

УДК 55:57:58:59:61:91  
ISSN 2500-2961

СОЦИАЛЬНО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ  
ТЕХНОЛОГИИ

4.2016

**УЧРЕДИТЕЛЬ:**

Московский  
педагогический  
государственный  
университет

Издается с 2011 г.

ПИ № ФС 77–67765  
от 17.11.2016 г.

Выходит 4 раза в год

**Адрес редакции:**  
109240, Москва,  
ул. В. Радищевская,  
д. 16–18

Сайт: [www.mpgu.ru](http://www.mpgu.ru),  
см. раздел «Издания МПГУ»  
E-mail: [izdat\\_mgoru@mail.ru](mailto:izdat_mgoru@mail.ru)

ISSN 2500-2961

SOTSIAL'NO-EKOLOGICHESKIE  
TEKHNOLOGII

4.2016

Environment and human:  
ecological studies

**THE FOUNDER:**  
Moscow State  
University  
of Education

The journal has been published  
since 2011

Mass media  
registration  
certificate  
ПИ № ФС 77-67765  
as of 17.11.2016г.

The journal is published 4 times a year

**Editorial office:**  
Moscow, Russia,  
Verhnyaya  
Radishchevskaya str.,  
16-18, room 223,  
1092403

E-mail: [izdat\\_mgopu@mail.ru](mailto:izdat_mgopu@mail.ru)  
Information on journal can be  
accessed via: [www.mpgu.pf](http://www.mpgu.pf)

## Редакционная коллегия

**М.В. Костина** – д-р биол. наук, доцент; профессор кафедры ботаники, Институт биологии и химии МПГУ (*гл. редактор*).

**З.И. Гордеева** – канд. геогр. наук, профессор; профессор кафедры экологии и природопользования географического факультета, МПГУ (*зам. гл. редактора*).

**Е.О. Королькова** – канд. биол. наук; доцент кафедры ботаники, Институт биологии и химии МПГУ (*отв. секретарь*).

**С.Р. Аллахвердиев** – д-р биол. наук, профессор; профессор кафедры лесной индустрии лесного факультета, Бартынский государственный университет, Турция.

**В.В. Бобров** – канд. биол. наук; ст. научный сотрудник лаборатории сохранения биоразнообразия и использования биоресурсов, Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва.

**В.Н. Бурдь** – д-р хим. наук; декан факультета биологии и экологии, Гродненский государственный университет им. Янки Купалы, Республика Беларусь.

**В.П. Викторов** – д-р биол. наук; зав. кафедрой ботаники, Институт биологии и химии МПГУ.

**О.В. Галанина** – канд. биол. наук; доцент кафедры биогеографии и охраны природы, Институт наук о Земле Санкт-Петербургского государственного университета.

**В.Б. Дорохов** – д-р биол. наук; зав. лабораторией нейробиологии сна и бодрствования, Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН, г. Москва.

**В.И. Ерошенко** – канд. пед. наук, доцент; зав. кафедрой экологии и природопользования географического факультета, МПГУ.

**А.С. Зернов** – д-р биол. наук; профессор кафедры высших растений биологического факультета, МГУ им. М.В. Ломоносова.

**И.В. Лянгузова** – д-р биол. наук, ст. научный сотрудник; ведущий научный сотрудник лаборатории экологии растительных сообществ, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург.

**Н.О. Минькова** – канд. биол. наук, доцент; директор медиацентра, Российский государственный социальный университет, г. Москва.

**С.К. Пятунина** – канд. биол. наук, доцент; директор Института биологии и химии, МПГУ.

**О.В. Созинов** – канд. биол. наук, доцент; зав. кафедрой ботаники, Гродненский государственный университет им. Янки Купалы, Республика Беларусь.

**Т.М. Лысенко** – д-р биол. наук, доцент; ст. научный сотрудник лаборатории проблем фито-разнообразия, Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти Самарской обл.

**В.С. Фридман** – канд. биол. наук; ст. научный сотрудник лаборатории экологии, биологических инвазий и охраны природы кафедры высших растений биологического факультета, МГУ им. М.В. Ломоносова.

**А.В. Чернов** – д-р геогр. наук, профессор; член Президиума Московского центра Русского географического общества; ведущий научный сотрудник научно-исследовательской лаборатории эрозии почв и условий процессов им. Н.И. Маккавеева географического факультета, МГУ им. М.В. Ломоносова.

**А.В. Щербаков** – д-р биол. наук; ведущий научный сотрудник лаборатории экологии, биологических инвазий и охраны природы кафедры высших растений биологического факультета, МГУ им. М.В. Ломоносова.

**М.С. Яблоков** – канд. биол. наук; директор, Объединенная дирекция «Заповедное Прибайкалье», Иркутская обл.

**В.И. Яшкичев** – д-р хим. наук, профессор; профессор кафедры экологии и природопользования географического факультета, МПГУ.

## Editorial Board

**Marina V. Kostina** – Professor of Department of Botany of Institute of Biology and Chemistry, Moscow State University of Education, Moscow, Russia (*Editor-in-Chief*).

**Zinaida I. Gordeeva** – Professor of Department of Ecology and Environmental Sciences of Faculty of Geography, Moscow State University of Education, Moscow, Russia (*Deputy Chief Editor*).

**Ekaterina O. Korolkova** – Associate Professor of Department of Botany of Institute of Biology and Chemistry, Moscow State University of Education, Moscow, Russia (*Executive secretary*).

**Surhai R. Allahverdiev** – Professor of Forestry Department, Bartin University, Bartin, Turkey.

**Vladimir V. Bobrov** – Senior Researcher of Laboratory of Biodiversity Conservation and Use of Biological Resources, A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia.

**Vasilii N. Burd** – Dean of Faculty of Biology and Ecology, Yanka Kupala State University of Grodno, Grodno, Republic of Belarus.

**Aleksei V. Chernov** – Leading Researcher of N.I. Makkaveev Research Laboratory of Soil Erosion and Channel Processes of Faculty of Geography, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia.

**Vladimir B. Dorohov** – Head of Laboratory of Neurobiology of Sleep and Wakefulness, Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology of Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia.

**Vasilii I. Eroshenko** – Head of Department of Ecology and Environmental Sciences of Faculty of Geography, Moscow State University of Education, Moscow, Russia.

**Vladimir S. Fridman** – Senior Researcher of Laboratory of Ecology, Biological Invasions and Conservation of Department of Higher Plants of Biological Faculty, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia.

**Olga V. Galanina** – Associate Professor of Department of Biogeography and Environmental Protection of Institute of Earth Sciences, St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russia.

**Irina V. Lyanguzova** – Leading Researcher of Laboratory of Ecology of Plant Communities, Komarov Institute of Botany, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia.

**Tat'yana M. Lysenko** – Senior Researcher of Laboratory of Phytodiversity Problems, Institute of Ecology of the Volga River Basin, Russian Academy of Science, Togliatti, Samara region, Russia.

**Natalia O. Minkova** – Associate Professor, Director of Media Center, Russian State Social University, Moscow, Russia.

**Svetlana K. Piatunina** – Director of Institute of Biology and Chemistry, Moscow State University of Education, Moscow, Russia.

**Andrei V. Scherbakov** – Leading Researcher of Laboratory of Ecology, Biological Invasions and Nature Protection of Higher Plants of Biological Faculty, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia.

**Oleg V. Sozinov** – Head of Department of Botany, Yanka Kupala State University of Grodno, Grodno, Republic of Belarus.

**Vladimir P. Viktorov** – Head of Department of Botany of Institute of Biology and Chemistry, Moscow State University of Education, Moscow, Russia.

**Mikhail S. Yablokov** – Director, Joint Directorate of Western Baikal Protected Areas, Irkutsk Region, Russia.

**Vladimir I. Yashkichev** – Professor of Department of Ecology and Environmental Sciences of Faculty of Geography, Moscow State University of Education, Moscow, Russia.

**Aleksandr S. Zernov** – Professor of Department of Higher Plants of the Biological Faculty, Lomonosov Moscow State University, Russia.

ОПЫТ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ИЗУЧЕНИЯ ТЕРРИТОРИЙ

*Д.Г. Груммо, Н.А. Зеленкевич,  
О.В. Созинов, Е.В. Мойсейчик*

Оценка и прогноз пожароопасной ситуации при оптимизации гидрологического режима верхового болота «Ельня» (Беларусь) . . . . . 7

ИССЛЕДОВАНИЯ АНТРОПОГЕННО-ИЗМЕНЕННЫХ ЭКОСИСТЕМ И УРБОЭКОЛОГИЯ

*М.В. Костина, Л.Н. Чиндяева, Н.В. Васильева*

Гибридизация *Populus×sibirica* G. Krylov et Grig. ex Skvortsov и *Populus nigra* L. в Новосибирске. . . . . 20

*А.А. Сакович*

Изменчивость ценотических параметров бриофитов фортификационных сооружений I и II Мировых войн в Беларуси . . . . . 32

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ТУРИЗМ И ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЕ

*Е.О. Королькова, А.В. Шкурко*

Устойчивость болотных фитоценозов Полистовского заповедника к рекреационному воздействию . . . . . 50

АНАЛИТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ

*В.С. Фридман*

Что не так с социобиологией? . . . . . 78

EXPERIENCE ENVIRONMENTAL STUDY AREAS

- D.G. Grummo, N.A. Zeliankevich,  
O.V. Sozinov, E.V. Maiseichyk*  
Evaluation and forecast of fire hazard in the optimization  
of the hydrological regime of raised bog «Yelnya»  
(Belarus). . . . . 8

ANTHROPOGENICALLY MODIFIED ECOSYSTEMS  
AND URBAN ECOLOGY

- M.V. Kostina, L.N. Chindjaeva, N.V. Vasilieva*  
Hybridization between *Populus sibirica* G. Krylov  
et Grig. ex Skvortsov and *Populus nigra* L.  
in Novosibirsk. . . . . 21

- A.A. Sakovich*  
The variability of coenotic parameters of bryophytes  
on the fortification of Belarus in the time gradient. . . . . 34

ECOLOGICAL TOURISM AND NATURE MANAGEMENT

- E.O. Korolkova, A.V. Shkurko*  
The sustainability of bog plant communities  
of the Polistovsky nature reserve for the recreation  
impact . . . . . 51

ANALYTICAL REVIEWS

- V.S. Fridman*  
What is wrong with sociobiology? . . . . . 79

**Д.Г. Груммо\***, **Н.А. Зеленкевич\***,  
**О.В. Созинов\*\***, **Е.В. Мойсейчик\*\***

\* Институт экспериментальной ботаники им. В.Ф. Купревича  
Национальной академии наук Беларуси,  
220072, г. Минск, Республика Беларусь

\*\* Гродненский государственный университет им. Я. Купалы,  
220023, г. Гродно, Республика Беларусь

## Оценка и прогноз пожароопасной ситуации при оптимизации гидрологического режима верхового болота «Ельня» (Беларусь)

На примере верхового болота Ельня (Миорский район Витебской области Беларуси) проведена оценка динамики изменчивости степени угроз пожаров при искусственной оптимизации гидрологического режима верхового болота. На основе расчетов показано, что оптимизация гидрологического режима проектной территории обеспечит к 2035 г. уменьшение вероятности возникновения пожаров на 0,8 баллов.

**Ключевые слова:** верховое болото, осушение болот, пожары на болотах, гидрологический режим болота, восстановление болот, заказник, болотная растительность.

**D.G. Grummo\***, **N.A. Zeliankevich\***,  
**O.V. Sozinov\*\***, **E.V. Maiseichyk\***

\* V.F. Kuprevich Institute of Experimental Botany,  
of the National Academy Sciences of Belarus,  
Minsk, 220072, Republic of Belarus

\*\* Yanka Kupala State University of Grodno,  
Grodno, 220023, Republic of Belarus

## Evaluation and forecast of fire hazard in the optimization of the hydrological regime of raised bog «Yelnya» (Belarus)

Assessment of the dynamics of the threat of fires degree in the optimization of the hydrological regime of raised bog are held (case study: raised bog Yelnya in Miory district, Vitebsk region, Belarus). Optimization of the hydrological regime of the project area will provide a reduction in the potential for fires by 0.8 points by 2035.

**Key words:** raised bog, drainage, fire, hydrology, wetlands restoration, nature reserve, vegetation.

Природные, в том числе и торфяные пожары, являются одним из самых распространенных и опасных природных рисков. Влияние торфяных пожаров выражается в деградации и уничтожении биоты и торфа, ускорении биогеохимических циклов элементов, интенсивной эмиссии углекислого газа в атмосферу [Синюткина и др., 2015; Guoping et al., 2015]. Значительный экологический и экономический ущерб, наносимый торфяными пожарами, определяет необходимость прогнозирования рисков их возникновения. Основой для прогнозирования является оценка потенциальной пожароопасности территорий с применением комплексного подхода и использованием растительных сообществ как основных единиц оценки пожароопасности территории, что позволяет проследить генетическую взаимосвязь и взаимозависимость природных компонентов и их пирологических характеристик [Бобков и др., 2006].

В продолжение серии статей по анализу экологических и экономических дивидендов от реализации мероприятий по оптимизации гидрологического режима [Груммо и др., 2016а, б, в], выполняемых проектной территорией (при условии ее восстановления и сохранения) – верховым

болотом Ельня в пределах республиканского ландшафтного заказника «Ельня» (Беларусь) (площадь 25 301 га), в данном материале приводится оценка эффектов для снижения пожароопасной ситуации, которых возможно достигнуть при восстановлении гидрологического режима болота.

Природоохранные мероприятия (2015–2016 гг.) на верховом болоте «Ельня» направлены, в первую очередь, на реабилитацию гидрологического режима проектной территории, поэтому основным позитивным эффектом является снижение вероятности возникновения торфяных пожаров. Болото Ельня с момента интенсивных осушительных мероприятий (1957–1959 гг. [Груммо и др., 2010]) было подвержено деструктивному воздействию комплекса факторов естественного и антропогенного происхождения, среди которых ведущую роль играют пожары. В результате пожаров 1975, 1979, 1983, 1992, 1994, 1999, 2002, 2015 гг. пострадало около 14,0 тыс. га, или 77% верхового болота. Особенно катастрофические последствия имел пожар 2002 г., который захватил практически весь болотный массив, оставив неповрежденной только его северную часть [Там же].

## Материалы и методы

Проектная территория (прогнозируемая зона восстановления гидрологического режима болота) размещается в пределах верхового болота республиканского ландшафтного заказника «Ельня» между  $55^{\circ}28'–55^{\circ}36'$  с.ш. и  $27^{\circ}43'–27^{\circ}55'$  в.д. Максимальная протяженность с севера на юг – 13,1 км, с запада на восток – 7,1 км. Общая площадь проектной территории составляет 7595,5 га.

Полевые и камеральные исследования проведены в соответствии с общепринятыми в геоботанике, лесоведении, почвоведении и математической статистике методами [Программа, 1974; Груммо и др., 2010].

Для оценки и прогноза пожароопасной ситуации на болоте Ельня использована методология, основанная на данных полевых геоботанических исследований 2006–2015 гг. и данных дистанционного зондирования [Груммо и др., 2008, 2010, 2012].

## Результаты и их обсуждение

Анализ полученных результатов по пожароопасной ситуации верхового болота Ельня показал, что регулярные торфяные пожары привели к следующим последствиям для болотных экосистем:

- в результате пожаров 1975, 1979, 1983, 1992, 1994, 1999, 2002 гг. пострадало около 14,0 тыс. га, или 55% территории ООПТ и 77% болотного массива;

- площади повреждения пожарами постоянно росли и достигли максимума в 2002 г.;
- уничтожение характерных местообитаний большинства видов животных;
- развитие нежелательных растительных сукцессий на местах пожаров (увеличение площади пушистоберезняков и вересковых пустошей);
- резкое снижение покрытия сфагновыми мхами и сокращение функции поглощения диоксида углерода.

Созданная нами база данных поврежденных участков и карта пожаров стала основой для определения масштабов деградации растительности тестового полигона в результате пожаров последних лет, позволила установить (таблица 1), что в результате действия пожаров в той или иной степени пострадало 13145 га (52,0% территории тестового полигона), в т.ч.:

- умеренно поврежденные фитоценозы (I степень), занимают 1818,6 га, или 7,2% территории заказника;
- сильно поврежденные фитоценозы (II степень), образуют довольно обширную зону, общей площадью 5268,7 (20,8%) в центральной и южной частях болотного массива;
- очень сильно поврежденные фитоценозы (III степень), занимают 6058,7 га (24,0%); в их размещении отчетливо прослеживается тенденция приуроченности к мелиоративным каналам и озерам, которые, дренируя прилегающую территорию болотного массива, сыграли существенную роль в формировании эпицентров пожаров.

Среди гарей 10,64 тыс. га (80,9%) приходится на открытое верховое болото, что свидетельствует о катастрофическом последствии пожара 2002 г. для объекта охраны, поскольку выгорела значительная часть уникального болотного массива.

В результате действия пожаров погибло или сильно повреждено (отпад в древостое более 50%) 2,36 тыс. га лесных насаждений (28,0% лесопокрытой территории). Площадь погибших от пожаров спелых и перестойных лесов составила 525,6 га (34,8% от общей площади высоковозрастных насаждений), погибших высокопродуктивных древостоев – 339,8 га (10,1%); запас древесины в погибших лесных насаждениях составил 234,0 тыс. м<sup>3</sup> (21,8%), в т.ч. в спелых и перестойных – 92,6 тыс. м<sup>3</sup> (45,7%).

Огнем уничтожено 121,4 га особо ценных участков заказника (редко встречающиеся растительные сообщества, природные эталоны, биогеоценозы с охраняемыми видами растений и животных).

Таблица 1

**Обобщенные сведения о последствиях пожара 2002 г.  
для природных экосистем  
республиканского ландшафтного заказника «Ельня»  
[Груммо и др., 2010]**

Показатель	Характеристика повреждения	
	значение	удельная доля от показателя в допожарный период
Площадь поврежденных пожаром участков, в т.ч.:	<b>13 145,0 га</b>	<b>52,0%</b>
I степень (умеренно поврежденные)	1818,6 га	7,2%
II степень (сильно поврежденные)	5268,7 га	20,8%
III степень (очень сильно поврежденные)	6058,7 га	24,0%
Площадь погибших насаждений, в т.ч.:	<b>2364,0 га</b>	<b>28,0%</b>
спелых и перестойных высокопродуктивных (I <sup>a</sup> –I классов бонитета)	525,6 га 339,8 га	34,8% 10,1%
Запас древесины в погибших насаждениях, в т.ч.:	<b>234,0 тыс. м<sup>3</sup>/га</b>	<b>21,8%</b>
в спелых и перестойных высокопродуктивных (I–I <sup>a</sup> классов бонитета)	92,6 тыс. м <sup>3</sup> /га 88,6 тыс. м <sup>3</sup> /га	45,7% 21,7%
Площадь поврежденных высокопродуктивных участков ягодников и лекарственных растений, в т.ч.:	<b>1536,7 га</b>	<b>65,3%</b>
клюквы	1308,7 га	74,6%
черники	71,2 га	34,5%
голубики	3,4 га	18,9%
багульника болотного	153,4 га	41,1%
Снижение среднегодового биологического запаса ягод клюквы	–252,6 т	–72,9%
Снижение эксплуатационного запаса ягод клюквы	–89,0 т	–71,1%
Площадь уничтоженных особо ценных участков, га	121,4 га	9,9%

Самый существенный урон пожар нанес недревесным ресурсам растительности заказника (ягодники, лекарственное сырье). Ягодonoсная площадь сократилась на 1383,3 га (69,5% от площади в период, предшествующий пожару), в т.ч. клюквы – 1308,7 га (74,6%), черники – 71,2 га (34,5%), голубики – 3,4 га (18,9%) [Груммо и др., 2016в]. Среднегодовой биологический запас основного ресурсного объекта – ягод клюквы – снизился на 256,6 т (72,9%), а эксплуатационный – на 89 т (71,1%). Ежегодная стоимость ущерба только от снижения эксплуатационного урожая клюквы по минимальным оценкам составляет 180–200 тыс. долларов США.

В настоящее время потенциал возникновения пожароопасной ситуации аналогичной событиям 2002 г. на территории ООПТ оценивается пока как крайне высокий, без существенных изменений: средневзвешенное значение класса пожарной устойчивости в 2006 г. составило II,3 балла (неустойчивое состояние), в 2010 г. – II,9 балла (среднеустойчивое), в 2015 г. – III,0 балла.

На основе оригинальной методики, базирующейся на интегральной оценке комплекса показателей (степень разложения, зольность, влажность, мощность торфа, уровень залегания болотных вод, рельеф, характеристики горючести растительного материала, степень нарушения растительного покрова) болотные микро- и мезоландшафты проектной территории объединены в 5 классов по степени устойчивости к пожарам:

- *наименее устойчивые*: вересковые пустоши на горяях, открытые участки торфа;
- *неустойчивые*: послепожарные кустарничково-политрихово-сфагновые, кустарничково-сфагновые, приуроченные к топографической вершине болота;
- *среднеустойчивые*: сосновые и лиственные болотные леса на подсушенных землях, суходольные хвойные и лиственные леса на минеральных островах, пушицево-кустарничково-сфагновые (по периметру болот);
- *устойчивые*: сосновые и лиственные болотные леса, грядово-(мелко)мочажинные комплексы, осоково-сфагновые мезотрофные ковры, ивняково-травяно-осоковые;
- *наиболее устойчивые*: сильно обводненные грядово-мочажинные комплексы, топи на верховых и переходных болотах.

По потенциалу возникновения пожара растительные сообщества болота Ельня в 2015 г. распределились следующим образом: I класс (очень высокая) – 1736,9 га (9,2%); II класс (высокая) – 5283,6 га (28,2%); III класс (средняя) – 3931,7 га (21,0%); IV класс (низкая) –

6181,6 га (33,0%); V класс (очень низкая) – 1614,6 га (8,6%). Средний класс пожарной опасности по проектной территории составляет III,0, что диагностирует умеренное улучшение ситуации по сравнению с 2010 г. (таблица 2, рис. 1).

Таблица 2

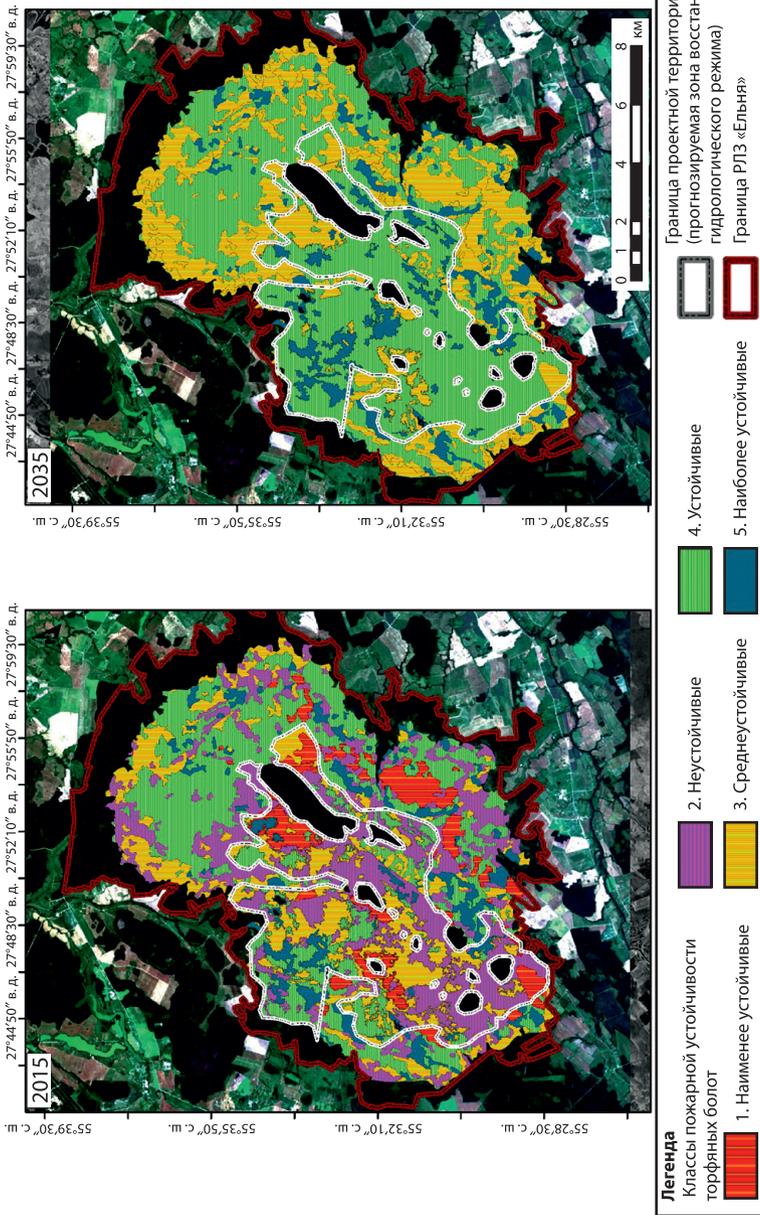
**Распределение площадей верхового болота Ельня  
по категориям устойчивости к пожарам в 2010–2015 гг.  
и прогноз до 2035 г.**

Категории устойчивости	2010 г.		2015 г.		2035 г. (прогноз)	
	га	%	га	%	га	%
1. Наименее устойчивая растительность	4657,1	24,8	1736,9	9,2	–	–
2. Неустойчивая растительность	3548,1	18,9	5283,6	28,2	–	–
3. Среднеустойчивая растительность	2131,4	11,4	3931,7	21,0	6377,4	34,0
4. Устойчивая растительность	6446,1	34,4	6181,6	33,0	10 311,2	55,0
5. Наиболее устойчивая растительность	1965,7	10,5	1614,6	8,6	2059,8	11,0
Средний класс пожарной устойчивости	II,9 (средне-устойчивое)		III,0 (средне-устойчивое)		III,8 (устойчивое)	

По нашим расчетным данным, природная устойчивость экосистем к пожарам к 2035 г. в среднем увеличится по отношению к аналогичному показателю 2035 г. на 0,8 балла за счет исчезновения наименее устойчивых и, напротив, увеличения на 22% устойчивых категорий (см. таблица 2, рис. 1). Все остальные позитивные эффекты для биологического разнообразия, в различной степени, связаны с ослаблением и/или ликвидацией пожароопасной ситуации.

