в Балтику (Rozhnov et al., 2009). Путь из «восточной» Гондваны в Лаврентию, очевидно, проходил вдоль противоположного края Гондваны.

Биогеографическое изучение сиблинговых родов в ордовике указывает на два первичных очага их расселения: один в умеренно тепловодных морях «восточной» Гондваны, а другой в холодноводных морях Перигондваны. Поэтому в целом Гондвану можно назвать колыбелью ордовикских иглокожих, многие из которых отсюда мигрировали в Балтику и Лаврентию. Лаврентию можно назвать питомником иглокожих, где предки, попав сюда преимущественно из Гондваны, дали большое разнообразие морфологических форм и таксонов. В Балтику первые иглокожие проникли только в конце раннего ордовика и их разнообразие пополнялось в значительной степени иммиграцией сюда разнообразных иглокожих из Гондваны, а в верхнем ордовике еще и из Лаврентии. Лишь небольшое число родов мигрировало из Балтики на другие континенты. Эволюционная радиация на родовом и более высоких таксономических уровнях в Балтике не играла доминирующей роли в увеличении разнообразия иглокожих. Поэтому Балтику можно назвать музеем иглокожих, в котором сохранялись многие иммигранты с других континентов. Сибирь в ордовике была для иглокожих далекой окраиной с экстремальными, особенно соленостными, условиями. Кембрийская фауна иглокожих Сибири при дальнейшем изучении может оказаться ключевой для понимания дальнейшего посткембрийского развития иглокожих, так как весьма вероятно, что большинство начальных клад ордовикских иглокожих, по крайней мере, среди пельматозой, сформировались при миграции кембрийских форм из Сибири в Гондвану.

Список литературы

- Рожнов С.В. 2009. Роль гетерохроний в становлении планов строения высших таксонов иглокожих // Изв. РАН. Сер. биол. № 2. С.155–166.
- Mayr E. 1942. Systematics and the origin of species. New York: Columbia Univ. Press. xiv+334 p.
- Rozhnov S.V. 2007. Changes in the Early Paleozoic geography as a possible factor of echinoderm higher taxa formation: Delayed larval development to cross the Iapetus Ocean // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. No.245. P.306–316.
- Rozhnov S.V., Minjin Ch., Kushlina V.B. 2009. Discovery of Rhombifera (Echinoderms) in the Ordovician of Mongolia // Paleontol. J. Vol.43. No.11. P.1425–1431.
- Rozhnov S.V. 2010. Sibling echinoderm taxa on isolated Ordovician continents: Problem of the center of origin // Bulletin of Geosciences. Vol.85. No.4. P.671–678.

МИКРОАЛЬГОФЛОРА СОВРЕМЕННОГО БОЛЬШОГО АРАЛА: ГАЛОБНОСТЬ И ЧЕРТЫ СХОДСТВА С ДРУГИМИ ВНУТРЕННИМИ ВОДОЁМАМИ ПЛАНЕТЫ

Ф.В. Сапожников

FLORA OF MICROALGAE OF MODERN LARGE ARAL SEA: HALOBITY AND SIMILARITIES TO OTHER INLAND WATERS OF THE PLANET

Ph.V. Sapozhnikov

В ходе многолетних исследований Большого Аральского моря нам удалось наблюдать своеобразные черты его современной альгофлоры, имевшие место на фоне неуклонного осолонения вод. Отметим, что море перешло в ультрагалинное состояние в 2001 г., когда общая минерализация воды превысила 75 г/л — это произошло вскоре после разделения водоёма на Западный и Восточный бассейны, сохранявшие обмен через узкий пролив на Севере. Наши комплексные экспедиции начались уже в 2002 г., что дало возможность отследить состояние биоты при дальнейшем росте минерализации на протяжении 7 лет — т.е. почти за весь период ультрагалинизации, завершившийся пересыханием Восточного Бассейна в 2009 г.

Как же выглядела на этом этапе флора Большого Арала с позиций галобности? Анализ показал, что общий видовой список микроводорослей (микрофитов), полученный за весь период наблюдений для Западного (наиболее изученного) бассейна Большого моря, включал представителей 6 групп по галобности (олигогалобы: галофобы — 0,7%, галлофилы — 24,3%, индифференты — 27,8%; мезогалобы (солонатоводные и солонатоводно-морские) — 31,9%; эугалобы (морские виды) — 9%; галобионты (гипергалобы) — 0,7%). Виды, для которых определить галобность не удалось, составили всего 5,6%. Это позволяет нам заключить, что олигогалобные виды дают в сумме более половины списка. Таким образом, флора по отношению к солёности приобретает пресноводно-солонатоводный характер с небольшой долей морских форм. Более того, доля видов, считающихся олигогалобными, по мере роста солёности слабо, но неуклонно увеличивалась (рис. 1).

Во флоре ультрагалинного водоёма преобладали олигогалобы. Этому феномену мы видим два возможных объяснения.

Объяснение первое:

Широко применяемые системы галобности в большинстве случаев построены на материалах по распространению видов в водах с опреде-

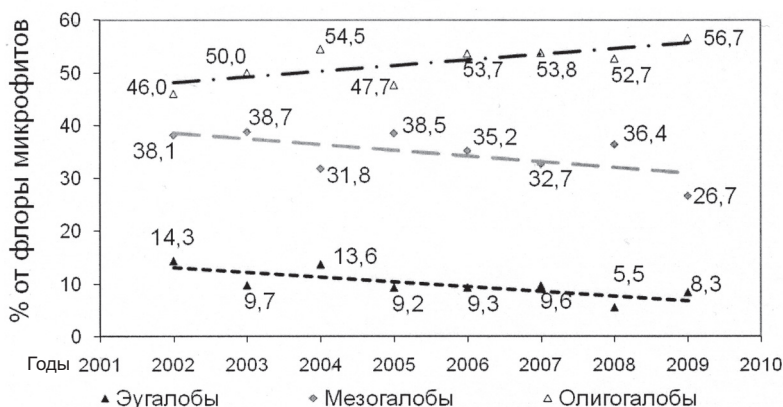


Рисунок 1. Процентное соотношение олиго-, мезо- и эугалобных микрофитов во флоре Западного бассейна на разных этапах наблюдений (2002–2009 гг.).

лённой солёностью, прямые экспериментальные данные по толерантности крайне немногочисленны.

Возможно, эти системы не были адаптированы для соотношения солей в Арале, которое сильно отличается как от океанического, так и от континентального. Поэтому изначальная галотолерантность многих микрофитов, населявших ультрагалинный Большой Арал, была значительно шире, чем приводится в этих системах.

Объяснение второе:

Как показал сравнительный анализ наших данных с материалами других авторов по отдельным районам планеты, в которых мы самостоятельно проанализировали приведённые наборы видов по галобности, высокий процент олигогалобов во флоре пересоленного водоёма не является исключением для Арала (Kashima et al., 1997; Servant-Vildary, Roux, 1990; Неврова, Шадрин, 2005; Lange, Tiffany, 2002). Сходную картину — полученную нами по видовым спискам в работах коллег — мы отметили и в других континентальных пересоленных озёрах. Напротив, в лагунах доля олигогалобов существенно ниже, здесь преобладают морские или солоноватоводные виды (Nagasathya, Thajuddin, 2008; Campagna, 2007). Таким образом, мы видим явные различия между континентальными и морскими водоёмами по составу микроальгофлоры (рис. 2).

В работах В.В. Хлебовича (1962) о критической солёности есть указания, что фауну ультрагалинных континентальных вод формируют изначально пресноводные виды, адаптирующиеся здесь под действием ра-

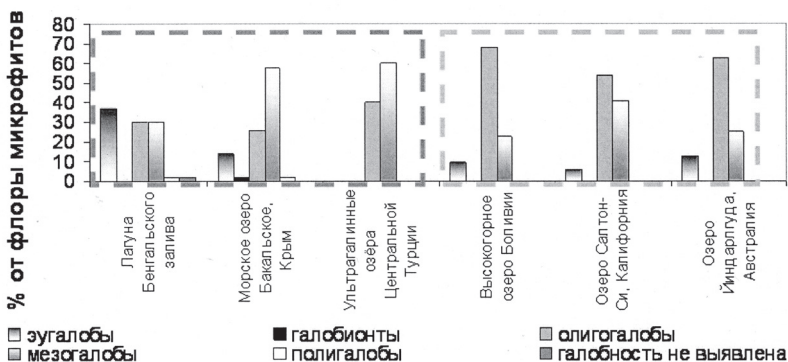


Рисунок 2. Галобность микрофитной флоры некоторых лагун (в левой части) и озёр (в правой части), расположенных в разных частях света.

пического фактора — эколого-физиологического действия ионного состава воды (Рога, 1966). Мы видим, что предложенное им правило проявляется и во флоре этих водоёмов. В свою очередь, флору морских по происхождению гипергалинных и ультрагалинных вод формируют большей частью морские и солонатоводные виды.

Анализ литературных источников показал, что списки диатомей — в отличие от других групп микрофитов — приводятся для большинства водоёмов. Для сравнения состава диатомовой флоры Большого Арала и других водоёмов мы привлекли видовые списки по 13 съёмкам из Большого Арала со 2002 по 2009 г. и по 136-ти другим внутренним водоёмам в разных частях Света: от олиго- до ультрагалинных.

MDS-диаграмма (построенная на основе матрицы сходства, рассчитанной с использованием индекса Кульчинского) с учётом района расположения водоёмов показала, что Большой Арал на изученном этапе был наиболее сходен с пересолёнными озёрами и лагунами, расположенными в степях и пустынях Центральной Турции, Крыма, Египта, Калифорнии и Аргентины. Эти водоёмы находятся в сходных с ним климатических условиях.

Важным обобщением оказалось и то, что видовой состав постепенно меняется по мере роста общей минерализации: от олиго- к мезо- и далее — к ультрагалинным водам. ANOSIM-анализ показал, что влияние степени осолонения на флору высоко достоверно. Результат многомерного шкалирования (MDS), представленный на рис. 3, наглядно демонстрирует этот градиентный переход по диатомовой флоре от олиго- к ультрагалинным водам. Заметим, однако, что диатомовая флора некоторых олигогалинных водоёмов довольно сходна с таковой для пересолён-

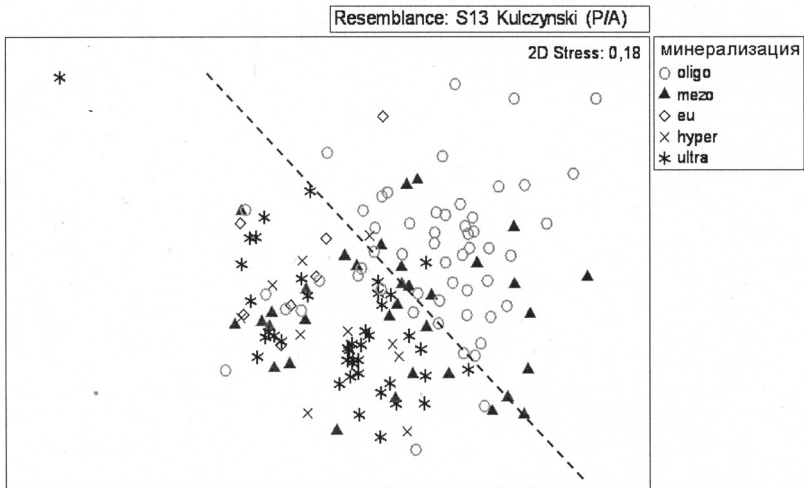


Рисунок 3. MDS-диаграмма сходства водоёмов по диатомовой флоре. Обозначения водоёмов приведены в соответствии со степенью общей минерализации вод (объяснения в тексте). Пунктирная линия условно делит всю область значений диаграммы на зоны повышенной концентрации: «олигогалинную» и «сильно минерализованную».

ных вод (рис. 3). То есть в гипер-, ультра- и олигогалинных водах могут жить одни и те же виды. Но при этом большинство олигогалинных водоёмов более сходны между собой по набору диатомей, что справедливо и для вод с высокой степенью минерализации.

Таким образом, всю найденную в широком спектре внутренних водоёмов диатомовую флору можно условно поделить на сугубо олигогалинную и широко эвригалинную. Возможно, принципиальное влияние на видовой состав при этом оказывает рапический фактор, то есть соотношение солей.

Мы видим, что найденные нами на примере ультрагалинного Большого Арала особенности микрофитной флоры приложимы и к другим водоёмам с высокой степенью общей минерализации вод.

Список литературы

- Неврова Е.Л., Шадрин Н.В. 2005. Донные диатомовые водоросли солёных озёр Крыма // Морський екологічний журн. Т.4. № 4.С.61–71.
 Хлебович В.В. 1962. Особенности состава водной фауны в зависимости от солёности среды // Журн. общей биол. Т.23. № 2. С.90–97.

- Campaga V.S. 2007. Chapter 6.0. The diatom communities of Lake Yindarlgooda and Swan Refuge // *Limnology and biota of Lake Yindarlgooda – an inland salt lake in Western Australia under stress*. P.129–144.
- Kashima K., Matsubara H., Kuzucuoglu C., Karabiyikoglu M. 1997. Diatom assemblages from inland saline lakes in the central part of Turkey – their application for quantitative reconstructions of paleosalinity changes during the late Quaternary // *Japan Review*. Vol. 8. P.235–249.
- Lange C.B., Tyffany M.A. 2002. The diatom flora of the Salton Sea, California // D.A. Barnum, J.F. Elder, D. Stephens, M. Friend (eds.). *The Salton Sea: Developments in Hydrobiology* // *Hydrobiologia*. Vol. 473. No.1. P.179–201.
- Nagasathya A., Thajuddin N. 2008. Diatom diversity in hypersaline Environment // *J. Fisheries and Aquatic Sci.* Vol.3. No.5. P.328–333.
- Pora E. 1966. Le facteur rapique et le metabolisme mineral // *Rev. Roumaine boil. Ser. Zool.* T.11. No.2.
- Servant-Vildary S., Roux M. 1990. Multivariate analysis of diatoms and water chemistry in Bolivian saline lakes // *Hydrobiologia*. Vol.197. P.267–290.

ЖИГУЛЕВСКАЯ ВОЗВЫШЕННОСТИ КАК ОДИН ИЗ ЦЕНТРОВ ВИДООБРАЗОВАНИЯ РУССКОЙ РАВНИНЫ

С.А. Сенатор, С.В. Саксонов

ZHIGULEVSKAYA HEIGHTS AS ONE OF THE CENTERS OF SPECIATION OF RUSSIAN PLAIN

S.A. Senator, S.V. Saksonov

Жигулевская возвышенность — тектонически, геологически и геоморфологически обособленный участок Приволжской возвышенности в ее центральной части. Западной границей возвышенности служит тектоническая линия, ориентированная от г. Сызрань, через с. Трокуровку, по р. Тишереку до ее устья. С других сторон возвышенность оконтурена Куйбышевским и Саратовским водохранилищами.

Уникальные черты растительного покрова этого природного комплекса раскрыты в трудах С.И. Коржинского, Р.И. Аболина, В.Н. Сукачева, Д.И. Литвинова, И.И. Спрыгина, Т.И. Плаксиной (Саксонов, 2006; Сенатор, Саксонов, 2010). Все авторы отмечают не только высокое флористическое разнообразие (включая ботанико-географическое, экологическое и фитоценотическое), но и наличие большой группы растений, которые в условиях Жигулевской возвышенности отличаются (уклоняются) от типичных форм (Спрыгин, 1934а). Это дало повод описать в качестве новых для науки таксонов *Cerastium zhiguliense* S. Saksonov, *Euphorbia zhiguliensis* Prokh., *Delphinium subcuneatum* Tzvelev, *Gypsophila juzepczukii* Ikonn, *Gypsophila zhiguliensis* Krasnova, *Helianthemum zhiguliense* Juz. ex Tzvelev, *Hylotelephium zhiguliense* Tzvelev, *Lotus zhegulensis* Klok., *Poa saksonovii* Tzvelev, *Thymus zhegulienses* Klok. et Shost., *Viola x tzvelevii* Vl. Nikit. и др.

Имеющиеся материалы позволяют признать Жигулевскую возвышенность не только одним из центров сохранения реликтовой флоры (Сенатор, Саксонов, 2010), но также, развивая представления И.И. Спрыгина (1934б) о флорогенезе на юго-востоке европейской России, центром видообразования. В защиту этого положения нами сформулированы следующие тезисы.

1. Продолжительный период континентальных условий. С момента формирования Жигулевской дислокации и по настоящее время Жигулевская возвышенность всегда была сушей (Кесь, 1949; Обедиентова, 1953), следовательно, флорогенез здесь не прекращался. Современная флора уходит своими корнями в плиоцен-плейстоцен. Древние элементы фло-

ры — реликты, в этих условиях не только сохранились в результате отбора среды (Сенатор, Саксонов, 2010), но образовали местные формы, описываемые в ранге видовых и внутривидовых таксонов. Например, локальные популяции *Betula pendula* Roth полиморфны, что дало повод Д.И. Литвинову выделить ряд форм — var. *laevis*, var. *microphylla*). Аналогичная ситуация просматривается и с *Malus praecox* (Pall.) Borkh. — var. *wojeikowii*, var. *rossica*. Описание с Жигулей *Cerastium zhiguliense* S. Saksonov, позволяет ее считать родоначальником близких луговых (не горных) таксонов этого рода. Такие известные реликты как *Aster alpinus* L., *Astragalus zingeri* Korsh., *Clausia aprica* (Steph.) Korn.-Tr., представители рода *Alyssum* L., продолжая эволюционировать, на Жигулевской возвышенности образуют различные расы, отличимые на морфологическом уровне и, по гербарным материалам, сохраняющие эти признаки на протяжении более столетнего периода наблюдений.

2. Одним из условий видообразования является изоляция локальных популяций (аллопатрия). На разных этапах развития Жигулевской возвышенности существовали различные типы изоляции от зонально-климатических (во время плейстоцен-голоценовых оледенений) до островных (морские трансгрессии). В настоящее время важными факторами изоляции являются:

- р. Волга, обрамляющая Жигулевскую возвышенность и придающая ей вид полуострова;
- палеозойские породы известняков и доломитов, выходящие здесь на дневную поверхность;
- антропогенная изоляция, приведшая к формированию особой группы разорванных ареалов растений (антропогенных реликтов).

Указанные факторы привели к уклонению от «типичных» и формированию местных рас таких эндемиков, как *Euphorbia zhiguliensis*, *Helianthemum zhiguliense*, *Thymus zhegulienses*.

В этом отношении примечательной оказалась особая форма (var. *pinatisectum* Vassilcz. ex V.I. Dorof.) из родства *Sisymbrium polymorphum* (Murr.) Roth, описанная В.И. Дорофеевым (1997). Многолетние наблюдения за жигулевской популяцией позволяет выделить ее в самостоятельный таксон видового ранга, поскольку от *S. polymorphum* она отличается сочно-зеленым цветом сильно ветвистых стеблей, отсутствием в нижней части (как и на всех частях растения) опушения, глубоко перисто-раздельными листьями (по всему стеблю), ярко желтыми чашелистиками, более крупными стручками (до 50 мм дл.), сроками цветения и плодоношения (вторая половина мая – начало июня) и своеобразной экологической приуроченностью, встречаясь исключительно на скальных обнажениях (в кавернах и трещинах), ориентированных на север. В аналогич-

ных условиях встречаются такие локальные эндемы, как *Poa saksonovii* и *Cerastium zhiguliense*.

3. Мозаичность и контрастность экологических условий создает условия для симпатрического видообразования. Жигулевская возвышенность сочетает в себе ряд ландшафтов: эрозионно-денудационные горы, эрозионно-денудационные платообразные карстующиеся возвышенности, эрозионно-денудационные увалистые равнины, эрозионно-денудационные террасовые равнины, плоские и слабоволнистые надпойменные террасы, выровненные и сегменто-гивистые поймы. Все это, в сочетании с почвенно-геологическими условиями, создает большое число биотопов, отличающихся друг от друга комплексом экологических условий, способствуя топологической изоляции локальных популяций. Например, фенологическое развитие растений в горной части наступает на 2–3 недели раньше, чем на плато и в поймах. Полиморфизм такого распространенного здесь вида как *Centaurea ruthenica* Lam., определяется разными темпами развития местных популяций, это же относится и к василькам подрода *Heterolophus* (Cass.) Spach (*Centaurea carbonata* Klok., *C. marschalliana* Spreng., *C. sumensis* Kalen.).

Видообразование находит отражение в активном гибридогенном процессе (Камелин, 2009), протекающим в условиях Жигулевской возвышенности. Многочисленные гибриды представителей рода *Galatella* Cass., секций *Chrysocomella* Novopokr. и *Galatella* часто встречающиеся здесь, отмеченные Д.И. Литвиновым, И.В. Новопокровским и Н.Н. Цвелевым, еще не достаточно изучены. Разнообразии гибридных форм в родах *Viola* L., *Hieracium* L., *Pilosella* Hill., *Potentilla* L., *Rosa* L. отмечается многими исследователями, но ясности в этом все еще нет. Из последних описаний гибридогенных видов следует упомянуть *Viola* × *tzvelevii* и *Campanula sprygyinii* Saksonov et Tzvel., *Poa saksonovii* возможно сюда следует отнести и *Delphinium subcuneatum* Tzvel. Еще предстоит выяснить расовое разнообразие представителей родов *Alchemilla* L., *Achillea* L., *Cystopteris* Bernh., *Gagea* Salisb. и ряда других критических таксонов.

На сегодняшний день флора Жигулевской возвышенности, несмотря на относительно высокую изученность, все еще плохо известна по расовому составу, хотя имеющиеся материалы позволяют подчеркнуть не только ее рефугиональную значимость, но и признать ее одним из центров видообразования в условиях Русской равнины.

Работа выполнена по программе фундаментальных исследований РАН «Фиторазнообразии и ресурсный потенциал ландшафтов Волжского бассейна: от мониторинга к рациональному использованию» и в развитие основных направлений Поволжской школы флороведения.