### Заключение

Проведение природоохранных работ на территории республиканского ландшафтного заказника «Ельня» (Беларусь) по оптимизации гидрологического режима болотного массива в перспективе обеспечит значимое снижение пожароопасной ситуации на верховом болоте Ельня



**Рис. 1.** Карты устойчивости верхнего сфагнового болота Ельня к пожарам (2015 г.) и прогноз динамики пожароопасной ситуации (к 2035 г.) после реализации мероприятий по восстановлению гидрорежима

(Беларусь): к 2035 г. на 0,8 балла, за счет исчезновения наименее устойчивых и увеличения на 22% устойчивых растительных сообществ.

В обобщенном виде оценки экологических услуг и эффектов, полученных при реализации природоохранного проекта по восстановлению гидрологического режима верхового болота Ельня, представлены в таблицах 3 и 4.

Таблица 3

**Сводные данные по монетизации экологических услуг и эффектов, полученных при реализации проекта по восстановлению гидрологического режима верхового болота Ельня**

Показатель	Значение
Суммарная оценка экосистемных услуг территории, в т.ч.:	34 975 985 USD/год
интегральная оценка услуг болотных экологических систем	20 440 985 USD/год
интегральная оценка услуг водных экологических систем	14 535 000 USD/год
Стоимостная оценка сорбционной (водоочистительной) функции болот	9 126 027 USD/год
Стоимость пресной воды, аккумулированной в верховом болоте (без учета запасов в озерах)	247 510 080 USD/год
Стоимость урожая ягод клюквы (2015 г.)	246 200 USD/год
Прогноз стоимости урожая клюквы в 2035 г.	307 500 USD/год
± стоимость урожая клюквы за период 2015–2035 гг.	+89 700 USD/год
Стоимость снижения объемов эмиссий парниковых газов (2035 г.)	85 155 USD/год

Таким образом, завершая серию статей по анализу экологических и экономических дивидендов от реализации мероприятий по оптимизации гидрологического режима болота Ельня [Груммо и др., 2016а, б, в], нами отмечено, что в краткосрочной перспективе восстановление гидрологического режима нарушенного верхового болота позволит достичь следующих устойчивых положительных результатов:

- а) стабилизация гидрологического режима;
- б) снижение пожароопасности;
- в) стабилизация экологического режима местообитаний для видов животных и растений, включенных в Красную книгу Республики Беларусь (2015);
- г) сокращение объема эмиссий углекислого газа в атмосферу.

Таблица 4

**Оценка экологических эффектов для проектной территории Ельня  
в результате реализации проекта по восстановлению гидрологического режима**

<b>Эффект</b>	<b>Оцениваемый показатель по отношению к 2015 г.</b>	<b>С реабилитацией к 2035 г.</b>
Увеличение пожарной устойчивости	Класс пожарной устойчивости	+0,8
Улучшение состояния растительного покрова	Индекс нарушений	-0,9
Уменьшение площадей, занятых сильнонарушенной и полностью уничтоженной растительностью	Доля вторичной растительности, %	-46,0
Уменьшение площадей с предельно низкой видовой насыщенностью фитоценозов	Доля площадей, %	-9,7
Замедление процессов деградации местообитаний важных для биоразнообразия	Доля деградированных биотопов по NATURA 2000, %	-30,4
Сохранение воды в верховом болоте (без учета запасов в озерах)	Объем воды, аккумулированной в болоте, тыс. м <sup>3</sup>	458 352
Снижение объемов эмиссий парниковых газов	Объемы выбросов парниковых газов, тСО <sub>2</sub> -экв. в год	-9266

## Библиографический список / References

ГИС-технология оценки пожароопасности геокомплексов северо-запада России / Бобков А.А., Вершинин А.П., Щербakov В.М., Паниди Е.А. // Вестник СПбГУ. Сер. 7. 2006. Вып. 4. С. 122–127. [GIS-technology assessment of fire geocomplexes of northwest Russia. Bobkov A.A., Vershinin A.P., Shcherbakov V.M., Panidi E.A. *Vestnik of Saint Petersburg University. Geology. Geography*. 2006. Vol. 4. Pp. 122–127.]

Груммо Д.Г., Ильючик М.А., Зеленкевич Н.А. Опыт крупномасштабного геоботанического и экологического картографирования растительности болот с использованием данных дистанционного и наземного зондирования // Экологія боліт і торфовищ: матеріали круглого столу, Київ, 2 лютого 2012 року. Київ, 2012. С. 49–58. [Grummo D.G., Il'yuchik M.A., Zeliankevich N.A. Experience of large-scale geo-botanical and ecological mapping of wetlands vegetation with the use of remote sensing data and ground probing. *Ekologiya bolit i torfovishch: materialy kruglogo stolu, Kiiv, 2 lyutogo 2012 roku*. Kiev, 2012. Pp. 49–58.]

Груммо Д.Г., Ильючик М.А., Зеленкевич Н.А. Опыт мониторинга растительности при экологических катастрофах // Наука и инновации. 2008. № 3. С. 28–31. [Grummo D.G., Il'yuchik M.A., Zeliankevich N.A. Experience of vegetation monitoring during ecological disasters. *Science and Innovations*. 2008. № 3. Pp. 28–31.]

Объемы выбросов и стоки парниковых газов при оптимизации гидрологического режима верхового болота «Ельня» (Беларусь) / Груммо Д.Г., Зеленкевич Н.А., Созинов О.В., Мойсейчик Е.В. // Социально-экологические технологии. 2016б. № 2. С. 51–61. [The amount of greenhouse gases emissions and their accumulation in the hydrological regime optimization of the raised bogs «Yelnya» (Belarus). D. Grummo, N. Zeliankevich, O. Sozinov, E. Maiseichyk. *Sotsial'no-ekologicheskie tekhnologii*. 2016b. № 2. Pp. 51–61.]

Оценка потенциальной пожароопасности осушенных болот Томской области / Синюткина А.А., Бурнашова Е.Н, Беленк А.А. и др. // Известия Томского политехнического университета. Инжиниринг георесурсов. 2015. Т. 326. № 12. С. 45–53. [Evaluation of the potential fire hazard of the drained marshes of the Tomsk region. Sinyutkina A.A., Burnashova E.N, Belenk A.A. *Bulletin of Tomsk Polytechnic University. Geo Assets Engineering*. 2015. T. 326. № 12. Pp. 45–53.]

Оценка эффектов восстановления гидрологического режима верхового болота Ельня (Беларусь) для биологического разнообразия и ресурсов ягод / Груммо Д.Г., Зеленкевич Н.А., Созинов О.В., Мойсейчик Е.В. // Социально-экологические технологии. 2016в. № 3. С. 5–19. [Evaluation of effects recovery hydrological regime of raised bogs Yelnya (Belarus) for biodiversity and berries resources. D. Grummo, N. Zeliankevich, O. Sozinov, E. Maiseichyk. *Sotsial'no-ekologicheskie tekhnologii*. 2016c. № 3. Pp. 5–19.]

Программа и методика биогеоэкологических исследований / Отв. ред. И.В. Дылис. М., 1974. [Programma i metodika biogeotsenologicheskikh issledovaniy [Program and methodology of biogeocenose research]. I.V. Dylyis (ed.). Moscow, 1974.]

Флора и растительность ландшафтного заказника Ельня / Д.Г. Груммо, О.В. Созинов, Н.А. Зеленкевич и др.; Под ред. Н.Н. Бамбалова. Минск, 2010. [Flora i rastitel'nost' landshaftnogo zakaznika El'nya [Flora and vegetation of the landscape reserve Yelnya]. D.G. Grummo, O.V. Sozinov, N.A. Zeliankevich et al.; N.N. Bambalov (ed.). Minsk, 2010.]

Эколого-экономическая оценка экосистемных услуг при оптимизации гидрологического режима верхового болота «Ельня» (Беларусь) / Груммо Д.Г., Зеленкевич Н.А., Созинов О.В., Мойсейчик Е.В. // Социально-экологические технологии. 2016а. № 1. С. 57–66. [Ecological and economic evaluation of ecosystem services in the optimization of the hydrological regime of raised bogs «Yelnya» (Belarus). D. Grummo, N. Zeliankevich, O. Sozinov, E. Maiseichyk. *Sotsial'no-ekologicheskie tekhnologii*. 2016a. № 1. Pp. 57–66.]

Effect of fire on phosphorus forms in Sphagnum moss and peat soils of ombrotrophic bogs. Guoping W., Xiaofei Yu., Kunshan B. et al. *Chemosphere*. 2015. Vol. 119. P. 1329–1334.

Статья поступила в редакцию 20.05.2016.

The article was received on 20.05.2016.

**Груммо Дмитрий Геннадьевич** – кандидат биологических наук; заместитель директора по научной и инновационной работе, Институт экспериментальной ботаники им. В.Ф. Купревича Национальной академии наук Беларуси, г. Минск, Республика Беларусь

**Grummo Dmitriy G.** – PhD in Biology; Deputy Director for Science and Innovation, V.F. Kuprevich Institute of Experimental Botany, of the National Academy Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

E-mail: zm.hrumo@gmail.com

**Зеленкевич Наталья Алексеевна** – кандидат биологических наук; научный сотрудник лаборатории геоботаники и картографии растительности, Институт экспериментальной ботаники им. В.Ф. Купревича Национальной академии наук Беларуси, г. Минск, Республика Беларусь

**Zelenkevich Natalia A.** – PhD in Biology; Researcher, Laboratory of Geobotany and Vegetation Cartography, V.F. Kuprevich Institute of Experimental Botany, of the National Academy Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

E-mail: zeliankevich\_nat@mail.ru

**Созинов Олег Викторович** – кандидат биологических наук, доцент; заведующий кафедрой ботаники, Гродненский государственный университет им. Я. Купалы, Республика Беларусь

**Sozinov Oleg V.** – PhD in Biology, Associate Professor; Head of the Department of Botany, Yanka Kupala State University of Grodno, Republic of Belarus

E-mail: ledum@list.ru

**Мойсейчик Екатерина Владимировна** – научный сотрудник лаборатории геоботаники и картографии растительности, Институт экспериментальной ботаники им. В.Ф. Купревича Национальной академии наук Беларуси, г. Минск, Республика Беларусь

**Moyseychik Ekaterina V.** – Researcher of Laboratory of Geobotany and Vegetation Cartography, V.F. Kuprevich Institute of Experimental Botany, of the National Academy Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

E-mail: [mojsejchik@gmail.com](mailto:mojsejchik@gmail.com)

Исследования  
антропогенно-измененных  
экосистем и урбоэкология

**М.В. Костина\***, **Л.Н. Чиндяева\*\***, **Н.В. Васильева\***

\* Московский педагогический государственный университет,  
119991, г. Москва, Россия

\*\* Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения РАН,  
630090, г. Новосибирск, Россия

Гибридизация  
*Populus* × *sibirica* G. Krylov et Grig. ex Skvortsov  
и *Populus nigra* L. в Новосибирске<sup>1</sup>

Цель данного исследования состояла в выявлении некоторых морфологических признаков «сибирского бальзамического тополя» и уточнение его систематического положения, а также в изучении гибридизации *Populus nigra* с «сибирским бальзамическим тополем» в Новосибирске в естественных и рудеральных местообитаниях. Идентификацию гибридов проводили по морфологическим признакам. Учитывались следующие признаки: степень выраженности желобка на черешках листьев; наличие или отсутствие опушения черешка; присутствие железок в основании листовых пластинок; окраска и форма листовой пластинки. На основе анализа морфологических признаков показано, что «сибирский бальзамический тополь» в Новосибирске представляет собой межсекционный гибрид черных и бальзамических тополей и соответствует описанию *P. ×sibirica* G. Krylov et Grig. ex Skvortsov. Широкое использование этого культивара в зеленом строительстве и в защитном лесоразведении создало условия для тесного контакта с местным аборигенным пойменным видом – *P. nigra*. В настоящее время на территории Новосибирска происходит массовая гибридизация *P. ×sibirica* и *P. nigra* в пойме Оби, на побережье Обского моря и на пустырях. По морфологическим признакам гибриды могут занимать промежуточное положение между родительскими таксонами. Такие гибриды

<sup>1</sup> Работа выполнена при поддержке РФФИ, проект № 16-04-01542 «Городские тополя Европейской части России: разнообразие и происхождение».

имеют выраженный, но прерывающийся желобок, опушенные черешки, железки в основании листовой пластинки. У гибридов, уклоняющихся в сторону *P. nigra*, черешки немного уплощены, нередко опушены и имеют чуть заметный желобок. Кроме того, данные экземпляры имеют более округлое, а не дельтовидное или ромбовидное, как у *P. nigra*, очертание основания листовой пластинки. Инвазионная активность гибридов может привести к нарушению функционирования природных экосистем.

**Ключевые слова:** *Populus*, морфологические признаки тополей, естественная гибридизация, гибридизация тополей, инвазионная активность гибридов, Сибирь.

**M.V. Kostina\***, **L.N. Chindjaeva\*\***, **N.V. Vasilieva\***

\* Moscow State University of Education,  
Moscow, 119991, Russia

\*\* Central Siberian Botanical Gardens, Siberian Branch,  
Russian Academy of Sciences,  
Novosibirsk, 630090, Russia

## Hybridization between *Populus*×*sibirica* G. Krylov et Grig. ex Skvortsov and *Populus nigra* L. in Novosibirsk<sup>1</sup>

The goal of the present research is to point out some morphological features of «Siberian Balsamic Poplar» and specify its systemic position, and to study hybridization between *Populus nigra* and «Siberian Balsamic Poplar» in Novosibirsk in the natural and ruderal habitats. Identification of hybrids has been done by morphological features. The following features have been taken into account: the degree of severity of the groove on the petioles of leaves, presence or absence of petiolescence, the presence of glands in the base of leaf plates, color and form of the leaf plates. On the basis of analysis of morphological features the paper shows that «Siberian Balsamic Poplar» in Novosibirsk is an inter-sectional hybrid of black and balsamic poplars and corresponds to the description of *P.×sibirica* G. Krylov et Grig. ex Skvortsov. A wide use of this cultivar in the green construction

<sup>1</sup> The research has been done with the support of RFFI, project 16-04-01542 «City poplars of the European part of Russia: diversity and origin».

and protective afforestation created conditions for neat contact with the local aboriginal type *P. nigra*. At the present time on the premises of Novosibirsk there is a mass hybridization of *P. xibirica* and *P. nigra* in the Ob floodplain, on the shore of Ob sea and waste grounds. According to morphological features hybrids can occupy an intermediate position between the parent taxa. Such hybrids have a pronounced but interrupted groove, pubescent petioles, glands in the base of the leaf blade. In hybrids evading to *P. nigra*, the petioles are slightly flattened, often pubescent and have a slightly noticeable groove. In addition, these specimens have a more rounded, rather than deltoid or diamond-shaped, as in *P. nigra*, the outline of the base of the leaf blade. The invasive activity of hybrids can lead to disruption of the functioning of natural ecosystems

**Key words:** *Populus*, morphological characters of poplars, hybridization of poplars, invasion activity of hybrids, Siberia.

В природе в зоне пересечения ареалов довольно широко распространена естественная гибридизация тополей из секций *Aigeiros* и *Tacamahaca*. Такое явление можно наблюдать как в Южной Сибири [Поляков, 1950; Лиховид, 1984; Бакулин, 2004, 2007; Скворцов, 2006; Климов, Прошкин, 2016], так и в Северной Америке [Eckenwalder, 1984a, b; Isebrands, Richardson, 2014; Broeck et al., 2005].

Об интенсивности и характере прохождения естественной гибридизации в природе существуют разные мнения. Так, например, по данным В.Я. Полякова, в зоне контакта *Populus nigra* L. и *P. laurifolia* Ledeb. естественные гибриды не отличаются от родительских видов [Поляков, 1950]. Н.И. Лиховид (1984) отмечает, что в зоне совместного произрастания *P. nigra* и *P. laurifolia* гибридов с промежуточными признаками немного, но чистых, негибридного происхождения, особей, вероятно, нет [Лиховид, 1984]. По данным Б.В. Прошкина и А.В. Климова, гибриды встречаются единично и имеют промежуточные признаки. По морфометрическим признакам листа они уклоняются в сторону *P. Laurifolia* [Прошкин, Климов, 2016].

В тех регионах, где имеются аборигенные виды *Populus*, они нередко гибридизируют с культиварами, высаживаемыми в населенных пунктах, в защитных полосах, на промышленных плантациях. В результате интродуктивной гибридизации возникает угроза исчезновения природных видов. Особенно остро такая проблема стоит с *P. nigra* в Западной Европе. Там этот вид гибридизирует с выращиваемыми на промышленных плантациях культиварами. В образовании одних из них принимали участие североамериканские виды *P. trichocarpa* Hock и *P. deltoides*

Bartram ex Marshall. Другие культивары представляют собой многочисленные сорта *Populus*×*canadensis* Moench (*P. nigra* × *P. deltoides*) и *P. nigra* var. *italica* Moench. Интенсивность гибридизации зависит от численности популяций местного вида, а также от фрагментированности и степени антропогенной нарушенности местообитаний и может колебаться от 0,5% до 72% [Meirmans et al., 2010; Thompson et al., 2010; Roe et al., 2014).

В Сибирском регионе *P. nigra* распространен в Западной Сибири и юго-западной части Средней Сибири. В Новосибирске он растет в пойме р. Оби. *P. nigra* приурочен к долинам равнинных рек и встречается на влажных аллювиальных песчаных, песчано-галечниковых, супесчаных иловатых почвах. Особенно требовательна эта древесная порода к высокой влажности почвы в период прорастания семян и развития проростков. Среди тополей *P. nigra* наиболее вынослив к длительному затоплению. Засоленность почвы является одним из главных факторов, ограничивающих успешность роста и долговечность тополиных насаждений. *P. nigra* является пионерным видом и входит в состав пойменных фитоценозов [Бакулин, 2007].

Из культиваров в Южной Сибири широко распространен «сибирский бальзамический тополь». В.Т. Бакулин считает, что этот культивар близок к тополи бальзамическому (*P. balsamifera* L.) и представлен различными клонами неизвестного происхождения, завезенными в Сибирь из европейской части России. Некоторые клоны, как отмечает В.Т. Бакулин, возможно, имеют гибридное происхождение [Бакулин, 2010]. А.К. Скворцов описал тополь сибирский бальзамический как культивар гибридного происхождения – *P.*×*sibirica* G. Krylov et Grig. ex Skvortsov, полагая родительскими видами *P. balsamifera* и *P. nigra*. *P.*×*sibirica* повсеместно встречается не только в Сибири, но и по средней климатической полосе России вдоль улиц, бульваров, в позахитных полосах и т.д. [Скворцов, 2007]. По данным Ю.А. Насимовича, в Московской области *P.*×*sibirica* часто вырастает на пустырях, близ железных дорог, на лесных опушках и в других нарушенных биотопах [Майоров и др., 2015], т.е. обладает определенной инвазионной активностью.

На происхождение «сибирского бальзамического тополя» существует и другая точка зрения. Ю.А. Насимович предположил, что в образовании этого гибрида вместо *P. balsamifera* принимали участие азиатские виды – *P. laurifolia* Ledeb и *P. suaveolens* Fischer [Майоров и др., 2012]. В настоящее время вопрос о родительских видах «сибирского бальзамического тополя» остается открытым и может быть разрешенным благодаря молекулярно-генетическим исследованиям.

Широкому распространению «сибирского бальзамического тополя» в Южной Сибири способствовало следующее обстоятельство. В степных районах Сибири неблагоприятными факторами для выращивания сельскохозяйственных культур являются засухи, суховеи и пыльные бури. Важная роль по предотвращению отрицательного влияния этих природных явлений отводилась созданию защитных лесных полос, которые стали высаживать в этом регионе еще с начала XX в. Но массово эти мероприятия проводились с 1966 по 1985 гг., когда было создано 40 213 га защитных насаждений. В качестве одной из основных пород служил культивар неизвестного происхождения под названием «тополь бальзамический». Этот культивар занимает 42% всех лесозащитных насаждений [Бакулин, 1990]. Тополь «сибирский бальзамический» также широко использовался и в озеленении Новосибирска, где составляет 25% от всех деревьев и кустарников [Бакулин, 2005].

«Сибирский бальзамический тополь», размножаемый в культуре черенками, обладает высокой зимостойкостью, соле- и засухоустойчивостью, быстротой роста и легкостью размножения черенками. Благодаря этим биологическим особенностям *Populus sibirica* широко использовался в зеленом строительстве [Бакулин, 1990].

Следует отметить, что сложность идентификации видов и гибридов тополей связана с тем, что во многих гербариях отсутствуют сборы чистых видов североамериканских тополей из природы. Кроме того, отсутствуют типовые образцы и достаточно полные описания культиваров.

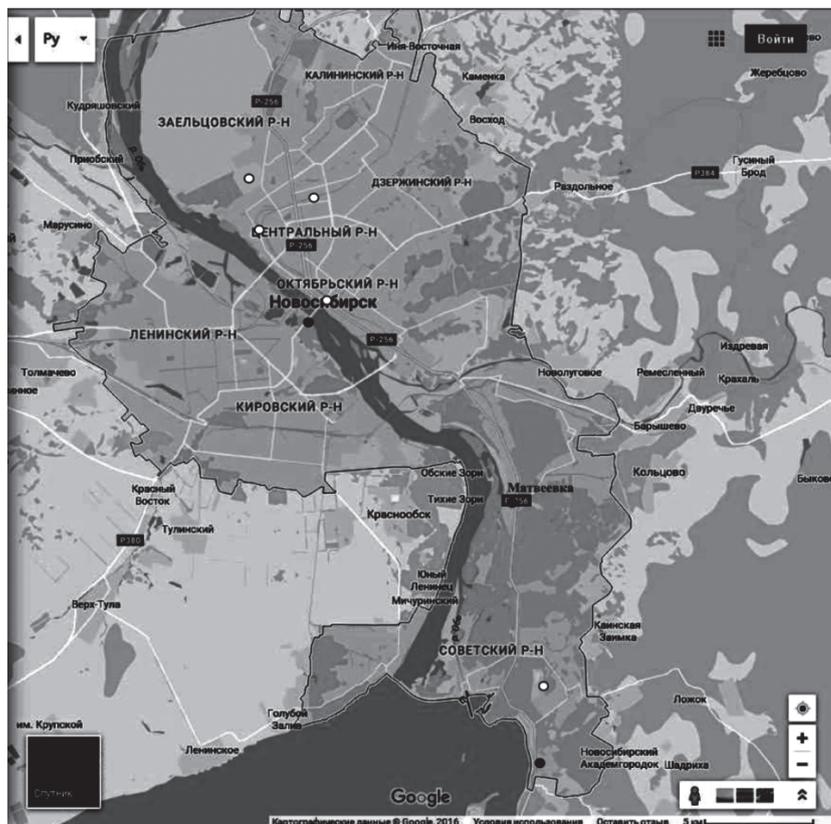
Цель данного исследования состояла в выявлении некоторых морфологических признаков «сибирского бальзамического тополя» и уточнение его систематического положения, а также в изучении гибридизации *P. nigra* с «сибирским бальзамическим тополем» в Новосибирске в естественных и рудеральных местообитаниях.