Список литературы

- Дорофеев В.И. 1997. Род *Sisymbrium* (Brassicaceae) во флоре Кавказа // Бот. журн. Т.82. № 5. С.106–110.
- Камелин Р.В. 2009. Особенности видообразования у цветковых растений // Вид и видообразование. Анализ новых взглядов и тенденций. Тр. Зоол. ин-та РАН. Прил. № 1. С.141–149.
- Кесь А.С. 1949. Геоморфологическое разделение Приволжской возвышенности и его палеогеографическое обоснование // Материалы по геоморфологии и палеогеографии СССР. Тр. Ин-та географии СССР. М. Вып.43. С.60–77.
- Обедиентова Г.В. 1953. Происхождение Жигулёвской возвышенности и развитие ее рельефа // Материалы по геоморфологии и палеонтологии. Тр. Ин-та географии АН СССР. М. Т.53. Вып.8. 248 с.
- Саксонов С.В. 2006. Самаролукский флористический феномен. М.: Наука. 263 с.
- Сенатор С.А., Саксонов С.В. 2010. Причины дизъюнкций ареалов растений в Самарско-Ульяновском Поволжье (в порядке дискуссии) // Теоретические проблемы экологии и эволюции. Теория ареалов: виды, сообщества, экосистемы (V Любищевские чтения). Тольятти: Кассандра. С.180–189.
- Сенатор С.А., Саксонов С.В. 2010. Средне-Волжский биосферный резерват: раритетный флористический комплекс. Тольятти: Кассандра. 251 с.
- Спрыгин И.И. 1934а. О составе, изученности и дальнейшем изучении флоры Куйбышевского края // Сов. бот. № 6. С.93–102.
- Спрыгин И.И. 1934б. Выходы пород татарского яруса пермской системы в За-волжье, как один из центров видообразования в группе калькофитных растений // Сов. бот. № 4. С.61–74.

КОНЦЕПЦИИ ПРОСТРАНСТВА В БИОГЕОГРАФИИ

М.Г. Сергеев

CONCEPTS OF SPACE IN BIOGEOGRAPHY

M.G. Sergeev

Дифференциация биогеографии на частные науки, или разделы (ботаническая география — зоогеография; география сообществ — география организмов и т.п.), обычно основана на биоэкологических представлениях (см. Второв, Дроздов, 1978; Паттерсон, 1988, и др.). С географической точки зрения целесообразно выделение иных исследовательских программ, ориентированных на разные процедуры описания реляционного пространства (Сергеев, 2010):

1) *ареализация* — изучение ареалов, т.е. областей распространения тех или иных объектов либо явлений;

2) *зонирование* — исследование пространственных объектов, которые характеризуются не только наличием, но и определенной интенсивностью явления (Алаев, 1983);

3) *районирование* — выделение и познание терри(аква)торий, характеризующихся своеобразием и целостностью (Сочава, 1978). Ареализация — исследовательская программа, ориентированная на выделение, описание и познание областей распространения тех или иных биологических объектов и, следовательно, в значительной степени перекрывается с одной из частей биогеографии, а именно ареалогией (ареографией) (Rapoport, 1982). С биологической точки зрения ареал — это наиболее обобщенная эколого-географическая характеристика каждого таксона, а также любого другого объекта или явления.

В биогеографии понятие зона традиционно ассоциируется с физико-географической поясностью/зональностью. Вместе с тем одним из собственных объектов биогеографии являются не собственно природные зоны, а участки поверхности Земли с определенной интенсивностью какого-то явления, связанного именно с живыми организмами (теми или иными таксонами, распределением их популяций и т.п.). Такое зонирование может быть выполнено на различной основе. Определенная традиция связана с выделением областей повышенной численности того или иного вида (Предтеченский и др., 1933 и др.).

Другая традиция в биогеографическом зонировании восходит к исследованиям растительного покрова/животного населения. Очевидно, что развитие этого направления возможно только после накопления представительных количественных данных. Развитие факторной зоогеографии (Равкин, Ливанов, 2008) дает возможность использования подходов, оп-

робованных главным образом при анализе населения птиц и млекопитающих, при исследовании других групп живых организмов. Результаты могут быть представлены в картографической форме (Сергеев и др., 2011). Накопление сведений о растительности/животном населении в сочетании с возможностями информационных технологий позволяет создавать реляционные базы данных и соответствующие географические информационные системы. Результатом таких исследований являются цифровые карты, характеризующие пространственное распределение биоты на уровне биомассы (Сергеев, Молодцов, 2004), численности либо типов экосистем/растительности/животного населения (Седельников и др., 2011).

Районирование в биогеографии традиционно рассматривают как концентрированное выражение закономерностей распространения того или иного таксона. Дискуссии о целях и способах районирования ведутся весьма оживленно, с начала XX в. до настоящего времени. Особенно важна проблема определения, обоснования и оценки границ, т.е. делимитации (Семенов-Тянь-Шанский, 1928 и др.).

Во второй половине XX в. широкое распространение получили два основных подхода к районированию. Первый из них является априорным. В этом случае предварительно формируется исходная сеть регионов (и соответствующих границ), а в качестве основы часто используют либо физико-географическое, либо почвенно-геоботаническое районирование. Второй, апостериорный подход предполагает анализ распространения видов (или сообществ), последующее выделение границ (например, по наложению границ ареалов) и построение иерархической системы регионов. В любом случае последний процесс специфичен, хотя и имеет много общего с процедурой классификации (Розова, 1986): это определяется требованием соседства между объединяемыми выделами. Наряду с подходами, основанными на анализе распространения видов и других таксонов, в биогеографии уже получены схемы районирования, созданные в результате изучения размещения популяционных группировок и сообществ.

Биогеографические исследования — это основа для понимания сущности биоразнообразия. Решение проблем поддержания и сохранения уровня последнего необходимо не только для достижения целей устойчивого развития (как в региональном, так и в глобальном масштабах), но и для оценки перспектив использования разных групп живых организмов. Особенно существенно, что поддержание биологического разнообразия на всех уровнях организации живой материи — от молекулярно-генетического до экосистемного — крайне важно и для сохранения эволюционного потенциала (Чернов, 1991). Познание пространственных закономерностей неотделимо и от решения экологических проблем, в

первую очередь таких, как поддержание свойств саморегуляции и самовоспроизведения в природных и трансформированных системах, экологический мониторинг и разработка природоохранных мероприятий. Понятна и прогностическая роль многих результатов, что особенно актуально в связи с глобальным потеплением.

Исследование выполнено благодаря частичной финансовой поддержке РФФИ (грант 08-04-92228), программ «Развитие научного потенциала высшей школы» (проект 2.2.3.1/1557 и 10984) и «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» (контракт 02.740.11.0277).

Список литературы

- Алаев Э.Б. 1983. Социально-экономическая география. М.: Мысль. 350 с.
- Бей-Биенко Г.Я. 1950. Прямокрылые — Orthoptera и кожистокрылые — Dermaptera // Животный мир СССР. Т.3. Зона степей. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С.379–423.
- Второв П.П., Дроздов Н.Н. 1978. Биогеография. М.: Просвещение. 271 с.
- Паттерсон К. 1988. Задачи и методы биогеографии // Биосфера: эволюция, пространство, время. М.: Прогресс. С.12–35.
- Предтеченский С.А., Жданов С.П., Попова А.А. 1933. Вредные саранчовые в СССР (обзор за 1925–1933 гг.) // Тр. по защите растений. Сер.1. Вып.18. С.1–167.
- Равкин Ю.С., Ливанов С.Г. 2008. Факторная зоогеография: принципы, методы и теоретические представления. Новосибирск: Наука. 205 с.
- Седельников В.П., Равкин Ю.С., Титлянова А.А., Богомоллова И.Н., Николаева О.Н. 2011. Пространственно-типологическая дифференциация экосистем Западно-Сибирской равнины. Сообщение I. Растительный покров // Сибирск. экол. ж. Т.18. № 3. С.311–323.
- Семенов-Тянь-Шанский В.П. 1928. Район и страна. М.; Л.: Госиздат. 311 с.
- Сергеев М.Г. 2010. Исследовательские подходы классической и современной биогеографии: вклад российских энтомологов // Энтотомол. обзор. Т.89. № 1. С.150–177.
- Сергеев М.Г., Молодцов В.В. 2004. Пространственное распределение биомассы беспозвоночных животных Западно-Сибирской равнины // Сибирск. экол. ж. Т.11. № 5. С.665–670.
- Сергеев М.Г., Стриганова Б.Р., Мордкович В.Г., Молодцов В.В., Богомоллова И.Н., Николаева О.Н. 2011. Пространственно-типологическая дифференциация экосистем Западно-Сибирской равнины. Сообщение III. Наземные беспозвоночные // Сибирск. экол. ж. Т.18. № 4. С.467–474.
- Сочава В.Б. 1978. Введение в учение о геосистемах. Новосибирск. 319 с.
- Чернов Ю.И. 1991. Биологическое разнообразие: сущность и проблемы // Успехи соврем. биол. Т.111. № 4. С. 499–507.
- Rapport E.H. 1982. Areography: geographical strategies of species. Oxford et al.: Pergamon Press. xvi+269 p.

**КАК ФЛОРИСТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ
«УПАКОВАНО» В ПРИРОДНО-
ТЕРРИТОРИАЛЬНОМ КОМПЛЕКСЕ РАЗЛИЧНОЙ
РАЗМЕРНОСТИ: РЕГИОНАЛЬНЫЙ,
ЛАНДШАФТНЫЙ И ЛОКАЛЬНЫЙ УРОВНИ
(ПО ДАННЫМ СЕТОЧНОГО КАРТИРОВАНИЯ
ФЛОРЫ ВЛАДИМИРСКОЙ ОБЛАСТИ)**

А.П. Серёгин

**HOW PLANT DIVERSITY IS PACKED WITHIN
AN ECOSYSTEM ON REGIONAL, LANDSCAPE
AND LOCAL LEVELS (VLADIMIR OBLAST FLORA
GRID MAPPING CASE STUDY)**

A.P. Seregin

Предметом нашего исследования является флора Владимирской области (аборигенные и заносные виды), а объектом — её пространственная дифференциация. Изучение ведётся методом сеточного картирования с шагом 5' по широте и 10' по долготе, в результате чего территория региона разбита на 337 ячеек площадью от 94,7 км² на севере области до 98,2 км² на юге при среднем значении 96,5 км². Главной задачей во время полевых исследований является регистрация возможно большего числа видов в каждой ячейке. Особое внимание уделяется неучтённым ранее растениям. Факт присутствия конкретного вида в отдельной ячейке мы называем «элементарным наблюдением». В настоящее время получена флористическая информация, равномерно покрывающая всю территорию региона.

На 22.09.2011 г. в базе данных по распространению видов флоры Владимирской области содержится 116 935 записей по 1420 таксонам сосудистых растений (виды, подвиды, агрегаты). Иными словами, на 1420 картах распространения растений в области нанесено почти 117 тыс. точек. Массив этих точек, привязанных к квадратам, является основой для анализа пространственной структуры владимирской флоры на региональном и ландшафтном уровнях (области в целом и отдельных природных районов). Локальный уровень организации флористического разнообразия выявляется в ходе полевого обследования флор квадратов по отдельным типам местообитаний.

Под пространственной дифференциацией флористического разнообразия мы понимаем как рисунок распространения какого-либо вида, так

и рисунок распространения любого набора видов — набора, выделенного по экологическим, географическим, систематическим или сугубо практическим (например, природоохранным) критериям, или охватывающего все виды. В последнем случае мы будем иметь дело собственно с флорой. Группы видов по рисунку распространения могут быть установлены при подсчёте коэффициента сопряжённости.

Региональный уровень. Во флоре Владимирской области насчитывается 1420 видов, однако богатство флор отдельных квадратов существенно меньше. В среднем в одном квадрате зарегистрировано 347 видов (от 87 до 736). Соответственно и рисунок пространственного распределения видов по территории региона значительно различается — 167 видов известны лишь в одном квадрате (часто из единственного местонахождения), в то время как число видов, которые есть во флоре каждой ячейки, существенно меньше. Более чем в 98,5% квадратов отмечены *Plantago major* (337 ячеек), *Achillea millefolium*, *Betula pendula*, *Calamagrostis epigejos*, *Deschampsia cespitosa*, *Hieracium umbellatum*, *Populus tremula*, *Tanacetum vulgare* (по 336), *Chamerion angustifolium*, *Sorbus aucuparia* (по 335), *Artemisia vulgaris*, *Polygonum* aggr. *aviculare*, *Ranunculus repens*, *Trifolium repens* (по 334), *Lysimachia vulgaris*, *Rubus idaeus* (по 333), *Equisetum arvense*, *Poa annua*, *Potentilla argentea*, *Solidago virgaurea*, *Taraxacum officinale*, *Urtica dioica* (по 332).

Таким образом, мы сталкиваемся с неотмеченным прежде явлением — видов, являющихся общими для всех локальных флор (при выбранном масштабе в ~100 км²), на территории Владимирской области не более 30–40. Уже у видов третьего десятка по показателю встречаемости мы отмечаем не случайные бессистемные пропуски, а именно отсутствие в отдельных локальных флорах по экологическим причинам. Так, например, *Pinus sylvestris* (331 квадрат) отсутствует в некоторых местностях Ополя с господством лессовидных суглинков, а *Trifolium pratense* (330 квадратов), как и ряд других банальных луговых видов, не отмечен на севере Фролицевой низины — территории с многократно перемытыми песками и очень бедными почвами.

Пространственному распределению наиболее обычных видов (здесь мы говорим о показателе встречаемости) не уделялось прежде должного внимания. Флористам эти виды просто неинтересны. Однако, здесь имеются не выявленные прежде интересные закономерности. Общая формула такова: в бедных флорах не представлены некоторые широко распространённые виды, а в богатых флорах число редких видов небольшое. Таким образом, богатство локальных флор определяется именно присутствием / отсутствием видов широко распространённых.

Если рассматривать распространение 100 наиболее обычных видов по показателю встречаемости, то ячейки, где многие из этих видов отсутствуют, образуют четыре пространственных кластера:

1) Фролищева низина (отсутствуют луговые и синантропные виды — до 76 пропусков в отдельных ячейках);

2) приклязьминская полоса Центральной Мещёры (отсутствуют луговые и синантропные виды — до 31 пропуска в отдельных ячейках);

3) восточная часть Ополя (отсутствуют бореальные лесные виды — до 16 пропусков в отдельных ячейках);

4) приокская полоса (отсутствуют бореальные лесные виды — до 37 пропусков в отдельных ячейках).

Ландшафтный уровень. Большинство видов флоры Владимирской области распространены не так широко, как *Plantago major*, но и не являются такими редкими, как, скажем, *Cladium mariscus*. Такие виды распределены по локальным флорам неравномерно, и потому особенно ценны для ботанико-географического анализа на уровне природных (ландшафтных) районов.

При этом следует учесть, что территория региона: (1) находится в пределах одной природной зоны (хвойно-широколиственные леса), (2) имеет небольшую широтную и долготную протяженность (соответственно ~210 и ~290 км), (3) обладает единством истории флоры и растительности в плейстоцене и (4) сглаженной ландшафтной неоднородностью. Тем не менее, распределение видов по территории региона носит ярко выраженный ландшафтный характер.

Согласно нашей схеме, основанной на природном (изначально геоботаническом) районировании П.А. Серёгина, для территории области принято девятичастное флористическое районирование. Традиционно мы выделяем (1) Мещёру, (2) Клинско-Дмитровскую грядку, (3) Ополе, (4) Нерлинский район и небольшую, но очень самобытную по флоре (5) Фролищеву низину. В качестве самостоятельных районов мы принимаем также (6) Судогодское Высокорежье и (7) Нижнеокский район, а обширный Окско-Цнинский вал разбит на два района: (8) север Вала и (9) юг Вала.

На картах распространения отдельных видов хорошо видна их приуроченность к 1–2 районам или, наоборот, повсеместное распространение некоторых растений за исключением небольших участков. Хорошими примерами являются почти полное отсутствие *Matteuccia struthiopteris* в Ополье и во Фролищевой низине или отсутствие *Molinia caerulea* на Гряде, в Ополье и многих местностях на севере Вала.

При картографическом представлении данных по участию некоторых таксономических групп (семейств, родов) в локальных флорах мы

получили существенную поддержку физико-географических границ синтетическими флористическими данными, а не только рисунками распространения видов.

Так, ячейки Фролищевой низины по абсолютному числу видов осок (*Carex*) в локальных флорах не образуют единого кластера (от 5 до 22 видов). Однако, при пересчёте этих цифр на относительные величины (доля осок в сложении локальных флор) во Фролищевой низине чётко «кристаллизуется» кластер с долей осок от 5,4 до 7,6%. Низкая доля осок во флорах характерна для трёх участков: 1) Ополе и примыкающие местности Гряды; 2) бо́льшая часть севера Вала; 3) безлесные приокские районы так называемого «Муромского Ополя».

Локальный уровень. Так как же организована пространственно флора? Для выяснения пространственной организации флоры внутри ячейки в 96,5 км² у нас имеются более 400 флористических описаний отдельных ячеек в разные сезоны и маршруты, которые из приёмопередатчика GPS перенесены на спутниковые снимки сервиса GoogleMaps.

В качестве примера возьмём две абсолютно разные ячейки — с максимальным и минимальным числом видов, зарегистрированных в результате однодневного описания.

Ячейка P7 — окрестности пос. Золотковский (описание 19.07.2009 г., зарегистрировано 452 вида). Бросается в глаза богатство местообитаний этого квадрата при относительно ровном рельефе. В целом, это на 9/10 лесной участок у западного подножья Окско-Цнинского вала, пересекаемый р. Колпь. Леса представлены различными типами сосняков, ельников и елово-широколиственных лесов, всевозможными производными вариантами. При этом на междуречье Колпи и Нюсинки сосновые леса располагаются на песчаном массиве с древним эоловым рельефом, а к западу от Нюсинки поверхность сложена тощей моренной супесью. Имеются участки верховых болот, низинные и переходные болота в пойме Колпи и по ее притокам, небольшие фрагменты черноольшаников и заболоченных березняков. В местах выхода грунтовых вод сформировались растительные сообщества минеротрофных болот. Пойменные луга есть по Колпи, суходольные — вблизи населённых пунктов. Из местообитаний, созданных человеком, имеются пруды, шоссейные и грунтовые дороги, магистральная Казанская ж. д. (правда, политая гербицидами), поля с хлебными злаками и корнеплодами, разновозрастные залежи и несколько населённых пунктов (включая крупный пос. Золотковский, который некогда имел статус пгт).

Ячейка D24 — окрестности оз. Малая Горава (описание 24.09.2010 г., отмечено 85 видов, т.е. не более 102 видов при использовании эмпирического сезонного коэффициента 0,84 для третьей декады сентября). Се-

вер Фролицевой низины сложен многократно перемытыми песками, плохо дренирован и слабо хозяйственно освоен. В этом квадрате нет ни одного населённого пункта и ни одного постоянного водотока. Лесами (сосновыми на возвышениях и березняками в западинах) покрыто около половины квадрата, ещё примерно половина занята большими и малыми болотными массивами олиготрофного и олигомезотрофного типа. Почти все леса молодые из-за нередких в этих местах пожаров и, в меньшей степени, из-за промышленной рубки леса. Почти половина видов произрастает на оз. Малая Горава, включая редчайший *Juncus bulbosus* и стеногопный *Isoltes echinospora*.

В 2011 и 2012 гг. работа поддержана РФФИ (проект 11-04-97502-р_центр_а).

**О «РЕЛИКТОВЫХ СТЕПНЫХ ОСТРОВАХ»
В БАСЕЙНЕ Р. СУРЫ
Т.Б. Силаева**

**ON THE ISLANDS OF RELICT STEPPE IN THE BASIN
OF THE SURA
T.B. Silaeva**

Бассейн Суры расположен на юго-западе водосбора Волги, в пределах Приволжской возвышенности. Его территория вытянута с севера на юг более чем на 500 км. Необычное распространение растений степного и лесостепного элементов послужило причиной описания нескольких «островов» лесостепи в северной части бассейна на юго-востоке Нижегородской области (Краснов, 1894; Талиев, 1904; Алехин, Аверкиев, 1927; Смирнов, 1927) и северо-востоке Мордовии (Коржинский, 1891; Лавренко, 1940), находящихся, по мнению этих авторов, в подзоне широколиственных лесов. На юго-востоке Нижегородской области в пределах бассейна Суры — «Сергачский», связанный с бассейном р. Пьяны, и «Лукояновский», большая часть которого относится к бассейну р. Рудня. Е.М. Лавренко (1940), В.В. Алехин (1936) и другие исследователи считали эти изолированные местонахождения степняков реликтами ксеротермического периода послеледниковья. Наши исследования показали, что феномен островного характера распространения степных видов на этой территории во многом обусловлен недостаточностью флористических сведений. Преимущественно по крутым южным склонам, часто на выходах карбонатов, нам удалось обнаружить новые местонахождения многих степных видов, которые делают отрывы от основных частей их ареалов мнимыми. Так в разных пунктах бассейна зарегистрировано 7 новых местонахождений *Stipa zalesskii*, десятки новых местонахождений *S. pennata*, степных полыней (*Artemisia armeniaca*, *A. latifolia*, *A. pontica*, *A. sericea*), новые пункты для *Stipa dasyphylla*, *S. pulcherrima*, *S. sareptana*, *Galatella angustissima*, *G. linosyris*, *G. villosa* (MW, GMU). Примечательно, что многие интересные виды найдены на участках, которые давно и регулярно наблюдаются. Например, *Stipa pulcherrima* обнаружен на карбонатных обнажениях у с. Сабур-Мачкасы Чамзинского района, в тех же условиях в урочище «Симкинские склоны» в Большеберезниковском районе Мордовии. Впервые на известном со времен И.И. Спрыгина и активно посещаемом ботаниками участке северной луговой степи — Левженском склоненайден *Inula germanica*. Многие находки в последние годы, видимо, связаны со снижением пастбищной нагрузки, из-за которой растения

значительно угнетались и просматривались. По уточненным нами данным значительный отрыв от основных частей ареалов на территории «Сергачского острова» в бассейне Пьяны сохраняют лишь единичные виды, например, *Stipa lessingiana*. До недавних пор к таким видам можно было отнести *Melica transsilvanica*, *Carex tomentosa*.

Melica transsilvanica произрастал в бассейне р. Пьяны в окр. с. Чуфарово Сергачского района. В Ульяновской области до недавних пор вид был известен лишь на ее востоке и юге. Нами обнаружены многие местонахождения в Мордовском (у с. Николавка Дубенского района) и Ульяновском (у с. Кирзять Сурского, у сел Пятино и Валгуссы Инзенского районов) Присурье, чем удалось значительно сократить кажущийся разрыв. *Carex tomentosa* была известна в бассейне Пьяны в Сергачском уезде также у с. Чуфарово и д. Ключищи, южнее — вне бассейна Суры у г. Хвалынска Саратовской области (Еленевский и др., 2001). Нами *Carex tomentosa* вновь обнаружена в средней части бассейна в Ромодановском и Лямбирском районах Мордовии (GMU). Несомненно, будет найдена и в других пунктах. В отрыве от основных частей ареалов находятся единичные растения в бассейне Рудни: *Clematis recta*, *Ranunculus pedatus*, *Veronica austriaca*. Ломонос прямой отмечался в 20-х гг. XX в. участниками Нижегородской геоботанической экспедиции у с. Янькин Стан в Починковском районе (Алехин, Аверкиев, 1927). Подтвердить это не удастся. Нами ломонос обнаружен в Среднем Присурье в Мордовии в 3 км юго-восточнее с. Говорово Старошайговского района, что примерно на 15 км южнее нижегородской популяции, видимо, является ее продолжением вдоль правобережья р. Рудня. Это крайняя восточная точка в ареале ломоноса, очень редкого на Приволжской возвышенности. По старым указаниям и сборам он был известен лишь на самом юге бассейна Суры в Пензенской области (MW), вне бассейна — в Вадинском районе на западе той же области. Нижегородское и мордовское местонахождения находятся примерно в 200 км севернее и северо-восточнее пензенских.