## Материалы, методы и район проведения исследования

В Новосибирске на предмет гибридизации тополей были обследованы следующие территории: пойма р. Оби в районе метро «Речной вокзал», побережье Обского водохранилища около Академгородка, пустырь вблизи железнодорожной станции «Матвеевка» (рис. 1).

Пойма р. Оби, где проводились наблюдения, находится в центре города, на низком берегу реки и затопляется во время половодья. Несмотря на антропогенное воздействие, данная территория является естественной зоной обитания тополя черного.

Обское водохранилище было создано в 1957–1959 гг. Уровень воды в нем регулируется, и весеннее половодье отсутствует.



**Рис. 1.** Карта-схема Новосибирска. Черными кружками обозначены территории, на которых изучалась гибридизация *Populus x sibirica* и *P. nigra*; белыми – городские посадки

Железная дорога, на которой располагается станция Матвеевка, проходит вдоль Обского водохранилища.

Культивары тополей изучали на улицах Академгородка, на набережной Оби вблизи метро «Речной вокзал», в Ботаническом лесничестве и в центре города (см. рис. 1).

В работе были использованы гербарные материалы Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина (МНА). Особый интерес представляют сборы А.К. Скворцова природных видов евроазиатских и североамериканских тополей и их гибридов.

Идентификацию гибридов проводили по морфологическим признакам. Прежде всего, учитывались следующие признаки: степень выраженности желобка на черешках листьев; наличие или отсутствие опушения черешка; присутствие железок в основании листовых пластинок; окраска и форма листовой пластинки.

## Результаты исследования

Степень выраженности желобка на черешках листьев у природных видов и гибридов

Ряд исследователей рассматривают наличие или отсутствие желобка на верхней поверхности черешка как один из основных признаков, по которому различаются виды секций *Tacamahaca* и *Aigeiros* [Скворцов, 2005, 2010; Майоров и др., 2012].

Для видов секции *Tacamahaca* характерны укороченные побеги – брахибласты. У представителей секции *Aigeiros* нет истинных укороченных побегов, но наряду с ростовыми побегами образуются короткие вегетативные побеги длиной 4–10 см. Листья с наиболее длинными черешками формируются на брахибластах у видов секции *Tacamahaca* и на коротких побегах у представителей секции *Aigeiros* [Бакулин, 2004, 2005, 2007; Скворцов, 2005, 2010].

У всех представителей секции *Aigeiros* черешки листьев, как на удлиненных, так и на коротких побегах, сплюснуты с боков настолько сильно, что верхняя поверхность черешка становится очень тонкой. Такое лентовидное строение черешка делает невозможным образование желобка. У видов секции *Tacamahaca* желобок на цилиндрических черешках листьев всегда хорошо выражен и не прерывается на протяжении всей длины черешка. Однако у листьев с длинными черешками черешок в верхней части слегка сплюсчивается с боков. Желобок в этой части черешка становится более тонким по сравнению с листьями на коротких черешках.

По нашим данным, степень выраженности желобка у межсекционных гибридов довольно сильно варьирует. У многих гибридов желобок имеется, но в верхней части, где черешок несколько уплощается с боков, он обычно прерывается. Встречаются гибриды, у которых желобок на черешках хорошо выражен по всей длине, за исключением листьев с самыми длинными черешками. И наоборот, есть гибриды, у которых черешки сильно сплюснуты с боков и желобок отсутствует, но на коротких черешках желобок, хотя и очень тонкий, все же просматривается.

Таким образом, у межсекционных гибридов черных и бальзамических тополей степень выраженности желобка коррелирует с длиной черешка.

## Культивары тополей, используемые в озеленении Новосибирска

На изученных территориях в основном произрастает «сибирский бальзамический тополь». У данного культивара с верхней стороны черешка, который может быть голым или рыхло опушенным, имеется прерывающийся желобок. Этот признак указывает на то, что сибирский бальзамический тополь – межсекционный гибрид, который соответствует описанию *Populus*×*sibirica*. Кроме того, новосибирский культивар отличается от *P. balsamifera* формой листовой пластинки (особенно формой ее основания) и менее контрастной окраской верхней и нижней стороны листа. В Новосибирске высажено несколько клонов *P.*×*sibirica*, различающихся по степени выраженности желобка на черешке, наличию или отсутствию железок в основании листовой пластинки, формой листовой пластинки, наличию или отсутствию ребристости или угловатости порослевых побегов, формой кроны (раскидистая, полупирамидальная).

Помимо *P.*×*sibirica*, который представлен мужскими и женскими экземплярами, в Новосибирске высажены тополя возрастом от 10 до 20 лет, соответствующие описанию некоторых сортов селекции В.Т. Бакулина. В их в образовании принимали участие *P. laurifolia*, *P. suaveolens* Fisch., *P. nigra*, *P. pyramidalis* Rozier., *P.*×*sibirica* (под неправильным названием *P. balsamifera*). Такие посадки на исследованных территориях составляют не более 10% от всех тополей. Многие культивары имеют пирамидальную форму роста и представлены мужскими растениями. Но среди выращиваемых в Новосибирске тополей есть обильно плодоносящий межсекционный гибрид с трехстворчатыми коробочками на очень коротких плодоножках.

Мы не обнаружили в городских посадках *P.*×*canadensis*. Но на набережной около метро «Речной вокзал» произрастает культивар, который соответствует *P.*×*petrowskiana* (R.I. Schrod. ex Regel) Dippel [? *P. deltoides* var *monolifera* Henry. × *P. moskoviensis* (*P. laurifolia* × *P. suaveolens*)] в понимании Ю.А. Насимовича [Майоров и др., 2012]. Не были обнаружены *P. simonii* Carriere и *P. longifolia* Fischer, используемые в озеленении Москвы.

### Гибридизация *Populus nigra* и *Populus*×*sibirica*

В пойме Оби были обнаружены не только естественно произрастающие старые генеративные деревья *P. nigra*, но и посаженные там старые генеративные деревья *P.*×*sibirica*. Кроме того, в пойме (но не у самого уреза воды) встречается многочисленный подрост *P. nigra* и гибридов *P. nigra* с *P.*×*sibirica* весьма разнообразного облика. Гибридные растения составляют примерно 20% от всех тополей, произрастающих

на данной территории. Большинство гибридов по внешнему виду мало отличимы от *Populus nigra*. Но у *P. nigra* в основании листовой пластинки нет железок. Побеги, листовые пластинки и черешки листьев у этого вида не имеют опушения, черешок без желобка [Комаров, 1936; Соколов и др., 1951; Бакулин, 2007; Скворцов, 2006]. У гибридных деревьев на некоторых листьях, расположенных на ростовых побегах, черешки немного уплощены, нередко опушены и имеют чуть заметный желобок. Кроме того, данные экземпляры имеют более округлое, а не дельтовидное или ромбовидное, как у *P. nigra*, очертание основания листовой пластинки. Помимо гибридов, внешне очень похожих на *P. nigra*, в пойме можно встретить экземпляры, занимающим промежуточное положение между *P. nigra* и *P. ×sibirica*. Такие гибриды имеют выраженный, но прерывающийся желобок, опушенные черешки, железки в основании листовой пластинки.

На побережье Обского водохранилища гибриды составляют более 40% от всех тополей, там произрастающих. Наряду с 40–50-летними деревьями *P. nigra* на данной территории имеются выросшие из семян генеративные растения, близкие по облику к *P. ×sibirica*. Есть подрост, внешне мало отличимый от *P. nigra*, но большинство гибридов занимают промежуточное положение между *P. nigra* и *P. ×sibirica*.

На пустыре около железнодорожной станции Матвеевка мы не обнаружили *P. nigra*. Среди гибридов много экземпляров, уклоняющихся в сторону *P. ×sibirica*.

Следует отметить, что на всех обследованных нами территориях, наряду с тополями, много разновозрастных особей *Acer negundo* L., успешно размножающихся семенным путем.

## Обсуждение

На территории Новосибирска происходят те же процессы, что и в Европе – массовая гибридизация *P. nigra* с культиварами тополей. В Сибири *P. nigra* скрещивается с *P. ×sibirica*.

Часть гибридов *P. nigra* с *P. ×sibirica* по форме листьев, степени выраженности желобка, опушению черешков и другим признакам занимает промежуточное положение между родительскими видами. Некоторые гибриды по морфологическим признакам сильно уклоняются в сторону *P. nigra*.

Решить вопрос о том, является ли гибридное потомство гибридами F1 или беккроссами, без проведения дополнительных молекулярно-генетической исследований невозможно.

Интенсивность гибридизации *P. nigra* зависит от специфики местобитания. Так, несмотря на антропогенные нарушения, в пойме Оби

преобладает *Populus nigra* и гибриды, морфологически близкие к нему. Вне естественных условий, на пустыре произрастают гибриды *P. nigra* с *P. ×sibirica* с широким диапазоном морфологических признаков. Промежуточная ситуация наблюдается на побережье искусственного водоема – Обского водохранилища.

Таким образом, гибриды, уклоняющиеся в сторону *P. nigra*, тяготеют к естественным местообитаниям *P. nigra*, а уклоняющиеся в сторону *P. ×sibirica* – к рудеральным биотопам.

Последствия гибридизации можно рассматривать с точки зрения инвазионной активности тополей. С одной стороны, сельскохозяйственная деятельность человека, изменение гидрологического режима в пойменных областях приводят к разрушению среды обитания *P. nigra*. Его гибридизация с культиварами может привести к исчезновению данного вида. Поскольку *P. nigra* относится к пионерному ценофильному компоненту, то эти события могут вызвать нарушение функционирования или даже разрушение сукцессионных систем.

С другой стороны, все виды черных и бальзамических тополей приспособлены к существованию в поймах рек. Их гибриды занимают экологические ниши, не свойственные родительским видам. Они более засухоустойчивы и могут возобновляться семенами на рудеральных местообитаниях. Повышения инвазионной активности гибридов может привести к их внедрению в мезофитные лесные сообщества.

Массовое и неконтролируемое использование в озеленении и защитном лесоразведении *P. ×sibirica* способствует его гибридизации с местным *P. nigra*. Вместе с кленом ясенелистным гибриды тополей активно распространяются не только по антропогенно нарушенным территориям, но и в пойме Оби, представляя угрозу аборигенным растительным сообществам.

#### Библиографический список / References

Бакулин В.Т. Использование тополя в озеленении промышленных городов Сибири: краткий анализ проблемы // Сибирский экологический журнал. 2005. № 5. С. 563–572. [Bakulin V.T. The use of poplar in the greening of industrial cities in Siberia: a brief analysis of the problem. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal*. 2005. № 5. Pp. 563–572.]

Бакулин В.Т. Тополь лавролиственный. Новосибирск, 2004. [Bakulin V.T. Topol' lavrolistnyi [Populus laurifolia]. Novosibirsk, 2004.]

Бакулин В.Т. Тополь черный в Западной Сибири. Новосибирск, 2007. [Bakulin V.T. Topol' chernyi v Zapadnoi Sibiri [Poplar black in Western Siberia]. Novosibirsk, 2007.]

Климов А.В., Прошкин Б.В. Морфологическая идентификация естественных гибридов *Populus nigra* × *P. laurifolia* в пойме реки // Сибирский лесной журнал.

2016. № 5. С. 55–63. [Klimov A.V., Proshkin B.V. Morphological identification of natural hybrids *Populus nigra* × *P. laurifolia* in the floodplain of the river. *Sibirskii lesnoi zhurnal*. 2016. № 5. Pp. 55–63.]

Комаров В.Л. Род Тополь // Флора СССР. М.–Л., 1936. Т. 5. С. 215–242. [Komarov V.L. Genus Poplar. *Flora SSSR*. Moscow – Leningrad, 1936. T. 5. Pp. 215–242.]

Лиховид Н.И. Интродукция деревьев и кустарников в Хакасии. Красноярск, 1984. С. 19–20. [Likhovid N.I. *Introduktsiya derev'ev i kustarnikov v Khakassii* [Introduction of trees and shrubs in Khakassia]. Krasnoyarsk, 1984. Pp. 19–20.]

Адвентивная флора Москвы и Московской области / Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербачев А.В. М., 2012. [Adventivnaya flora Moskvy i Moskovskoi oblasti [Adventive flora of Moscow and Moscow region] / Maiorov S.R., Bochkin V.D., Nasimovich Yu.A., Shcherbakov A.V. Moscow, 2012.]

Поляков В.Я. Тополи и тополевые леса Ангаро-Енисейского бассейна: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М, 1950. [Polyakov V.Ya. *Topoli i topolevye lesa Angaro-Eniseiskogo basseina* [Poplars and poplar forests of the Angara-Yenisei basin]. PhD Thesis. Moscow, 1950.]

Скворцов А.К. О сибирском бальзамическом тополе // Бюллетень Главного ботанического сада. 2007. № 193. С. 41–45. [Skvortsov A.K. About the Siberian Balsamic Poplar. *Byulleten' Glavnogo botanicheskogo sada*. 2007. Vol. 193. Pp. 41–45.]

Скворцов А.К. Систематический конспект рода *Populus* в восточной Европе, Северной и Средней Азии // Бюллетень Главного ботанического сада. 2010. Вып. 196. С. 62–73. [Skvortsov A.K. A systematic outline of the genus *Populus* in Eastern Europe, North and Central Asia. *Byulleten' Glavnogo botanicheskogo sada*. 2010. Vol. 196. Pp. 62–73.]

Скворцов А.К., Белянина Н.Б. О бальзамических тополях (*Populus* section *Tacamahaca*, *Salicaceae*) на востоке азиатской России // Ботанический журнал. 2006. Т. 91. № 1. С. 1244–1252. [Skvortsov A.K., Belyanina N.B. About balsamic poplars (*Populus* section *Tacamahaca*, *Salicaceae*) in the east of Asian Russia. *Botanicheskii zhurnal*. 2006. Vol. 91. № 1. Pp. 1244–1252.]

Соколов С.Я., Шипчинский Н.В., Ярмоленко А.В. *Populus* L. – Тополь // Деревья и кустарники СССР. М.–Л., 1951. Т. 2. С. 174–217. [Sokolov S.Ya., Shipchinskii N.V., Yarmolenko A.V. *Populus* L. – Poplar. *Derev'ya i kustarniki SSSR*. Moscow – Leningrad, 1951. T. 2. Pp. 174–217.]

Natural hybridization between cultivated poplars and their wild relatives: evidence and consequences for native poplar populations Ann. Broeck V., Villar M., Bockstaele E., Slycken J. *For. Sci.* 2005. Vol. 62. Pp. 601–613.

Eckenwalder J.E. Natural intersectional hybridization between North American species of *Populus* (*Salicaceae*) in sections Aigeiros and *Tacamahaca*. II. Taxonomy. *Can. J. Bot.* 1984a. Vol. 62. Pp. 325–335.

Eckenwalder J.E. Natural intersectional hybridization between North American species of *Populus* (*Salicaceae*) in sections Aigeiros and *Tacamahaca*. III. Paleobotany and evolution. *Can. J. Bot.* 1984b. Vol. 62. Pp. 336–342.

Isebrands J.G., Richardson J. Poplars and willows: trees for society and the environment. Published jointly by CAB International and FAO Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO) *Viale delle Terme di Caracalla, 00153 Rome, Italy*. J.G. Isebrands, J. Richardson (eds). Rome, 2014. Pp. 30–39.

Complex patterns of hybridization between exotic and native North American poplar species. Meirmans P.G., Lamothe M., Gros-Louis M.C. et al. *Am. J. Bot.* 2010. Vol. 97. Pp. 1688–1697.

Fitness dynamics within a poplar hybrid zone: I. Prezygotic and postzygotic barriers impacting a native poplar hybrid stand. Roe A.D., MacQuarrie C.J., Gros-Louis M.C. et al. *Ecol Evol.* 2014. Vol. 4 (9). Pp. 1629–1647.

Repeated unidirectional introgression towards *Populus balsamifera* in contact zones of exotic and native poplars. Thompson S.L., Lamothe M., Meirmans P.G. et al. *Mol. Ecol.* 2010. Vol. 19. Pp. 132–145.

Статья поступила в редакцию 20.05.2016.

The article was received on 20.05.2016.

**Костина Марина Викторовна** – доктор биологических наук, доцент; профессор кафедры ботаники Института биологии и химии, Московский государственный педагогический университет

**Kostina Marina V.** – Doctor of Biological Sciences; Professor of Department of Botany of the Institute of Biology and Chemistry, Moscow State University of Education

E-mail: dekanat.vas@mail.ru

**Чиндяева Людмила Николаевна** – кандидат биологических наук; старший научный сотрудник, Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения РАН, г. Новосибирск

**Chindyaeva Ludmila N.** – PhD in Biology; Senior Researcher, Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk

E-mail: lnikh@yandex.ru

**Васильева Наталия Владимировна** – магистрант направления «Социобиология» Института биологии и химии, Московский государственный педагогический университет

**Vasilieva Natalia V.** – graduate student of the direction «Sociobiology» of Institute of Biology and Chemistry, Moscow State University of Education

E-mail: mkostina@list.ru

**А.А. Сакович**

Институт экспериментальной ботаники им. В.Ф. Купревича  
Национальной академии наук Беларуси,  
220072, г. Минск, Республика Беларусь;  
Гродненский государственный университет им. Я. Купалы,  
220023, г. Гродно, Республика Беларусь

## Изменчивость ценотических параметров бриофитов фортификационных сооружений Первой и Второй мировых войн в Беларуси<sup>1</sup>

На территории Беларуси широко распространены бетонные фортификации времен Первой и Второй мировых войн. Данные сооружения являются важным объектом для ботанических исследований, т.к. имеют скалистую основу с карбонатным составом (что является редким явлением для равнинной страны), являются разновозрастными (70 и 100 лет), с разной степенью деструкции, расположенными в различном фитоценотическом окружении объектами.

Целью нашей работы является сравнительная характеристика ценотических параметров бриофитов фортификационных сооружений Первой и Второй мировых войн на территории Республики Беларусь для выявления видоспецифичного поведения бриофитов при освоении искусственных скалистых субстратов в условиях Русской равнины.

Бриофлористические исследования проводили на более чем 140 фортификациях, составляющих 9 укрепрайонов, в период с 2008 по 2015 гг. методом конкретных или локальных флор. Использовали детальный и детально-маршрутный подходы, метод тотального учета мохообразных. Таксономическое определение гербарного материала мохообразных проводили согласно

<sup>1</sup> Выражаю благодарность заведующему кафедрой ботаники Гродненского государственного университета им. Я. Купалы, кандидату биологических наук О.В. Созинову за обсуждение, помощь в обработке и ценные рекомендации по работе, а также своему научному руководителю – главному научному сотруднику Института экспериментальной ботаники Национальной академии наук Беларуси, доктору биологических наук Г.Ф. Рыковскому за бесценный научный и личный опыт в изучении такой сложной формы растительного мира, как мохообразные.

общепринятому сравнительно-морфологическому и анатомическому методам с применением микроскопии. Оценку обилия мхов на фортификациях проводили с использованием шкалы Ж. Браун-Бланке. Частоту встречаемости видов определяли для каждого укрепрайона, а затем для каждой фортификационной группы (комплекс сооружений Первой и Второй мировых войн). Встречаемость таксонов классифицировали по классам константности: I (1–20%), II (21–40%), III (41–60%), IV (61–80%), V (81–100%).

Изучены ценотические параметры 144 мохообразных. Исследована изменчивость константности и обилия видов мохообразных как маркеров стадий сукцессий на разновозрастных сооружениях. Разработана авторская классификация бриофитов по изменчивости их встречаемости (стабильные, убывающие, возрастающие, из них выделены подгруппы реактивные и проактивные) и обилия (положительно динамичные, отрицательно динамичные, устойчивые), на основе которой выявлены раннесукцессионные и позднесукцессионные виды. Анализ относительного положения ценопопуляций мхов к их аут- и синэкологическим оптимумам показал, что большинство таксонов изменяют встречаемость и обилие синхронно. Выявленные закономерности позволяют проводить природоохранные мероприятия более целенаправленно и результативно.

**Ключевые слова:** бриофлора Беларуси, мохообразные, встречаемость мхов, демуляция мхов, мохообразные на скальном субстрате, мохообразные как маркер стадий сукцессий, освоение мохообразными искусственных скалистых субстратов в условиях Русской равнины.

**A.A. Sakovich**

V.F. Kuprevich Institute of Experimental Botany,  
of the National Academy Sciences of Belarus,  
Minsk, 220072, Republic of Belarus

Yanka Kupala State University of Grodno,  
Grodno, 220023, Republic of Belarus

## The variability of coenotic parameters of bryophytes on the fortification of Belarus in the time gradient<sup>1</sup>

Concrete fortifications of the times of the First and Second World Wars are widespread on the territory of Belarus. These structures are an important object for botanical research, because they have a rocky base with carbonate composition (which is a rare phenomenon for a lowland country), are of different age (70 and 100 years old), with different degrees of destruction, located in different phytocenotic environments.

The purpose of our work is a comparative description of the cenotic parameters of the bryophytes of the fortification structures of the First and Second World Wars on the territory of the Republic of Belarus to identify the species-specific behavior of bryophytes during the development of artificial rocky substrates in the Russian Plain. Bryofloristic studies were carried out on more than 140 fortifications, constituting 9 fortified areas, in the period from 2008 to 2015 by the method of specific or local floras. Detailed and detailed route-based approaches, a method of total counting of bryophytes were used. The taxonomic determination of the herbarium material of bryophytes was carried out according to the generally accepted comparative morphological and anatomical methods using microscopy. Assessment of the abundance of mosses on fortifications was carried out using the scale of J. Brown-Blanke. The frequency of occurrence of species was determined for each fortified area, and then for each fortification group (the complex of structures of the First and Second World Wars). The occurrence

<sup>1</sup> I express my gratitude to the Chair of the Department of Botany of Grodno State University named after Ya. Kupala, O.V. Sozinov, PhD in Biology for the assistance and valuable recommendations on the work, and to my scientific advisor – Chief scientific officer of the Institute of Experimental Botany of the National Academy of Science of Belarus G.F. Rykovsky, Doctor of Biology, for the invaluable scientific and personal experience in studying such a complex form of the plant world as bryophytes.

of taxa was classified by the constancy class: I (1–20%), II (21–40%), III (41–60%), IV (61–80%), V (81–100%).

The cenotic parameters of 144 bryophytes have been studied. The variability of the constancy and abundance of bryophyte species as markers of the succession stages on different-age structures has been studied. The authors' classification of bryophytes based on the variability of their occurrence (stable, decreasing, increasing, of which the reactive and proactive subgroups were singled out) and abundance (positively dynamic, negatively dynamic, stable) were developed on the basis of which early succession and late succession species were identified. Analysis of the relative position of the cenopopulations of mosses to their out- and synecological optimums showed that most taxa change the occurrence and abundance synchronously. The revealed regularities will allow to carry out nature protection measures more purposefully and effectively.

**Key words:** bryoflora of Belarus, bryophytes, occurrence of mosses, moss de-mutation, bryophytes on a rocky substrate, bryophytes as a marker of the stages of succession, development of moss-like artificial rocky substrata in the conditions of the Russian Plain.

## Введение

Беларусь унаследовала от войн XX в. на своей территории значительное фортификационное наследие, которое настолько велико, что позволяет ей называться «Крепость Беларусь» [Лютюк и др., 2012]. Фортификации не могли не привлечь внимание ученых-ботаников, т.к. данные сооружения успешно осваивают пионеры растительного мира, *r*-стратеги – мохообразные и лишайники. Широко распространенные на территории Беларуси в ее западной половине, комплексы железобетонных фортификаций оборонительного характера времен Первой и Второй мировых войн, имея карбонатный состав, о чем свидетельствует наличие внушительных сталактитов и сталагмитов, являются аналогами карбонатных горных пород на территории равнинной страны, к которым относится и Беларусь. Среди них имеется ряд крупных сооружений (крепости и линии), которые достаточно хорошо сохранились до настоящего времени. Особенно впечатляющи фортификации времен Первой мировой войны, сооруженные отечественными специалистами. В промежутке между Первой и Второй мировыми войнами, помимо советских строителей, также некоторые работы вели и поляки: чаще всего они достраивали уже имеющиеся немецкие долговременные огневые точки – доты [Данилов, 1997; Пивоварчик, 2006; Тадра, 2010; Шорех, Борисов, 2011].

Для освоения мохообразными фортификационных сооружений важную роль играет фактор времени и характер экотопов. Со временем поверхность старых бетонных сооружений становится более влагоемкой, и к тому же они нередко оказываются в окружении древесной и кустарниковой растительности. Это создает затенение и, как следствие, формирование более благоприятного для поселения мохообразных микроклимата, что способствует увеличению разнообразия эконош [Sakovich, 2012; Sharma, 2014]. Данные фортификации различной конструкции времен Первой и Второй мировых войн представляют уникальные рефугиумы, освоенные различными видами мохообразных. В их числе наряду с обычными аборигенными бриофитами имеются также редкие и исчезающие виды, а также виды, предпочитающие субстраты, характерные для карбонатных скально-каменистых горных пород, практически отсутствующих в Беларуси (кроме выходов доломита в русле реки Западная Двина). Данные фортификации отнесены к редким биотопам Беларуси и официально имеют данный статус согласно Техническому кодексу установившейся практики [Сакович, Созинов, 2012; Правила...].

Цель работы – дать сравнительную характеристику ценологических параметров бриофитов фортификационных сооружений Первой и Второй мировых войн на территории Республики Беларусь.

## Материалы и методы

Материалом для работы послужила гербарная коллекция мохообразных, собранная нами на фортификациях в количестве более 5000 образцов. Коллекция хранится в Гербарии Института экспериментальной ботаники им. В.Ф. Купревича Национальной академии наук Беларуси (MSK-B), и в Гербарии Гродненского государственного университета им. Я. Купалы (GRSU). Часть дублетов передана в Гербарий Ботанического института им. В.Л. Комарова Российской академии наук (LE).

Бриофлористические исследования проводили на более чем 140 фортификациях, составляющих 9 укрепрайонов Гродненская, Брестская (включающая форты без мемориального комплекса) крепости, Гродненский, Брестский, Полоцкий и Мозырский укрепрайоны, Нарочанский и Пинский укрепрайоны) в период с 2008 по 2015 гг. методом конкретных или локальных флор [Федорук, 1976; Жукова, 2000; Методы..., 2001; Лемеза, Джус, 2008; Sakovich, 2012]. Использовали детальный и детально-маршрутный подходы, метод тотального учета мохообразных для более тщательного сбора образцов в пределах фортификаций [Жукова, 2000; Методы..., 2001; Лемеза, Джус, 2008; Sakovich, 2012]. Таксономическое определение гербарного материала мохообразных

проводили согласно общепринятому сравнительно-морфологическому, и анатомическому методам с применением микроскопии [Жукова, 2000; Методы..., 2001; Лемеза, Джус, 2008; Sakovich, 2012]. Таксономический анализ мохообразных осуществляли по справочнику «Флора Беларуси. Мохообразные» [Рыковский, Масловский, 2004, 2009], также по ряду источников [Игнатов, Игнатова, 2004; Игнатов и др., 2006]. Название видов мхов и их таксономическое положение приводятся по списку М.С. Игнатова с соавторами [Игнатов и др., 2006], печеночников – по работе А.Д. Потемкина и Е.В. Сафронова [Потемкин, Сафронов, 2009]. Оценку обилия мхов на фортификациях проводили с использованием шкалы Ж. Браун-Бланке (баллы) [Жукова, 2000; Лемеза, Джус, 2008]. Частоту встречаемости видов определяли для каждого укрепрайона, а затем для каждой фортификационной группы (комплекс сооружений Первой мировой войны и Второй мировой войны). Коэффициент встречаемости рассчитывали по формуле:

$$R = \frac{a}{b} \cdot 100\%,$$

где  $R$  – коэффициент встречаемости;  $a$  – число сооружений, где данный вид встречается;  $b$  – число всех исследуемых сооружений [Глуздаков, 1959].

Чтобы получить коэффициент встречаемости по каждой фортификационной группе, вычисляли среднюю арифметическую коэффициента встречаемости видов во всех исследованных укрепрайонах в данной группе. Встречаемость таксонов классифицировали по классам константности (К): I (1–20%), II (21–40%), III (41–60%), IV (61–80%), V (81–100%) [Ипатов и др., 1966]. Доминирующие виды определяли на основе данных по обилию. Для этого рассчитывали сначала среднее обилие для укрепрайонов, а затем для каждой фортификационной группы (Первой и Второй мировых войн). При выделении доминантов по группам районов руководствовались значениями от 2,5 баллов обилия и выше. Разницу между параметрами константности и обилия обозначали греческой буквой  $\Delta$  (дельта), т.е.  $\Delta K$  (различия между константностями),  $\Delta O$  (различия между обилиями). При выделении групп видов изменяющих свое обилие использовали разницу между значениями обилия ( $O$ ) не менее  $\Delta O \geq 0,5$ .

Учитывая различия в возрасте сооружений, экологических факторов и в видовом составе бриофлоры фортификаций, нами проведен анализ таксонов всех укрепрайонов по основным ценотическим параметрам – встречаемости и обилию, для выявления особенностей видоспецифичного поведения бриофитов при освоении искусственных скалистых субстратов в условиях Русской равнины [Луе, 1967; Sakovich, 2012; Sharma, 2014].

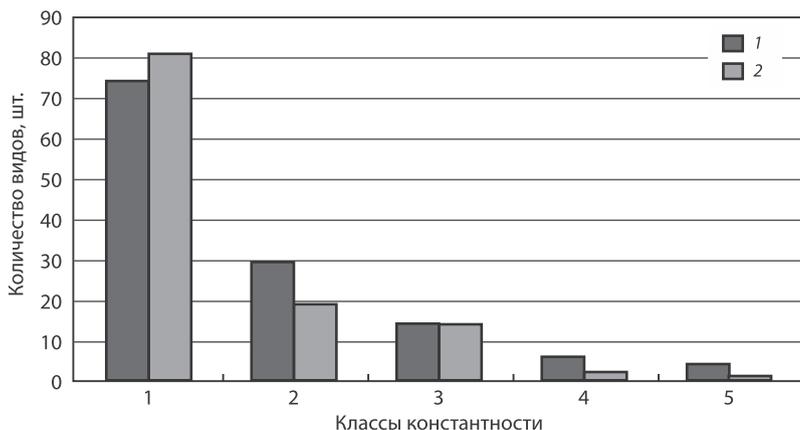
## Результаты и обсуждение

В результате проведенных исследований в бриофлоре фортификационных сооружений Беларуси всего выявлено 144 вида и 8 разновидностей мохообразных, из них 133 вида представители класса Bryopsida, 8 видов – класса Jungermanniopsida, 3 вида – класса Marchantiopsida, что составляет 14 порядков, 37 семейств, 73 рода. Видовой состав исследуемых сооружений достаточно богат, т.к. составляет 36% от всей бриофлоры Беларуси (без учета сфагновых мхов). Всего на сооружениях Первой мировой войны выявлено 129 видов, Второй мировой войны – 114 видов, общими являются 100 видов. При сравнении исследуемых укрепрайонов на градиенте экологических факторов (степень деструкции, уровень увлажнения, степень затененности) выявлено следующее: во-первых, более увлажненными и менее освещенными являются сооружения Первой мировой войны; во-вторых, разница между данными параметрами по укрепрайонам более старых сооружений менее выражена, чем между сооружениями Второй мировой войны. В первую очередь такая разница связана с облесенностью многих «высоковозрастных» сооружений, построенных в начале XX в. Незначительные различия сооружений Первой мировой войны связаны с более выровненными условиями, сформировавшимися вследствие выветривания и сукцессионных процессов за больший промежуток времени, чем сооружения Второй мировой войны ( $\Delta t = 30$  лет). Уровень деструкции многих укрепрайонов связан, прежде всего, с военно-стратегическим использованием этих сооружений во время боевых действий, а во-вторых, с расположением укрепрайонов вблизи населенных пунктов. В целом более разрушенными являются сооружения Первой мировой войны.

### Изменчивость мохообразных по встречаемости

Анализ встречаемости видов мохообразных выявил общую прямую зависимость между классом константности и количеством видов каждого класса, т.е. количество видов постепенно уменьшается с увеличением его ранга константности (рис. 1). Однако есть некоторые тенденции к увеличению или уменьшению таксономического объема относительно исследуемых групп фортификаций (Первой и Второй мировых войн). Так, в высоких классах константности (IV и V классы) таксономический объем выше в группе фортификаций Первой мировой войны (рис. 1). Соответственно, количество видов, имеющих высокую встречаемость (60–100%), на сооружениях Первой мировой войны выше, чем на сооружениях Второй мировой войны. На наш взгляд, это связано с тем, что

у таксонов более «высоковозрастных» сооружений времени для освоения подходящих биотопов больше. Обратная ситуация выявлена с таксонами, имеющими низкую (до 20%) встречаемость: количество видов I класса константности выше на фортификациях Второй мировой войны (рис. 1). Скорее всего, это связано с достаточно высоким количеством пионерных видов (15 видов) на сооружениях Второй мировой войны, которые не переходят в более поздние стадии сукцессии.



**Рис. 1.** Таксономический объем бриофитов по классам константности на фортификациях Первой (1) и Второй (2) мировых войн

Нами систематизированы таксоны по динамике их встречаемости на следующие группы.

Группа 1. Стабильные виды – виды, не меняющие свой класс константности на изученном промежутке времени.

Группа 2. Убывающие виды – виды, у которых встречаемость снижается с увеличением продолжительности существования сооружений.

Группа 2а. Реактивные виды – таксоны, которые не заселяют более старые сооружения из-за низкой конкурентной способности в связи с процессом активного формирования на более старых фортификациях кустарниковых и древесных фитоценозов.

Группа 3. Возрастающие виды – виды, встречаемость которых повышается с увеличением «возраста» сооружений.

Группа 3а. Проактивные виды – виды, которые заселяют фортификации при формировании сомкнутого живого напочвенного покрова, как правило, деревьями и/или кустарниками, т.е. на ранних стадиях сукцессии они отсутствуют.

Таким образом, группу убывающих и реактивных видов мы относим к раннесукцессионным, а группу возрастающих и проактивных – к позднесукцессионным.

Значительную долю видов составляют «стабильные», имеющие постоянный класс константности – 46% (67 видов). Из числа стабильных видов высокий класс константности имеют *Orthotrichum anomalum* и *Hypnum cupressiforme* (IV класс), *Grimmia pulvinata*, *Ceratodon purpureus*, *Hygroamblystegium varium*, *Brachythecium albicans*, *B. mildeanum* (III класс). Значительное число видов (49) характеризуются I классом константности. Это мобильные бриофиты, которые играют главную роль в освоении новых биотопов.

Доля убывающих видов невелика – 4% (6 видов): *Amblystegium serpens*, *Brachythecium velutinum*, *Plagiomnium affine*, *Orthotrichum pumilum*, *Pyralisia polyantha*, *Sciuro-hypnum oedipodium*. При этом динамика выпадения этих видов за изученный отрезок времени приблизительно одинакова ( $\Delta K = 1$ ). Но следует учитывать, что наивысший класс константности имеет *Amblystegium serpens* (V), а наименьший – *Sciuro-hypnum oedipodium* (II), т.е. скорость времени их смены различна. Видов, которые отмечены только на ранних стадиях сукцессий (реактивные), – 10% (15 видов), из них наибольший класс константности у *Orthotrichum gymnostomum* (III) и *Eurhynchium angustirete* (II).

Видов, увеличивающих встречаемость с течением времени, значительно больше – 21% (30 видов), из них отмечены виды с  $\Delta K = 3$  (*Thuidium assimile*, *Amblystegium juratzkanum*) и  $\Delta K = 2$  (*Schistidium apocarpum*, *Syntrichia ruralis*, *Bryoerythrophyllum recurvirostrum*, *Sciuro-hypnum populeum*, *Homalothecium lutescens*, *Didymodon fallax*). Видов, встречающихся на более поздних стадиях сукцессий (проактивные), 18% (26 видов). Все они имеют невысокий уровень встречаемости ( $K = 1$ ).

Рассматривая степень изменчивости константности как маркер стадий сукцессий для бриокомплексов на бетонных сооружениях оборонительного характера, мы предполагаем, что убывающие виды являются индикаторами более «молодых» сооружений и, соответственно, ранних стадий формирования растительности, а виды, повышающие встречаемость, – индикаторы более старых сооружений и, соответственно, – поздних стадий сукцессий.

Отмечено, что фактор времени не является единственно определяющим характер формирования бриокомплексов на искусственном субстрате, а значительное влияние на скорость смены одних бриокомплексов другими оказывают локальные экологические факторы (характер растительности, степень деструкции, уровень влажности, степень освещенности, хозяйственное использование биотопов и т.д.).

## Изменчивость таксонов по обилию

В результате анализа спектра видов по обилию на сооружениях Первой мировой войны из общего числа видов, к доминирующим мы отнесли 16 (12,5%) видов из 13 родов, 10 семейств. На сооружениях Второй мировой войны видов столько же (13,5%) из 13 родов и 9 семейств. За промежуток времени между Первой и Второй мировыми войнами ( $\Delta t = 30$  лет) радикальных изменений в составе доминантов не произошло. В основные доминирующие вошли 12 видов: *Schistidium apocarpum*, *Hypnum cupressiforme*, *Bryoerythrophyllum recurvirostre*, *Syntrichia ruralis*, *Abietinella abietina*, *Hygroamblystegium varium*, *Amblystegium serpens*, *Orthotrichum anomalum*, *Ceratodon purpureus*, *Grimmia pulvinata*, *Thuidium assimile*, *Brachythecium albicans*.

Выявлено, что в ряду доминирующих видов происходят изменения в сторону убывания или возрастания их обилия или явных изменений не происходит. В связи с этим таксоны нами проклассифицированы на следующие группы:

- 1) положительно динамичные, или «активные», – увеличивают обилие со временем;
- 2) отрицательно динамичные, или «угасающие», – уменьшают обилие со временем;
- 3) устойчивые – обилие вида устойчиво флуктуирует без явных тенденций.

Анализ материала показал, что увеличивают свое проективное покрытие на более старых бетонных сооружениях такие виды, как *Abietinella abietina*, *Hygroamblystegium varium*, *Thuidium assimile*, *Schistidium apocarpum*, *Bryoerythrophyllum recurvirostre*, *Hypnum cupressiforme*, *Ceratodon purpureus*. Данная группа видов представлена представителями с различными экологическими требованиями, среди них явным эпилитом является только *Schistidium apocarpum*, остальные виды обладают более широкой экологической амплитудой в выборе типа субстрата. В связи с происходящими сукцессиями растительности на неиспользуемых человеком фортификациях такие субстратнопластичные таксоны являются более конкурентоспособными, соответственно, более адаптивными к изменениям экологических режимов, происходящим на «высоковозрастных» сооружениях, отражающиеся, прежде всего, на свойствах субстрата. Эти бриофиты являются «активными» видами, которые и в дальнейшем, скорее всего, сохраняют тенденцию к возрастанию своей доли участия в растительном покрове в отношении исследуемых типов субстрата. Виды-доминанты, обилие которых уменьшается, это *Orthotrichum anomalum*, *Amblystegium serpens*, при сохранении статуса

доминирования. Значительного изменения степени участия в моховом покрове исследуемых сооружений таких видов, как *Grimmia pulvinata* и *Syntrichia ruralis*, не отмечено, данные виды являются устойчивыми.

Анализируя уменьшение обилия *Amblystegium serpens*, мы предположили, что это происходит вследствие его мелких размеров и форм роста «плоский ковер», в связи с чем происходит вытеснение данного вида мхами, которые отличаются более крупными размерами и повышенной способностью выносить возрастающее затенение биотопа. Вытеснение *Amblystegium serpens* происходит, например, *Brachythecium salebrosum* и другими видами рода *Brachythecium*, а также *Plagiomnium cuspidatum*, *P. affine*, *Hypnum cupressiforme* и др.

*Abietinella abietina*, *Thuidium assimile* – это виды, относящиеся преимущественно к эпигеидам, обладающим формой роста «сплетение», которые увеличивают свое участие на старых сооружениях вследствие значительной деструкции их поверхности, где происходят изменения в направлении формирования почвенного покрова и, соответственно, возрастание влагообеспеченности субстрата. По этой же причине увеличивается обилие и космополита – *Ceratodon purpureus*. Такой вид, как *Hypnum cupressiforme*, является морфологически полиморфным и высоко экологически пластичным мхом в отношении субстратов, что позволяет ему разрастаться и вытеснять конкурентов [Рыковский, Масловский, 2004; Рыковский, 2011].

*Orthotrichum anomalum* имеет подушковидную форму роста и является доминантом на бетонных сооружениях Второй мировой войны. Сокращение его обилия на более старых сооружениях происходит, прежде всего, в связи со значительным возрастанием общего затенения, т.к. данный вид является гелиофитом [Игнатов, Игнатова, 2003; Потемкин, Сафронов, 2009]. Вместе с тем его вытесняют виды более экологически пластичные, которые значительно разрастаются на вертикальных стенах в условиях увеличивающегося затенения. Это *Bryoerythrophyllum recurvirostrum*, *Schistidium apocarpum* и реже, возможно, *Leucodon sciuroides*, т.к. отмечено, что у него проявляется тенденция к увеличению встречаемости и обилия со временем.

Значительно увеличивают долю участия и, соответственно, становятся доминантами на сооружениях Первой мировой войны: *Brachythecium salebrosum*, *Plagiomnium cuspidatum*, *P. affine*, *Encalypta streptocarpa*.

*Plagiomnium cuspidatum* и *Brachythecium salebrosum* – виды экологически пластичные, имеющие форму роста «ковер» [Рыковский, 2011; Сакович, Рыковский, 2014]. Они способны осваивать различные субстраты и адаптированы к формирующимся лесным сообществам

на «высоковозрастных» сооружениях. В таких условиях возрастает и степень участия в лесных фитоценозах эпигеида – *Plagiomnium affine*.

Такой вид, как *Encalypta streptocarpa*, проявляет особую специфику в своих экологических требованиях. Он является исключительно кальцефилом, причем произрастает только в условиях повышенной влажности [Игнатов, Игнатова, 2003; Рыковский, Масловский, 2004], которые формируются в лесных сообществах, чем и объясняется наличие его в спектре доминирующих видов на более старых сооружениях.

Наряду с видами стабильными и «активными», имеются виды, которые с течением времени сокращают степень своего участия на фортификациях вплоть до выхода из категории доминантов. К таким видам относятся *Orthotrichum pumilum*, *Brachytheciastrum velutinum*, *Serpoleskea subtilis*, *Pylaisia polyantha*. Первые три вида теряют свои позиции, возможно, в связи с мелкими размерами, что предопределяет их низкую конкурентную способность, по всей вероятности, их вытесняют более крупные бриофиты. Причины сокращения обилия *Pylaisia polyantha* не совсем ясны, но, возможно, это также связано с небольшими размерами данного бриофита.

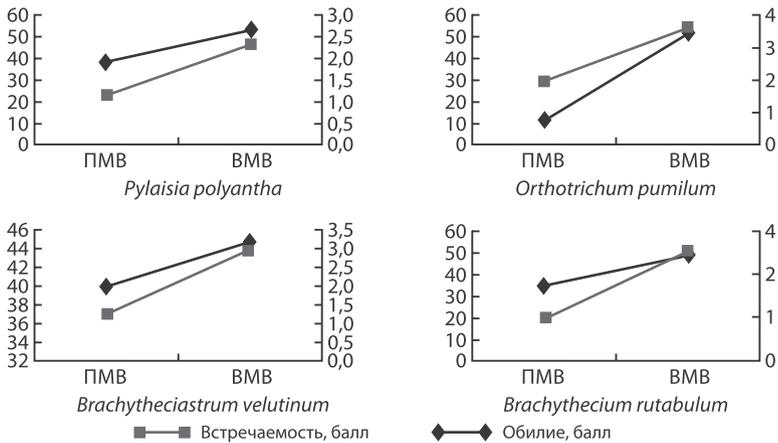
#### Обилие и встречаемость как индикаторы положения ценопопуляций мхов относительно их оптимумов

Для более полной характеристики особенностей поведения бриофитов в пределах их экологической амплитуды на временном градиенте нами проведен анализ относительного положения изученных ценопопуляций к их аут- и синэкологическим оптимумам [Ипатов, Кирикова, 1997]. Чтобы выяснить динамику изменения положения вида относительно исследуемых оптимумов во времени, нами выбраны таксоны согласно следующим критериям:

- 1) вид встречается на фортификациях Первой и Второй мировых войн;
- 2) изменения ценологических параметров значимые (группы убывающих и возрастающих видов относительно встречаемости или обилия);
- 3) встречаемость выше 20% в одной из групп районов сооружений Первой или Второй мировой войны.

Всего в анализе задействовано 48 видов бриофитов. У большинства исследованных таксонов – 65% (31 вид) – встречаемость и обилие изменяются синхронно. Группу мохообразных, уменьшающих свое обилие и встречаемость со временем, составляют 17% (8 видов) (*Pylaisia polyantha*, *Orthotrichum pumilum*, *Brachytheciastrum velutinum*, *Amblystegium serpens*, *Sciuro-hypnum oedipodium*, *Brachythecium rutabulum*, *B. mildeanum*, *Orthotrichum striatum*) (рис. 2). На фортификациях

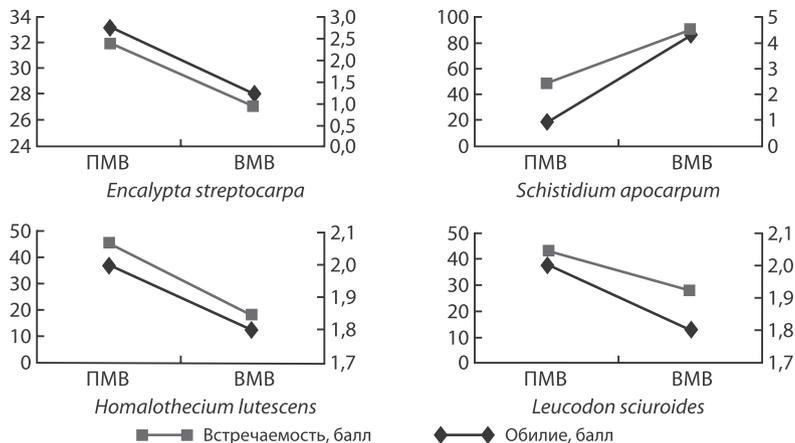
Первой мировой войны они представлены с невысоким ценотическим участием, поэтому данные виды нами отнесены к раннесукцессионным.



**Рис. 2.** Изменчивость ценотических показателей раннесукцессионных видов на фортификациях Первой (ПМВ) и Второй (ВМВ) мировых войн

При этом видов, которые увеличивают свое участие на старовозрастных сооружениях и, соответственно, являются поздне-сукцессионными, значительно больше – 23. Это *Encalypta streptocarpa*, *Schistidium apocarpum*, *Homalothecium lutescens*, *Tortella tortuosa*, *Abietinella abietina*, *Thuidium assimile*, *Leucodon sciuroides*, *Bryoerythrophyllum recurvirostrum*, *Plagiomnium cuspidatum* и др. (рис. 3).