Ranunculus pedatus в бассейне Суры был известен в 2 местонахождениях. Первое находится в отрыве на север от основной части ареала: Нижегородская губ., Лукояновский у., склон близ с. Шелонги по р. Рудне, 2.07.1905, К. Мурашкинский (LE). По старым сборам, он произрастал также в окр. Пензы в пойме Суры. В настоящее время достоверно известен южнее бассейна Суры в Пензенской области и на севере Саратовской области (Шилова, 2002). *Veronica austriaca* произрастала в Нижегородской губ. в Лукояновском. между селами Шелонга и Починки; близ Пензы (Пензенский у., с. Куриловка, окрестности сел Веселовка, Гармановка, Павловка — LE). Сейчас она достоверно известна на самом юге бас-

сейна в Кунчеровской степи и у с. Липовка Базарно-Карабулакского района Саратовской обл. (Шилова, 2002).

Многие редкие степные виды нам удалось зарегистрировать на северо-востоке Республики Мордовия. Так в 1983 и в 1991 гг. в Республике Мордовия на карбонатных склонах в Чамзинском (близ с. Сабур-Мачкасы) и Атяшевском (близ с. Каменка) районах обнаружена *Krascheninikovia ceratoides* (MW, GMU). Эти местонахождения, казалось, находятся в отрыве от основной части ареала, так как до этого терескен был известен много южнее в Ульяновской области (Масленников, 2005). В ходе наших исследований удалось зарегистрировать терескен во многих пунктах северных и северо-западных районов Ульяновской области на границе с Мордовией: в Сурском, Карсунском, Инзенском, которые связывают мордовские популяции вида с более южными. Значительный отрыв от основного ареала имеют на этом участке лишь *Astragalus asper*; *Helianthemum nummularium*, *Scutellaria supina*. Максимальный отрыв имеет *Scutellaria supina*. Он произрастает близ с. Белогорское Лямбирского района Мордовии и нигде более в бассейне Суры не найден. Ближайшие известные местонахождения расположены в Самарской и Липецкой областях.

Анализ распространения степных растений позволяет утверждать, что в пределах бассейна Суры наблюдается не островное расположение степных растений, а большой «залив» степи со слагающими растительные группировки видами с юга, преимущественно по левобережью Суры. Степняки располагаются по крутым южным и юго-западным склонам холмов и коренных берегов рек, часто на выходах карбонатов, на каменистых и песчаных участках. Этот «залив» доходит практически до Волги и связан, прежде всего, с отрогами Приволжской возвышенности, где распространение южных растений в большей степени зависит не от климатических факторов, а от особенностей литогенной основы территории и рельефа, которые определяли миграционный поток лесостепных и степных элементов с юга на север. Несомненно, что к усилению этого потока привела антропогенная трансформация растительного покрова, выражающаяся в первую очередь в сведении лесов. В результате эрозии на крутых южных склонах возникли обнажения карбонатов: известняков, мергеля, мела, по которым многие южные виды проникают далеко на север.

Список литературы

- Алехин В.В. 1936. Растительность СССР в ее основных зонах // Г. Вальтер, В.В. Алехин. Основы ботанической географии. М., Л.: Биомедгиз. С.306–680.
- Алехин В.В., Аверкиев Д.С. 1927. Растительность степного Заалатырья // Производительные силы Нижегородской губернии. Н. Новгород. Вып.6. С.15–23.

- Еленевский А.Г., Радыгина В.И., Буланый Ю.И. 2001. Определитель сосудистых растений Саратовской области (Правобережье Волги). М.: Изд-во МГПУ. 278 с.
- Коржинский С.И. 1891. Северная граница черноземно-степной области восточной полосы Европейской России в ботанико-географическом и почвенном отношении. 2. Фитотопографические исследования в губерниях Симбирской, Самарской, Уфимской, Пермской и отчасти Вятской // Тр. о-ва естествоиспыт. при Казанск. ун-те. Т.22. Вып.6. С.1–204.
- Краснов А.Н. 1894. Травяные степи Северного полушария // Изв. О-ва любит. естествозн., антропол. и этнограф. Т.81: Тр. Геогр. отд. Вып.1. С.1–294.
- Лавренко Е.М. 1940. Степи СССР // Растительность СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т.2. С.1–260.
- Масленников А.В. 2005. Кальцефильная флора Центральной части Приволжской возвышенности. Ульяновск. 162 с.
- Смирнов П.А. 1927. Растительность Межпьянья Сергачского и Арзамасского уездов // Производительные силы Нижегородской губернии. Н. Новгород. Вып.6. С.47–53.
- Спрыгин И.И. 1927. О некоторых редких растениях Пензенской губернии. 4-е сообщ. Пенза. 16 с.
- Талиев В.И. 1904. Растительность меловых обнажений Южной России // Тр. О-ва испыт. природы при Харьковск. ун-те. Т.39. Вып.1. С.81–238.
- Шилова И.В. 2002. Конспект флоры северной части Саратовского Правобережья (Балтайский и Базарно-Карабулакский районы). Саратов: «Научная книга». 46 с.

**ЗООГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РЫБ
МОНГОЛИИ: ФАУНИСТИЧЕСКАЯ И
МОЛЕКУЛЯРНО-ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ РЕВИЗИЯ**
**Ю.В. Слынько, И.Б. Книжин, А. Дулмаа,
Ю.Ю. Дгебуадзе, Е.А. Боровикова, Б. Мендсайхан**

**ZOOGEOGRAPHIC CHARACTERISTICS
OF MONGOLIA'S FISHES: A FAUNISTIC
AND MOLECULAR PHYLOGENETIC REVISION**
**Yu.V. Slyn'ko, I.B. Knizhin, A. Dulmaa, Yu.Yu. Dgebuadze,
E.A. Borovikova, B. Mendsaikhan**

Современный облик водных экосистем Центральной Азии, в т.ч. Монголии, сложился после завершения мощного Саяно-Хангайского горообразования, сопровождавшегося активной вулканической деятельностью (Генштафт, Салтыковский, 2000). В результате некогда единая водная система в настоящее время на территории Монголии гидрографически относится к трем независимым бассейнам — Тихоокеанскому (рр. Онон, Керулен, Ульдза, Халхин Гол, оз. Буйр Нур), Ледовитоморскому (реки и озера бассейнов рр. Селенга, Орхон, Черного Иртыша) и Центрально-Азиатскому бессточному (ЦАББ) (реки и озера Котловины Больших Озер, Долины Озер, Большого Алтайского хребта, Увснурской котловины, Северо-Западного и Южного Хангайского горного массивов).

Особенно сильно пострадали экосистемы и живое население водоемов, вошедших в состав образовавшегося ЦАББ. Населявшая ранее водоемы региона смешанная богатая миоценовая фауна и флора были почти полностью уничтожены. Восстановление живого населения водоемов начинается со второй половины плейстоцена (Сычевская, 1989). Формирование современных экосистем ЦАББ протекало в условиях резко континентального климата и сильной поствулканической минерализации водоемов. Оно происходило прежде всего за счет тех немногочисленных видов, которые сохранились в ледниковых водоемах Большого Алтайского и Гобийского горных массивов, а также тех немногочисленных евро-сибирских видов, которые оказались способными преодолеть Саянскую и Хангайскую горные преграды. С конца 20 века на водоемы данного региона существенное влияние стали оказывать глобальные геоклиматические изменения, которые в сочетании с продолжающимся процессом тектонического поднятия центрально-азиатского геологического массива обусловили устойчивый процесс аридизации региона.

Большую часть Центральной Азии занимает территория Монголии. Л.С. Берг (1949) на основании распространения пресноводных видов рыб выделял в составе региона Ледовитоморскую (бассейн р. Селенга) и Тихоокеанскую (бассейн р. Амур) провинции Циркумполярной подобласти, Байкальскую подобласть (оз. Хубсугул), Западно-Монгольскую (водоемы ЦАББ) и Таримскую (Южногобийский район) провинции Нагорно-Азиатской подобласти. Большинство видов рыб в водоемах Монголии приходится на долю Тихоокеанской подобласти (50 видов), наименьшее видовое разнообразие — в водоемах Западно-Монгольской провинции (10 видов); в водоемах Циркумполярной подобласти 32 вида. При этом самая высокая степень эндемизма характерна для Западно-Монгольской провинции — 60%. Все водоемы Увснурской котловины, включая крупнейшее по площади озеро региона, Увс-Нур, также были отнесены Л.С. Бергом (1949) к Западно-Монгольской провинции. Основным аргументом при включении всех водоемов ЦАББ в состав Нагорно-Азиатской подобласти послужила крайняя бедность ихтиофауны и высокая степень эндемизма, хотя Л.С. Берг (1962) отмечал существенное отклонение данной провинции от других провинций Нагорно-Азиатской подобласти ввиду примеси форм Ледовитоморской провинции Циркумполярной подобласти. Е.К. Сычевская (1989) на основании палеонтологического изучения происхождения видов рыб, населяющих водоемы ЦАББ, предложила отнести всю Западно-Монгольскую провинцию к Циркумполярной подобласти.

При проведении ревизии зоогеографического деления рыб Монголии в части деления западномонгольских регионов мы использовали основанный на анализе изменчивости локусов митохондриальной ДНК филогеографический подход (Avice, 2000) для наиболее массовых по распространению и размеру популяций видов Западной Монголии, являющихся эндемиками региона — хариусам и алтайским османам. Используются также результаты таксономической ревизии представителей родов *Triplophysa* и *Orthrias* в регионе (Прокофьев, 2007). Филогеографическими исследованиями установлено, что на большей части водоемов Западной Монголии обитает эндемичный монгольский хариус (*Thymallus brevirostris*), а в водоемах бассейна Увс-Нур — верхненисейский хариус (*Th. svetovidovi*), представленный также в водоемах бассейна Верхнего Енисея (Книжин, 2009; Книжин, Вайс, 2009). Алтайский осман представлен тремя географически независимыми генетическими группами (Слынько, Боровикова, 2011), уровень дивергенции между которыми, согласно номограмме дивергенций по *сyt b* между видами (Картавцев, Ли, 2006), позволяет их характеризовать в статусе видов — один в Долине Озер (*Oreoleuciscus humilis*), другой населяет водоемы Котловины

Больших Озер, Большого Алтайского хребта и Западного Хангая (*Oreoleuciscus potanini*), а третий — бассейн р. Селенга и Увснурскую котловину (*Oreoleuciscus* sp.). Также установлено, что в бассейне оз. Увс-Нур обитает губач Гундризера (*Triplophysa gundriseri*), представленный также в бассейне р. Селенга (Прокофьев, 2007). Полученные данные в целом подтверждают справедливость отнесения Западно-Монгольской провинции к Циркумполярной подобласти и дают основания рассматривать водоемы Увснурской котловины в составе не Западно-Монгольской провинции, а Ледовитоморской провинции Циркумполярной подобласти. Таким образом, при решении сложных и дискуссионных вопросов зоогеографического деления применение филогеографического подхода весьма эффективно.

Список литературы

- Берг Л.С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Изд. 4. М.;Л.: Изд-во АН СССР. Ч.3. С.928–1382.
- Берг Л.С. 1962. Разделение территории Палеарктики и Амурской области на зоогеографические области на основании распространения пресноводных рыб // Л.С. Берг. Избранные труды. М.: Изд-во АН СССР. Т.5. Общая биология, биогеография и палеоихтиология. С.320–360.
- Генштафт Ю.С., Салтыковский А.Я. 2000. Кайнозойский вулканизм Монголии // Росс. журн. наук о Земле. Т.2. №2.
- Картавцев Ю.Ф., Ли Ж.-С. 2006. Анализ нуклеотидного разнообразия по генам цитохрома b и цитохромоксидазы I на популяционном, видовом и родовом уровнях // Генетика. Т.42. № 4. С.437–461.
- Книжин И.Б. 2009. Хариусы (*Thymallus* Cuvier, 1829) Голарктики (систематика, филогеография, особенности экологии). Автореф. дис. ... докт. биол. н. М. 52 с.
- Книжин И.Б., Вайс Дж. С. 2009. Новый вид хариуса *Thymallus svetovidovi* sp. nova (Thymallidae) из бассейна Енисея и его положение в роде *Thymallus* // Вопр. ихтиол. Т.49. № 1. С.5–14.
- Прокофьев А.М. 2007. Морфология, систематика и происхождение усатых гольцов рода *Orthrias* (Teleostei: Balitoridae: Nemacheilinae). М.: Т-во научн. изданий КМК. 110 с.
- Слынько Ю.В., Боровикова Е.А. 2011. Происхождение и генетическая дифференциация популяций Алтайского османа озер Монголии // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. 12–17 сентября 2011 г., Минск – Нарочь: Тез. докл. IV межд. науч. конф. С.152.
- Сычевская Е.К. 1989. Пресноводная ихтиофауна неогена Монголии // Тр. совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспед. Вып.39. 144 с.
- Avise J.C. 2000. Phylogeography: the history and formation of species. Cambridge, MA: Harvard Univ. Press. 447 p.

**ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ПОСЛЕДСТВИЯ
ГЛОБАЛЬНОГО ПОТЕПЛЕНИЯ XXI ВЕКА
НА ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ РАВНИНЕ
И В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ
А.В. Кислов, Г.В. Суркова**

**ENVIRONMENTAL AND GEOGRAPHICAL
CONSEQUENCES OF GLOBAL WARMING
ON THE EAST EUROPEAN AND WESTERN SIBERIA
PLAINS DURING XXI CENTURY
A.V. Kislov, G.V. Surkova**

Климатические и природные изменения в настоящее время уже достигли такого уровня, что дальнейшие изменения необходимо учитывать при стратегическом планировании развития России и обеспечения ее безопасности.

На основе данных моделирования климата CMIP3 (Coupled Model Intercomparison Project, http://www-pcmdi.llnl.gov/ipcc/about_ipcc.php, Word Climate Research Programme, <http://www.wmo.int/pages/prog/wcrp/wcrp-index.html>) рассмотрены географические и экологические последствия глобального потепления климата в XXI веке. Предполагается, что выбросы парниковых газов будет происходить в соответствии со сценарием IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change, <http://www.ipcc.ch/>) «A2». Результаты моделирования надежны на однородных территориях, поэтому проанализированы данные для Восточно-Европейской равнины и Западной Сибири. Верификация (выполненная путем сопоставления модельных данных с данными метеорологических наблюдений) показала, что из всех модельных полей можно доверять величинам температуры и осадков. Поэтому дальнейший анализ выполнен лишь для них и тех показателей, которые ими определяются.

Глобальные климатические изменения, реализующиеся в виде потепления климата, регионально дифференцированы — изменения на Восточно-Европейской равнине будут выражены в целом гораздо отчетливее, чем в Западной Сибири. Это повлечет за собой соответствующие различия в реакции природной среды. В разных регионах глобальное потепление активизирует специфический природно-экологический процесс. Так, в Арктике важнейшую роль играет именно рост температуры и разрушение толщи многолетних мерзлых пород, а в южных регионах главное место принадлежит процессу аридизации.

Если рассмотреть эту проблему не применительно к конкретным территориям, а предметно-ориентированно, то можно отметить повсеместный ожидаемый рост продолжительности вегетационного периода. Уже к середине столетия прогнозируется значительное сокращение (особенно в южных регионах) объема весенних половодий, а что касается годового речного стока, то прогнозируются небольшие изменения в зоне избыточного и достаточного увлажнения и резкое снижение в областях дефицита водных ресурсов. В ответ на повышение температуры ожидается распространение к северу ареала заболеваемости малярией.

Изменения климата происходят быстро, поэтому изменения в природной среде часто запаздывают. Так, будет складываться тенденция к смещению природных зон, в результате чего нарушатся сложившиеся пространственно-функциональные связи климата и растительности.

Последствия рассматриваемых изменений будут характеризоваться разнонаправленностью векторов воздействия, которые в разных регионах будут образовывать индивидуальные комбинации и, соответственно, потребуют нестандартных подходов и регионально адаптированного комплекса технических, экономических и социальных решений. При этом наиболее значимым для экономики страны будет смещение всех зон специализации сельского хозяйства с юго-востока на северо-запад, т.е. на территории с худшими почвенными и агротехническими условиями. Для развертывания здесь агропромышленного производства потребуются многомиллиардные затраты. В зонах же современного основного производства сельхозпродукции произойдет сильная аридизация и вытеснение неполивного земледелия, что также потребует крупных капиталовложений в восстановление и строительство ирригационных систем.

Вышеперечисленные события трактовали и как положительные, и как отрицательные. Однако в любом случае они влекут за собой изменения привычных укладов и специализации. При этом следует иметь в виду, что любое перепрофилирование, даже если оно представляет собой реакцию на позитивные изменения, всегда вызывает дополнительные издержки, связанные с потребностями в инвестициях, переподготовкой кадров и т.п. В этом смысле можно, по-видимому, сделать вывод о том, что изменения климата на рассматриваемых территориях практически повсеместно неблагоприятны для экономики (исключая производство древесины и жилищно-коммунальное хозяйство), по крайней мере, в ближайшей перспективе, поскольку необходимость адаптации к происходящим изменениям требует изменений существующей инфраструктуры, традиционного уклада и т.д., которые можно реализовать только за счет интеллектуальных и финансовых инвестиций.

Проблему адаптации отдельных регионов или страны в целом к изменениям климата следует рассматривать в плане синхронности или асинхронности природной и социально-экономической ритмичности. Действительно, изменения климата XX и XXI вв. вызывают изменения природного комплекса, становящиеся заметными в масштабах времени порядка нескольких десятилетий. В этом плане они сопоставимы по продолжительности с макроэкономическими изменениями. Поэтому для того, чтобы избежать потерь, необходимо планировать смену технологических циклов и общего ритма научно-технического прогресса так, чтобы они были надлежащим образом синхронизированы с общей динамикой природной среды.

При рассмотрении стратегических проблем безопасности России следует учитывать не только климатообусловленные изменения природной среды, экономики и экологии, происходящие внутри страны, но и климатически обусловленные изменения геополитической обстановки, в особенности в случае, если серьезные изменения ожидаются в соседних странах. Наиболее важным примером такого рода является прогнозируемое в XXI веке значительное уменьшение увлажнения и водных ресурсов на Украине, а также снижение ее агроклиматического потенциала.

Список литературы

- Касимов Н.С., Кислов А.В. (ред.). 2011. Эколого-географические последствия глобального потепления климата XXI века на Восточно-Европейской равнине и в Западной Сибири. М.: МаксПресс. 496 с.
- Кислов А.В., Евстигнеев В.М., Малхазова С.М., Соколичина Н.Н., Суркова Г.В., Торопов П.А., Чернышев А.В., Чумаченко А.Н. 2008. Прогноз климатической ресурсообеспеченности Восточно-Европейской равнины в условиях потепления. МаксПресс. М.: 352 с.

**СПЕЦИФИКА АНТРОПОГЕННОЙ
ТРАНСФОРМАЦИИ ТРОПИЧЕСКИХ ГОРНЫХ
ФЛОР (НА ПРИМЕРЕ ЦЕНТРАЛЬНЫХ ГИМАЛАЕВ)
А.П. Сухоруков**

**ANTHROPOGENIC DISTURBANCE OF THE TROPICAL
MOUNTAIN FLORAS (A CASE STUDY OF A CENTRAL
HIMALAYAN ECOSYSTEM)
A.P. Sukhorukov**

Хозяйственная деятельность человека оказывает как прямое, так и косвенное влияние на изменение ареалов растений. Одно из парадоксальных последствий антропогенного воздействия на флору заключается в обогащении её видового состава за счёт привнесения и дальнейшей экспансии новых элементов. В тропиках число таких экзотов значительно больше, чем в умеренных областях, а возможности натурализации каждого из них представляются весьма широкими.

В настоящее время наблюдается период стремительного роста исследований по изучению влияния заносных элементов на структуру естественных и вторичных ценозов Гималаев. Однако роль экзотов и степень трансформации флоры в соответствии с высотно-зональным расчленением ландшафтов в горных условиях остается всё ещё недостаточно изученной. Автор настоящей публикации имел возможность посещать Центральные Гималаи (в пределах Республики Непал) на протяжении последних 6 лет в разное время года. За этот период накоплен ряд новых сведений и уточнений по таксономической структуре флоры этой территории, в том числе в отношении состава инвазивных растений и их фитоценотической характеристики.

Наиболее существенно процесс трансформации флоры затронул южный тропический пояс (400–1000 м н.у.м.), в котором число заносных видов составляет не менее 300. Их нахождение вне естественного ареала чаще всего связано с интродукцией в качестве декоративных, сельскохозяйственных, лекарственных и культовых растений. Ядро заносной компоненты тропического пояса относится к семействам *Amaranthaceae*, *Compositae*, *Fabaceae* (s.l.), *Gramineae*. Однако представители небольших семейств (например, *Agavaceae*: *Agava* sp.div.; *Chenopodiaceae*: *Dysphania ambrosioides* (L.) Mosyakin et Clemants; *Malvaceae*: *Sida*, *Abutilon* sp.div.) также могут играть существенную роль в сложении вторичных группировок или растительности берегов рек. Наиболее опасной для лесных сообществ, представленных в тропическом поясе Непала большей час-

тью вторичными лесами, является древесная лиана *Mikania micrantha* Kunth (Compositae) из Центральной Америки (Sapkota, 2007), обладающая быстрым ростом и подавляющая развитие других растений за счёт выраженных аллелопатических свойств (Zhang et al., 2002). В последнее время в долинах с тропической растительностью обнаружен новый американский вид для флоры Непала *Amaranthus dubius* Mart. (Sukhorukov, 2011) — один из наиболее агрессивных таксонов, широко распространяющихся в палеотропиках (Chen, Wu, 2007), в том числе на Индийском субконтиненте (Townsend, 1980). Весьма интересен тот факт, что этот амарант выращивали как экспериментальную культуру в предгорных районах Индии для последующего выявления химического состава вегетативных органов и возможности использования растения как овощной культуры (George et al., 1989). Из ускользающих зерновых культур на вторичных местообитаниях чаще всего отмечается эфиопская дагусса (*Eleusine coracana* Gaertn.), а на переувлажнённых грунтах (например, по берегам водоемов) — рис (*Oryza sativa* L.).