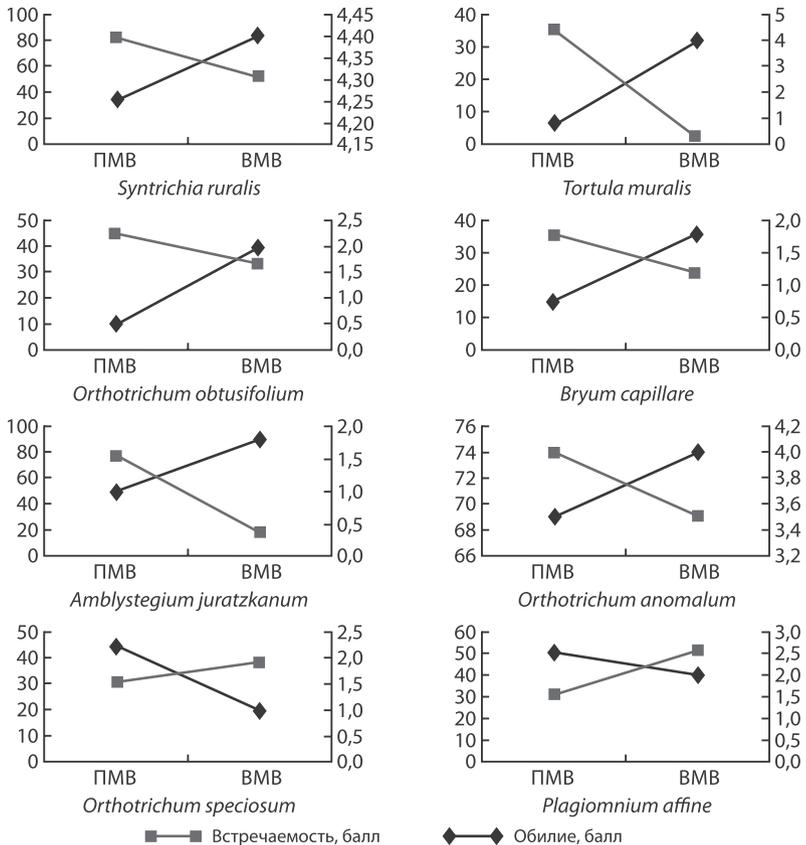
Третью группу видов составляют таксоны, которые имеют контрастные вектора изменчивости обилия и встречаемости. Нами проанализированы виды, у которых встречаемость на сооружениях Первой и Второй мировых войн изменяется на 10% и более и/или обилие на 1 балл. Таких видов выделено 8 (рис. 3). Из них выделены подгруппа таксонов, которые со временем отдаляются от синэкологического оптимума и становятся ближе к аутоэкологическому оптимуму, – 6 видов (*Syntrichia ruralis*, *Tortula muralis*, *Orthotrichum anomalum*, *O. obtusifolium*, *Bryum capillare*, *Amblystegium juratzkanum*), и противоположная подгруппа, приближающаяся со временем к синэкологическому оптимуму, – 2 вида (*Plagiomnium affine*, *Orthotrichum speciosum*). У большинства исследованных видов изменение син- и аутоэкологических оптимумов тандемное, что, видимо, связано, прежде всего, с экстремальными экологическими режимами на фортификациях.



**Рис. 3.** Изменчивость ценотических показателей позднесукцессионных видов на фортификациях Первой (ПМВ) и Второй (ВМВ) мировых войн

Несовпадение ауто- и синэкологических оптимумов (рис. 4) в изучаемых ценопопуляциях показывает отношение видов как к физико-химическим свойствам биотопа, так и к слагающимся на фортификациях эколого-ценотическим условиям. Как указывает В.С. Ипатов, на синэкологическую амплитуду вида существенно влияет фитоценотическая обстановка, в результате чего синэкологическая амплитуда становится заметно уже аутоэкологической [Ипатов, Кирикова, 1997]. Влияние межвидовой конкуренции на развитие бриофитов в более «молодых» сообществах (сооружения Второй мировой войны) невелико, что позволяет здесь обильно произрастать бриофитам с низкой ценотической конкурентноспособностью (раннесукцессионные s.l.) и повышать встречаемость позднесукцессионным (пациентные s.str.) видам. В то же время обильное произрастание последних лимитирует отсутствие достаточного количества подходящих экотопов на более молодых сооружениях, тогда как в более старых биотопах (сооружения Первой мировой войны) лимитирующим фактором для раннесукцессионных видов является непосредственно сложившаяся фитоценотическая обстановка (ценотический отбор). Но даже в этих условиях вероятность встретить данные виды в присутствии сильных конкурентов высока. Мощных эдификаторов и ценотически сильных таксонов, у которых аутоэкологическая амплитуда совпадает с синэкологической, среди бриофитов практически нет. Из изучаемой группы мохообразных к таким потенциально ценотически сильным

видам относятся поздне-сукцессионные виды, а также виды, которые за изученный промежуток времени ( $\Delta t = 30$  лет) являются стабильными или устойчивыми с высокими показателями встречаемости и обилия – возрастающие и проактивные, положительно динамичные, или «активные». Стабильными по классу постоянности и положительно динамичными по обилию являются *Hypnum cupressiforme*, *Hygroamblystegium varium*, а возрастающими по встречаемости и положительно динамичными по обилию – *Thuidium assimile*, *Abietinella abietina*, *Schistidium apocarpum*, *Bryoerythrophyllum recurvirostrum*. Возрастающей по встречаемости и устойчивой по обилию является *Syntrichia ruralis*, а стабильной и устойчивой – *Grimmia pulvinata*.



**Рис. 4.** Изменчивость ценотических показателей видов с контрастной динамикой встречаемости и обилия на фортификациях Первой (ПМВ) и Второй (ВМВ) мировых войн

## Заключение

Таким образом, на основе изучения ценологических параметров мохообразных фортификационных сооружений разработана авторская классификация бриофитов по изменчивости их встречаемости (стабильные, убывающие, возрастающие, из них выделены подгруппы реактивные и проактивные) и обилия (положительно динамичные, отрицательно динамичные, устойчивые), на основе которой выявлены раннесукцессионные и позднесукцессионные виды. При этом по встречаемости (15%) и по обилию (35%) доли раннесукцессионных видов значительно отличаются, тогда как позднесукцессионных приблизительно одинаковы – 39% и 41% соответственно. Анализ относительного положения ценопопуляций мхов к их ауто- и син-экологическим оптимумам показал, что большинство таксонов (65%) изменяют встречаемость и обилие синхронно. Оценка изменчивости обилия и встречаемости бриофитов помогает корректно оценивать сукцессионный статус видов и прогнозировать дальнейшие изменения бриокомплексов, происходящие при сукцессионных сменах растительности на фортификационных сооружениях различной датировки. Также выявленные закономерности позволяют проводить природоохранные мероприятия более целенаправленно и результативно.

## Библиографический список / References

Глуздаков С.О. Методика полевого изучения лишайников: Учебное пособие / Под ред А.Г. Воронова. М., 1959. [Gluzdakov S.O. Metodika polevogo izucheniya lishainikov [Methodology of field study of lichens:]: Manual. A.G. Voronov (ed.). Moscow, 1959.]

Данилов И. Советские укрепленные районы – прошлое и настоящее // Фортеца. 1997. № 1. С. 61–63. [Danilov I. Soviet fortified areas – past and present. *Fortetsa*. 1997. № 1. Pp. 61–63.]

Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Бекмансудов М.В. Полевой экологический практикум: Учебное пособие. Ч. 1. / Под ред. Л.А. Жуковой. Йошкар-Ола, 2000. [Zaugol'nova L.B., Zhukova L.A., Bekmansudov M.V. Polevoi ekologicheskii praktikum [Field Environmental Workshop]: Manual. P. 1. L.A. Zhukova (ed.). Yoshkar-Ola, 2000.]

Игнатов М.С., Афонина О.М., Игнатова Е.А. Список мхов Восточной Европы и Северной Азии. Т. 1. М., 2006. [Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. Spisok mkhov Vostochnoi Evropy i Severnoi Azii [List of mosses of Eastern Europe and Northern Asia]. Vol. 1. Moscow, 2006.]

Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов Средней России. В 2 т. Т. 1. Sphagnaceae – Hedwigiaceae. М., 2003. [Ignatov M.S., Ignatova E.A. Flora mkhov Srednei Rossii [Flora of the mosses of Central Russia]. In 2 vol. Vol. 1. Sphagnaceae – Hedwigiaceae. Moscow, 2003.]

Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов Средней России. В 2 т. Т. 2. Fontinalaceae – Amblystegiaceae. М., 2004. [Ignatov M.S., Ignatova E.A. Flora mkhov Srednei Rossii [Flora of the mosses of Central Russia]. In 2 vol. Vol. 2. Fontinalaceae – Amblystegiaceae. Moscow, 2004.]

Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Фитоценология: Учебник. СПб., 1997. [Ipatov V. S., Kirikova L.A. Fitotsenologiya [Phytocenology]: Textbook. St. Petersburg, 1997.]

Ипатов В.С., Кирикова Л.А., Линдеман Т.Н. Об оценке степени участия видов в структуре растительного покрова // Ботанический журнал. 1966. Т. 51. № 8. С. 1121–1126. [Ipatov V.S., Kirikova L.A., Lindeman T.N. On the assessment of the degree of species participation in the structure of vegetation cover. *Botanicheskii Zhurnal*. 1966. Vol. 51. № 8. Pp. 1121–1126.]

Лемеза Н.А., Джус М.А. Геоботаника: Учебное пособие. Минск, 2008. [Lemeza N.A., Dzhus M.A. Geobotanika [Geobotany]: Manual. Minsk, 2008.]

Лютик Д., Пивоварчик С., Семенчук А. Сто лет одиночества. Неизвестная крепость Российской империи. Минск, 2012. [Lyutik D., Pivovarchik S., Semenchuk A. Sto let odinochestva. Neizvestnaya krepost' Rossiiskoi imperii [Hundred years of solitude. Unknown fortress of the Russian Empire]. Minsk, 2012.]

Методы полевых и лабораторных исследований растений и растительного покрова: Сб. ст. / Отв. ред. Е.Ф. Марковская. Петрозаводск, 2001. [Metody polevykh i laboratornykh issledovaniy rastenii i rastitel'nogo pokrova [Methods of field and laboratory studies of plants and vegetation cover]: Collected papers. E.F. Markovskaya (ed.). Petrozavodsk, 2001.]

Пивоварчик С.А. Белорусские земли в системе фортификационных строений Российской империи и СССР (1772–1941 гг.). Гродно, 2006. [Pivovarchik S.A. Belorusskie zemli v sisteme fortifikacionnyh stroenij Rossijskoj imperii i SSSR (1772–1941 gg.) [Belarusian lands in the system of fortifications of the Russian Empire and the USSR (1772–1941)]. Grodno, 2006.]

Потемкин А.Д., Софронова Е.В. Печеночники и антоцеротовые России. Т. 1. СПб.–Якутск, 2009. [Potemkin A.D., Sofronova E.V. Pechenochniki i antocerotovye Rossii [Marchantiophyta and Hornworts of Russia]. Vol. 1. St. Petersburg–Yakutsk, 2009.]

Правила выделения и охраны типичных и редких биотопов, типичных и редких природных ландшафтов. Технический кодекс установившейся практики: Охрана окружающей среды и природопользование. Растительный мир. Территории. ТКП 17.12-06-2014 (02120). Минск, 2014. [Pravila vydeleniya i okhrany tipichnykh i redkikh biotopov, tipichnykh i redkikh prirodnykh landshaftov [Rules for the identification and protection of typical and rare biotopes, typical and rare natural landscapes]. Technical Code of Established Practice: Environmental protection and nature management. Flora. Territories. ТКП 17.12-06–2014 (02120). Minsk, 2014.]

Рыковский Г.Ф. Происхождение и эволюция мохообразных. Минск, 2011. [Rykovskii G.F. Proiskhozhdenie i evolyutsiya mokhoobraznykh [Origin and evolution of bryophytes]. Minsk, 2011.]

Рыковский Г.Ф., Масловский О.М. Флора Беларуси. Мохообразные. В 2 т. Т. 1. Andreopsida – Bryopsida. Минск, 2004. [Rykovskij G.F., Maslovskij O.M. Flora Belarusi. Moohoobraznye [Flora of Belarus. Bryophytes]. In 2 vol. Vol. 1. Andreopsida – Bryopsida. Minsk, 2004.]

Рыковский Г.Ф., Масловский О.М. Флора Беларуси. Мохообразные. В 2 т. Т. 2. Hepaticopsida – Sphagnopsida. Минск, 2004. [Rykovskij G.F., Maslovskij O.M. Flora Belarusi. Moohoobraznye [Flora of Belarus. Bryophytes]. In 2 vol. Vol. 2. Hepaticopsida – Sphagnopsida. Minsk, 2004.]

Сакович А.А., Рыковский Г.Ф. Биоэкологическая база данных мохообразных Беларуси // Актуальные проблемы экологии: Материалы X научно-практической конференции (Гродно, 1–3 окт. 2014 г.) / Гл. ред. В.Н. Бурдь. В 2 ч. Ч. 1. Гродно, 2014. С. 39–40. [Sakovich A.A., Rykovskii G.F. Bioecological database of Bryophytes of Belarus. *Aktual'nye problemy ekologii: Materialy X nauchno-prakticheskoi konferentsii (Grodno, 1–3 okt. 2014 g.)*. V.N. Burd' (ed.). In 2 vol. Vol. 1. Grodno, 2014. Pp. 39–40.]

Сакович А.А., Созинов О.В. Редкие биотопы Беларуси // Редкие биотопы Беларуси / А.В. Пугачевский, И.Н. Вершицкая, М.В. Ермохин и др. Минск, 2013. С. 219–223. [Sakovich A.A., Sozinov O.V. Rare biotopes of Belarus. *Redkie biotopy Belarusi*. A.V. Pugachevskij, I.N. Vershickaja, M.V. Ermohin et al. Minsk, 2013. Pp. 219–223.]

Тадра В. Немецкая фортификация ВМВ. Общая информация // Крепость Беларусь. Фортификация и военная история. URL: [http://fortressby.com/index.php?option=com\\_deepockets&task=catShow&id=59&Itemid=5](http://fortressby.com/index.php?option=com_deepockets&task=catShow&id=59&Itemid=5) (дата обращения: 22.03.2015). [Tadra V. German fortification of the WWII. General information. URL: [http://fortressby.com/index.php?option=com\\_deepockets&task=catShow&id=59&Itemid=5](http://fortressby.com/index.php?option=com_deepockets&task=catShow&id=59&Itemid=5)]

Федорук А.Т. Ботаническая география: полевая практика: Учебное пособие. Минск, 1976. [Fedoruk A.T. *Botanicheskaya geografija: polevaya praktika [Botanical geography: field practice]: Manual*. Minsk, 1976.]

Шорох В.С., Борисов В.В. 62-й УР и фортификационная система Бреста. Брест, 2011. [Shorokh V.S., Borisov V.V. 62-i UR i fortifikatsionnaya sistema Bresta. [62nd fortified area and fortification system of Brest]. Brest, 2011.]

Sakovich A. Comparative analysis of the bryophyte floras of northwest Belarus concrete fortification and the Carpathians. *Biodiversity. Research and Conservation*. 2012. Vol. 24. Pp. 31–35.

Lye K.A. Studies in the growth and development of oceanic bryophyte communities. *Svensk Botanisk Tidskrift*. 1967. Vol. 61. Pp. 297–310.

Sharma O.P. Series on Diversity of Microbes and Cryptogams: Bryophyta. New Delhi, 2014.

Статья поступила в редакцию 12.06.2016

The article was received on 12.06.2016.

**Сакович Анастасия Александровна** – аспирант, Институт экспериментальной ботаники им. В.Ф. Купревича Национальной академии наук Беларуси, г. Минск, Республика Беларусь; преподаватель кафедры ботаники факультета биологии и экологии, Гродненский государственный университет им. Я. Купалы, Республика Беларусь

**Sakovich Anastasia A.** – graduate student, V.F. Kuprevich Institute of Experimental Botany, of the National Academy Science in Belarus, Minsk, Belarus; Teacher of Department of Botany Lecturers of Faculty of Biology and Ecology, Yanka Kupala Grodno State University, Grodno, Belarus

E-mail: [anastasia\\_pryaz@inbox.ru](mailto:anastasia_pryaz@inbox.ru)

**Е.О. Королькова, А.В. Шкурко**

Московский педагогический государственный университет,  
119991, Россия, Москва

## Устойчивость болотных фитоценозов Полистовского заповедника к рекреационному воздействию<sup>1</sup>

С развитием в России такого вида экологического туризма, как путешествие по охраняемым болотам, определение рекреационной устойчивости данных территорий становится актуальной задачей. Цель нашего исследования – оценка влияния рекреационного природопользования на болотные фитоценозы экологической тропы «Плавницкое болото» в Полистовском заповеднике путем решения следующих задач:

- 1) определить порог допустимой антропогенной нагрузки на участках болота с различными типами растительных сообществ;
- 2) оценить восстановление фитоценозов.

Моделирование прямого антропогенного воздействия на болотные фитоценозы с различной величиной нагрузки по методике М.С. Боч позволило наглядно оценить повреждения фитоценоза и выявить их устойчивость и последующую способность к самовосстановлению. По результатам наших исследований, наименее устойчивым к механическому воздействию оказался тростниково-сфагновый фитоценоз с ассоциацией *Phragmites australis* + *Eriophorum vaginatum* – *Sphagnum fallax* + *Sphagnum angustifolium*, а наиболее устойчивым – кустарничково-осоково-сфагновый с ассоциацией *Oxycoccus palustris* + *Menyanthes trifoliata* + *Eriophorum vaginatum* – *Sphagnum fallax*. После снятия антропогенной нагрузки на исследуемых участках поврежденный

<sup>1</sup> Работа выполнена при финансовом и техническом содействии Полистовского заповедника. Авторы выражают благодарность начальнику научного отдела С.Ю. Игошевой, а также всем инспекторам, сопровождавшим нас на маршруте.

растительный покров восстановился в разной степени: лучше всего – фитоценоз кустарничково-осоково-сфагнового болота, где в условиях мезотрофного питания и близкого стояния грунтовых вод доминируют влаголюбивые виды сфагновых мхов. На некоторых участках тростниково-сфагнового мезотрофного болота первоначальный фитоценоз не восстановился через четыре месяца; таким образом, этот тип болота является наиболее уязвимым к рекреационному воздействию.

**Ключевые слова:** экологический туризм, рекреация, антропогенное воздействие, рекреационная устойчивость болот, Полистовский заповедник.

**E.O. Korolkova, A.V. Shkurko**

Moscow State University of Education,  
Moscow, 119991, Russia

## The sustainability of bog plant communities of the Polistovsky nature reserve for the recreation impact<sup>1</sup>

With the development of such kind of ecological tourism in Russia as a journey through protected bogs, the definition of recreational sustainability of these territories is becoming an urgent task. The purpose of our study is to assess the impact of recreational nature management on wetland phytocoenoses of the ecological path «Plavnitskoye Boloto» in the Polistovsky Reserve by solving the following problems:

- 1) to determine the threshold of permissible anthropogenic load in wetland areas with different types of plant communities;
- 2) to evaluate the restoration of phytocoenoses.

Modeling of direct anthropogenic impact on bog phytocoenoses with different load values by the method of M.S. Boch made it possible to visually assess the damage to the phytocenosis and to reveal their stability and the subsequent ability to self-repair. According to the results of our research the reed-sphagnum

<sup>1</sup> The work was carried out with the financial and technical assistance of the Polistovsky Reserve. The authors express deep gratitude to the Head of Scientific Department S.Yu. Igosheva, and to all the people who accompanied us on the route.

phytocenosis with the association of *Phragmites australis* + *Eriophorum vaginatum* – *Sphagnum fallax* + *Sphagnum angustifolium* was the least resistant to mechanical action, and the most resistant is the shrubby-sedge-sphagnum with the association of *Oxycoccus palustris* + *Menyanthes trifoliata* + *Eriophorum vaginatum* – *Sphagnum Fallax*. After the removal of anthropogenic load on the studied sites, the damaged vegetation cover was restored to different degrees: best of all, the phytocenosis of the shrub-sedge-sphagnum bog, where, under conditions of mesotrophic feeding and close groundwater stand, hygrophilous species of sphagnum mosses predominate. In some parts of the reed-sphagnum mesotrophic swamp, the original phytocenosis did not recover after four months; thus, this type of bog is the most vulnerable to recreational impact.

**Key words:** ecological tourism, recreation, anthropogenic impact, recreational stability of bogs, Polistovsky Reserve.

### Экологический туризм на болотных территориях

В ряде европейских стран одним из популярных видов туризма является путешествие по охраняемым болотам. Особенно большой опыт их использования в туристической деятельности имеет Финляндия. Здесь создана уникальная сеть охраняемых болот, в том числе болотных национальных парков, оборудованных деревянными настилами и смотровыми вышками для наблюдений. В Европейской части России такой вид экологического туризма активно развивается на многих особо охраняемых природных территориях (ООПТ) [Антипин, 2010]. И хотя основное назначение этих территорий – охрана ценных природных объектов, их уникальность определяет высокую ценность для познавательного туризма [Кусков и др., 2005].

Активное посещение участков болот, по той или иной причине не оборудованных настилом, приводит к разрушению болотной растительности, что является нарушением природоохранного режима. Одной из причин таких отрицательных последствий для природных комплексов является низкая культура поведения рекреантов [Там же]. Болотная растительность под влиянием регулярного рекреационного пресса либо гибнет совсем и обнажается торф, либо проходят ее смены, которые заключаются в поселении ряда заносных видов и видов, характерных для денудированных участков болот, где им не угрожает конкуренция. Восстановление растительного покрова поврежденных участков может длиться годами [Боч, Мазинг, 1979].

Таким образом, экологический туризм ставит практическую и научную проблему связи охраны природы с принципами общедоступности

ценных природных компонентов. Использование природных ресурсов ООПТ в туризме должно быть строго регламентировано, а в основе рекреационного планирования, проектирования и эксплуатации природных комплексов должны лежать научно обоснованные нормы нагрузок на среду [Кусков и др., 2005].

Территория Полистовского заповедника находится на востоке Псковской области, в Бежаницком и Локнянском районах, в западной части Полистово-Ловатской болотной системы, являющейся южной частью Приильменской низменности. Болотная система располагается к северо-востоку от Бежаницкой и к западу от Валдайской возвышенностей Русской равнины и представляет собой крупный массив малонарушенного верхового болота.

В заповеднике в настоящее время действует четыре экологических маршрута; самым посещаемым из которых является тропа «Плавницкое болото». Ранее нами выполнено изучение рекреационного воздействия на ее лесные участки [Королькова, 2015]. По данным отдела экологического просвещения и туризма Полистовского заповедника, за 2015 г. тропу «Плавницкое болото» посетили 473 человека, а за неполный 2016 г. (до сентября включительно) – 568 человек (таблица 1). Помимо посещения экологических троп, оборудованных настилом, в заповеднике в настоящее время активно развивается пеший туризм, в том числе и прогулки на болотоступах.

Таким образом, *целью* нашего исследования является оценка влияния рекреационного природопользования на болотные фитоценозы экологической тропы «Плавницкое болото». Для осуществления цели нами поставлены следующие задачи.

1. Исследовать эколого-ценотическую структуру болотных растительных сообществ в зоне потенциального влияния рекреационной нагрузки.
2. Определить порог допустимой антропогенной нагрузки на участках экологической тропы «Плавницкое болото» с различными типами растительных сообществ.
3. Выявить особенности демуляции фитоценозов на пробных площадях с имитацией рекреационной нагрузки тропы «Плавницкое болото».

### **Исследования рекреационной устойчивости болотных фитоценозов**

В 1977–78 гг. М.С. Боч были проведены опыты, которые показали изменения различных растительных сообществ верхового болота Ленинградской области под влиянием антропогенного вытаптывания.

Таблица 1

## Посещаемость экологических маршрутов Полистовского заповедника

№	Месяц	Количество посетителей												
		«Главническое болото»			«От болот до оксана»			«Путь моховиков»			«Дорогою бобра»			
		2014	2015	2016	2014	2015	2016	2014	2015	2016	2014	2015	2016	
1	январь	23	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2	февраль	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3	март	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4	апрель	24	6	23	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-
5	май	73	105	150	44	33	92	5	7	9	36	-	-	-
6	июнь	62	83	147	18	13	26	6	-	-	-	-	-	-
7	июль	97	64	91	-	-	-	6	2	-	11	-	-	-
8	август	49	70	44	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-
9	сентябрь	42	94	113	-	-	-	-	21	-	-	-	-	-
10	октябрь	24	37	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
11	ноябрь	2	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
12	декабрь	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Итого за год		402	473	568*	62	46	122*	21	30	9*	47*	-	-	-

\* – за неполный год.