В поясе высокоствольных горных лесов (1000–2500 м н.у.м.), основными породами которых являются *Pinus roxburghii* Sarg. и *P. wallichiana* A.B. Jacks. с примесью широколиственных деревьев *Aesculus indica* (Wall.) Hook. f., *Alnus nepalensis* D. Don, *Engelhardtia spicata* Blume, *Prunus cerasoides* D. Don, *Quercus* sp. div. (в особенности *Q. semecarpifolia* Sm.), заносные элементы встречаются в изобилии в экотонных сообществах (края лесов, просеки, тропинки и т.п.). Наиболее обычен центральноамериканский, вегетативно подвижный вид *Ageratina adenophora* (Spreng.) R.M. King et H. Robins. (*Eupatorium adenophorum*), который должен быть отнесен к категории трансформеров. Высоким проективным покрытием обладает *Drymaria cordata* Willd. Вместе с ними часто наблюдаются другие американские виды, в особенности однолетники из сем. Compositae (*Ageratum conyzoides* L., *Bidens pilosa* L., *Galinsoga ciliata* (Raf.) Blake, *G. parviflora* Cav., *Conyza* sp. div., *Parthenium hysterophorus* L., *Tagetes* sp. div.). В разреженных лесах нередко можно встретить иные растения палео- и неотропиков (*Bidens biternata* (Lour.) Merr. et Sherff, *Conyza canadensis* (L.) Cronq., *C. stricta* Willd. var. *pinnatifida*). Дальнейших наблюдений требует неофит *Chromolaena odorata* (L.) R.M. King et H. Robins. (*Eupatorium odoratum*), активно заселяющий открытые травяные сообщества, в том числе и в Индии (Kosaka et al., 2010). Виды южноазиатского и австралийского происхождения представлены чаще всего древесно-кустарниковыми биоморфами. Из наиболее интересных случаев следует отметить инвазию в нарушенные сообщества Гималаев восточноавстралийского эндемика *Salvia plebeia* R. Br. (Sales et al., 2010; сборы автора в Е, MW) и успешное расселение декоративного китайского интродуцента *Primula malacoides* Franch. (Sukhorukov, 2010).

С повышением высоты (от 2500 м н.у.м.) число заносных растений резко идёт на убыль. В поясе мшистых рододендроновых лесов (2500–3700 м) их отсутствие может быть объяснено как сильной затенённостью под кронами деревьев, так и уменьшением прямой инсоляции вследствие образования на этих высотах так называемого тумана склонов. Оба явления препятствуют произрастанию даже теневыносливых экзотов (*Drymaria cordata*). На открытых местообитаниях в пределах 2500–3000 м наиболее обычными являются *Datura stramonium* L. и карликовые формы двух вышеупомянутых видов рода *Galinsoga*. Однако выше 3000 м эти виды исчезают, полностью уступая место апофитам (в особенности *Rumex nepalensis* Spreng. и *Elsholtzia strobilifera* (Benth.) Benth.), к которым, в зависимости от местности, примешиваются *Artemisia sieversiana* Ehrh., *Elsholtzia densa* Benth., *Micromeria biflora* Benth. var. *hispida* Kitam., *Kali jacquemontii* (Moq.) Akhani et Roalson, *Cirsium* sp. div. и др. На высотах выше 4000 м адвентивные растения не отмечены.

Заключение

Перед экспериментальным культивированием адвентивных растений из числа эргазиофитов необходимо проводить детальные морфогенетические исследования и учитывать возможность последующего негативного влияния интродуцентов на экосистемы. Наибольшее разнообразие заносных растений наблюдается в южном тропическом поясе. Вследствие практически полного уничтожения естественных типов растительности в этом поясе предгорий Центральных Гималаев экзоты в изобилии встречаются на всевозможных нарушенных местообитаниях, реже существенно трансформируют вторичные тропические леса (*Mikania micrantha*). Из агрессивных растений, свойственных нижнему горному поясу, следует выделить *Ageratina adenophora*. Число заносных видов и их ценогическая роль убывают по высотному градиенту. Наиболее успешными в отношении натурализации представляются американские таксоны из семейств *Amaranthaceae*, *Caryophyllaceae*, *Compositae*, *Malvaceae*, широко представленные в составе нарушенных и отчасти естественных экосистем на высотах до 2500 м н.у.м. Сравнение заносного компонента флоры предгорий и нижнего горного пояса Центральных Гималаев с инвазивными таксонами некоторых засушливых регионов (например, стран Восточного Средиземноморья) позволяет выявить множество общих видов, вегетация которых не зависит от количества выпадаемых осадков (*Amaranthaceae*, в особенности *Amaranthus hybridus* L., *A. spinosus* L., *A. viridis* L.; *Chenopodiaceae*: *Dysphania ambrosioides*; *Compositae*: *Conyza bonariensis* (L.) Cronq., *C. canadensis*, *Parthenium hysterophorus* и др.). Общих адвен-

тивных таксонов между флорами Центральных Гималаев и умеренных регионов Евразии крайне мало (*Conyza canadensis*, *Galinsoga* spp.).

Список литературы

- Chen S.-H., Wu M.-J. 2007. Notes on four newly naturalized plants in Taiwan // Taiwan. Vol.52. No.1. P.59–69.
- George S.T., Barat G.K., Sivakami N., Choudhuri B. 1989. Source and variability for nutritive aspects in amaranth (*Amaranthus* species) // Indian J. Agric. Sci. Vol.59. No.4. P.274–275.
- Kosaka Y., Saikia B., Mingki T., Tag H., Riba T., Ando K. 2010. Roadside distribution patterns of invasive alien plants along an altitudinal gradient in Arunachal Himalaya, India // Mount. Res. & Development. Vol.30. No.3. P.252–258.
- Sapkota L. 2007. Ecology and management issues of *Mikania micrantha* in Chitwan National Park, Nepal // Banko Janakari. Vol.17. No.2. P.27–39.
- Sales F., Hedge I.C., Christie F. 2010. *Salvia plebeia* R. Br.: taxonomy, phytogeography, autogamy and mixospermy // Pak. J. Bot. Vol.42. Special issue: S.I. Ali Festschrift. P.99–110.
- Sukhorukov A.P. 2010. Additions to the flora of Nepal // Newsletter Himalayan Bot. Vol. 43. P.14.
- Sukhorukov A.P. 2011. Some new and noteworthy species for the flora of Nepal // Newsletter Himalayan Bot. Vol.44. P.1–4.
- Townsend C.C. 1980. Amaranthaceae // M.D. Dassanayake, F.R. Fosberg (eds.). A revised handbook to the Flora of Ceylon. Vol.1. Washington: Univ. Peradeniya & Smithsonian Institution. P.1–57.
- Zhang M., Ling B., Kong C., Zhao H., Pang X. 2002. Allelopathic potential of volatile oil from *Mikania micrantha* // J. Appl. Ecol. Vol.13. No.10. P.1300–1302 (in Chinese).

**SENECIONEAE СУККУЛЕНТНОГО КАРУ:
МОДЕЛЬ ДЛЯ ПРОВЕРКИ КОНЦЕПЦИЙ
ИСТОРИЧЕСКОЙ БИОГЕОГРАФИИ**

А.К. Тимонин, Л.В. Озерова, Р.К. Эбервайн

**SENECIONEAE OF THE SUCCULENT KAROO:
A MODEL FOR TESTING PRINCIPAL CONCEPTS
OF THE HISTORICAL BIOGEOGRAPHY**

A.C. Timonin, L.V. Ozerova, R.K. Eberwein

Суккулентное Кару занимает протяженную территорию запада ЮАР и крайнего запада Намибии (Shearing, 1994). Флористически оно представляет собой северо-западное продолжение выделенного А. Энглером Капского флористического царства, вместе с которым его теперь все чаще объединяют в так называемый Greater Cape Floristic Region (Jürgens, 1991; Verboom et al., 2009). Флора Суккулентного Кару, как и его биом в целом, сформировалась под влиянием климата со значительно более выраженным сухим летним периодом, чем в прилегающем Капском флористическом царстве. Такой климат установился в данном регионе с конца миоцена, после формирования Бенгельского течения, и слабо изменялся впоследствии, несмотря на значительные флуктуации климата в плейстоцене, захватившие обширные территории Северного и Южного полушарий (Goldblatt, Manning, 2002; Verboom et al., 2009). Соответственно, этот регион обладает молодой флорой, сформировавшейся 10–4 млн. лет тому назад и не испытывавшей с тех пор сколько-либо заметных вымираний (Goldblatt, 1997; Linder, 2005). Отсутствие географической изоляции данной территории в течение позднего мезозоя и всего кайнозоя сводит к минимуму роль случайности в заселении ее видами растений. В силу этого правомерно ожидать, что флора Суккулентного Кару весьма полно отражает общие закономерности заселения таксонами растений территорий за пределами исходной адаптивной зоны.

Космополитные Senecioneae, крупнейшая триба Asteraceae, представлены в Greater Cape Floristic Region (Goldblatt, Manning, 2000) тремя подтрибами — Othonninae, Senecioninae, Adenostylineae, — из которых только первая получила поддержку данными молекулярной филогенетики (Pelser et al., 2007). Однако по данным молекулярной филогенетики (Pelser et al., l.c.), их виды составляют несомненную кладу, что позволяет оценить вклад ее таксонов разной степени эволюционной продвинутости в формирование флоры Суккулентного Кару, представляющего собой эк-

стремальный биотоп относительно прилегающих областей Капского флористического царства, Наталя и Кару-Намибского региона.

Флора *Senecioneae* Суккулентного Кару довольно бедна. Судя по опубликованным данным (Goldblatt, Manning, 2000; Burke, Mannheimer, 2004) и отрывочным личным полевым наблюдениям Л.В. Озеровой, в ней заметно преобладают виды базальной субклады *Othonninae* и виды наиболее продвинутых таксонов, тогда как виды таксонов, располагающихся в средней части кладограммы, явно избегают этой территории.

Две основные концепции исторической биогеографии предполагают диаметрально противоположные сценарии заселения таксонами территорий с экстремальными биотопами.

Согласно теории оттесненных реликтов (Гептнер, 1936), экстремальные биотопы становятся рефугиумами для архаичных форм, вытесняемых из областей с более благоприятными условиями возникающими там новыми, более продвинутыми формами тех же таксонов. Соответственно в экстремальных биотопах должны встречаться либо только архаичные формы, либо архаичные формы должны превалировать над формами среднего уровня эволюционной продвинутости, а те, в свою очередь, – преобладать над наиболее продвинутыми формами (последние могут и вовсе отсутствовать в этих биотопах).

Согласно положениям викариантной биогеографии (см. Кафанов, 2005), именно вселение в новые биотопы на новых территориях с последующим появлением барьеров запускает процесс видообразования. Соответственно именно территории с экстремальными условиями являются местом обитания наиболее продвинутых форм таксона, тогда как его архаичные формы остаются в областях экологического оптимума таксона.

Очевидно, что преобладание в одном регионе с экстремальными условиями архаичных и высоко продвинутых форм таксона при крайне низкой представленности форм среднего уровня эволюционной продвинутости, что демонстрируют *Senecioneae* в Суккулентном Кару, в равной мере противоречит обеим концепциям. В то же время оно вполне согласуется с гипотезой, согласно которой таксон в ходе своей эволюции в основном ограничен областью экологического оптимума и лишь эпизодически вырабатывает организацию, позволяющую адаптироваться к широкому кругу условий внешней среды (Тимонин, 1991). В такой период таксон способен к экспансии на территории, резко отличающиеся условиями, где формируются специфические его представители. В силу крайней напряженности сложившегося адаптивного компромисса в организации этих представителей дальнейшие эволюционные преобразования их сильно затруднены. На территориях же оптимума таксон продолжает эволюционировать (Мейен, 1987), но приобретаемые его новыми

представителями особенности не позволяют им выработать адаптации к экстремальным условиям, что исключает их экспансию на территории с экстремальными условиями и вытеснение обитающих там более примитивных форм.

С течением времени в области оптимума все более продвинутые формы таксона сменяют друг друга, но происходит не оттеснение менее продвинутых форм в области с экстремальными условиями, а их вытеснение *in situ*. Затем вновь появляются формы, организация которых позволяет вырабатывать адаптации к широкому кругу условий внешней среды. Часть подобных форм может вселиться на территории с экстремальными условиями, где продолжают обитать «законсервированные» экстремальными условиями архаичные потомки от предыдущего вселения. Поскольку новые вселенцы в ходе прошедшей эволюции на территориях оптимума изменили многие черты своей организации, их приспособление к экстремальным условиям с большой вероятностью будет происходить иначе, чем у предыдущих вселенцев. Это в свою очередь создаст условия к тому, чтобы новые вселенцы занимали иные адаптивные ниши, а не вытесняли более архаичных прошлых вселенцев.

Соответственно в областях с экстремальными для определенного таксона условиями ожидаемо встретить его архаичных и значительно продвинутых представителей при малой представленности или полном отсутствии представителей промежуточных уровней эволюционной продвинутости. Именно такую представленность форм разной степени эволюционной продвинутости и демонстрируют *Senecioneae* Суккулентного Кару.

Работа выполнена при частичной поддержке гранта Министерства образования и науки РФ (ГК №16.51811.7076). Мы глубоко признательны Н.Н. Лащинскому, D. Gildenhuis, U. Eggle и сотрудникам Miller Library за помощь в получении научной литературы по флоре Южной Африки и E. van Yaarsveld за содействие в проведении полевых исследований.

Список литературы

- Гептнер В.Г. 1936. Общая зоогеография. М.; Л.: Биомедгиз. 548 с.
- Кафанов А.И. 2005. Историко-методологические аспекты общей и морской биогеографии. Владивосток: Изд-во Дальневосточного ун-та. 208 с.
- Мейен С.В. 1987. География макроэволюции у высших растений // Журн. общ. биол. Т.48. № 3. С.291–309.
- Тимонин А.К. 1991. Адаптивный компромисс как путь и фактор эволюции аномального утолщения осевых органов у центростремных // Журн. общ. биол. Т.52. № 4. С.488–498.
- Burke A., Mannheimer C. 2004. Plant species of the Sperrgebiet (Diamond Area 1) // *Dinteria*. No.29. P.79–109.

- Goldblatt P. 1997. Floristic diversity in the Cape Flora of South Africa // Biodiv. Conserv. Vol.6. No.3. P.359–377.
- Goldblatt P., Manning J.C. 2000. Cape plants, a conspectus of the cape flora of South Africa. Pretoria: National Botanical Institute; St. Louis: Missouri Botanical Garden. 743 p.
- Goldblatt P., Manning J.C. 2002. Plant diversity of the Cape region of Southern Africa // Ann. Missouri Bot. Gard. Vol.89. P.281–302.
- Јѳrgens N. 1991. A new approach to the Namib region. Part 1. Phytogeographic subdivision // Vegetatio. Vol.97. No.1. P.21–38.
- Linder H.P. 2005. Evolution of diversity: the Cape flora // Trends Pl. Sci. Vol.10. No.11. P.536–541.
- Pelser P.B., Nordenstam B., Kadereit J.W., Watson L.E. 2007. An ITS phylogeny of tribe Senecioneae (Asteraceae) and a new delimitation of *Senecio* L. // Taxon. Vol.56. No.4. P.1077–1104.
- Shearing D. 1994. Karro. Pretoria: Botanical Society of SA, National Botanical Institute. 192 p.
- Verboom G.A., Archibald J.K., Bakker F.T. et al. 2009. Origin and diversification of the Greater Cape flora: Ancient species repository, hot-bed of recent radiation, or both? // Mol. Phylogen. Evol. Vol.51. No.1. P.44–53.

**РЕКОНСТРУКЦИЯ БИОГЕОГРАФИИ
ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *PETROSIMONIA* BUNGE
(CHENOPODIACEAE VENT.) ПО ДАННЫМ
ХОРОЛОГИИ И МОЛЕКУЛЯРНОЙ ФИЛОГЕНИИ**

Т.А. Фёдорова

**THE RECONSTRUCTION OF HISTORICAL
BIOGEOGRAPHY OF *PETROSIMONIA* BUNGE
(CHENOPODIACEAE VENT.) SPECIES BASED
ON HOROLOGICAL AND MOLECULAR DATA**

T.A. Feodorova

Распространение видов небольшого евроазиатского рода *Petrosimonia* довольно хорошо изучено. Однако в настоящее время ареал видов этого рода неуклонно расширяется, да и вопрос о месте возникновения и направлениях расселения его представителей до сих пор остается открытым. Данные молекулярно-филогенетического анализа позволяют сделать предположения на этот счет (рис.).

В настоящее время принято считать, что род включает около 11–15 видов. *Petrosimonia brachiata* (Pall.) Bunge из секции *Brachyphyllon* занимает базальное положение по отношению ко всем другим видам рода. Ее ареал простирается от побережья Средиземного и Черного морей на западе до югозападной Сибири на востоке, Ирана на юге и Саратовской

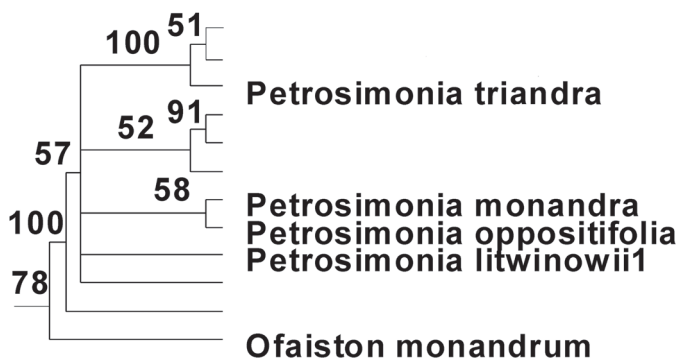


Рисунок. Фрагмент Maximum Parsimony дерева трибы Caroxyloneae (род *Petrosimonia*). Числа над ветвями показывают значение bootstrap поддержки. Курсивом указаны виды с номерами ваучеров из банка данных (NCBI GenBank). Обычным шрифтом указаны виды, последовательности которых получены и анализируются впервые.

области на севере. Значительным ареалом также обладает *P. sibirica* (Pall.) Bunge, распространенная от Монголии, Китая (Джунгария и Хинган) и западной Сибири (Иртыш, Алтай) до Прикаспийской низменности и Ирана. Она занимает базальное положение в сестринской кладе, которая включает все остальные виды рода. Обе эти группы являются сестринской кладой по отношению к *Ofaiston monandrum* (Pall.) Moq., распространенному от западной Сибири до Нижнего Поволжья с некоторыми разрывами в ареале, так в средней Азии он встречается с перерывами в Прибалхашье, вокруг Аральского и Каспийского морей и в Нижнем Поволжье.

На основании изучения только одного участка ядерной рибосомальной ДНК — ITS1,2 все остальные виды рода *Petrosimonia* образуют общую кладу с неразрешенной топологией групп, которые образуются внутри нее.

Первая группа включает *P. glauca* (Pall.) Bunge, вид имеющий самый ограниченный ареал и распространенный только на Кавказе, в Закавказье, Иране, средней Азии. Однако, близкие к нему виды — *P. glaucescens* (Pall.) Pjij и *P. squarrosa* (Schrenk) Bunge — распространены от Китая (Джунгария, Хинган) до Нижнего Поволжья и Закавказья. Состав этой группы не совпадает с составом секции *Synandra* Pjij, т.к. типовой вид входит во вторую группу, которая включает *P. monandra* (Pall.) Bunge из секции *Petrosimonia* и *P. oppositifolia* (Pall.) Litv. из секции *Synandra*, ареал видов которой довольно широкий, от Китая (Джунгария и Хинган) и югозападной Сибири до Причерноморья. *P. oppositifolia* была также отмечена на Балканах.

Третья группа включает виды *P. triandra* (Pall.) Simonk., *P. litwinowii* Korsh. Из секции *Triandra*. С видом *P. triandra* группируется вид, описанный из Турции — *P. nigdeensis* Aellen. Виды этой группы также имеют широкий ареал — от Китая (Джунгария и Кашгария), Монголии и западной Сибири, до Саратовской и Ростовской областей на севере и Ирана на юге.

На интересующих нас территориях флоры Средней России встречаются *P. monandra* (правый берег Волги, Саратовская обл.), *P. triandra* (Воронежская и правый берег Волги Саратовской областей), *P. litwinowii* (правый берег Волги, Саратовская область) и Нижнего Поволжья — *P. brachiata* (автор лично видел сборы из Астраханской, Волгоградской областей и Калмыкии, для Саратовская области вид приводится по литературным источникам), *P. brachyphylla* (есть сборы из Волгоградской области, для Астраханской области указывается впервые (ст. Ашулук), для Калмыкии и Саратовской области приводится по литературным источникам), *P. glaucescens* (есть сборы из Астраханской, Волгоградской и Саратовской областей, для Калмыкии указывается впервые (10 км юго-

западнее Элисты, верховья реки Найн-Шар, по дну балки), *P. litwinowii* (есть сборы из Волгоградской, Саратовской областей, для Астраханской области указывается впервые (Никольский р-н, 1 км западнее Лиджин-Худук), для Калмыкии приводится по литературным источникам), *P. monandra* (есть сборы из Астраханской, Волгоградской, Саратовской областей и Калмыкии), *P. oppositifolia* (есть сборы из Астраханской, Волгоградской областей и Калмыкии, для Саратовской области приводится по литературным источникам), *P. triandra* (есть сборы из Астраханской, Волгоградской и Саратовской областей, Калмыкии). Некоторые виды впервые обнаружены в Астраханской области и Калмыкии, что, возможно, является свидетельством дальнейшего расширения их ареалов на северозапад. *P. triandra* встречается в Воронежской, Ульяновской и Самарской областях европейской России скорее как случайный заносный вид.

Основываясь на данных о распространении видов рода *Petrosimonia* и молекулярно-филогенетического анализа можно сделать ряд выводов. Виды ранней дивергенции *P. monandrum* и *P. brachiata* имеют обширный и уже фрагментированный ареал, т.е. являются палеоэндемиками. Другие древние виды, отраженные в дереве как виды ранней дивергенции, например, *P. sibirica*, имеют обширные, почти сплошные ареалы. Виды поздней дивергенции, отношения между группами которых на основании одного изученного участка ДНК не разрешены, могут иметь как широкий, почти сплошной ареал, так и довольно узкий, что позволяет считать эти виды неоэндемиками. Отношение их к кладе поздней дивергенции позволяет не путать этот вид с древними по прохождению, но вымирающими и сократившими свой ареал до локального, т.е. данные молекулярно-филогенетического анализа позволяют отличать палео- от неоэндемиков, имеющих сходные ареалы.

Другая проблема — реконструкция анцестрального ареала. Виды поздней дивергенции все еще имеют широкий, хотя уже и фрагментированный ареал, в рамки которого вписываются ареалы поздно дивергировавших видов. В данном случае почти все виды рода встречаются в Арало-Прикаспийской низменности, на южном побережье Каспийского моря, по западному побережью Каспийского моря и в Закавказье. Вероятно, именно отсюда они распространялись на восток, запад, север и юг Евразии. Но, как известно, центр разнообразия, которым этот регион является для видов *Petrosimonia*, может и не являться одновременно и центром происхождения этого рода. Поэтому выявление анцестрального ареала этого рода представляет определенные сложности. По мнению А.Н. Краснова, южная часть Прикаспийской низменности никогда не представляла самостоятельного центра. Ее растительность сформировалась в результате смешения флор Кавказской и Среднеазиатской (Никитин, 1954).

С.А. Никитин считает, что роль Кавказа в формировании растительности Прикаспия сильно преувеличена. Поэтому можно только предположить, что этот род туранского происхождения и его виды скорее возникали и расселялись из прикаспийского Закавказья по территории, образовавшейся в результате хвалынской трансгрессии Каспийского моря, например, в Нижнее-Волжский район скорее, чем из средней Азии на запад.

Поздним эволюционным событием в истории рода *Petrosimonia* является распространение и закрепление семи видов на засоленных территориях в зоне опустыненных степей Нижнего Поволжья и юго-востока европейской России.

В молекулярно-филогенетическом анализе пока остались неучтенными *P. brachyphylla* (Bunge) Цjin из средней Азии *P. korshinskyana* Litv. из Туркмении.

УРБАНИЗАЦИЯ «ДИКИХ» ВИДОВ ПТИЦ И МОДЕЛИ ОСТРОВНОЙ БИОГЕОГРАФИИ

В.С. Фридман

URBANISATION PROCESS IN "WILD" BIRDS SPECIES AND THE ISLAND BIOGEOGRAPHY MODELS

W.S. Friedmann

На материале историй урбанизации видов птиц авифауны Московского региона (Фридман и др., 2008) показана ограниченная применимость известных моделей «островной биогеографии» Макартира-Уилсона к прогнозу сохранения «диких» видов в «архипелаге» местообитаний, созданном антропогенной фрагментацией последних в процессе территориального роста урбанизированного «ядра» региона. С точки зрения охраны природы, ситуация выглядит много оптимистичней обычных предсказаний моделей «островной биогеографии».

Во-первых, вымирание видов в названном «архипелаге» местообитаний ближних пригородов идёт медленнее, а реколонизация — напротив, быстрее, чем это предсказывает «классический» вариант модели. Тот же самый эффект обнаружен при заселении птицами других типов «архипелагов», как антропогенных, вроде «островов» ООПТ, «вкрапленных» среди эксплуатируемых лесов и антропогенных ландшафтов Финляндии, так и настоящих — вроде островов в Финском заливе (Haila et al., 1979, 1986, 1987; Симберлофф, 1988; Hanski, 1999).

Во-вторых, большая часть видов птиц, «вымерших» на «архипелаге», созданном фрагментацией местообитаний ближних пригородов в процессе территориального роста урбанизированного «ядра», через некоторый период пребывания в отеснённом состоянии на периферии региона вновь осваивает «архипелаг» и не просто существует устойчиво, но урбанизируется, существенно увеличивая численность (Фридман, Ерёмкин, 2009).

Существующие модели «островной биогеографии», определяющие динамику видового богатства фрагментированных местообитаний за счёт стохастических процессов «выпадения» видов из фауны «архипелага», должны быть дополнены детерминированным процессом направленного освоения «архипелагов» видами, исходно вытесненными оттуда N лет назад, где N прямо пропорционально исходному консерватизму жизненной стратегии вида, жёсткости и ригидности биотопических и парных связей. Этот процесс назван «возвратной урбанизацией» видов. В ходе неё консервативные виды, исходно отесняемые развитием города к малонарушенной природной периферии региона, после определённого пе-

риода пребывания «под прессом» растущего урбанизированного ядра, переходят к более лабильной стратегии и повторно осваивают урболандшафты, восстанавливая свою исходную численность в урбанизированном регионе или даже превышая её. Начиная с 1980-х гг. процессы возвратной урбанизации в староосвоенных регионах Европы и Америки обнаруживаются у всё новых и новых видов птиц, в том числе тех, которых раньше считали безусловными урбофобами, жёстко связанными с крупными массивами старовозрастных и/или ненарушенных широколиственных лесов, бореальных лесов, верховых болот и т.п. подобных местообитаний, «отступающих к периферии» по мере урбанизации региона. Возвратная урбанизация даёт надежду на сохранение уязвимых видов в староосвоенных регионах с сильно фрагментированными местообитаниями, если только вид сможет не вымереть за тот «период задержки» (20...30...60 лет), когда он оттеснён на периферию региона и обычно сохраняется в нескольких изолированных рефугиях.

Анализ механизмов возвратной урбанизации поэтому крайне важен не только в теоретическом отношении, но и в практически-природоохранном, ибо прогноз вероятного времени возвратной урбанизации позволяет обнаружить этот процесс без обычного сильного запоздания и своевременно переключить внимание и силы природоохранников, на действительно уязвимые виды и популяции, ещё не охваченные данным процессом.

В ходе исследований динамики авифауны Московского региона показана возможность прогноза продолжительности «латентного периода» до возвратной урбанизации конкретных видов по характеру их жизненной стратегии в естественных местообитаниях (её положению на оси «консерватизм – лабильность», в сравнении с другими видами того же рода и той же гильдии), а также по скорости урбанизации региона. Также выявлен синдром признаков популяционных изменений, показывающих начальные стадии возвратной урбанизации, определены факторы, влияющие на её успешность для разных видов.

Возвратной урбанизации в той или иной степени подвержены все виды региональной авифауны, включая стенотопные, сильно специализированные в экологическом отношении и территориально консервативные (средний дятел, белоспинный дятел, чёрный аист, ряд видов сов, дневных хищников и пр.). См. Фридман и др., 2007, 2008; Фридман, Ерёмкин, 2009. Ранее предполагалось, что подобные виды под воздействием фрагментации местообитаний могут лишь отступать в наиболее крупные ненарушенные массивы типичных для них местообитаний (старовозрастные ельники, дубравы, крупные массивы верховых болот и т.п.),

сохраняясь только при их сохранности. См. Mikusinski, 1997; Mikusinski, Angelstam, 1997; Angelstam, 1998. Однако если вид не вымер за время пребывания в отгеснённом состоянии, с минимумом численности в местообитаниях периферии региона, то начавшийся процесс возвратной урбанизации придаёт ему способность устойчиво существовать также во фрагментированных местообитаниях города и ближних пригородов, отсутствовавшую первоначально. Поскольку рост площади урбанизированного «ядра» региона повсеместно опережает рост людности (Sukopp, Wittig, 1998), фактически возвратная урбанизация (и содействие ей человека организационными и биотехническими средствами) — единственный шанс на спасение редких и уязвимых видов староосвоенных регионов. Без возвратной урбанизации их популяции будут «заперты» в последних оставшихся крупных массивах малонарушенных местообитаний региональной периферии и угаснут там от воздействия «островного эффекта», даже если эти массивы удастся взять под эффективную охрану. Следовательно, в староосвоенных регионах содействие возвратной урбанизации «диких» видов биотехническими средствами входит в число не менее важных природоохранных мер, чем классические формы территориальной охраны природы. Тем более что все виды авифауны региона в период подъёма численности пытаются закрепиться на территории города, но не все возникающие поселения оказываются устойчивы и не все возникшие могут распространиться в ближайшие подходящие местообитания (Фридман, Ерёмкин, 2009).

Результаты работы показывают своего рода «принцип Ле Шателье» реакции «диких» видов на фрагментацию исходно непрерывных местообитаний. Они или отступают с «архипелага» на материк» и тем самым выводят себя из-под действия «островного эффекта», или, наоборот, переходят к устойчивому существованию популяции на «архипелаге», так что воспроизводство популяции оказывается нечувствительно к «островному эффекту». Первое наблюдается при консерватизме жизненной стратегии вида, второе — при её лабильности (включая лабилизацию «под давлением» развивающегося процесса фрагментации местообитаний).

Наши исследования возвратной урбанизации разных видов авифауны Подмосковья позволяют прогнозировать латентный «период ожидания» до её начала, и её последовательность в ряду близких видов, в зависимости от степени консерватизма – лабильности их стратегии. Противопоставление лабильности и консерватизма жизненной стратегии вида в определённой среде как альтернативных характеристик поведения в ней популяционной системы мы заимствуем у В.М. Галушина и А.В. Кузнецова (1991), а также А.В. Кузнецова, 1991, 1993.

Список литературы

- Галушин В.М., Кузнецов А.В. 1991. Концепции жизненных стратегий птиц // Мат-лы X Всес. орнитол. конф. Минск: Наука і тэхніка. Ч.1. С.12–17.
- Кузнецов А.В. 1991. Различия жизненных стратегий в ряду хищных птиц // Мат-лы X Всес. орнитол. конф. Минск: Наука і тэхніка. Ч.1. С.94–96.
- Кузнецов А.В. 1993. Сравнительная характеристика населения хищных птиц в ряду антропогенно-трансформированных территорий Верхневолжья. Автореф. дис. ... канд. биол. н. М.: МГПИ им. В.И. Ленина. 23 с.
- Симберлофф Д.С. 1988. Биогеографические модели, распространение видов и организация сообществ // Биосфера. Эволюция. Пространство. Время. М.: Прогресс. С.60–81.
- Фридман В.С., Ерёмкин Г.С. 2009. Урбанизация «диких» видов птиц в контексте эволюции урбандиапаза. М.: УРСС. 240 с.
- Фридман В.С., Ерёмкин Г.С., Захарова Н.Ю. 2007. Становление популяционной устойчивости редких видов птиц в «островном ландшафте» // Природно-заповедный фонд — бесценное наследие Рязанщины. Мат-лы междунар. конф. Рязань, 21–23 мая 2007. Рязань: РязГУ. С.107–111.
- Фридман В.С., Ерёмкин Г.Н., Захарова Н.Ю. 2008. Урбанизация «диких» видов птиц: трансформация популяционных систем или адаптации особей? // Журн. общей биол. Т.69. № 3. С.207–219.
- Angelstam P. 1998. Maintaining and restoring biodiversity in European boreal forests by developing natural disturbance regimes // J. Veget. Sci. Vol.9. P.593–602.
- Haila Y. 1986. North European land birds in forest fragments: evidence for area effects? // M.L. Morrison, C.J. Ralph (eds.). Habitat 2000. Modeling habitat relationship of terrestrial vertebrates. Madison: Univ. Wisconsin Press. P.315–319.
- Haila Y., Hanski I.K., Raivio S. 1987. Breeding bird distribution in fragmented coniferous taiga in southern Finland // Ornis Fennica. Vol.64. P.90–106.
- Haila Y., Jarvinen O., Vaisanen R. 1979. Effect of mainland population changes on the terrestrial bird fauna on the northern island // Ornis scand. Vol.10. P.48–55.
- Hanski I.K. 1999. Metapopulation ecology. Oxford: Oxford Univ. Press. 399 p.
- Mikusinski G. 1997. Woodpecker in time and space — the role of natural and anthropogenic factors // Department of conservation biology. Uppsala. Swed. Univ. Agric. Sci. Rapport 23. 230 p.
- Mikusinski G., Angelstam P. 1997. European woodpecker and anthropogenic habitat change: a review // Vцgelwelt. Bd.118. P.277–283.
- Sukopp H., Wittig R. 1998. Stadtцkologie. Hamburg: Gustav Fischer Verlag. 402 S.

МЛЕКОПИТАЮЩИЕ, РАСШИРЯЮЩИЕ СВОЙ АРЕАЛ, И ИЗМЕНЕНИЯ ЗООГЕОГРАФИЧЕСКОЙ КАРТЫ РОССИИ ЗА СЧЕТ ИХ ИНВАЗИЙ

Л.А. Хляп, А.А. Варшавский, В.В. Бобров

MAMMAL SPECIES, THAT ARE ENLARGE THEIR RANGES, AND CHANGES IN ZOOGEOGRAPHICAL MAP OF RUSSIA AS A RESULT OF THEIR INVASIONS

L.A. Khlyap, A.A. Warshavsky, V.V. Bobrov

В последние годы накапливается все больше и больше информации о движении границ ареалов животных. Ареал некоторых видов катастрофически фрагментируется и сокращается, но есть и такие, которые расширяют свой ареал. Животные первой группы вызывают тревогу в связи с возможностью их исчезновения, второй — как чужеродные вселенцы на новые территории, появление которых может отрицательно сказаться на экосистемах. Мы собрали информацию о 62 видах млекопитающих, которые освоили новые для них регионы в пределах России (Бобров и др., 2008; Хляп и др., 2008; Neronov et al., 2008; <http://www.sevin.ru/invasive/dbases/mammals.html>). В подавляющем большинстве случаев расселение было связано с антропогенным влиянием. Треть видов была преднамеренно перевезена человеком за пределы первичного ареала (преднамеренная интродукция) с целью модного в прошлые годы «обогащения» фауны, около четверти — также целенаправленно, но в места прежнего обитания животных (реинтродукция), при этом период, прошедший после прежнего обитания вида, мог измеряться столетиями (речной бобр *Castor fiber*, зубр *Bison bonasus*) и даже тысячелетиями (овцебык *Ovibos moschatus*). Около пятой части чужеродных видов расселились случайно. В этой группе — сопровождающие человека грызуны, некоторые насекомоядные, рукокрылые и хищные (белобрюхая белозубка *Crocidura leucodon*, нетопырь Куля *Pipistrellus kuhlii*, каменная куница *Martes foina* и др.); бродячие домашние и сбежавшие клеточные животные (домашняя собака *Canis familiaris*, американская норка *Neovis vison*, енотовидная собака *Nyctereutes procyonoides*). Подавляющее большинство видов (68%) расселялось самостоятельно. Среди ведущих факторов, способствующих самостоятельному расселению на дальние расстояния — антропогенное преобразование ландшафтов (сведение лесов, распашка, формирование системы лесополос, орошение засушливых земель, перевыпас). Саморасселение многих животных часто следует за преднамеренной интродукцией, когда из искусственно созданных популяций начина-

ется выселение животных на прилежащие, а в последующем — на отдаленные территории. Реже саморасселение связывают с климатическими факторами, а порой его причины трудно объяснимы. До XIX в. в России широко расселились преимущественно по населенным пунктам и окружающим их пахотным землям серая (*Rattus norvegicus*) и черная (*R. rattus*) крысы, домовая (*Mus musculus*) и полевая (*Apodemus agrarius*) мыши, обыкновенная (*Microtus arvalis*) и восточно-европейская (*M. levis*) полевки. К настоящему времени во многих регионах России в связи с экстенсивной распашкой и ростом урбанизации произошло разделение агро-синантропных популяций этих видов на самостоятельные агрофильные и синантропные популяции (Тупикова и др., 2000; Хляп, Варшавский, 2010). В XX в. формирование новых значительных по площади участков ареалов наблюдалось у преднамеренно интродуцированных видов (ондатра *Ondatra zibethicus*, американская норка, енотовидная собака). Среди саморасселяющихся видов наибольший прирост ареалов на территории России отмечен у кабана *Sus scrofa*, каменной куницы, нетопыря Куля.

Мы подготовили карты динамики ареалов многих видов (Бобров и др., 2008). Они, несомненно, требуют дальнейшего совершенствования, включая более глубокое обобщение опубликованных материалов, сбор из различных регионов неопубликованных данных и целенаправленные полевые исследования. Оказалось, что имеются данные по местам выпуска многих видов млекопитающих, но мало сведений о том насколько они прижились в новых местах. До наших работ (Хляп и др., 2011) не был составлен, например, документированный ареал американской норки.

В результате инвазий XX в. в фауне России появилось 7 новых видов млекопитающих: ондатра, канадский бобр *Castor canadensis*, енот-полоскун *Procyon lotor*, американская норка, белохвостый олень *Odocoileus virginianus*, дикий кролик *Oryctolagus cuniculus* и дикобраз *Hystrix indica*. Первичный ареал 5 первых видов лежит в Новом Свете, хотя канадский бобр и белохвостый олень пришли на северо-запад России из Финляндии.

Произошли также изменения фаун млекопитающих многих регионов. Используя подготовленные нами карты динамики ареалов, мы (с помощью ГИС-технологий) составили карту изменений териофауны в результате современных инвазий, на которой показано количество новых видов млекопитающих, появившихся в различных регионах во второй половине XX в.. Из имеющихся данных были исключены инвазии до второй половины XX в., т.е. на карте не отражены изменения, произошедшие в европейской части России в результате расселения людей и распашки (практически все пригодные площади были распаханы к концу XIX в.), не вошли первые этапы расселения ондатры. В некоторых случаях начало «современных» экспансий мы отсчитывали с более ран-

него рубежа — 30-х годов XX в. Чаще это связано с недостатком данных по движению границ ареала в конкретные годы, а также растянутости процесса заселения тех или иных регионов. В частности мы использовали данные по вселению на Камчатку рыси *Lynx lynx* и белки *Sciurus vulgaris*, хотя первые регистрации этих видов на полуострове приходятся на 1930-е гг. Были исключены почти все случаи реинтродукции, т.к. она ведет к восстановлению фауны, а не к ее изменению (кроме овцебыка, завезенного с другого материка спустя тысячелетия после его исчезновения в России). Не вошли данные по видам, динамика ареалов которых картографически не уточнена (например, по сусликам). Таким образом, карта составлена по изменениям ареалов 54 видов млекопитающих.

Созданная карта показывает, что во второй половине XX в. почти вся территория России была подвержена инвазиям млекопитающих. Прослеживаются зональные закономерности. Современные инвазии мало затронули тундровые ландшафты: местами ондатра, овцебык, в современных постройках человека — домовая мышь и серая крыса. Больше всего чужеродных видов в степях, особенно в южной полосе этой зоны, подвергавшейся во второй половине XX в. экстенсивной распашке (освоение целинных степей и обводнение) и перевыпасу. По интразональным околородным ландшафтам распространились речной и канадский бобры, ондатра, американская норка.

Практически полностью заселены чужеродными видами максимально преобразованные человеком экосистемы: урбаноценозы, особенно постройки человека, и агроценозы, хотя большая их часть заселена до XX в.. Из природных комплексов максимальному воздействию чужеродных видов подвергаются околородные экосистемы, на что ранее указывал А.А. Насимович (1972).

В региональном аспекте максимальное число чужеродных видов отмечено на юге европейской части России. Всего в этом регионе 27 видов чужеродных млекопитающих, а в пятнах наибольшего перекрытия участков современных приращений ареалов — до 12. В начале рассматриваемого периода (середина XX в.) наблюдали волну самостоятельного расселения хомяка Радде *Mesocricetus raddei* (по полям, перемежающимся с участками степей) и малого суслика *Spermophilus pygmaeus* (по полям с участками степей, измененных в результате перевыпаса); сейчас численность этих грызунов сократилась, а местами они полностью исчезли. К этому же региону приурочен очаг максимума инвазий других животных-интродуцентов, в частности растительноядных насекомых (Масляков, Ижевский, 2010).

Второе место по количеству чужеродных видов занимает Камчатка (Камчатский край) — 10 видов всего и 6 видов в участке наибольшего

перекрытия ареалов интродуцентов.

Наше исследование подтверждает мнение о существенных изменениях биогеографических границ на современном этапе развития биосферы (Tishkov, Belonovskaya, 2011), которые происходят, в том числе, и в результате инвазий млекопитающих.

Поддержано Минобрнауки (Гос. контракт № 02740.11.0867), и РФФИ (№ 08-04-01224а).

Список литература

- Бобров В.В., Варшавский А.А., Хляп Л.А. 2008. Чужеродные виды млекопитающие в экосистемах России. М.: Т-во науч. изданий КМК. 232 с.
- Масляков В.Ю., Ижевский С.С. 2010. Адвентивные (инвазионные) растительно-ядные насекомые на территории России (Аннотированный список видов – Европейская часть России). М.: ИГРАН. 124 с.
- Насимович А.А. 1972. Акклиматизация, население животных и зоогеография // О.Л. Россолимо, В.А. Долгов (ред.). Исследования по фауне Советского Союза (млекопитающие). М. С.34–50.
- Тупикова Н.В., Хляп Л.А., Варшавский А.А. 2000. Грызуны полей Северо-Восточной Палеарктики // Зоол. журн. Т.79. № 4. С.480–494.
- Хляп Л.А., Бобров В.В., Варшавский А.А. 2008. Биологические инвазии на территории России: млекопитающие // Росс. журн. биол. инвазий. № 2. С.67–83. (translation in: Russian Journal of Biological Invasions. 2010. Vol.1. No.2. P.147–140.)
- Хляп Л.А., Варшавский А.А. 2010. Синантропные и агрофильные грызуны как чужеродные млекопитающие // Росс. журн. биол. инвазий. № 3. С.73–91. (translation in: Russian Journal of Biological Invasions. 2010. Vol.1. No.4. P.301–312.)
- Хляп Л.А., Варшавский А.А., Бобров В.В. 2011. Разнообразие чужеродных видов млекопитающих в различных регионах России // Росс. журн. биол. инвазий. № 4, в печати.
- Neronov V.M., Khlyap L.A., Bobrov V.V., Warshavsky A.A. 2008. Alien species of mammals and their impact on natural ecosystems in the biosphere reserves of Russia // Integrative zoology. No.3. P.83–94.
- Tishkov A.A., Belonovskaya E.A. 2010. Biotic invasions and problem of species areas' biogeographic borders of Northern Eurasia // Y. Slynko et al. (ed.). The III International Symposium "Invasion of alien species in Holartic. Borok – 3". Programme and Book of Abstracts. Borok – Myshkin. P.107–108.

ПРОБЛЕМЫ МИКРОБНОЙ БИОГЕОГРАФИИ

И.Ю. Чернов

PROBLEMS OF MICROBIAL BIOGEOGRAPHY

I.Yu. Chernov

Хотя вопрос о географических закономерностях в распространении микроорганизмов возник более века назад, он остается чрезвычайно слабо разработанным. «Микробная биогеография отсутствует как наука» — с этой фразы начинается статья Г.А. Заварзина (1995), посвященная анализу состояния этой проблемы. Причины этого заключаются не только в сложности микробиологических методов и относительной молодости микробиологии как науки, но и в особенностях самих микроорганизмов. У микробиологов всегда были характерны представления о том, что распределение микроорганизмов обусловлено исключительно экологическими факторами (Красильников, 1958). Как известно, в общей биогеографии можно выделить два направления: экологическое и историческое. Первое объясняет особенности распределения видов современными свойствами среды обитания, то есть, по сути, представляет собой глобальную экологию. В исторической биогеографии характер географического распространения таксона объясняют историческими процессами расселения, удалением от центра образования, ролью географических барьеров, геологической историей. Это направление совершенно не развито в микробиологии. Для микробиологов характерна уверенность в полной космополитичности микроорганизмов, что отражено в известном постулате «все есть вьюду, но среда отбирает». Действительно, представить себе заметную роль географических преград для расселения мельчайших микроорганизмов очень трудно. Если среди них встречаются стенотопные формы, то они связаны с крайне специфичными условиями (экстремофилы) или облигатными биотическими взаимодействиями с растениями или животными.