Основное внимание в данных исследованиях уделялось анализу нарушений и темпам восстановления растительности на разных участках болота, а также определению порога допустимых для них нагрузок. Осенью и весной были протоптаны дорожки с различной величиной нагрузки в основных типах болотных фаций: I – кустарничково-сфагновые слабо облесенные гряды; II – топкие шейхцериево-сфагновые мочажины; III – умеренно влажные пушицево-сфагновые ковры; IV – сосново-кустарничково-сфагновые склоны выпуклых массивов; V – окраинные травяно-гипновые эвтрофные ложбины стока и транзитных топей. В каждом фитоценозе вытаптывалось по 5–6 тропинок длиной по 20 м с разной величиной нагрузки: 1, 4, 6, 20, 60 и на одном из участков – 180 проходов. Это позволило определить порог допустимой нагрузки для каждого фитоценоза. Определения велись визуально по нарушению растительности, глубине и ширине образовавшихся тропинок, которые различались в разных фитоценозах не только при разной нагрузке, но и при одинаковой. Опыт был заложен в сентябре 1977 г. и в мае 1978 г., наблюдения за восстановлением растительного покрова проводилось 2 раза в год, до осени 1979 г. [Боч, 1981].

По результатам данных опытов выявлено, что при однократной нагрузке наиболее сильно повреждается травяно-гипновая топь, где ширина дорожки после 60-кратного прохода (что соответствует посещению участка одним человеком дважды в день в течение месяца) достигает наибольшей величины – 75 см, и мочажины (ширина дорожки достигает 20 см уже после 20 проходов). Это подтвердили и визуальные наблюдения – следы на данных участках сохраняются в течение года даже при относительно небольшой нагрузке (6-кратный проход). Наиболее устойчивой к разрушению оказалась растительность гряд (ширина дорожки 15–17 см).

Таким образом, для разных сообществ был выявлен свой «порог» нагрузки: для шейхцериево-сфагновой мочажины – 20 проходов, для травяно-гипновой топи – 40, для соснового фитоценоза – 60 (таблица 4). После указанного количества проходов сообщество разрушается полностью. Пороговые значения для гряды и пушицево-сфагновой топи не выяснены, но они больше 60. Эти умеренно влажные фитоценозы наиболее устойчивы к разрушению.

Были сделаны следующие выводы: при летне-осеннем вытаптывании болото восстанавливается особенно медленно, т.к. осенние и весенние воды и снег, скапливаясь в ложбинах тропинок, уплотняют и углубляют их, препятствуя восстановлению растительности. Даже при небольшой летне-осенней нагрузке (60 проходов) на болотах образуются тропинки,

которые исчезают лишь через 2 года, а в болотных сосняках – и спустя более долгий срок. Следы весеннего вытаптывания зарастают быстрее, чем осеннего, многие дорожки за лето или совсем зарастают, или выглядят так же, как осенние дорожки, вытопанные год назад. В целом, при одинаковой нагрузке в одних и тех же сообществах следы весенних тропинок меньше и уже, чем осенних [Боч, Мазинг, 1979; Боч, 1981].

Аналогичные исследования проведены в Белоруссии на верховом болоте «Великий мох» в Витебской области [Зеленкевич и др., 2008]. Пробные площади располагались на следующих болотных фитоценозах: I – сосново-кустарничково-зеленомошно-сфагновая растительность «лесного кольца» на склоне верхового болота; II – сосново-кустарничково-сфагновые склоны; III – кустарничково-сфагновые слабо облесенные гряды; IV – шейхцеригово-сфагновые мочажины; V – умеренно влажные травяно-сфагновые ковры.

Методика работы заключалась в осеннем (конец августа – сентябрь) вытаптывании болотной растительности. В каждом фитоценозе протоптано по 5–7 тропинок с нагрузкой разной величины: 1, 4, 6, 20, 60, 180, а на одном участке – 250 проходов.

Результаты исследований показали, что сильнее всего разрушается шейхцеригово-сфагновая топь. Начало формирования тропиночной сети наблюдалось уже при 1–2 проходах, а полное разрушение фитоценоза – при 24 проходах. Чуть менее подвержены разрушению умеренно влажные травяно-сфагновые ковры, в которых формирование тропиночной сети начиналось при 6–8 проходах, полное разрушение фитоценоза происходило при 100–110 проходах. Еще более устойчивы сосново-кустарничково-сфагновые сообщества (начало формирования троп – 10 проходов, полное разрушение фитоценоза – 125 проходов) и кустарничково-сфагновые слабо облесенные гряды (начало формирования троп – 15 проходов, полное разрушение фитоценоза – 140 проходов). А наиболее устойчиво кустарничково-зеленомошно-сфагновое сообщество «лесного кольца» (начало формирования троп – 40 проходов, полное разрушение фитоценоза – свыше 250 проходов).

На основании полученных данных авторами предложены ориентировочно допустимые нагрузки на растительность верховых болот (таблица 4): шейхцеригово-сфагновые мочажины – 20 проходов; сосново-кустарничково-сфагновая растительность – 60; кустарничково-сфагновые слабо облесенные гряды – 80; умеренно влажные травяно-сфагновые ковры – 90; сосново-кустарничково-зеленомошно-сфагновые сообщества «лесного кольца» – 150–200 проходов [Зеленкевич и др., 2008].

## Материалы и методы

В качестве методики эксперимента нами выбрана методика М.С. Боч [Боч, 1981] с изменениями: на одной из пробных площадей нами были смоделированы нагрузки с промежуточными значениями. Моделирование антропогенного вытаптывания по данной методике позволяет наглядно оценить повреждения фитоценоза в результате рекреационного воздействия.

Характеристика болотной растительности дана по классификации, разработанной В.А. Смагиным (БИН РАН им. В.Л. Комарова) по заказу Полистовского заповедника [Пояснительная записка..., 2015]. Названия ассоциаций составлены по доминантам ярусов. Измерение кислотности торфяной вытяжки на изучаемых участках болота проводилось при помощи портативного рН-метра фирмы HANNA рНер 5 (HI 98128). Минерализация измерялась при помощи TDS&EC-тестера.

В июне 2016 г. на болотных участках экологической тропы «Плавническое болото» заложены и описаны четыре пробные площади (далее ПП), приуроченные к трем различными типами растительных сообществ:

- ПП № 1 и ПП № 4 – переходное болото без древесного яруса кустарничково-осоково-сфагновое;
- ПП № 2 – верховое структурированное болото пушицево-сфагновое с сосной на кочках;
- ПП № 3 – переходное болото без древесного яруса тростниково-сфагновое.

Пробные площади № 1 и № 4 расположены в районе минерального острова Алексеевский, соответственно на севере и юго-западе от него. ПП № 2 находится между островами, на севере от о. Алексеевский и на юго-востоке от о. «Сосновый», а ПП № 3 – на севере от последнего (рис. 1).

Тип растительного сообщества, определенный нами для ПП № 3, не совпадает с определяемым по карте (см. рис. 1), однако соответствует своему описанию (таблица 2). Кроме того, небольшие участки могут не отображаться на карте такого мелкого масштаба. В этом случае небольшой участок (переходное болото без древесного яруса тростниково-сфагновое), расположенный по краю острова «Сосновый», довольно быстро (через несколько десятков метров от нашей ПП) сменяется верховым болотом с древесным ярусом сосново-пушицево-сфагновым, которое и показано на карте.

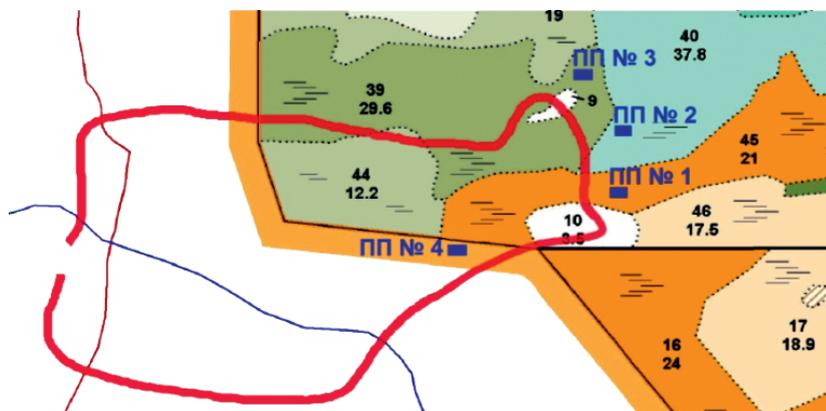
На пробных площадях № 1, 2 и 3 протоптано по 6 дорожек протяженностью 20 м с различной величиной нагрузки: 1, 4, 6, 20, 60, 180 проходов, а на ПП № 4 – такое же количество дорожек с промежуточными

Таблица 2

Характеристика типов болотных растительных сообществ  
(Пояснительная записка..., 2015]; с изменениями)

Типы растительных сообществ	Микрорельеф (% покрытия)				Древесная растительность (% покрытия)	Проективное покрытие, %			Уровень грунтовых вод (+), см	Пронизрастающие диагностические виды
	трявы	мочажинны	кочки	ковры		кустарники	кустарнички, травы	мхи		
Верховое структурованное болото пушицево-сфагновое с сосной на кочках (ПП № 2)	–	30	10–30	45–90	5	+	10–40	95–100	10–25	Хамедафна обыкновенная (5%) Подбел (5%) Пушица влагалищная (15%) Вереск обыкновенный (5%) Сфагнум магелланский (30%) Сфагнум узколистный (20%) Сфагнум обманчивый (20%) Сфагнум балтийский (20%) Сфагнум бурый (10%)

Переходное болото без древесного яруса тростниково-сфагновое (ПП № 3)	-	25	15	60	+	+	25-80	95-100	2-20	Подбел (5%) Тростник обыкновенный (15%) Сфагнум узколистный (25%) Сфагнум обманчивый (40%) Сфагнум магелланский (5%) Сфагнум балтийский (10%)
Переходное болото без древесного яруса кустарничково-осоково-сфагновое (ПП № 1, ПП № 4)	+	25	35	40	+	+	15-55	80-100	20-(+10)	Хамедафна обыкновенная (10%) Подбел (5%) Вахта трехлистная (10%) Осока топяная (5%) Пушица влагалищная (5%) Шейхерия болотная (5%) Сфагнум узколистный (20%) Сфагнум обманчивый (35%) Сфагнум балтийский (15%) Сфагнум магелланский (20%)



Растительное сообщество	
Верховое болото с древесным ярусом сосново-пушицево-сфагновое	
Верховое болото без древесного яруса пушицево-сфагновое	
Верховое болото без древесного яруса очеретниково- и шейхцериное	
Верховое структурированное болото пушицево-сфагновое с сосной на кочках	
Верховое структурированное болото с грядово-мочажинным комплексом	
Переходное болото с древесным ярусом березово-кустарничково-осоково-сфагновое	
Переходное болото без древесного яруса осоково-сфагновое	
Переходное болото без древесного яруса тростниково-сфагновое	
Переходное болото без древесного яруса кустарничково-осоково-сфагновое	
Переходное болото без древесного яруса кустарничково-очеретниково-вахтово-сфагновое	

## Условные обозначения:

- маршрут тропы
- пробные площадки
- остров «Сосновый»
- остров Алексеевский («Еловый»)

**Рис. 1.** Типы растительных сообществ, через которые проходит экскурсионная тропа «Главницкое болото» ([Пояснительная записка..., 2015]; с изменениями)

значениями: 10, 30, 50, 70, 90 и 110 проходов. Нарушенность растительного покрова определялась визуально в начале опыта в июне (10.06.2016) и спустя четыре месяца в октябре (10.10.2016). Измерения глубины и ширины образовавшихся тропинок производились каждые 2,5 м.

Эколого-ценотическая характеристика растительности пробных площадей, заложенных на болотных участках экологического маршрута «Плавницкое болото», приведена в таблице 2.

Статистическая обработка данных выполнена в программе STATISTICA 10, достоверность различия средних арифметических двух выборок оценивали по t-критерию Стьюдента.

### Результаты и их обсуждение

ПП № 1 и № 4 расположены в пределах мезотрофной окраины болота, недалеко от минерального внутриболотного острова. Микрорельеф выположенный, глубина залегания грунтовых вод составляет 20 см и менее. Растительное сообщество ПП № 1 относится к ассоциации *Oxycoccus palustris* + *Menyanthes trifoliata* + *Eriophorum vaginatum* – *Sphagnum fallax*; pH среды – 4,05; минерализация вод сфагнового ковра – 26 мг/л. Ассоциация ПП № 4 *Betula pendula* – *Andromeda polifolia* + *Menyanthes trifoliata* + *Eriophorum vaginatum* – *Sphagnum magellanicum* + *Sph. fallax*; pH среды 4,37; минерализация вод сфагнового ковра здесь оказалась самой низкой – 16,7 мг/л.

ПП № 3 представляет собой выположенный мезотрофный участок ассоциации *Phragmites australis* + *Eriophorum vaginatum* – *Sph. fallax* + *Sph. angustifolium* с небольшими кочками. Залегание грунтовых вод 5–20 см; pH среды – 3,68; минерализация вод сфагнового ковра – 30,3 мг/л.

ПП № 2 располагается на олиготрофном структурированном болоте. Микрорельеф определяет чередование кочек с сосной и ковровых понижений с очеретником. Глубина залегания грунтовых вод 10–25 см; pH среды – 3,8, минерализация вод сфагнового ковра – 31,3 мг/л. Ассоциация *Pinus sylvestris* (f. *willkomii*) – *Oxycoccus palustris* + *Eriophorum vaginatum* + *Rhynchospora alba* – *Sphagnum magellanicum*.

### Разрушение растительного покрова

При визуальном наблюдении установлено, что выраженные тропы образуются при 20 проходах в мезотрофном кустарничково-осоково-сфагновом и олиготрофном структурированном пушицево-сфагновом фитоценозах, а начало формирования тропиночной сети происходит при

6 проходах. В мезотрофном тростниково-сфагновом сообществе тропичная сеть хорошо заметна уже при 4 проходах, а при 6 – образуется устойчивая тропа.

Повреждение растительного покрова на пробных площадях оказывается тем сильнее, чем выше уровень грунтовых вод и меньше плотность растительного покрова. Сходные результаты были получены и в работах других авторов [Боч, 1981; Зеленкевич и др., 2008].

По результатам измерения дорожек в начале опыта (таблица 3; рис. 2–5) наиболее устойчивым к повреждению оказалось мезотрофное кустарничково-осоково-сфагновое болото (ПП № 1). Ширина тропинки после 60 проходов составила  $44 \pm 2,9$  см, а после 180 проходов –  $54,9 \pm 3,1$  см; глубина  $13,7 \pm 1,2$  см и  $15,5 \pm 0,8$  см – соответственно. Большая устойчивость ПП № 1 может быть обусловлена обилием *Menyanthes trifoliata* L. с ползучими корневищами, уплотняющими моховой ковер.

Меньшей устойчивостью обладает олиготрофное структурированное пушицево-сфагновое болото с сосной на кочках (ПП № 2), ширина тропинки при 20 проходах практически в 2 ( $t_{отл.ср}^1 = 5,36$ ;  $t_{табл.(0,05)} = 2,45$ ), а при 60 проходах в 1,5 раза ( $t_{отл.ср} = 2,7$ ;  $t_{табл.(0,05)} = 2,45$ ) превышает ширину троп предыдущего участка с такой же нагрузкой. Однако при 180 проходах их значения достаточно близки:  $59,7 \pm 8,5$  см. Эти колебания можно объяснить чередующимися структурами микрорельефа участка. Значения глубины тропинок также превосходят таковые у ПП № 1.

Кустарничково-осоково-сфагновое мезотрофное болото на ПП № 4 по устойчивости превосходит ПП № 2 до значения нагрузки в 90 проходов, при больших нагрузках ситуация постепенно меняется. Этот участок имеет промежуточное значение устойчивости между кустарничково-осоково-сфагновым (ПП № 1) и олиготрофным пушицево-сфагновым (ПП № 2) фитоценозами.

Наименьшей устойчивостью отличается тростниково-сфагновое мезотрофное сообщество (ПП № 3): здесь образуются самые широкие и глубокие тропы. Ширина дорожки после 60 проходов в 1,6 раз ( $t_{отл.ср} = 4,17$ ;  $t_{табл.(0,05)} = 2,45$ ) больше ширины дорожки с такой же нагрузкой у кустарничково-осоково-сфагнового фитоценоза (ПП № 1), а с нагрузкой 180 проходов – в 2,7 раза ( $t_{отл.ср} = 10,6$ ;  $t_{табл.(0,05)} = 2,45$ ). Полное разрушение растительного покрова наблюдается уже при 60 проходах, ширина такой тропы составляет  $70,3 \pm 5,6$  см, глубина  $20,4 \pm 2,4$  см.

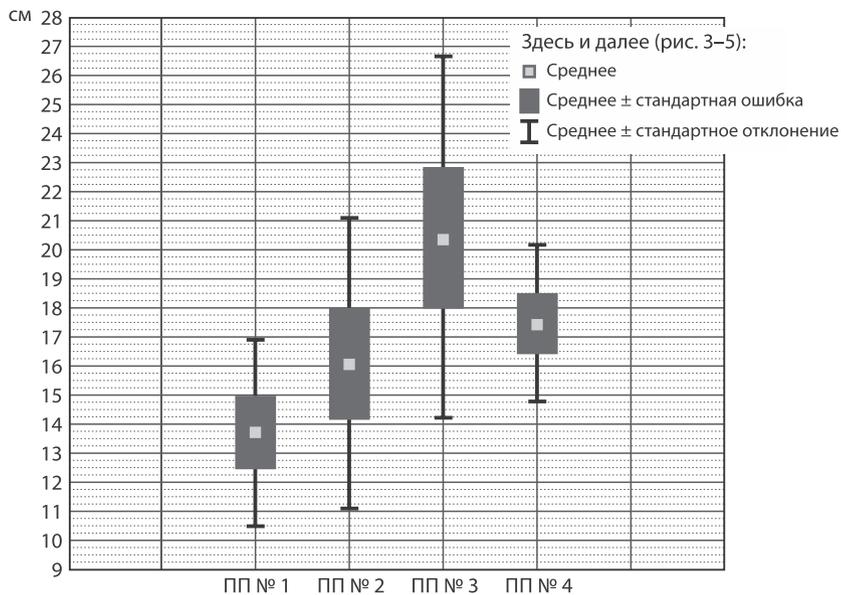
<sup>1</sup>  $t$  – критерий различия средних арифметических Стьюдента.

Таблица 3

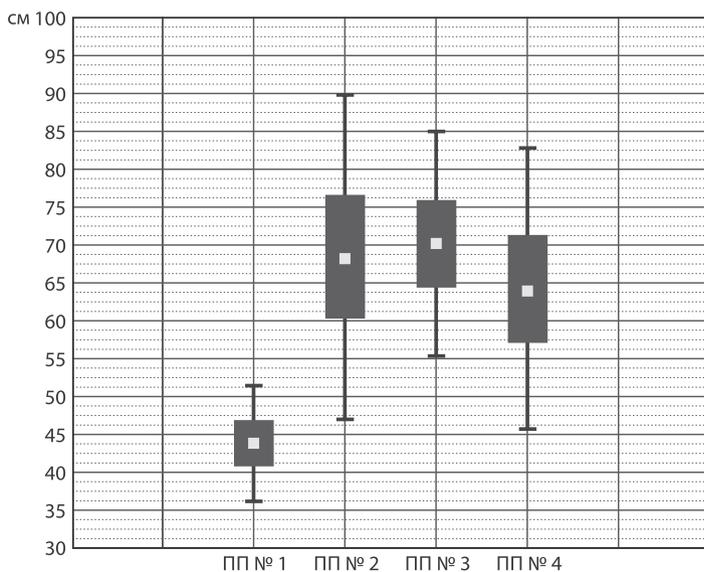
Характеристика троп, образовавшихся на болотных фитоценозах в начале опыта и после восстановления за летний период

Число проходов	Переходное болото кустарничково-осоково-сфагновое		Верховое структурированное болото сосново-пушицево-сфагновое		Переходное болото тростничково-сфагновое		Число проходов	Переходное болото кустарничково-осоково-сфагновое	
	III № 1		III № 2		III № 3			III № 4	
	I	II	I	II	I	II		I	II
1	$\frac{10,5 \pm 1,4}{14,4 \pm 2,2}$	–	$\frac{12,7 \pm 1,4}{32,0 \pm 5,8}$	–	$\frac{13,4 \pm 2,5}{20,7 \pm 3,5}$	–	10	$\frac{14,0 \pm 1,4}{37,9 \pm 3,9}$	–
4	$\frac{11,5 \pm 0,6}{21,7 \pm 3,2}$	–	$\frac{12,9 \pm 2,1}{22,7 \pm 3,2}$	–	$\frac{18,8 \pm 2,6}{32,1 \pm 4,7}$	–	30	$\frac{18,9 \pm 1,2}{50,8 \pm 3,5}$	–
6	$\frac{11,7 \pm 0,9}{25,0 \pm 2,7}$	$\frac{3,8 \pm 0,3}{47,5 \pm 4,8}$	$\frac{14,7 \pm 1,9}{30,6 \pm 3,6}$	$\frac{12,0 \pm 1,3}{40,0 \pm 4,5}$	$\frac{15,0 \pm 1,8}{31,3 \pm 4,2}$	$\frac{6,6 \pm 0,8}{30,0 \pm 3,8}$	50	$\frac{15,6 \pm 1,0}{51,5 \pm 2,2}$	$\frac{6,6 \pm 0,7}{44,3 \pm 2,0}$
20	$\frac{14,7 \pm 1,2}{40,4 \pm 5,6}$	$\frac{5,4 \pm 1,0}{52,9 \pm 5,2}$	$\frac{16,9 \pm 2,8}{75,5 \pm 3,4}$	$\frac{8,9 \pm 1,6}{77,1 \pm 15,5}$	$\frac{11,6 \pm 0,9}{45,9 \pm 3,1}$	$\frac{7,6 \pm 0,6}{47,1 \pm 2,9}$	70	$\frac{17,5 \pm 1,0}{64,3 \pm 7,0}$	$\frac{10,6 \pm 1,4}{71,4 \pm 4,0}$
60	$\frac{13,7 \pm 1,2}{44,0 \pm 2,9}$	$\frac{8,7 \pm 1,0}{51,4 \pm 4,0}$	$\frac{16,1 \pm 1,9}{67,2 \pm 8,1}$	$\frac{11,1 \pm 0,9}{100 \pm 3,8}$	$\frac{20,4 \pm 2,4}{70,3 \pm 5,6}$	$\frac{7,6 \pm 1,2}{77,1 \pm 6,8}$	90	$\frac{17,4 \pm 1,4}{59,3 \pm 3,6}$	$\frac{11,0 \pm 1,2}{62,9 \pm 9,2}$
180	$\frac{15,5 \pm 0,8}{54,9 \pm 3,1}$ фр	$\frac{9,6 \pm 0,6}{54,3 \pm 3,7}$	$\frac{19,1 \pm 2,2}{59,7 \pm 8,5}$ фр	$\frac{15,3 \pm 2,0}{62,9 \pm 7,8}$	$\frac{23,4 \pm 1,6}{145,6 \pm 8,0}$ фр	$\frac{11,0 \pm 0,7}{150 \pm 18,1}$ фр	110	$\frac{18,4 \pm 1,2}{63,6 \pm 3,0}$ фр	$\frac{12,7 \pm 0,9}{58,6 \pm 1,4}$ фр

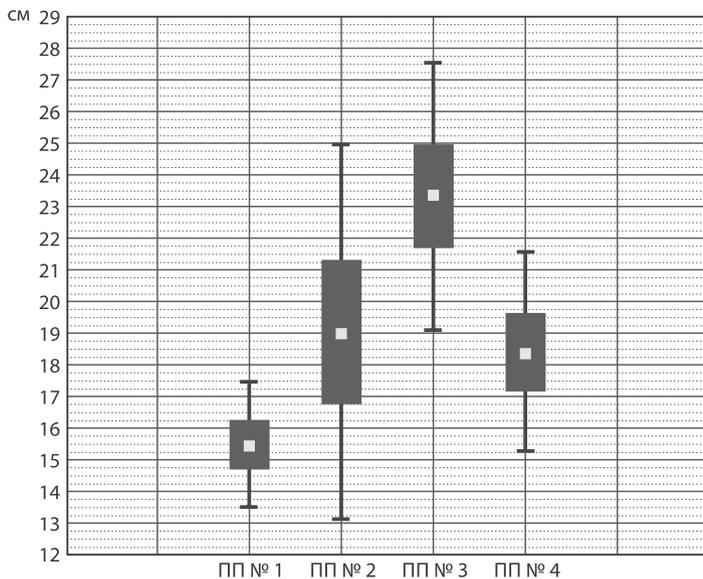
Условные обозначения: в числителе – глубина; в знаменателе – ширина; I – в начале опыта (10.06.16); II – спустя 4 месяца (10.10.16); «→» – дорожки полностью заросли; фр – фитоценоз разрушен.