Поэтому почти все биогеографические исследования в почвенной микробиологии — это типичная экология, выявление тех закономерностей в расселении микроорганизмов, которые обусловлены температурой, влажностью и другими факторами, естественно, зависящими от географических координат. Понятно, что при таком подходе наиболее выраженные изменения в структуре микробных сообществ будут наблюдаться вдоль широтно-зонального или вертикально-поясного градиентов.

Специальные исследования широтно-зонального распределения микроорганизмов были начаты в середине XX века Е.Н. Мишустинным. Аэроб-

ные спорообразующие бактерии из рода *Bacillus* стали первой модельной группой микроорганизмов, на которой удалось вполне убедительно показать закономерное изменение их таксономической структуры вдоль широтно-зонального градиента (Мишустин, 1955). Именно изучение особенностей распространения бацилл в различных почвах в последующем вылилось в особое эколого-географическое направление в почвенной микробиологии. Главным итогом этих исследований стало убеждение в том, что на микроорганизмы также распространяется закон широтной зональности.

Так случилось, что наиболее изученной группой микроорганизмов в этом плане стали дрожжевые грибы. Дрожжи оказались исключительно удобной модельной группой для биогеографических исследований прежде всего из-за относительной легкости их учета и идентификации. В течение 25 лет мы исследовали численность и видовую структуру дрожжевых группировок в основном в почве и растительных субстратах, биогеоценозах всех географических зон от арктических пустынь до субтропиков. В результате была создана база данных по географическому распространению дрожжей (Чернов и др., 2003), охватывающая более 200 географических пунктов. Эти данные убедительно демонстрируют наличие четких широтно-зональных трендов в распределении дрожжевых грибов. Закономерно изменяются в зависимости от широты местности средние значения общей численности дрожжей, видового разнообразия, показатели физиологической и экологической структуры. При этом обнаруживаются не просто изменения, а именно тренды, то есть закономерное возрастание или убывание в большом диапазоне широт. Большинство показателей численности и разнообразия дрожжей изменяются в широтном градиенте однотипно: дают максимальные значения чаще всего в бореальной полосе и снижение в областях климатического пессимума, то есть в высокоширотной Арктике и пустынях, демонстрируя закон оптимума. То есть микроорганизмы в целом ведут себя по отношению к глобальным факторам среды так же, как и многие другие крупные таксономические и экологические группы растений и животных.

Существенная сложность в проведении сравнительных анализов структуры микробных сообществ связана с невозможностью полного учета таксономического разнообразия изучаемой группы ни одним из существующих микробиологических методов. Этим микробиологические исследования отличаются от флористических или фаунистических, при которых исследователь часто имеет дело с более или менее полными списками видов изучаемых групп растений или животных. Неоднократно показано, что в случае микробных сообществ кумуляты числа видов в зависимости от величины выборки не выходят на плато даже после мно-

голетних анализов сотен образцов. Поэтому при сравнении разнообразия микробных сообществ правильнее оценивать не число таксонов, а скорость их приращения при повторных анализах.

Другая сложность связана с микроскопическими размерами микроорганизмов. Это означает, что можно изучать особенности их пространственного распределения в самых разных масштабах от отдельных почвенных агрегатов до целых биомов. Так, традиционно почвенные микробиологи рассматривали микробные сообщества в масштабе верхних органогенных горизонтов. Однако вполне естественно оценивать параметры структуры микробных сообществ в масштабе целых биогеоценозов (Чернов, 1993; Звягинцев и др., 1993). Первый этап таких исследований – дифференциация исследуемого биогеоценоза на микроместообитания, наиболее различающиеся как среды (субстраты) для развития изучаемой группы микроорганизмов, такие как живые части растений, части растений, находящиеся на различных стадиях разложения, минеральные горизонты почв. Каждый из этих типов субстратов можно подразделять на более гомогенные субстраты.

В наиболее детальных исследованиях, проведенных на примере дрожжевых грибов, в биогеоценозе рассматривали до 25–30 различных субстратов, каждый из которых имел статистически достоверные отличия в структуре своего дрожжевого населения. Главная методическая проблема сравнительно-географического анализа микробных сообществ заключается в необходимости усреднения параметров отдельных микробных группировок, формирующихся в конкретных субстратах и получения генеральных характеристик всего микробного населения биогеоценоза или даже типа ландшафта. Это, конечно, не специфическая проблема именно микробной экологии, но в случае микроорганизмов наиболее велико различие между географическим масштабом и тем, в котором методически возможно проведение первичного микробиологического анализа.

Пожалуй, основная трудность биогеографических исследований в микробиологии связана со сложностью их систематики и видовой дифференциации. В связи с бурным развитием молекулярно-филогенетической систематики в последнее время изменилось представление о природе вида у микроорганизмов. На первый план вышла концепция «элементарных» монофилетических видов, то есть таких групп штаммов, внутри которых полностью отсутствует филогенетическая структура, выявляемая на основании анализа нуклеотидных последовательностей в консервативных генах. Современная тенденция в систематике микроорганизмов — «дробление» крупных изменчивых фенотипических видов, на более мелкие виды на основе единого формально принятого молекулярно-генетического критерия.

Тиражирование таких «элементарных» видов микроорганизмов, имеющих в основном незначительные генотипические отличия, не соответствует ряду базовых общебиологических положений. Биологический вид — это не просто формальная единица разнообразия, а определенный уровень организации, на котором действуют специфические закономерности. Вид является основной единицей не только в филогенетической систематике, но и в синэкологии и биогеографии. На понятии вида «завязаны» многие экологические концепции и законы, например такие, как принцип экологической индивидуальности, понятие экологической ниши, деление на эврибионты и стенобионты и др. Насколько будут работать эти законы на уровне генетически однородных видов, часто выделяемых исключительно на основании различий в нуклеотидных последовательностях определенного участка рДНК? Судя по появляющимся немногочисленным данным (например, Cho, Tiedje, 2000; Whitaker et al., 2003) современные геновиды больше соответствуют популяционному уровню организации, что проявляется и в географических особенностях их распределения — большей связи с конкретным местоположением, чем с экологическими условиями.

Список литературы

- Заварзин Г.А. 1994. Микробная биогеография // Журн. общ. биол. Т.55. Вып.1. С.5–12.
- Звягинцев Д.Г., Бабьева И.П., Добровольская Т.Г., Зенова Г.М., Лысак Л.В., Мирчинк Т.Г. 1993. Вертикально-ярусная организация микробных сообществ лесных биогеоценозов // Микробиология. Т.62. Вып.1. С.5–36.
- Красильников Н.А. 1958 Микроорганизмы почвы и высшие растения. М.: Изд-во АН СССР. 464 с.
- Мишустин Е.Н. 1955. Микробные ассоциации почв и подходы к их изучению // Микробиология. Т.24. Вып.4. С.474–485.
- Чернов И.Ю. 1993. География микроорганизмов и структура экосистем // Изв. АН СССР. Сер. географ. Вып.6. С.49–58.
- Чернов И.Ю., Добровольская Т.Г., Звягинцев Д.Г. 2003. Базы данных по таксономическому разнообразию микробных сообществ почв // Тр. Ин-та почвоведения МГУ-РАН. Тула: Гриф и К°. Вып.3. С.111–125.
- Cho J.C., Tiedje J.M. 2000. Biogeography and degree of endemism of fluorescent *Pseudomonas* strains in soil // Applied and Environmental Microbiology. Vol.66. No.12. P.5448–5456.
- Whitaker R.J., Grogan D.W., Taylor J.W. 2003. Geographic barriers isolate endemic populations of hyperthermophilic archaea // Science. Vol.301. P.976–978.

**ПРОИСХОЖДЕНИЕ *ROSA OXYODON* И
ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫЕ КОНТАКТЫ МЕЖДУ
КАРПАТАМИ И КАВКАЗОМ
И.А. Шанцер, Б.А. Абакарова**

**ORIGIN OF *ROSA OXYODON* AND PLEISTOCENE
CONTACTS BETWEEN CARPATHIANS AND CAUCASUS
I.A. Shantser, B.A. Abakarova**

Традиционно, биогеографические данные часто использовались для выдвижения гипотез об эволюции различных групп растений и для обоснования таксономических решений. Так, например, на корреляции морфологических признаков с географическим распространением основан морфолого-географический метод В.Л. Комарова, в котором совершенно особое значение придается викарным ареалам видов, образующих ряд. Поляризация последних важна для эволюционной интерпретации ряда, однако именно здесь, как правило, в наибольшей степени проявляется субъективное мнение исследователя, так называемая «экспертная оценка».

Существенно объективизировать интерпретацию викарных ареалов растений позволяют кладиристическая биогеография и филогеография, основывающиеся на молекулярно-генетических данных. Иногда это приводит к достаточно неожиданным с точки зрения традиционных представлений интерпретациям. Мы попытаемся проиллюстрировать это на примере *R. oxyodon* Boiss. и трех родственных ей европейских видов шиповников секции *Cinnamomeae*.

По выдвигаемой И.О. Бузуновой и Р.В. Камелиным (2004) гипотезе, *R. oxyodon* представляет собой одного из наиболее древних представителей секции *Cinnamomeae* на Северном Кавказе, сформировавшегося в процессе миграции предкового вида из центральной Азии в Европу, где от этого же предкового вида возникла центральноевропейская горная *R. pendulina* L. Реликтом этой миграции на запад авторы считают *R. donetzica* Dubovik, крайне редкий вид, известный из небольшого числа местонахождений на Донецком кряже в восточной Украине. Авторы также предполагают, что равнинная восточноевропейская *R. majalis* Herrm. s.l., в настоящее время отсутствующая на Северном Кавказе, была распространена там в ледниковое время и ограниченно гибридизировала с *R. oxyodon*, следствием чего является иногда наблюдающаяся парность шипов у последнего вида. Бузунова и Камелин (2004) предполагают, что, так же как и *R. pendulina*, *R. oxyodon* является тетраплоидом.

Молекулярно-генетическими методами в настоящее время изучены

два вида этой группы — *R. majalis* и *R. pendulina*. В работе И.А. Шанцера и В.Н. Войлоковой (2008) на основании изучения изменчивости морфологических признаков и ISSR маркеров показано, что *R. majalis* на территории Восточной Европы представляет собой один генетически целостный вид, а не комплекс из 3–4 близкородственных и гибридизирующих между собой видов, как считают некоторые другие авторы (Бузунова, 2001). Эти данные независимо подтверждаются отсутствием филогеографической структуры изменчивости ядерного внутреннего транскрибируемого спейсера рибосомальной ДНК *ITS1* у *R. majalis* (Шанцер, неопубликованные данные). Наличие единственного преобладающего в популяциях по всей Восточной Европе гаплотипа *ITS1* указывает на то, что эта территория была заселена *R. majalis* быстро и недавно, вероятно уже в голоцене.

С другой стороны, в работе по филогеографии *R. pendulina* (Fйг et al., 2007) было показано, что в популяциях этого вида преобладают три хлоропластных гаплотипа межгенного спейсера *trnL-trnF*, обозначенные авторами, как С, D и А. Первый из них, С, наиболее филогенетически древний, распространен в области ледниковых рефугиумов на Балканах, в Апеннингах и Пиринеях, а также на южных склонах Альп. Два производных от него более молодых гаплотипа распространены аллопатрично, один в Альпах (D), а другой в Карпатах (А).

Мы секвенировали последовательности хлоропластного спейсера *trnL-trnF* из 44 образцов *R. oxyodon* с Северного Кавказа, 30 образцов *R. majalis* с восточноевропейской равнины, 2 образцов *R. donetzica* и 3 образцов *R. pendulina* из Австрии и Словении. В исследование были также включены данные Fйг et al. (2007) по 45 образцам *R. pendulina* из Центральной и Южной Европы, взятые из GenBank. Секвенированные последовательности выравнивали вручную в программе BioEdit v7.0.5 (Hall, 1999). Генеалогические отношения гаплотипов оценивали методом статистической парсимонии (Templeton et al., 1992) в программе TCS (Clement et al., 2000) с последующим иерархическим анализом клад по Templeton и Sing (1993) и картированием их распространения на географической карте.

Анализ полученного выравнивания выявил 18 гаплотипов, 7 из которых отсутствовали среди образцов выборки и представляли собой гипотетические вымершие гаплотипы. Остальные гаплотипы распределились следующим образом: *R. pendulina*: А, В, С, D, Е; *R. majalis*: F, L, M; *R. oxyodon*: А, F, G, H, I; *R. donetzica*: Е, F. Генеалогические отношения между гаплотипами, выявляемые методом статистической парсимонии, показаны на рис. Как видно из рисунка, для *R. oxyodon* характерны гаплотипы А и F, генеалогически далекие друг от друга и характерные для *R. pendulina*

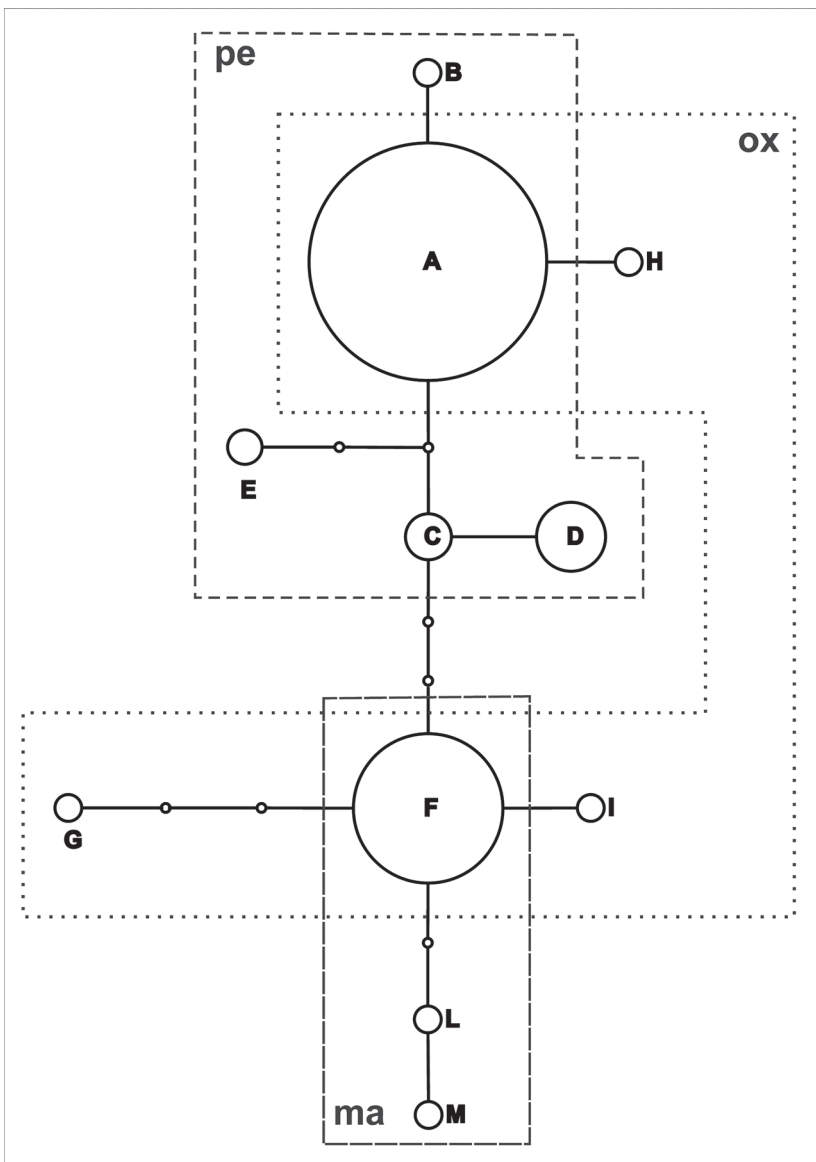


Рисунок. Генеалогическая сеть гаплотипов хлоропластного спейсера *trnL-trnF*, встречающихся у *R. pendulina* (pe), *R. majalis* (ma), *R. oxyodon* (ox) и *R. donetzica*. Гаплотипы, распространенные в популяциях каждого из трех первых видов очерчены пунктирными рамками. Буквами А–I обозначены

и *R. majalis*, соответственно. Гаплотип F широко распространен в популяциях *R. majalis* по всей Восточной Европе. Гаплотип A встречается у подавляющего большинства растений в Карпатских популяциях *R. pendulina*. С другой стороны, у *R. oxyodon* встречаются и редкие гаплотипы, H (производный от A) и G и I (производные от F), не встречающиеся у *R. pendulina* и *R. majalis*.

Такое распределение гаплотипов у трех рассматриваемых видов, в том числе и дизъюнкция в распространении гаплотипа A между Карпатами и Северным Кавказом, позволяет предположить гибридогенное происхождение *R. oxyodon* в результате множественных реципрокных (минимум двух) гибридизаций между *R. pendulina* и *R. majalis*. Вероятно, становление *R. oxyodon*, как самостоятельного вида, происходило политопно, в области контакта предковых видов, которые впоследствии вымерли на этой территории и в настоящее время на Кавказе не встречаются. Этот результат, т.е., фактически, полифилетическое на уровне отдельных предковых растений происхождение *R. oxyodon*, не должен ничуть смущать. Он вполне соответствует имеющимся современным данным о политопном и многократном происхождении многих полиплоидных видов, возникших в результате гибридизации диплоидных предков (Meimberg et al., 2009; Symonds et al., 2009), в том числе и у шиповников (Bruneau et al., 2007). Относительная молодость гаплотипа A указывает на то, что это были скорее именно два этих вида, а не их непосредственные предки. Единственным логичным сценарием проникновения *R. pendulina* на Кавказ можно считать позднеплейстоценовую миграцию его носителей с Карпат или с севера Балкан по причерноморской равнине с запада на восток. Этот вывод подтверждается также дисперсионным анализом молекулярной изменчивости (AMOVA) и тестом распределения попарных замен (mismatch distribution).

Наши данные не позволяют прояснить происхождения *R. donetzica*, у двух растущих в непосредственной близости друг от друга клонов которой обнаружены резко различные хлоропластные гаплотипы E и F. Впрочем, так как один из них (E) встречается в балканских популяциях *R. pendulina*, а второй (F) обычен в восточноевропейских популяциях *R. majalis*, нельзя исключить, что *R. donetzica* действительно представляет собой реликт, сохранившийся со времен миграции *R. pendulina* с Карпат на восток, трансформированный последующей гибридизацией с *R.*

ны гаплотипы, размер круга пропорционален числу растений, у которых данный гаплотип был встречен. Маленькими, не подписанными, кружками обозначены гипотетические промежуточные гаплотипы, не встречающиеся в изученной выборке.

majalis. Для проверки этого предположения необходимо изучение более многочисленного материала.

В заключение сказанного можно отметить, что применение описанного, по сути, филогеографического, подхода к надвидовым группам оправданно и продуктивно для анализа групп близкородственных видов и даже целых родов. Там, где непосредственный анализ ареалов и классические молекулярно-филогенетические методы оказываются неэффективными из-за гибридизации и неполной сортировки филогенетических линий у недавно и быстро дивергировавших видов, методы филогеографии позволяют выявить не только структуру родственных, но и пространственных отношений.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 10-04-00240).

Список литературы

- Бузунова И.О. 2001. Роза, Шиповник — *Rosa* L. // Н.Н. Цвелёв (ред.). Флора Восточной Европы. СПб.: Мир и семья. Т.10. С.329–361.
- Бузунова И.О., Камелин Р.В. 2004. Виды рода *Rosa* L. (Rosaceae) секции *Cinnamomeae* DC. во флоре Кавказа // Новости сист. высш. раст. СПб.: Наука. Т.36. С.112–122.
- Шанцер И.А., Войлокова В.Н. 2008. Сколько видов, родственных *Rosa majalis*, растёт в европейской части России? // Бот. журн. Т.93. № 11. С.1690–1704.
- Bruneau A., Starr J.R., Joly S. 2007. Phylogenetic relationships in the genus *Rosa*: new evidence from chloroplast DNA sequences and an appraisal of current knowledge // Systematic Botany. Vol. 32. No.2. P.366–378.
- Clement M., Posada D., Crandall K.A. 2000. TCS: a computer program to estimate gene genealogies // Mol. Ecol. Vol.9. No.10. P.1657–1659.
- Ďřř T., Vařák P., Vojta J., Marhold K. 2007. Out of the Alps or Carpathians? Origin of Central European populations of *Rosa pendulina* // Preslia. Vol.79. P.367–376.
- Hall T.A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // Nucleic Acids Symp. Ser. Vol.41. P.95–98.
- Meimberg H., Rice K.J., Milan N.F., Njoku C.C., McKay J.K. 2009. Multiple origins promote the ecological amplitude of allopolyploid *Aegilops* (Poaceae) // American Journal of Botany. Vol.96. No.7. P.1262–1273.
- Symonds V.V., Soltis P.S., Soltis D.E. 2010. Dynamics of polyploid formation on *Tragopogon* (Asteraceae): recurrent formation, gene flow, and population structure // Evolution. Vol.64. No.7. P.1984–2003.
- Templeton A.R., Crandall K.A., Sing C.F. 1992. A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping and DNA sequence data. III. Cladogram estimation // Genetics. Vol.132. P.619–633.
- Templeton A.R., Sing C.F. 1993. A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping and DNA sequence data. IV. Nested analysis with cladogram uncertainty and recombination // Genetics. Vol.134. P.659–669.

**ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ В
ЮЖНЫХ ВНУТРЕННИХ МОРЯХ ЕВРАЗИИ, ИХ
СОСТАВ, СПОСОБЫ И ПУТИ ПРОНИКНОВЕНИЯ,
РОЛЬ В ЭКОСИСТЕМАХ**

Т.А. Шиганова

**ORIGIN OF THE NON-NATIVE SPECIES
IN THE SOUTHERN INLAND SEAS OF EURASIA,
THEIR COMPOSITION, PATHWAYS AND VECTORS
OF INTRODUCTION, ROLE IN ECOSYSTEMS**

T.A. Shiganova

Во второй половине XX столетия отмечен резкий рост числа чужеродных видов растений и животных, появившихся в экосистемах морей и прибрежных районов океанов. Это связано с намеренным вселением промысловых видов и кормовых объектов, развитием марикультуры, случайным заносом видов при преднамеренной интродукции и аквариумистами, саморасселением организмов через проливы, вновь построенные каналы, соединившие ранее разобщенные бассейны. Но основным вектором (способом) проникновения морских организмов стал занос с судами. Интенсификация судоходства, а также введение с 1980-х гг. на судах танков для балластных вод привели к тому, что процесс заноса организмов из одних регионов в другие приобрел глобальный характер. В настоящее время из водоема в водоем ежедневно перемещаются десятки тысяч видов флоры и фауны различных таксономических групп от простейших до рыб. Многие из них успешно натурализуются в новых для них водоемах, особенно в пострадавших от разного рода антропогенных воздействий. Все это нередко приводит к серьезным экологическим и экономическим последствиям.