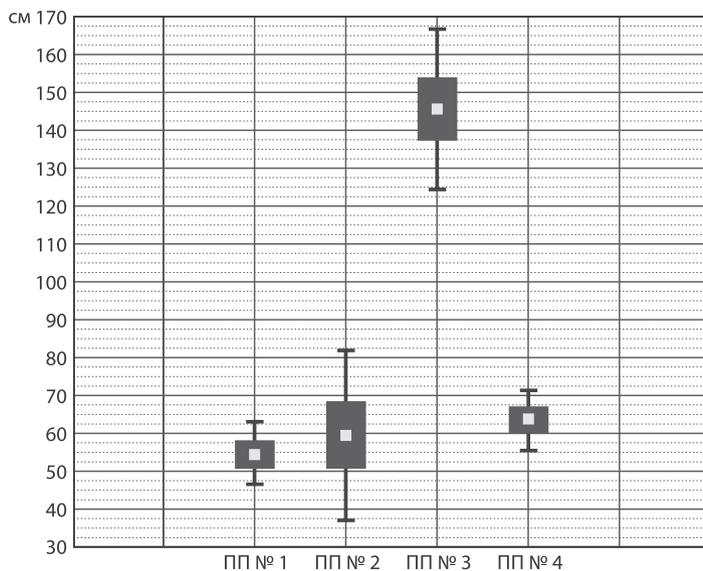
**Рис. 2.** Глубина дорожек, образовавшихся в начале опыта после 60 проходов (ПП № 4 – 70 проходов)



**Рис. 3.** Ширина дорожек, образовавшихся в начале опыта после 60 проходов (ПП № 4 — 70 проходов)



**Рис. 4.** Глубина дорожек, образовавшихся в начале опыта после 180 проходов (ПП № 4 – 110 проходов)



**Рис. 5.** Ширина дорожек, образовавшихся в начале опыта после 180 проходов (ПП № 4 – 110 проходов)

Таблица 4

## Устойчивость болотных фитоценозов к рекреационным нагрузкам: сравнительная характеристика

Боч, 1981	Пороговая нагрузка, проходы, шт.	Зеленкевич и др., 2008	Пороговая нагрузка, проходы, шт.	Авторские данные	Пороговая нагрузка, проходы, шт.
Фитоценоз		Фитоценоз		Фитоценоз	
Сосново-кустарничково-сфагновые склоны выпуклых массивов	60	Сосново-кустарничково-зеленомошно-сфагновое сообщество «лесного кольца»	150–200	–	–
Кустарничково-сфагновые слабо облепленные гряды	>60		80	–	–
–	–	Сосново-кустарничково-сфагновое сообщество	60	Олиготрофное сосново-пушицево-сфагновое структурированное болото	180
–	–	Травяно-сфагновые ковры	90	Переходное болото без древесного яруса кустарничково-осоково-сфагновое	90–180
Пушицево-сфагновые ковры	>60	–	–	–	–
Эвтрофные травяно-гипновые топи	40	–	–	–	–
Шейхцериево-сфагновые мочажинны	20	–	20	–	–
–	–	–	–	Переходное болото без древесного яруса тростниково-сфагновое	60

Примечание: прочерк означает отсутствие данных.

Число проходов, при котором происходит полное разрушение растительного покрова в каждом фитоценозе, неодинаково и соответствует предельно допустимому порогу нагрузки (таблица 4). Наименьший порог определен для тростниково-сфагнового мезотрофного участка и составляет 60 проходов, что соответствует посещению одним человеком дважды в день в течение месяца. Больше порог у кустарничково-осоково-сфагнового мезотрофного болота на ПП № 4 – 90 проходов. ПП № 1 и № 2 обладают наибольшим порогом – 180 проходов.

### Восстановление растительного покрова

При изучении устойчивости болотных фитоценозов к прямому антропогенному воздействию необходимо учитывать не только их деградацию под регулярным прессом, но и способность к самовосстановлению, которая в первую очередь зависит от линейного прироста и продуктивности главного эдификатора среды – сфагнового мха.

Линейный прирост сфагновых мхов в значительной мере определяет их продуктивность [Боч, Мазинг, 1979]. На болотах различных типов, безлесных и лесных, величина их годового прироста сильно колеблется, что связано со свойственным тому или иному типу богатством торфяной почвы, степенью обводненности болота и составом растительности. Большой прирост отмечен у сфагновых мхов мезотрофных болот и заболоченных лесов, несколько меньший – у видов олиготрофных болот [Пьявченко, 1985]. Прирост отдельных стеблей сфагновых мхов зависит от вида, а для одного и того же вида – от местообитания, главным образом от уровня увлажнения (таблица 5), т.е. линейный прирост тем больше, чем больше влажность.

Линейный прирост сфагновых мхов увеличивается с ростом их гидрофильности. При изучении болот Карелии и средней части Кольского полуострова Н.И. Пьявченко выявил, что мочажинные мхи (*Sphagnum lindbergii* Schimp., *Sph. fallax* Klinggg. и др.) превосходят прирост мхов низких кочек и гряд (секции *Acutifolia*) [Пьявченко, 1985]. Однако для каждого вида есть свои оптимальные условия увлажнения, при котором прирост наибольший (таблица 6). Например, *Sph. cuspidatum* Ehrh. ex Hoffm., *Sph. rubellum* Wils., *Sph. fallax* дают больший прирост в мочажинах, нежели в коврах, а *Sph. papillosum* Lindb. – в коврах по сравнению с грядами.

В разных частях болота прирост одного и того же вида мха будет также отличаться. У всех видов на окраине болота прирост выше, чем в центре. Это может быть обусловлено большим богатством минерального питания окрайки. Однако данная закономерность зависит от экологии

видов: олиготрофные сфагновые мхи не реагируют увеличением прироста на обилие минерального питания, а мезотрофные – реагируют [Боч, Мазинг, 1979].

Таблица 5

**Экологический ряд сфагновых мхов по убыванию увлажнения  
[Кац, 1941]**

Глубина болотных вод, см			Вид сфагнума	Топографическая группа
от	до	ср.		
		0,5	<i>Sphagnum cuspidatum</i>	Мхи мочажин
5	3	4	<i>Sph. majus</i>	
14	12	13	<i>Sph. balticum</i>	
		14	<i>Sph. papillosum</i>	
35	25	30	<i>Sph. angustifolium</i>	Мхи кочек
15	15	15	<i>Sph. magellanicum</i>	
32	30	31	<i>Sph. fuscum</i>	

Таблица 6

**Уровень грунтовых вод, оптимальный для отдельных видов  
сфагновых мхов (Богдановская-Гиенэф, 1928  
[цит. по: Кац, 1941])**

Глубина стояния воды в см	+5	0	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55
<i>Sphagnum fuscum</i>								—————					
<i>Sph. magellanicum</i>				—————				-----					
<i>Sph. rubellum</i>					—————								
<i>Sph. balticum</i>			—————										
<i>Sph. majus</i>		—————											
<i>Sph. cuspidatum</i>		—————											
<i>Sph. angustifolium</i>			-----					-----					
<i>Sph. papillosum</i>			-----					-----					
<i>Sph. fallax</i>			----										

Условные обозначения: сплошная линия – олиготрофные мхи, пунктирная линия – более эвтрофные мхи.

Продуктивность мохового покрова – основная составляющая фитомассы и прироста сфагновых болот. Наибольшая продуктивность наблюдается на лесных эвтрофных болотах и в грядово-мочажинных олиготрофных комплексах, менее – на аапа, наименьшая – в заболоченных лесах. Несмотря на большой линейный прирост некоторых мхов в мезотрофных условиях, их покров гораздо рыхлее, чем на олиготрофных болотах, и в целом продуктивность получается меньше. Так, большая продуктивность сфагнов в центре олиготрофных болот по сравнению с их мезотрофными окрайками обуславливает их форму. К тому же разложение растений на окрайках протекает более интенсивно, чем в центре [Боч, Мазинг, 1979].

Продуктивность сфагновых мхов определяется сухой массой растения, образованной на определенной площади за один вегетационный период. Она зависит не только от линейного прироста стебля, но и от их числа на единицу площади, т.е. от плотности дернины. Сфагновые мхи реагируют на изменение влажности – с понижением грунтовых вод увеличивается число особей в дернине. У видов, растущих на низких частях микрорельефа, плотность дернины меньше, чем на высоких [Илометс, 1976].

По данным некоторых исследователей, продуктивность гряд и кочек в общем выше, чем мочажин. По данным А.А. Гребенщиковой (1956) [цит. по: Пьявченко, 1985], несмотря на увеличение линейного прироста с возрастом гидрофильности видов, различия по весовому приросту оказались небольшими. Притом наименьшая продуктивность отмечена у мочажинного мха. М. Илометс также показал, что продуктивность мхов в мочажинах, несмотря на большой линейный прирост, меньше, чем на кочках [Илометс, 1971].

В исследованиях Н.Я. Каца с соавторами (1936) ситуация оказывается обратной – в мочажинах продуктивность мхов больше, чем на кочках [цит. по: Илометс, 1976]. По результатам исследований продукции сфагновых мхов мезо-олиготрофных болот Н. Косых также был сделан вывод, что, несмотря на наименьшее количество стеблей на единицу площади, за счет большого линейного прироста мхи мочажин дают наибольшую продукцию [Косых, 1999].

Как прирост, так и продуктивность мха одного и того же вида может варьировать в зависимости от условий местообитания. У *Sphagnum rubellum* наибольшая продуктивность в мочажинах, а у *Sph. papillosum* – в коврах, а не на грядах. У *Sph. cuspidatum* и *Sph. majus* (Russow) С. Jens. наибольшая продуктивность в мочажинах, а у *Sph. fuscum* (Schimp.) Klinggr. и *Sph. magellanicum* Brid. – на грядах и кочках. То есть

наибольшая продуктивность наблюдается в оптимальных для вида условиях существования [Боч, Мазинг, 1979]. Климат также оказывает влияние: в более южных географических районах продуктивность сфагновых мхов в общем выше. Исключение составляет *Sphagnum fuscum*, показывающий обратную зависимость. Возможно, он менее теплолюбивый, а по условиям влажности северные регионы более благоприятные, и здесь данный вид дает наибольший прирост [Илометс, 1976].

### Демутация фитоценозов

На ПП № 1 и № 3 господствующими видами мхов является влаголюбивые относительно эвтрофные *Sph. fallax* и *Sph. angustifolium* (Russ.) С. Jens., обладающие большим линейным приростом (Гребенщикова, 1956) [цит. по: Пьявченко, 1985] и наибольшей продуктивностью в мочажинах и коврах. Несмотря на меньшую плотность дернины, нежели у кочкарных мхов, в мезотрофных условиях данных участков их прирост должен обеспечить быстрое восстановление растительного покрова.

На ПП № 2 преобладает *Sph. magellanicum*, имеющий меньший линейный прирост, нежели мхи влажных понижений, но дающий достаточно высокую продуктивность на кочках за счет плотности образуемой им дернины [Боч, Мазинг, 1979].

На ПП № 4 доминирует *Sph. magellanicum*, а *Sph. fallax* и *Sph. angustifolium* обнаружены в меньшем обилии, нежели на ПП № 1.

При изучении восстановления растительного покрова после его нарушения, М.С. Боч пришла к выводам, что быстро восстанавливаются и мало повреждаются умеренно влажные сфагновые фитоценозы, где абсолютное господство принадлежит средним по плотности дернины сфагновым мхам с большим линейным приростом (3–4 см в год). Наиболее гидрофильные сфагновые фитоценозы имеют рыхлую дернину, которая легко разрушается, но благодаря большому (7–8 см в год) линейному приросту сфагнума очень скоро восстанавливается. Тропы с малым числом проходов (1–6) зарастают полностью [Боч, 1981].

Наши исследования дали похожие результаты. Повторные измерения тропинок спустя 4 месяца при условии отсутствия дальнейшего антропогенного воздействия дают представление о степени восстановления поврежденных участков (рис. 6–9, таблица 3). На ПП №№ 1, 2, 3 тропинки с нагрузкой 1 и 4 прохода полностью заросли, а на ПП № 4 полностью восстановились дорожки с нагрузкой 10 и 30 проходов. На всех пробных площадях ширина тропинок увеличилась или изменилась незначительно, за некоторыми исключениями на ПП № 4, где ширина

дорожек при 50 и 110 проходах уменьшилась в сравнении с началом опыта (см. таблица 3).

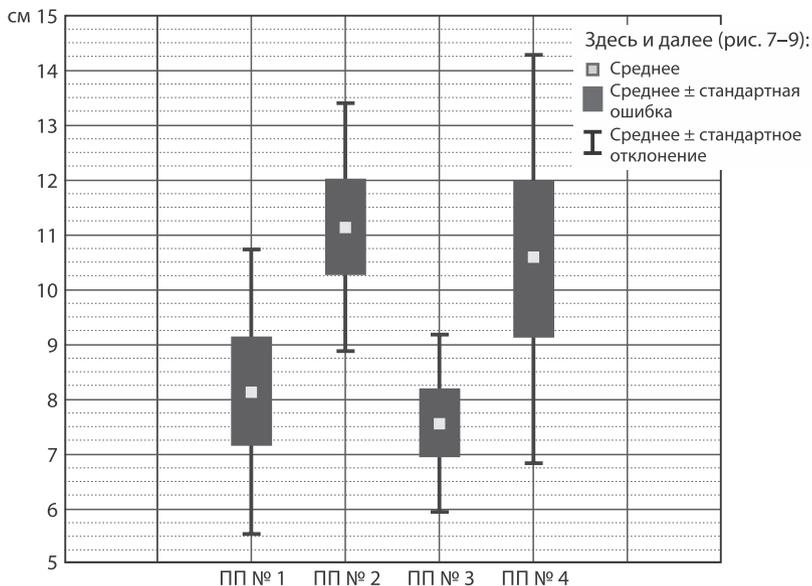
Сравнение же глубин дорожек «до» и «после» показывает нам высокие темпы восстановления растительного покрова. Лучше всего восстановились фитоценозы кустарничково-осоково-сфагнового умеренно-влажного мезотрофного болота на ПП № 1 и № 4, где глубина троп с нагрузками 60 и 180 проходов уменьшилась в среднем в 1,6 раза в сравнении с началом опыта. Меньшие значения показал олиготрофный пушицево-сфагновый фитоценоз (ПП № 2), глубина его дорожек с такой же нагрузкой уменьшилась в среднем в 1,3–1,5 раз. На участке тростниково-сфагнового мезотрофного болота на ПП № 3 глубина тропинок уменьшилась в наибольшей степени: в 2,7 раза на дорожке с нагрузкой 60 проходов и в 2,1 раз – с нагрузкой 180 проходов, однако первоначальный фитоценоз не восстановился.

Устойчивость болотных фитоценозов к антропогенному воздействию

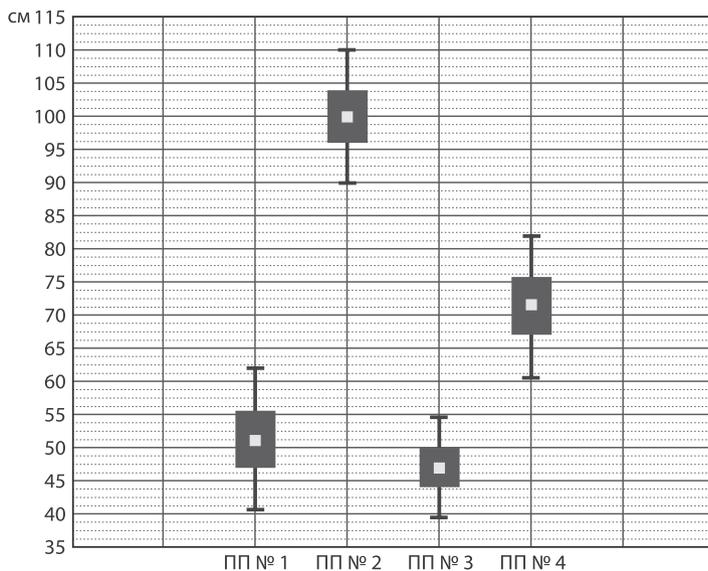
Таким образом, сравнив все наши пробные площади по устойчивости к механическому повреждению (см. таблица 3, рис. 2–5) и способности к последующему самовосстановлению (см. таблица 3, рис. 6–9), мы выявили наиболее уязвимые участки тропы «Плавницкое болото». Изученные фитоценозы располагаются в порядке снижения устойчивости к прямому антропогенному воздействию следующим образом.

ПП № 1. Переходное кустарничково-осоково-сфагновое болото с ассоциацией *Oxycoccus palustris* + *Menyanthes trifoliata* + *Eriophorum vaginatum* – *Sphagnum fallax* наиболее устойчиво к нарушению растительного покрова и одновременно обладает очень интенсивным его восстановлением за счет большого линейного прироста доминирующих *Sph. fallax* и *Sph. angustifolium* в мезотрофных условиях. Глубина троп спустя 4 месяца составляет  $8,1 \pm 1,0$  см на дорожке с нагрузкой 60 проходов и  $9,6 \pm 0,6$  см – с нагрузкой 180 проходов.

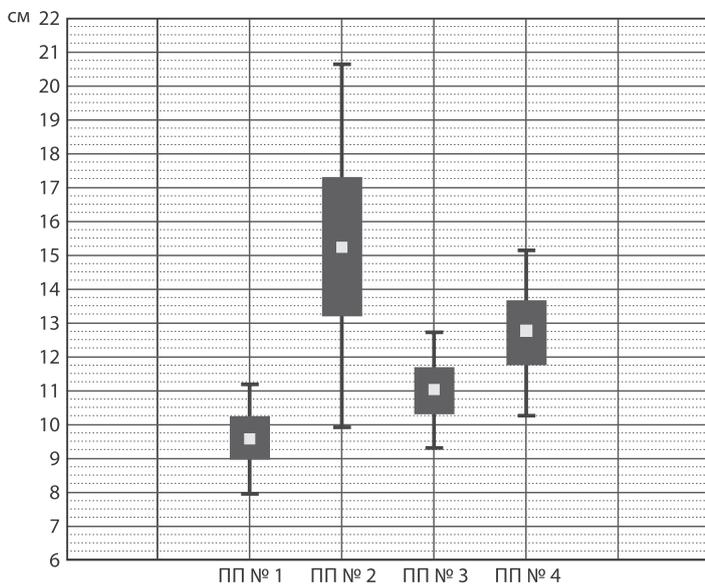
ПП № 4. Мезотрофное кустарничково-осоково-сфагновое болото с ассоциацией *Betula pendula* – *Andromeda polifolia* + *Menyanthes trifoliata* + *Eriophorum vaginatum* – *Sphagnum magellanicum* + *Sph. fallax* обладает достаточной устойчивостью к нарушению растительного покрова, однако это не компенсирует темпы восстановления, уступающие предыдущим ассоциациям. Глубина троп на дорожках с нагрузкой в 70 и 110 проходов составляет  $10,6 \pm 1,4$  см и  $12,7 \pm 0,9$  см соответственно, что может быть сравнимо с меньшими значениями глубины дорожек предыдущих площадок при значительно большей нагрузке (180 проходов).



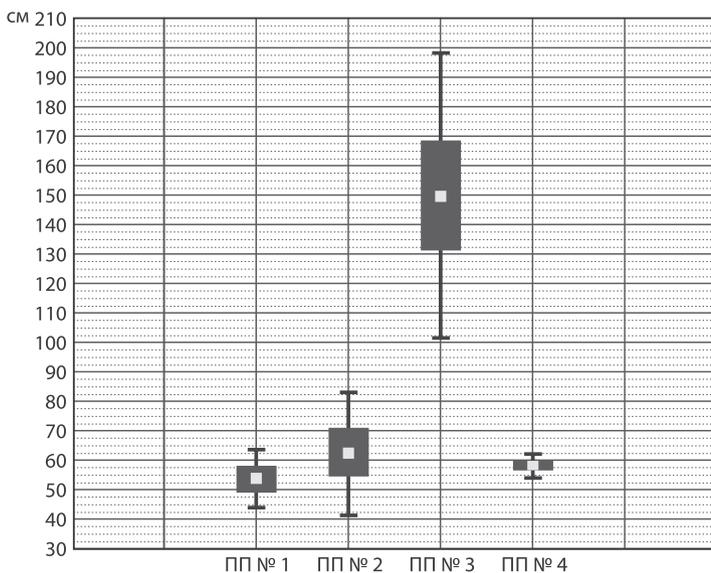
**Рис. 6.** Глубина восстанавливающихся дорожек, образовавшихся после 60 проходов (ПП № 4 – 70 проходов)



**Рис. 7.** Ширина восстанавливающихся дорожек, образовавшихся после 60 проходов (ПП № 4 – 70 проходов)



**Рис. 8.** Глубина восстанавливающихся дорожек, образовавшихся после 180 проходов (ПП № 4 – 110 проходов)



**Рис. 9.** Ширина восстанавливающихся дорожек, образовавшихся после 180 проходов (ПП № 4 – 110 проходов)

ПП № 2. Олиготрофное сосново-пушицево-сфагновое структурированное болото с ассоциацией *Pinus sylvestris* (f. *willkomii*) – *Oxycoccus palustris* + *Eriophorum vaginatum* + *Rhynchospora alba* – *Sphagnum magellanicum*, несмотря на большую устойчивость, чем у мезотрофного тростниково-сфагнового болота (ПП № 3), уступает по этим показателям остальным двум участкам. В то же время этот фитоценоз обладает наименьшей способностью к восстановлению, глубина его троп на дорожках с нагрузкой в 60 и 180 проходов составляет  $11,1 \pm 0,9$  см и  $15,3 \pm 2,0$  см соответственно, что можно также сопоставить с дорожками ПП № 4, где при большей нагрузке (70 и 110 проходов) глубина дорожек сравнительно меньше.

ПП № 3. На мезотрофном тростниково-сфагновом болоте с ассоциацией *Phragmites australis* + *Eriophorum vaginatum* – *Sphagnum fallax* + *Sph. angustifolium* глубина зарастающих троп отличается от таковой у ПП № 1 незначительно и составляет  $7,6 \pm 1,2$  см на дорожке с нагрузкой 60 проходов и  $11 \pm 0,7$  см – с нагрузкой 180. Несмотря на это, участок является наиболее уязвимым к прямому антропогенному воздействию. Спустя 4 месяца после начала опыта на тропях с нагрузкой 60 и 180 проходов первоначальный фитоценоз не восстановился.

### Заключение

Устойчивость растительного покрова болот к механическим повреждениям неодинакова для различных фитоценозов и зависит в первую очередь от состава растительного покрова и условий увлажнения. С повышением обводненности участка снижается его устойчивость. По результатам наших исследований наиболее уязвимым к механическому воздействию оказался тростниково-сфагновый фитоценоз (ПП № 3), а наиболее устойчивым – кустарничково-осоково-сфагновый на ПП № 1. Определены предельно допустимые нагрузки на данные сообщества, превышение которых приводит к полному разрушению растительного покрова. Выявлено, что сильнее всего разрушается участок тростниково-сфагнового мезотрофного болота (порог нагрузки 60 проходов). Наиболее устойчивыми являются кустарничково-осоково-сфагновые ковры мезотрофного болота и сосново-пушицево-сфагновое структурированное олиготрофное болото (порог нагрузки 180 проходов).