Анализ путей и векторов заноса, данных по натурализации и распространению чужеродных видов показывает, что Черное море стало во второй половине XX века водоемом-реципиентом большого числа видов и в то же время донором прежде всего для морей Понто-Каспийского бассейна (Черное, Азовское, Каспийское). Этому способствовал целый ряд обстоятельств. Среди морей Понто-Каспийского бассейна Черное море имеет наиболее интенсивное судоходство с маршрутами в различные районы Мирового океана. Поэтому со второй половины XX века огромное число морских и солоноватоводных видов ежедневно заносится с судами в районы его портов.

Важную роль сыграло географическое положение Черного моря между Средиземным морем с высоким видовым разнообразием и более восточными морями с низким видовым разнообразием. Черное море занимает промежуточное положение также и по условиям абиотической среды: его воды значительно менее соленые, чем в Средиземном море, и более соленые, чем в Азовском и Каспийском морях, принадлежат к полигалинной зоне. Но основным фактором, способствующим натурализации в нем чужеродных видов, стало значительное антропогенное эвтрофирование водоема и нарушение функционирования экосистемы в целом.

Сравнение экологических характеристик животных и растений, натурализовавшихся в Черном море, позволяет заключить, что виды, расселившиеся по всему морю и создали массовые популяции эврибионтные, широко распространенные конкурентоспособные виды. Такие виды обладают фенотипическим и часто генетическим полиморфизмом. Их ареалы включают акватории с различными условиями существования. Виды, обитающие в изменчивых условиях среды и способные давать вспышки численности, обладают наибольшей способностью к расселению. Она выражается в наличии у видов таких физиологических качеств как: широкий пищевой спектр; высокая плодовитость, часто гермафродитизм (обрастатели усонogie раки *B. eburneus*, *B. improvisus*; корабельный червь *Teredo navalis*; гребневики *M. leidyi*, *B. ovata*), нередко сочетающийся с возможностью самооплодотворения (*B. improvisus*, *T. navalis*, *M. leidyi*, *B. ovata*); способность пережидать неблагоприятные условия, снижая уровень метаболизма, находясь без движения и без пищи (*M. leidyi*, *B. ovata*), образуя покоящиеся яйца (*A. tonsa*), цисты (ряд водорослей). К этому можно добавить быстрое созревание, как, например, у гребневигов *M. leidyi*, *B. ovata*, способных размножиться через две недели после вылупления, или *B. eburneus*, *B. improvisus*, размножающихся через месяц после вылупления. Способность к расселению у бентосных животных может быть связана также с наличием планктонной личинки.

Многие из таких видов, наиболее приспособленных к экспансии и колонизации новых биотопов, создав массовые воспроизводящиеся популяции в Черном море, распространились дальше — сначала в Азовское море, затем с судами и в Каспийское море. Некоторые наиболее эвригалинные виды проникли и в южном направлении — в Мраморное, Эгейское, Адриатическое моря и другие районы Средиземного моря.

В результате сравнительного анализа натурализовавшихся видов в южных морях было установлено, что соотношение общего числа чужеродных видов в рассматриваемых морях сходно с соотношением в них общего числа аборигенных видов. Был проведен анализ зависимости видового разнообразия чужеродных видов от основных абиотических

характеристик этих морей: температуры летней (максимальной) и зимней (минимальной), солености и продуктивности. В результате было установлено, что основными факторами, лимитирующими видовое разнообразие, являются зимние температуры и соленость.

Число видов в исходной флоре и фауне, так же как и число чужеродных видов уменьшается с понижением солености. Самым высоким видовым богатством обладает Средиземное море, соответственно, и число чужеродных видов здесь наибольшее. Высокое видовое разнообразие в Средиземном море обусловлено его высокой соленостью, дающей возможность океаническим видам существовать в нем, а океаническим вселенцам натурализоваться, и разнообразием условий среды, включая довольно высокие температуры как летние, так и зимние, позволяющие субтропическим, а в последние годы и тропическим видам натурализоваться. От Средиземного к Черному морю соленость падает на 21%, число аборигенных видов уменьшается в примерно в 3,5 раза, число натурализовавшихся видов уменьшается также в 3,5 раза. От Черного к Азовскому морю соленость падает только на 7%, число видов уменьшается в 3,4 раза, при этом число чужеродных видов уменьшается в 3,3 раза. В Каспийском море число видов уменьшается в 2,5 раза по сравнению с Черным морем, число чужеродных видов — в 2,6 раза. Уменьшение общего числа как аборигенных, так и натурализовавшихся видов в Азовском и Каспийском морях можно, вероятно, объяснить тем, что в них соленость падает ниже верхней границы мезогалинных вод (около 15%), имеющей большое значение для биоты.

Если сравнивать моря Понто-Каспийского бассейна, то наибольшим видовым разнообразием характеризуется Черное море. Число чужеродных видов, которые смогли натурализоваться также наибольшее в Черном море, на втором месте — Каспийское и на третьем — Азовское море.

Соотношение чужеродных и аборигенных видов разных морфо-экологических групп в Понто-каспийском регионе продемонстрировало сходную картину. В Азовском и Каспийском морях число чужеродных видов в каждой группе ниже, чем в Черном. Вероятно, это также можно объяснить более низкой соленостью этих морей.

Таким образом, очевидно, что распространенное мнение о том, что богатые видами многокомпонентные водоемы менее подвержены натурализации чужеродных видов, чем обедненные, не подтверждается. Было установлено, что морской водоем способен принять число чужеродных видов, пропорциональное числу аборигенных видов.

Широко распространенные эврибионтные виды, натурализовавшиеся в Черном море и создавшие там массовые популяции, стали таковыми и в остальных морях Понто-Каспийского бассейна. В Азовское и Кас-

пийское моря, помимо гидробионтов, вселившихся в Черное море стали проникать и его аборигенные виды. Этому способствовали изменения условий в Азовском море и строительство Волго-Донского канала. Эти процессы способствовали в значительной степени гомогенизации биоты этих водоемов, когда одни и те же виды доминируют в сообществах и даже некоторые из них, такие как гребневик *Mnemiopsis leidyi*, способны определять функционирование экосистемы.

Изолированные и полуизолированные моря юга России и других стран Евразии оказались особенно уязвимыми для вселения и натурализации чужеродных видов. Эти моря имеют относительно низкую соленость, существенно отличающуюся от океанической. Структура видовых сообществ в них достаточно консервативна, ввиду полного отсутствия (Каспийское, Аральское моря) или слабого обмена с другими морями или океаном (Черное и Азовское моря). Для них характерно относительно низкое видовое разнообразие. Значительные нарушения, произошедшие под воздействием антропогенных факторов во второй половине XX века, сделали их восприимчивыми для натурализации чужеродных видов. В результате вселение даже одного агрессивного вида достаточно чтобы привести к полной структурно-функциональной перестройке экосистемы водоема, а порой и ее деградации. В настоящее время известно более 1000 видов, за исключением лессепских иммигрантов (видов, проникших через Суэцкий канал в Средиземное море), внесенных в морские водоемы юга Европы. В последнее десятилетие повышение температуры поверхностного слоя морей привело к увеличению числа тропических видов, проникших в Средиземное море, и средиземноморских — в Черное.

Изучение чужеродных видов, путей и векторов их проникновения, степени их воздействия на экосистемы и факторов, лимитирующих их численность, — одна из важнейших задач в современной экологии. Необходимо акцентировать внимание не только на описании фактов вселения отдельных видов и составлении списков чужеродных видов для отдельных водоемов, но и на анализе причин и следствий этого процесса, рассматривая его в глобальном масштабе.

ВЛИЯНИЕ ПИРОГЕННОГО ФАКТОРА НА АРЕАЛЫ РЕДКИХ ТАКСОНОВ В ДАЛЬНЕВОСТОЧНОМ РЕГИОНЕ

С.Д. Шлотгауэр

PYROGENIC FACTOR IMPACT ON RARE TAXA AREALS IN THE FAR EASTERN REGION

S.D. Schlotgauer

Дальний Восток является уникальным регионом, который может служить моделью выполнения Российской Федерацией обязательств, вытекающих из «Конвенции о биологическом разнообразии». Специфика видового разнообразия этой территории заключается в том, что здесь проходит крупнейший на континенте рубеж между Циркумбореальной и Восточноазиатской хвойно-широколиственной ботанико-географическими областями, что в сочетании со сложной дифференциацией рельефа определяет высокую мозаичность растительного мира.

Между тем в регионе складывается неблагоприятная экологическая обстановка, обусловленная, прежде всего, повышенной уязвимостью и низким адаптивным потенциалом природных экосистем по отношению к антропогенным воздействиям, которые превысили все допустимые пределы. Масштабность и разнонаправленность этих воздействий определили негативные тенденции в динамике биологического разнообразия территории.

Среди факторов, преобразующих лесные, лугово-степные и высокогорные экосистемы, особенно велика роль пожаров. Пирогенный фактор в дальневосточной тайге — явление практически постоянное. Катастрофические пожары 1998–2001 гг. в этом регионе, охватившие огнем более 4,5 млн. га лесного фонда, привлекли к себе пристальное внимание мировой общественности (Goldammer, Furjaev, 2006). Они в очень короткий срок разрушают сложившиеся многовековые связи и трофические цепи в экосистемах обширных территорий. Сведение эдификаторных, чаще всего хвойных пород в первую очередь привело, к гибели мхов, лишайников, грибов и сосудистых растений, имеющих наивысшую сопряженность со средообразующими видами древесного полога. В пихтово-еловых, кедрово-еловых лесных формациях на хр. Сихотэ-Алинь отмечается деградация северных и северо-восточных ареалов наиболее мезоигрофильных видов плаунков и мхов: *Selaginella tamariscina*, *Hippopterygium japonicum*, *Hondella caperata*, *Targionia indica*, *Actinotuidium hookeri*, *Cryphaea amurensis*; лишайников: *Coccocarpia palmicola*, *Lepto-*

gium burnetiae, *L. hildenbrandii*, *Lobaria retigera*, *Lethariella togashii*, *Punctelia rudecta*, *Pyxine soorediata*, *Hypogimnia hypotrypa*, *Asahinea scholareri*, *Nephromopsis ornata*; грибов: *Grifola frondosa*, *Polyporus umbellatus*, *Hericium coralloides*, *Laricifomes officinalis*, *Sparassis crispa*, *Ganoderma lucidum*, *Cortinarius violaceus*, *Laetiporus silphureus* и др.

С этой многочисленной группой сокращают свои ареалы сосудистые растения, находящиеся в симбиозе с древесными породами: *Gastrodia elata*, *Epipogium aphyllum*, *Neottia camtschatea*, *Boschniakia rossica* и др.

Наиболее сильно катастрофические пожары, наложившись на другие антропогенные факторы (лесопромышленные рубки, горнопромышленные разработки, строительство линейных сооружений), повлияли на лесные реликтовые и эндемичные виды кедрово-широколиственных, широколиственных и пихтово-еловых неморальных лесов. Для многих из них начался процесс деградации и «продырявливания» ареалов. Раздробление популяций и их все возрастающая изоляция коснулась видов растений, находящихся в Приамурье на северном пределе распространения: *Taxus cuspidata*, *Coniogramme intermedia*, *Phyllitis japonica*, *Lunathyrium pterorachis*, *Dennstaedtia hirsuta*, *D. wilfordii*, *Polystichum subtripteron*, *Osmundastrum claytonianum*, *Plagiorhegma dubia*, *Platanthera extremiorientalis*, *P. ophrydioides*, *Liparis japonica*, *L. makinoana*, *Eleorchis japonica*, *Calypso bulbosa*, и др. (Шлотгауэр, 2007).

Эндемичные роды и виды высокогорной растительности в меньшей степени оказались поражены пирогенным фактором, но те горные системы, которые попали в сферу огня (хр. Янг, Тумнинский хребет, Джаки-Унахта-Якбыяна, сев. Сихотэ-Алинь) лишились некоторых популяций эндемичных видов: *Rhododendron sichotense*, *Bergenia pacifica*, *Saxifraga astilbeoides*, *S. laciniata*, *Astragalus tumniniensis*, *Hedysarum latibracteatum*, *Tephroses sichotensis*, *Ligularia sichotensis*, *Popoviocodonia stenocarpa* и др.

Таким образом, при воздействии массивированных лесных пожаров в дальневосточном регионе отмечается сокращение площадей коренных лесов, их фрагментация, упрощение видового состава из-за исчезновения реликтовых и эндемичных видов, раздробление популяций и их все возрастающая изоляция.

Список литературы

- Шлотгауэр С.Д. 2007. Антропогенная трансформация растительного покрова тайги. М.: Наука. 178 с.
- Goldammer J.G., Furyaev V.V. 2006. Fire in ecosystems of boreal Eurasia. Dordrecht: Kluwer. 528 p.

**ФЛОРА КАК ОБЪЕКТ ИНВЕНТАРИЗАЦИИ
И ФЛОРА КАК ОБЪЕКТ АНАЛИЗА
А.В. Щербаков**

**FLORA AS AN OBJECT OF INVENTARISATION
AND FLORA AS OBJECT OF ANALYSIS
A.V. Shcherbakov**

При инвентаризации флоры конечной целью работ будет аннотированный список видов. Составление инвентаризационных списков актуально для характеристики особо охраняемых природных территорий, имеющих в качестве объекта охраны биологическую компоненту, а для некоторых из них эта процедура является обязательной (Сборник..., 2000; Постатейный..., 2001). Природоохранное зонирование национальных и природных парков также выполняется на основе инвентаризационных списков. Составление списков растений актуально при проектировании комплексных и ботанических заказников и памятников природы и последующем мониторинге их состояния. Возможно более подробные флористические списки необходимы также для баз и мест проведения практик студентов.

Вопрос о площади района исследований и конфигурации его границ, как правило, решается в рамках поставленных задач. Поэтому принципиален здесь только вопрос о минимальном размере участка инвентаризационных флористических исследований. Мы не можем согласиться с мнением Б.А. Юрцева и Р.В. Камелина (1991), что минимальная площадь определяется зоной влияния большого дерева, поскольку в геоботанике существуют понятия флористического состава ассоциации и флористического состава формации. Поэтому минимальным флористическим выделом может быть участок, на котором геоботаническими методами при доминантном подходе могут быть выделены не менее двух ассоциаций, относящихся к двум разным растительным формациям.

Изучение флоры как объекта последующего анализа в первую очередь имеет научно-исследовательские цели построения или корректировки ботанико-географического районирования территории, определения динамики растительного покрова, на основании которых в перспективе могут быть рекомендованы те или иные действия природоохранного или фитосанитарного характера.

Применительно к локальным общефлористическим исследованиям предметом анализа могут быть конкретные флоры, которыми А.И. Толмачёв (1974), В.М. Шмидт (1980) и Б.А. Юрцев (1982) называли флоры,

несущие в себе основные черты представляемого ими фитохориона и репрезентативные по отношению к нему. В малоосвоенных равнинных тундровых и северотаёжных районах площадь, занимаемая конкретной флорой, составляет около 100 км², в южнотаёжных увеличивается до 300–400 км², в полосе широколиственных лесов составляет около 500–600 км², а в степях с сильно антропогенно трансформированным растительным покровом может достигать 1000 км² и более. Если исследователь имеет дело с участками меньшей площади или не несущими в себе необходимых черт для выделения конкретной флоры, то применение методов сравнительно-флористического анализа некорректно, а для анализа флористического состава этих выделов правильнее использовать геоботанические методики.

Так, национальный парк «Орловское Полесье» имеет достаточную площадь (840 км²). Однако его длина втрое превосходит ширину, а вдоль длинной оси проходит граница между подтаёжной зоной и зоной широколиственных лесов. Для целей оптимизации природоохранного зонирования территории парка была составлена подробная инвентаризационная сводка «Сосудистые растения национального парка “Орловское Полесье”» (2003). Анализ же флоры этой территории (Абадонова, 2010) является в данном случае абсолютно бессмысленным.

Региональные флоры обычно имеют площадь от 10 000 до 100 000 км². Если же площадь изучаемой территории превышает 200 000 км², то для анализа ее флоры, вероятно, правильнее использовать методы макрорегиональной и глобальной ботанической географии.

В связи с ростом в последние годы интереса к изучению парциальных флор встали вопросы их корректного анализа. Поскольку парциальная флора связана только с частью местообитаний, для её корректного анализа потребуется провести исследования на площади, значительно большей, чем при изучении конкретной флоры. По нашим наблюдениям, достаточное разнообразие местообитаний в пределах парциальной флоры достигается лишь на региональном уровне. Исключением являются урбанofлоры: если город имеет все характерные для этого типа поселений структурно-функциональные зоны, то его урбанofлора вполне может быть предметом сравнительно-флористического анализа, выступая в этом случае аналогом конкретной флоры.

Поскольку подавляющее большинство биологических законов имеет статистический характер, при анализе биоразнообразия имеет значение объем выборки, с которой работает исследователь. Практический опыт показывает, что на участках с более или менее развитым растительным покровом нам почти никогда не удаётся полностью выявить видовой состав флоры.

Процесс выявления флоры описывается убывающим рядом. Это значит, что если мы знаем начальную часть такого ряда, то возможна его экстраполяция, и если этот ряд имеет предел, то можно рассчитать, какое время потребуется для выявления той или иной доли флоры. Умея рассчитать число видов флоры на той или иной территории, при инвентаризационных работах можно попытаться определить тот предел, которого целесообразно достигать, используя флористические методики изучения территории, и после достижения которого более целесообразным будет «переводить» дальнейший поиск новых видов в разряд «вспомогательных» работ, выполняемых попутно с другими исследованиями (геоботаническими, фенологическими, ресурсными, мониторинговыми, учебными и т. п.), а при анализе флоры оценить ошибку метода, связанную с перманентной неполнотой выявления флоры.

Часто исследователи включают в список массу мелких, дробных и неоднозначно понимаемых таксонов, усматривают в уклоняющихся формах многочисленные гибриды и т.п. Такой подход даже при инвентаризации флоры без консультаций у специалистов по данным группам для проверки правильности определения собранных растений весьма часто ведет к ошибкам, которыми изобилует современная ботаническая литература.

При о сравнительно-флористическом анализе ценность «увлечения» мелкими видами и «неоднозначными» гибридами весьма спорна. Так, при знакомстве с фондовыми коллекциями некоторых среднерусских региональных гербариев мы убедились, что в сложных систематических группах сосудистых водных растений доля неверных определений может достигать 20–30%. Кроме того, исследователя ожидают большие сложности при попытке оценить распространение подобных таксонов в пределах изученной территории и частоту их встречаемости без массовой гербаризации растений. Еще большие сложности возникнут при попытке сравнить свои данные с данными других исследователей, придерживающихся иной трактовки объёма таксонов, а также при определении ареалов этих «мелких» видов.

Кроме некоторых явных случаев, гибриды для подтверждения своей природы требуют анализа на генетическом уровне. Опираясь только на видимые морфологические признаки, многие исследователи, особенно начинающие, за гибриды принимают те или иные уклоняющиеся формы одного из предполагаемых родительских видов.

Конечно, окончательный выбор трактовки объёма таксонов всегда остается за конкретным исследователем, но увлечение «мелкими» видами и неочевидными гибридами существенно увеличивает трудоёмкость работ, а в руках недостаточно квалифицированного исследователя может стать причиной серьёзных ошибок.

При работе в староосвоенных районах или на интенсивно трансформируемых территориях флорист почти всегда и в большом числе сталкивается с видами растений, не относящихся к природной флоре и занесёнными на изучаемую территорию специально (культивируемые растения) или непреднамеренно (адвентивные растения).

Случайно занесённые виды всегда включают во флору в качестве её адвентивной компоненты. Бульшую сложность представляет отбор культивируемых растений. При инвентаризации флоры в неё целесообразно включать в составе адвентивный компоненты или в виде отдельного списка широко распространённые сельскохозяйственные культуры, поскольку с ними обычно связан набор определённых сопутствующих адвентивных видов, что облегчает планирование работ по их поиску. Неоднозначен вопрос о включении в инвентаризируемую флору всех растений открытого грунта, поскольку это ведёт к резкому увеличению в ней доли чужеземных растений. Растения закрытого грунта квалифицированный флорист в список местной или региональной флоры не включает никогда.

Если предполагается последующее сравнительно-аналитическое изучение флоры, то включать в неё возделываемые растения, не проявляющие тенденций ухода из культуры, нецелесообразно ни применительно к полной флоре, ни применительно к её адвентивной компоненте, поскольку набор таких видов будет абсолютно случайным и едва ли сможет дать нам какие-либо новые флористические знания.

Список литературы

- Абадонова М.Н. 2010. Растительный покров национального парка «Орловское Полесье». Автореф. дис... канд. биол. н. Брянск. 23 с.
- Постатейный комментарий к Федеральному закону Российской Федерации «Об особо охраняемых природных территориях». 2001. 2-е изд. М.: Изд-во ЦОДП. 248 с.
- Сборник руководящих документов по заповедному делу. 2000. 3-е изд., доп. и перераб. М.: Изд-во ЦОДП. 704 с.
- Сосудистые растения национального парка «Орловское Полесье» / В.И. Радыгина, А.В. Щербаков, С.В. Полева и др. 2003. М.: Изд. Комис. РАН по сохранению биоразнообразия и ИПЭЭ РАН. 91 с.
- Толмачёв А.И. 1974. Введение в географию растений. Л.: Изд-во Ленинградск. ун-та. 244 с.
- Шмидт В.М. 1980. Статистические методы в сравнительной флористике. Л.: Изд-во Ленинградск. ун-та. 176 с.
- Юрцев Б.А. 1982. Флора как природная система // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.87. Вып.4. С.3–22.
- Юрцев Б.А., Камелин Р.В. 1991. Основные понятия и термины флористики. Пермь: Изд-во Пермск. ун-та. 81 с.

**INVASIVE NEOPHYTES: A CHALLENGE
TO MODERN PHYTOGEOGRAPHY AND THE ROLE
OF AUSTRIAN BOTANICAL GARDENS
IN THEIR STUDY AND CONTROL**

R.K. Eberwein

**ИНВАЗИЙНЫЕ НЕОФИТЫ — ВЫЗОВ СОВРЕМЕННОЙ
БИОГЕОГРАФИИ И РОЛЬ БОТАНИЧЕСКИХ САДОВ
АВСТРИИ В ИХ ИЗУЧЕНИИ И КОНТРОЛЕ**

Р.К. Эбервайн

Neophytes form an important fraction in most modern floras. They make obscure the impact of historical isolation of floras. It seems that it is timing to develop a special branch of biogeography for neophytes. Neglecting them is no longer possible in biogeographic speculations.

Neophytes represent an essential part of the Austrian flora — they make up 27% (1100 species) of all Austrian vascular plants. About 275 species are growing and propagating in nature (Essl & Rabitsch, 2002). Only 20–30 species of them cause relevant impacts on local environment, human health, and economy. In terms of nature protection, the following species are proved to be problematic in Austria: *Acer negundo*, *Ailanthus altissima*, *Aster lanceolatus*, *Aster novi-belgii*, *Bidens frondosa*, *Elodea canadensis*, *Epilobium ciliatum*, *Fallopia japonica*, *Fallopia sachalinensis*, *Fraxinus pennsylvanica*, *Helianthus tuberosus*, *Impatiens glandulifera*, *Impatiens parviflora*, *Populus × canadensis*, *Robinia pseudoacacia*, *Rudbeckia laciniata*, *Solidago canadensis*, and *Solidago gigantea* (<http://www.biologischesvielfalt.at/hot-topics/nicht-heimische-arten/nicht-heimische-pflanzenarten-in-oesterreich/>). Prominent examples of negative impact to human health are *Heracleum mantegazzianum* (phototoxicity) and *Ambrosia artemisiifolia* (allergy). Whereas *Heracleum* is often removed in Carinthia (Austria) by the fire brigade causing regularly great echo in media, *Ambrosia* enlarges its areal — in spite of national research projects — more or less silently. Neophytes in agricultural areas don't get much attention. Only *Cyperus esculentus*, *Sorghum halepense*, *Apios tuberosa*, *Fallopia japonica*, *Abutilon theophrasti*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Thladiantha dubia*, and *Nicandra physalodes* were illustrated in a recent publication (Holzner & Glauniger, 2005). These examples show that only few invasive neophytes gain special attention in Austria. Problematic taxa like *Buddleja davidii*, *Physalis alkekengi*, *Sycios angulatus*, *Datura stramonium*, *Celastrus scandens* or *Solanum carolinense* are rarely if at all discussed. Despite of popular discussions, orna-

mentals cultivated in gardens and the international trade of plants and seeds seem to be out-of-focus.

Several government departments initiated programs to inform about neophytes and to improve legal conditions. Examples are the report “Neobiota in Österreich” (Essl & Rabitsch, 2002), the “Austrian neobiota action-plan” (2005) [http://www.umweltbundesamt.at/umweltschutz/naturschutz/natur_aktuell/aktionsplan_neobiota/], “NeoFlora” in Germany [<http://www.floraweb.de/neo-flora/index.html>] or the European database about neobiota “DAISIE” [<http://192.171.199.232/daisie/index.do>].

Botanical gardens play a special role as potential hotbeds for invasions (cf. see Terpl, 1984). Especially, the reduction of personnel in botanical gardens causes severe problems in keeping species under control. Therefore, botanical gardens became active to inform about neophytes (see Havens, 2006, and [<http://www.plantnetwork.org/aliens/>]).

The Austrian Botanic Gardens Working Group has been working on solutions concerning the topic of invasive neophytes for several years (Kiehn et al., 2007; Eberwein et al., 2010). Recently, the Working Group started to collect and publish the know-how of qualified personnel in botanic gardens and to offer this information — by means of standardized info-sheets for potentially invasive neophytes in botanic gardens — to other botanic gardens, (ornamental-)plant traders, market-gardens, amateur gardeners and all involved parties (Eberwein & Berg, 2010; Eberwein, 2011). Additionally, botanical gardens act as an important source of information for the people, media, politics, and public authorities (Eberwein, 2004).

Botanical gardens should be used more extensively as model systems for investigating the — so far enigmatic — process of plant naturalisation.

Literature — Список литературы

- Eberwein R.K. 2004. Das Kärntner Botanikzentrum, ein Luxus mit baldigem Verfallsdatum? — Oder: Über den (Stellen)Wert einer naturwissenschaftlichen Institution in Kärnten // Rudolfinum: Jahrbuch des Landesmuseums für Kärnten. [Vol. 2003.] S.337–341.
- Eberwein R.K. 2011. Pflanzen mit invasivem Potenzial in Botanischen Gärten. II: *Nonea lutea* (Boraginaceae) // Carinthia II. Bd.201./121. H.1. S.243–248.
- Eberwein R.K. & Berg C. 2010. Pflanzen mit invasivem Potenzial in Botanischen Gärten. I: *Pinellia ternata* (Araceae) // Carinthia II. Bd.200./120. H.1. S.81–86.
- Eberwein R.K., Berg C., Lechner M. & Kiehn M. 2010. Pflanzen mit invasivem Potenzial in botanischen Gärten: Initiativen der ARGE Österreichischer Botanischer Gärten // Carinthia II. Bd.200./120. H.1. S.77–80.
- Essl F. & Rabitsch W. 2002. Neobiota in Österreich. Wien: Umweltbundesamt. 432 S.
- Havens K. 2006. Developing an invasive plant policy at a botanic garden: lessons learned // Bgjournal. Vol.3. No.1. P.22–24.

- Holzner W. & Glauniger J. 2005. 7.3. Neobiota als Unkruter – Gefahr fur den Ackerbau oder Bereicherung der Flora osterreichs? // R.M. Wallner (ed.). Aliens: Neobiota in osterreich. Grune Reihe. Wien, Kuln, Weimar: Buchlau. Bd.15. S.213–220.
- Kiehn M., Lauerer M., Lobin W., Schepker H. & Klingenstein F. 2007. Grundsatze im Umgang mit invasiven und potentiell invasiven Pflanzenarten in Botanischen Gurten // Gurtn. Bot. Brief. Bd.169. S.39–41.
- Terpl L. 1984. uber *Impatiens parviflora* DC. als Agriophyt in Mitteleuropa // Diss. Botanicae. Bd.73. S.1–400.

Список участников конференции

List of participants

Абакарова Б.А. Abakarova B.A.

Горный ботанический сад ДНЦ РАН

Россия, Республика Дагестан, Махачкала, ул. М. Гаджиева, д. 45.

Абдуллина Динара Сергаджиевна, Abdullina D.S.

Ботанический сад УрО РАН

Россия 620000 Екатеринбург, ул. 8 марта, д. 202.

e-mail: hatara@mail.ru

Александрова Алина Витальевна, Alexandrova A.V.

Биологический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова, кафедра альгологии

Россия 119992 Москва, Ленинские горы, МГУ, д.1, корп.12.

e-mail: burale@yandex.ru

Аникин Василий Викторович, Anikin V.V.

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Россия 410026 Саратов, ул. Астраханская, д. 83, корпус № 5, биофак.

e-mail: anikinvasiliiv@mail.ru

Антонелли Александр, Antonelli Alexandre.

Institute of Systematic Botany

Zollikerstrasse 107, CH-8008, Zurich, **Switzerland**.

e-mail: alexandre.antonelli@vgregion.se

Ахметьев Михаил Алексеевич, Akhmetiev M.A.

Геологический институт РАН

Россия 119017 Москва, Пыжевский пер., д. 7

e-mail: akhmetiev@ginras.ru

Баранова Ольга Германовна, Baranova O.G.

Удмуртский гос. университет

Россия 426034 Ижевск, ул. Университетская, д. 1.

e-mail: ob@uni.udm.ru

Барсков Игорь Сергеевич, Barskov I.S.

Палеонтологический институт имени А.А. Борисяка РАН

Россия 117647 Москва, Профсоюзная ул., д. 123.

e-mail: barskov@hotmail.com

Бартиш Игорь Владимирович, Igor V. Bartish.
Department of Genetic Ecology, Institute of Botany, Academy of Sciences
CZ-25243 Pruhonice 1, **Czech Republic**.
e-mail: Igor.Bartish@ibot.cas.cz

Бережнова Ольга Николаевна, Berezhnova O.N.
Воронежский государственный университет, биолого-почвенный ф-т, каф.
экологии и систематики беспозвоночных животных
Россия 394006 Воронеж, Университетская пл.1.
e-mail: berezhnova@bio.vsu.ru

Блохина Надежда Ивановна, Blokhina N.I.
Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Россия 690022 Владивосток, просп. 100 лет Владивостоку, д. 159.
e-mail: blokhina@biosoil.ru

Бобров Владимир Владимирович, Bobrov V.V.
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Россия 119071 Москва, Ленинский проспект, д. 33.
e-mail: bobrov@sevin.ru

Борисова Елена Анатольевна, Borisova E.A.
Ивановский государственный университет
Россия 153025 Иваново, ул. Ермака, д. 39.
e-mail: floraea@mail.ru

Боровикова Е.А., Borovikova E.A.
Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
Россия 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, п. Борок.

Булгаков Тимур Сергеевич, Bulgakov T.S.
Институт аридных зон Южного научного центра РАН
Россия 344006 Ростов-на-Дону, ул. Чехова, 41.
e-mail: fungi-on-don@yandex.ru

Васильева Анна Борисовна, Vasilieva A.B.
Совместный Российско-Вьетнамский научно-исследовательский и техно-
логический центр, южное отделение
Хошимин, **Вьетнам**.
e-mail: vassil.anna@gmail.com

Волкова Ольга Александровна, Volkova O.A.

Биологический факультет МГУ им. М.В.Ломоносова, кафедра высших растений

Россия 119992 Москва, Ленинские горы, МГУ, д.1, корп.12.

e-mail: centaurea57@yandex.ru

Гельтман Дмитрий Викторович, Geltman D.V.

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Россия 197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, 2.

e-mail: geltman@mail.ru

Глазунова Клавдия Павловна, Glazunova S.P.

Биологический факультет МГУ им. М.В.Ломоносова, кафедра высших растений

Россия 119992 Москва, Ленинские горы, МГУ, д.1, корп.12.

e-mail: glazklav@vandex.ru

Голуб Виктор Борисович, Golub V.B.

Воронежский государственный университет

Россия 394006 Воронеж, Университетская пл., д. 1.

e-mail: v.golub@inbox.ru

Давыдов Денис Александрович, Davydov D.A.

Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н.А. Аврорина Кольского НЦ РАН

Россия 184209, Мурманская область, г. Кировск, Ботанический сад.

e-mail: d_disa@mail.ru

Дгебуадзе Юрий Юлианович, Dgebuadze Yu. Yu.

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

Россия 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33.

Дулмаа А., Dulmaa A.

Институт биологии АНМ

Улан-Батор, **Монголия**.

Емельянова Людмила Георгиевна, Emelyanova L.G.

Биологический факультет МГУ им. М.В.Ломоносова

Россия 119992 Москва, Ленинские горы, МГУ, д.1, корп.12.

e-mail: ludmila-e@mtu-net.ru

Жирков Игорь Александрович, Jirkov I.A.

Биологический факультет МГУ им. М.В.Ломоносова, кафедра гидробиологии.

Россия 119992 Москва, Ленинские горы, МГУ, д.1, корп.12.

e-mail: ampharete@yandex.ru

Заренков Николай Алексеевич, Zarenkov N.A.

Биологический факультет МГУ им. М.В.Ломоносова, кафедра зоологии беспозвоночных.

Россия 119992 Москва, Ленинские горы, МГУ, д.1, корп.12.

e-mail: zarenkovn@yandex.ru

Зайцев Виталий Анатольевич, Zaitsev V.A.

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

Россия 119071 Москва, Ленинский проспект, д. 33.

e-mail: zvit09@mail.ru

Зезина Ольга Николаевна, Zezina O.N.

Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН

Россия 117997 Москва, Нахимовский проспект, д. 36.

e-mail: e-mail: kap@ocean.ru

Змитрович Иван Викторович, Zmitrovich I.V.

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Россия 197376 Россия, Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, д.2.

e-mail: iv_zmitrovich@mail.ru

Исаев Александр Петрович, Isaev A.P.

Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН

Россия

Казакова Марина Васильевна, Kazakova M.V.

Рязанский государственный университет имени С.А. Есенина

Россия 390000 Рязань, ул. Свободы, 46.

e-mail: m.kazakova@rsu.edu.ru

Каландадзе Николай Николаевич, Kalandadze N.N.

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

Россия 117647 Москва, ул. Профсоюзная, д. 123.

e-mail: nkalan@paleo.ru

Ки́нер Татьяна Владимировна, Kiener T.V.
Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова.
Россия
e-mail: tanya.kiener@web.de

Кислов Александр Викторович, Kislov A.V.
Московский государственный университет им.М.В.Ломоносова, Географический факультет, кафедра метеорологии и климатологии.
Россия 119992 Москва, Ленинские горы, МГУ
e-mail: avkislov@mail.ru

Книжин И.Б., Knizhin I.B.
Иркутский государственный университет,
Россия, Иркутск.

Кодрул Татьяна Михайловна, Kodrul T.M.
Геологический институт РАН
Россия 119017 Москва, Пыжевский пер., д. 7.
e-mail: tkodrul@gmail.com

Крылова Елена Михайловна, Krylova E.M.
Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН
Россия 117218 Москва, Нахимовский проспект, д. 36.
e-mail: elenamkr@mail.ru, elen@ocean.ru

Крюкова Мария Викторовна, Kruykova M.V.
Институт водных и экологических проблем Дальневосточного отделения РАН
Россия 680000 Хабаровск, ул. Ким Ю Чена, д. 65.
e-mail: flora@ivep.as.khb.ru

Леонова Татьяна Борисовна, Leonova T.B.
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
Россия 117647 Москва, ул. Профсоюзная, д. 123.
e-mail: tleon@paleo.ru

Майоров Сергей Робертович, Majorov S.R.
Биологический факультет МГУ им. М.В.Ломоносова, кафедра высших растений
Россия 119992 Москва, Ленинские горы, МГУ, д.1, корп.12.
e-mail: saxifraga@mail.ru

Мельников Юрий Иванович, Mel'nikov Yu.I.
Байкальский музей Иркутского научного центра СО РАН
Россия 664520 Иркутская обл., Иркутский р-н, р.п. Листвянка, ул. Академическая, 1.
e-mail: yumel48@mail.ru

Мендсайхан Б., Mendsaikhan B.
Институт геоэкологии АНМ
Улан-Батор, **Монголия**.

Миронов Александр Николаевич, Mironov A.N.
Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН
Россия 117997 Москва, Нахимовский проспект, д. 36.
e-mail: Miron@ocean.ru

Наугольных Сергей Владимирович, Naugolnykh S.V.
Геологический институт РАН
Россия 119017 Москва, Пыжевский пер., д. 7.
e-mail: naugolnykh@rambler.ru

Новиков Владимир Сергеевич, Novikov V.S.
Биологический факультет МГУ им. М.В.Ломоносова, Ботанический сад
Россия 119992 Москва, Ленинские горы, МГУ, д.1, корп.12.

Носова Мария Борисовна, Nosova M.B.
Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН
Россия 127276 Москва, ул. Ботаническая, д. 4.
e-mail: mashanosova@mail.ru

Нотов Александр Александрович, Notov A.A.
Тверской государственный университет
Россия 170100 Тверь, ул. Желябова, д. 33.
e-mail: anotov@mail.ru

Оскольский Алексей Асафьевич, Oskolski A.A.
Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
Россия, 197376 Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2.
e-mail: aoskolski@gmail.com

Петров Николай Борисович, Petrov N.B.

Научно-исследовательский институт имени А.Н.Белозерского Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова,

Россия 119991 Москва, Ленинские горы, МГУ, д.1, НИИ ФХБ имени А.Н.Белозерского МГУ.

e-mail: petr@belozersky.msu.ru

Подобина Вера Михайловна, Podobina V.M.

Томский государственный университет

Россия 634050 Томск, пр. Ленина, д. 36.

e-mail: podobina@ggf.tsu.ru

Пономаренко Александр Георгиевич, Ponomarenko A.G.

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

Россия 117647 Москва, ул. Профсоюзная, д. 123.

e-mail: aponom@paleo.ru

Попов Сергей Валентинович, S.V. Popov,

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

Россия 117647 Москва, ул. Профсоюзная, д. 123.

e-mail: serg.pop@mail.ru

Попов Юрий Александрович, Popov Yu.A.

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

Россия 117647 Москва, ул. Профсоюзная, д. 123.

e-mail: popovpin@gmail.com

Поярков Николай Андреевич, Poyarkov N.A.

Биологический факультет МГУ им. М.В.Ломоносова, кафедра зоологии позвоночных

Россия 119992 Москва, Ленинские горы, МГУ, д.1, корп.12.

e-mail: n.poyarkov@gmail.com

Равкин Юрий Соломонович, Ravkin Yu.S.

Институт систематики и экологии животных СО РАН

Россия 630091 Новосибирск-91, ул. Фрунзе-11.

e-mail: zm@eco.nsc.ru

Раутиан Александр Сергеевич, Rautian A.S.

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

Россия 117647, Москва, ул. Профсоюзная, д. 123.

e-mail: araut@paleo.ru

Ричардсон Джеймс Е., James E. Richardson.
Royal Botanical Garden Edinburgh
20a Inverleith Row, Edinburgh EH3 5LR, **United Kingdom**.

Рожнов Сергей Владимирович, Rozhnov S.V.
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
Россия 117647 Москва, ул. Профсоюзная, д. 123.
e-mail: rozhnov@paleo.ru

Сапожников Филипп Вячеславович, Sapozhnikov Ph.V.
Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН
Россия 117997 Москва, Нахимовский проспект, д. 36.
e-mail: fil_aralsky@mail.ru

Свенсон Ульф, Swenson Ulf.
Department of Phanerogamic Botany, Swedish Museum of Natural History
P.O. Box 50007, SE-104 05 Stockholm, **Sweden**.

Северова Елена Эрастовна, Severova E.E.
Биологический факультет МГУ им. М.В.Ломоносова, кафедра высших растений
Россия 119992 Москва, Ленинские горы, МГУ, д.1, корп.12.
e-mail: elena.severova@mail.ru

Сенатор Степан Александрович, S.A. Senator
Институт экологии Волжского бассейна РАН
Россия 445003 Самарская область, Тольятти, ул. Комзина, д. 10.
e-mail: StSenator@yandex.ru

Сергеев Михаил Георгиевич, Sergeev M.G.
Института систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирский
государственный университет
Россия, Новосибирск.
e-mail: mgs@fen.nsu.ru

Серёгин Алексей Петрович, Seregin A.P.
Биологический факультет МГУ
Россия 119991 Москва, Ленинские Горы, д. 1.
e-mail: allium@hotbox.ru

Силаева Татьяна Борисовна, Silaeva T.B.
Мордовский государственный университет им. Н.П. Огарева.
Россия, Мордовия, Саранск.
e-mail: tbsilaeva@yandex.ru

Слынько Юрий Владиславович, Slyn'ko Yu.V.
Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
Россия 152742, Ярославской обл., Некоузский р-н, п. Борок.
e-mail: syv@ibiw.yaroslavl.ru;

Соболева В.А., Soboleva V.A.
Воронежский государственный университет
Россия 394006 Воронеж, Университетская пл. д. 1.
e-mail: strekoza_vrn@bk.ru

Суркова Галина Вячеславовна, Surkova G.V.
Московский государственный университет им.М.В.Ломоносова, Географический факультет, кафедра метеорологии и климатологии.
Россия 119991 Москва, Ленинские горы, МГУ.
e-mail: galina.surkova@gmail.com

Сухоруков Александр Петрович, Sukhorukov A.P.
Биологический факультет МГУ им. М.В.Ломоносова, кафедра высших растений
Россия 119992 Москва, Ленинские горы, МГУ, д.1, корп.12.
e-mail: suchor@mail.ru

Тимонин Александр Константинович, Timonin A.C.
Биологический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова, кафедра высших растений
Россия 119992 Москва, Ленинские горы, МГУ, д.1, корп.12.
e-mail: timonin58@mail.ru

Фёдорова Татьяна Анатольевна, Feodorova T.A.
Кафедра высших растений биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова.
Россия 119992 Москва, Ленинские горы, МГУ, д.1, корп.12.
e-mail: torreya@mail.ru

Фридман Владимир Семенович, Friedmann W.S.
Биологический факультет МГУ им. М.В.Ломоносова, кафедра высших растений
Россия 119992 Москва, Ленинские горы, МГУ, д.1, корп.12.
e-mail: wolf17@list.ru

Хляп Людмила Айзиковна, Khlyar L.A.

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

Россия 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33.

e-mail: khlyar@mail.ru

Цзинь Цзяньхуа, Jin Jianhua.

Факультет наук о Земле, Университет Сунь Ят-сеня, Гуанчжоу, Китай

School of Life Sciences, Sun Yat-sen University, Guangzhou, **China.**

e-mail: lssjjh@mail.sysu.edu.cn

Чернов Иван Юрьевич, Chernov I.Yu.

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, факультет почвоведения, кафедра биологии почв,

Россия 119992 Москва, Ленинские горы, МГУ.

e-mail: soilyeast@mail.ru

Шанцер Иван Алексеевич, Shantser I.A.

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН

Россия 127276 Москва, ул. Ботаническая, д. 4.

e-mail: ischanzer@mail.ru

Шиганова Тамара Александровна, Shiganova T.A.

Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН

Россия 117997 Москва, Нахимовский проспект, д. 36.

e-mail: shiganov@ocean.ru

Шлотгауэр Светлана Дмитриевна, Schlotgauer S.D.

Институт водных и экологических проблем ДВО РАН

Россия 680000 Хабаровск, ул. Ким Ю Чена, д. 65.

e-mail: saxifraga@ivep.as.khb.ru

Щербаков Андрей Викторович, Shcherbakov A.V.

Биологический факультет МГУ им. М.В.Ломоносова, кафедра высших растений

Россия 119992 Москва, Ленинские горы, МГУ, д.1, корп.12.

e-mail: shch_a_w@mail.ru

Эбервайн Роланд К., Eberwein R.K.

Landesmuseum Kärnten – Rudolfinum, Carinthian Botanic Center

Prof.-Dr.-Kahler Platz 1 A-9020 Klagenfurt, **Austria.**

e-mail: roland.eberwein@landesmuseum.ktn.gv.at

Научное издание

**БИОГЕОГРАФИЯ: методология, региональный
и исторический аспекты:**

Материалы конференции, приуроченной
к 80-летию Вадима Николаевича ТИХОМИРОВА (1932 – 1997)
(Москва, 30 января – 3 февраля 2012 г.).

Москва: Т-во научных изданий КМК, 2012. 275 с.
при участии ИП Михайлова К.Г.

Главный редактор издательства К.Г. Михайлов

Верстка: К.Г. Михайлов

Для заявок:

123100, Москва, а/я 16, Издательство КМК

эл. почта: mikhailov2000@gmail.com

<http://avtor-kmk.ru>

Отпечатано в ООО «Галлея-Принт» Москва, 5-я Кабельная ул., 2б.
Подписано в печать 10.01.2012. Формат 60х90/16. Объем 17,25 печ. л.
Бум. офсетная. Тираж 300 экз.