При определении рекреационной устойчивости болотных фитоценозов необходимо также учитывать их способность к самовосстановлению после повреждения. На исследуемых участках дорожки с малыми нагрузками (1 и 4 прохода) за летний период (июнь-октябрь) заросли

полностью, а дорожки с большими нагрузками (6–180 проходов) восстановились в разной степени. Лучшее восстановление кустарничково-осоково-сфагновый фитоценоз (ПП № 1), где в условиях мезотрофного питания и близкого стояния грунтовых вод доминируют влаголюбивые *Sphagnum fallax* и *Sph. angustifolium*. На остальных пробных площадях: кустарничково-осоково-сфагнового сообщества (ПП № 4) и сосново-пушицево-сфагнового сообщества олиготрофного болота (ПП № 2), где преобладает *Sph. magellanicum*, – восстановление оказалось менее интенсивным. На дорожках тростниково-сфагнового мезотрофного болота (ПП № 3) с нагрузкой 60 и 180 проходов фитоценоз по-прежнему разрушен, этот участок является наиболее уязвимым к рекреационному воздействию.

Соответственно, полученные экспериментальные результаты мы рекомендуем использовать при планировании туристско-рекреационных маршрутов на верховых болотах, с учетом неоднородности фитоценозов и их различий по степени устойчивости к рекреационному воздействию.

#### Библиографический список / References

Антипин В.К. Болота Карелии как объекты экологического туризма // Роль туризма в модернизации экономики российских регионов: Сб. научных ст. по материалам международной научно-практической конференции 8–10 июня 2010 г., Петрозаводск – Кондопога / Под общ. ред. А.И. Шишкина, Т.А. Кодоловой. Петрозаводск, 2010. С. 271–273. [Antipin V.K. Marshes of Karelia as objects of ecological tourism. *Roľ turizma v modernizatsii ekonomiki rossiiskikh regionov*. Collection of articles on the materials of the international scientific and practical conference June 8–10, 2010, Petrozavodsk – Kondopoga. A.I. Shishkin, T.A. Kodolova (ed.). Petrozavodsk, 2010. S. 271–273.]

Боч М.С. Влияние рекреационного вытаптывания на болотную растительность (на примере верхового грядово-мочажинного болота Ленинградской области) // Материалы VI Всесоюзного совещания «Антропогенные изменения, охрана растительности болот и прилегающих территорий». Минск, 1981. С. 108–113. [Boch M.S. Influence of recreational trampling on marsh vegetation (on the example of the upper ridge-moss swamp of the Leningrad Region). *Materialy VI Vsesoyuznogo soveshchaniya «Antropogennye izmeneniya, okhrana rastitel'nosti bolot i prilegayushchikh territorii»*. Minsk, 1981. Pp. 108–113.]

Боч М.С., Мазинг В.В. Экосистемы болот СССР. Л., 1979. [Boch M.S., Mazing V.V. *Ekosistemy bolot SSSR* [Ecosystems of the marshes of the USSR]. Leningrad, 1979.]

Зеленкевич Н.А., Груммо Д.Г., Созинов О.В. Влияние рекреационной нагрузки на растительность верховых сфагновых болот // Ботаника: исследования. Вып. 35. Минск, 2008. С. 45–53. [Zelenkevich N.A., Grummo D.G., Sozinov O.V. Influence of the recreational load on the vegetation of the upper sphagnum bogs. *Botanika: issledovaniya*. Vol. 35. Minsk, 2008. Pp. 45–53.]

Илометс М. Продуктивность сфагнового покрова на примере Гусиного болота // Труды Печоро-Ильчского заповедника. Вып. 13. Сыктывкар, 1976. С. 40–57. [Ilomets M. Productivity of sphagnum cover in the example of Gusynyi bog. *Trudy Pechoro-Ilychskogo zapovednika*. Vol. 13. Syktykvar, 1976. Pp. 40–57.]

Кац Н. Я. Болота и торфяники. Пособие для университетов. М., 1941. [Kats N. Ya. *Bolota i torfyaniki* [Marshes and peat bogs]. A manual for universities. Moscow, 1941.]

Королькова Е. О. Мониторинг рекреационного использования особо охраняемой природной территории на примере государственного природного заповедника «Полистовский» // Вестник МГГУ им. М. А. Шолохова. Социально-экологические технологии. 2015. № 1–2. С. 30–39. [Korolkova E. O. Monitoring of recreational use of protected areas on the example of Polistovsky State Nature Reserve. *Vestnik MGGU im. M. A. Sholokhova. Sotsial'no-ekologicheskie tekhnologii*. 2015. № 1–2. Pp. 30–39.]

Косых Н. П. К методике определения линейного прироста и продукции сфагновых мхов на мезо-олиготрофных болотах Западной Сибири // Материалы совещания «Болота и заболоченные леса в свете задач устойчивого природопользования». М., 1999. С. 121–122. [Kosykh N. P. To the method for determining linear growth and production of sphagnum mosses in meso-oligotrophic bogs of Western Siberia. *Materialy soveshchaniya «Bolota i zabolochennyye lesa v svete zadach ustoichivogo prirodopol'zovaniya»*. Moscow, 1999. Pp. 121–122.]

Кусков А. С., Голубева В. Л., Одинцова Т. Н. Рекреационная география: Учебно-методический комплекс. М., 2005. [Kuskov A. S., Golubeva V. L., Odintsova T. N. *Rekreatsionnaya geografiya* [Recreational geography]: Educational-methodical complex. Moscow, 2005.]

Пояснительная записка о результатах работ с анализом динамики лесов и других изменений в сравнении с данными предыдущего лесоустройства и проектируемыми объемами мероприятий лесничества «Государственный природный заповедник “Полистовский” Псковской области Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации по Государственному контракту № 0357100008614000002-0044884-02 от 29.08.2014 г. СПб., 2015. [Poyasnitel'naya zapiska o rezul'tatakh rabot s analizom dinamiki lesov i drugih izmenenii v sravnenii s dannymi predydushchego lesoustroistva i proektiruemyimi ob'emami meropriyatii lesnichestva «Gosudarstvennyi prirodnyi zapovednik «Polistovskii» Pskovskoi oblasti Ministerstva prirodnykh resursov i ekologii Rossiiskoi Federatsii po Gosudarstvennomu kontraktu № 0357100008614000002-0044884-02 от 29.08.2014 г. [Explanatory note on the results of works with analysis of forest dynamics and other changes in comparison with the data of the previous forest inventory and the projected volumes of forestry activities State Nature Reserve Polistovsky of the Pskov Region of the Ministry of Natural Resources and Ecology of the Russian Federation under the State Contract № 0357100008614000002-0044884-02, 29.08.2014. St. Petersburg, 2015.]

Пьявченко Н. И. Торфяные болота, их природное и хозяйственное значение. М., 1985. [P'yavchenko N. I. *Torfyanye bolota, ikh prirodnoe i khozyaistvennoe znachenie* [Peat bogs, their natural and economic importance.]. Moscow, 1985.]

Статья поступила в редакцию 12.06.2016

The article was received on 12.06.2016.

**Королькова Екатерина Олеговна** – кандидат биологических наук, доцент; доцент кафедры ботаники Института биологии и химии, Московский педагогический государственный университет.

**Korolkova Ekaterina O.** – PhD in Biology; Associate Professor of Department of Botany of Institute of Biology and Chemistry, Moscow State University of Education

E-mail: korol-k@mail.ru

**Шкурко Анна Валентиновна** – студентка Института биологии и химии, Московский педагогический государственный университет

**Shkurko Anna V.** – student of Institute of Biology and Chemistry, Moscow State University of Education

E-mail: shen-ku@bk.ru

## В.С. Фридман

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,  
119234, Россия, Москва

### Что не так с социобиологией?

Цель работы – анализ внутренних противоречий социобиологии. Исследовано, насколько ключевые идеализации («эгоистический индивид») и теоретические конструкции социобиологии (поведение индивидов в каждый данный момент структурируется максимизацией краткосрочного выигрыша, так что выбор поведения из репертуара возможных тактик и форм деятельности определяется соотношением их «выигрыша» к «плате» здесь и сейчас) приложимы к разнообразным ситуациям жизни животных в сообществе, действительно ли структуру связей между ними и особенности поведения по их поддержанию объяснимы на основе атомарных характеристик индивидов (мотивация, сила, активность, конкурентоспособность и пр.).

Показано, что то и другое имеет место быть лишь в анонимных статьях и беструктурных скоплениях, и то лишь короткое время. Далее учащение контактов перерастает во взаимодействия, делающих животных социально связанными и социально зависимыми. В этом состоянии их поведение противоположно предсказаниям социобиологии как по ультимативным, так и по проксимальным механизмам.

Ультимативные механизмы характеризуются приматом системности над адаптивностью. Взаимодействуя в сообществе, особи 1) сперва выстраивают видоспецифический паттерн социальной организации (кооперативное и «альтруистическое» действие по созданию системного целого); 2) только потом, в рамках возникшей структуры связей, они конкурируют друг с другом за территории, самок, социальный статус и прочие ресурсы, важные для их собственной приспособленности («эгоистическое» действие).

Второе происходит лишь при условии реализации первого, и никак иначе, даже когда первое связано с высоким риском потери статуса в данном поселении.

Проксимальные механизмы характеризуются «неоптимальностью» поведения животного в сообществе. В их социальной активности и в поведении самообеспечения неизменно присутствуют затраты, с т.з. социобиологии, «лишние», ибо «снижают эффективность». Причина этого в том, что животные стремятся к долгосрочной устойчивости поддерживаемых отношений вопреки возможным помехам среды и для этого жертвуют кратковременным выигрышем.

**Ключевые слова:** этология, социобиология, орнитология, эволюция социальности, коммуникация животных, социальная организация, популяционная биология, кормодобывательное поведение.

## V.S. Fridman

Lomonosov Moscow State University,  
Moscow, 119234, Russia

### What is wrong with sociobiology?

The aim of the paper is analysis of the inner controversies of sociobiology. The author investigate how key idealizations («selfish person») and theoretical constructions of sociobiology (person's behavior at a given moment is structured by maximization of short-term victory, so that the choice of behavior from a variety of possible tactics and forms of activity is determined by the correlation of «victory» to «payment» here and now) are applicable to various situations of animal life in society; is it really possible to explain the structure of their connections and features of their behavior on the basis of monatomic characteristics of individuals (motivation, power, activity, competitiveness).

The author shows that both are possible only in anonymous and non-structural groups and also for a short time period. Further on more contacts lead to interaction that makes the animals socially connected and socially dependent. In this condition their behavior contradicts the forecast of sociobiology both by ultimatum and proximal mechanisms.

Ultimatum mechanisms are characterized as primate of systemic over adaptivity. Interacting in society individuals 1) firstly construct species-specific pattern of social organization (cooperative and «altruistic» action to create a system whole); 2) only after that within the framework of appeared connections they compete with each other for the territory, mates, social status, etc., resources that are important for their own fitness («selfish» activity).

The second only takes place on the condition of realization of the first, even when the first is connected with the high risk of the loss of status in this settlement.

Proximal mechanisms are characterized by «non-optimal» behavior of animals in society. In their social activity and behavior of self-reliance there are always expenses that from the point of view of sociobiology are «extra» because they «lower the effectiveness». The reason for that is that the animals tend to long-term relationships in spite of all the obstacles of the environment, so they sacrifice their short-term victory.

**Key words:** ethology, sociobiology, ornithology, social evolution, animal communication, social organisation, population biology, foraging behaviour.

### «Эгоистичный мул»

В 2010 г. Александр Кузнецов написал про идеи Докинза «Эгоистичный мул», кольнул, так сказать, в больное [Кузнецов, 2010]. Важно подчеркнуть: это именно дружеский шарж, а не испепеляющая сатира (как пытался его использовать, вопреки предупреждению автора, Е.Н. Панов). Описанную ситуацию легко найти в природе: таков кредитогенез у рыб, амфибий и ряда других групп, когда гибридогенный вид в каждом поколении ресинтезируется заново, для чего «эгоистично» эксплуатирует оба родительских. Подобные особи хоть не стерильны, как мулы, но геном одной из форм полностью элиминируется при гаметогенезе, и в следующем поколении для ресинтеза видового фенотипа они должны спариться с одним из родителей [Боркин, 2010, слайды 10, 27–28; Боркин, Линтвинчук, 2013].

### «Эгоистический индивид» обнаруживается лишь в анонимных стаях...

А вот что «убивает» социобиологические концепции напрочь, это примат системности над адаптивностью. Как принцип организации социальной жизни он был выдвинут С.П. Харитоновым при выделении более и менее предпочитаемых частей колоний. Обнаруживается, что выбор наиболее предпочтительных мест колонии, форм поведения особей в этих местах и/или направлений переселения особей «в эту сторону» внутри колонии часто ведут к понижению репродуктивного успеха (или успеха в конкуренции за территорию, за партнера, социальный статус на току и т.п. ресурс), а не максимизируют его, как того требуют социобиологические идеализации [Харитонов, 2011]. Сегодня понятно, что это – универсалия для практически всех видов позвоночных и форм их социальной активности (территориальность, брачное поведение,

системы доминирования-подчинения в группах и пр.). Как и для поведения самообеспечения: кормления, использования территории и пр.

Проявления примата системности над адаптивностью в поведении животных в сообществе подробнее обсуждаются ниже, здесь отметим, что он верен и в «обратную сторону». «Эгоистичные индивиды», соответствующие социобиологическим идеализациям, существуют, но только вне социальной связанности и социальной зависимости, в структурированных сообществах обязательных [Гольцман и др., 1994; Громов, 2008; Фридман, 2013]. А именно, в анонимных стаях внегнездового периода, обычных для ряда видов птиц, и в бесструктурных скоплениях особей, привлеченных первичным сигналом (корм, безопасные места ночлега или гнездования и пр.).

Так, домовые воробьи *Passer domesticus* в стае периодически прекращают кормление, поднимают голову и осматривают окрестности, где возможно появление хищника (его нужно обнаружить заблаговременно, чтобы успеть с броском в ближайшее укрытие). Когда они кормятся в плотном скоплении на стационарной кормушке или в рассредоточенной группе на земле, затраты времени на сканирование пространства вокруг в общем падают с ростом размера стаи.

В опытах Elgar et al. (1984) кормовой столик надвое делили перегородкой. Птицы в одной половине не видели собратьев в другой, но могли видеть с присады, откуда слетали к кормушке. Здесь интенсивность осматриваний на кормушке зависела только от числа непосредственно видимых птиц и не зависела от общего числа в группе. Хотя только что, перед слетом, воробей видел всю стаю и при кормлении слышит позывы других птиц за перегородкой, так что мог бы определить их число, но воспринимает лишь свое непосредственное окружение.

В подобных стаях воробьи, овсянки, скворцы и др. виды не координируют моменты осматриваний, хотя таким образом могли бы сильно увеличить время пребывания с опущенной головой (т.е. кормления). У особей, находящихся рядом друг с другом, клювы направлены в разные стороны, притом что неспецифическая стимуляция действует: чем выше среднее число особей, находящихся в поле зрения каждого члена стаи, тем интенсивней он кормится (больше извлекает кормовых объектов в единицу) времени и меньше осматривает при прочих равных. Она же поддерживает высокую синхронность взлетов и точность маневров стаи, когда индивидов захватывает распространяющаяся волна возбуждения, но, осев на кормление, они вновь делаются независимыми (см. данные по стаям лебедей *Cygnus cygnus* и *C. bewickii* [Black, 1988], скворцов *Sturnus vulgaris* [Fernández-Juricic et al., 2004] и пр.).

Ухудшение условий кормодобывания (учащение неудачных зондирований в стае грачей или куликов, большая рассредоточенность семян и других собираемых кормовых объектов) увеличивает частоту и дальность перемещений неуспешно кормившихся птиц друг относительно друга. Это интенсифицирует агрессию и преследования, когда движущиеся особи «натякаются» на спокойно кормящихся, чем отвлекают их, и т.д.

Удачно кормящиеся («попавшие» на локальное обилие корма) в такой ситуации интенсифицируют кормодобывание вопреки росту риска хищничества (часто даже в присутствии хищника, как чирки-свистунки *Anas crecca* в присутствии скопы *Pandion haliaetus* [Pöysä, 1987] (см. данные по серому журавлю *Grus grus* [Alonso et al., 1986], щеглу *Carduelis carduelis* [Glück, 1987], грачам *Corvus frugilegus* [Patterson, 1975]). Однако стохастические перемещения «неудачников» побуждают и их учащать осматривания, в конце концов прерывающие кормление. Иными словами, все птицы в стае настолько «эгоистичны», что каждая следует своим собственным стимулам продолжить кормление или прервать его из-за возможной опасности. Поведение соседей здесь фактически не воспринимается до прямого столкновения с ними, исключая кормодобывание.

Но и они выступают достаточно общим стимулом, интенсифицирующим собственные движения кормодобывания у ближайших соседей пропорционально успешности таковых соседа. Косвенно это влияет на частоту осматриваний, в целом снижая ее, но не рождает «коллективной бдительности» – каждая птица следит за соседями и возможным хищником самостоятельно (см. воздействие движений робота на кормящихся мексиканских чечевичников *Carpodacus mexicanus* [Fernández-Jurísic et al., 2006], или анализ настроженности в стаях юнко *Junco hyemalis* и воробьиной овсянки *Spizella arborea* [Lima, 1995]).

В структурированных сообществах, вроде зимних стай лазоревок *Parus caeruleus* и больших синиц *P. major*, ситуация противоположна. Там широко распространены взаимное обучение и «социальная трансляция» инноваций, вроде открывания крышечек из фольги [Aplin et al., 2013, 2015].

Именно из-за «эгоистичности» поведение индивидов в неструктурированных стаях независимо друг от друга и никак не координируется между собой, хотя это было бы выгодно всем. В силу последнего зависимость уровня риска от его интенсивности и размера стаи колоколообразна: он вновь возрастает при наиболее интенсивном кормлении в крупных стаях. По этой причине особи стараются присоединиться к стае оптимального размера, и лишь голодающие присоединяются

к любой (см. данные по желтогорлым овсянкам *Emberiza elegans* [Yamaguchi, Yahara, 2002]).

Интересно различие в реакции на это взрослых и молодых грачей *Corvus frugilegus*, кормящихся в зимних стаях. Первые толерантны к рискам учащения агрессивных контактов и выедания корма независимо перемещающимися другими особями, они увеличивают темп кормления и достигают большей скорости поступления энергии из пищи (в единицу времени), хотя потребляют более мелких и менее питательных жертв, чем в мелких стаях. Наоборот, молодые грачи не выносят возрастания риска в подобной ситуации: они увеличивают время, затрачиваемое на переходы с места на место и снижают темп кормежки [Henderson, Hart, 1991].

В обоих случаях оценка риска и/или обилия корма осуществляется локально, по происходящему в 1–1,5 м вокруг индивида, никто не способен осуществить ее хотя бы для площади, на которой кормится вся стая. Всецело господствуют близкодействие и «ближний порядок» взаимоотношений индивидов [Coolen et al., 2001].

Из этого исходит Social foraging theory [Giraldeau, Caraco, 2000]. Согласно ей, объединение в стаю связано:

- 1) с разделением информации – успешно кормящиеся особи как бы показывают соседям благоприятные микростации и эффективные методы кормодобывания, побуждая осматривать первые и копировать вторые;
- 2) с возможностью клептопаразитизма части особей («нахлебников», «scroungers») на «честно» добывших корм («producers»), в диапазоне от их сгона, чтобы самому кормиться там же и тем же способом, и до простого изъятия корма [Galef, Giraldeau, 2001].

Оба эффекта неизменно локальны [Elgar, 1989; Coolen et al., 2001], дистантное наведение, обслуживающее «разделение информации» и «возможности клеопаразитизма», в анонимных стаях отсутствует (тем более со специфическими сигналами).

Соответственно, увеличение бдительности с увеличением размера группы (при меньших затратах на осматривания) – индивидуальный, а не коллективный феномен, нивелирующийся возможной дезорганизацией [Roberts, 1996; Bednekoff, Lim, 1998]. Так, учащение осматриваний у птиц в стае вызывается интенсификацией перемещений в той же степени, что риск хищничества, и «съедает» вышеописанный выигрыш (Fernández-Jurísic et al., 2004). Интенсификация бдительности при ухудшении видимости (скажем, у зябликов *Fringilla coelebs*, кормящихся семенами), происходит у всех особей одновременно, без попытки «доверия» к бдительности соседа. Также на скорость обнаружения

хищника (перепелятника *Accipiter nisus*) влияет лишь индивидуальная скорость подъема головы, различия по которой не конвергируют в стае [Whittingham et al., 2004].

Скорее всего, уменьшение риска хищничества в анонимных стаях достигается не за счет большей (а тем более лучшей) бдительности, а пассивным образом, за счет массы жертв, которая дезориентирует хищника и сама по себе. Сходная ситуация фиксируется для активной защиты колониальных видов, которая также несоординирована у разных особей и в целом безуспешна [Толстенков, 2012], в противоположность строгой анизотропности социального пространства колонии, жестко управляющей территориальным поведением и резидентов, и вселенцев [Kharitonov, 1998; Харитонов, 2011], тока и других типов популяционных группировок.

А интенсификация кормодобывания и сокращение осмотрований в присутствии других членов стаи – частный случай изученного Р. Зайонцем эффекта социального облегчения [Zajonc, 1965]. В присутствии «многих глаз» особей, воспринимаемых как «чужие и конкуренты», как это присуще анонимной стае, у всех ее членов растет общее возбуждение (arousal). Оно улучшает выполнение простых задач (клевки, сканирования, взлеты и повороты все вместе), но ухудшает – сложных (внутреннее структурирование стаи и перераспределение особей в гетерогенной среде). Тогда при первоначальном увеличении числа особей «выигрыш» членов стаи от интенсификации собирания или зондирования превосходит «плату» от дезорганизации перемещений при кормлении и снижения бдительности, но дальше второе начинает преобладать, что хорошо видно на полевых данных и подтверждается имитационным моделированием [Siro, 2006].

Неслучайно, что стайный образ жизни сам по себе не коррелирует с большей продолжительностью жизни у исследованного 421 вида североамериканских птиц [Beauchamp, 2010]. Точно так же размеры переднего мозга у птиц при прочих равных не коррелируют ни со склонностью к стайности во внегнездовое время, ни с размером групп, в противоположность приматам [Beauchamp, Fernández-Juricic, 2004].

### **...однако немедленно исчезает в социальной жизни**

Все вышеописанное верно также для бесструктурных скоплений индивидов, привлеченных первичным сигналом (локальное изобилие корма, подходящих мест гнездования, безопасных убежищ и пр.) в конкретное место для поселения: чаек,севших на место колонии, тетеревов, собравшихся на току, больших пестрых дятлов, занимающих одиночные

территории в августе-сентябре в плодоносящих сосняках, чтобы охранять их всю зиму и пр. В первые моменты, когда они собрались, но не позже. В подобных скоплениях «эгоистичные индивиды» существуют не дольше свободных радикалов в автокаталитически идущей реакции. Рост локальной плотности особей учащает контакты, те перерастают во взаимодействия с обменом демонстрациями – территориальные, брачные и пр.

По результатам последних животные связываются социальными связями и/или переходят к долговременно-устойчивой эксплуатации территории вместо временных и подвижных участков до этого (т.н. «супертерриториальность» [Patterson, 1980]). В обоих случаях примат системности над адаптивностью властвует безраздельно, см. ниже.

Одновременно вокализации и/или ритуализованные демонстрации участников взаимодействий (и сам вид победителей и побежденных), как и трансформированная ими среда обитания (вроде шишек в «кузницах» больших пестрых дятлов, занявших осенне-зимние территории в обильно плодоносящем сосняке), формируют сигнальное поле группировки. Эти вторичные сигналы привлекают в скопление дополнительных особей – потенциальных вселенцев из «подвижного резерва» популяции [Фридман, Ерёмкин, 2009; Фридман, 2013]. Они 1) повышают локальную плотность в формирующейся колонии, на току, в территориальной группировке далеко за пределы экологической емкости местообитания, определившей «первичный сигнал»; 2) обостряют конкуренцию за территорию, полового партнера или социальный статус в группе настолько, что известная часть особей (а в «лучших» поселениях, наиболее притягательных для вселенцев – и большинство) неминуемо должна проиграть, будучи вытесненной из данного поселения в другие, «похуже», менее плотные и устойчивые.

Что замыкает положительную обратную связь между плотностью/частотой контактов в бесструктурном скоплении и скоростью/необратимостью его превращения в структурированное сообщество: первое ускоряет второе, а оно, в свою очередь, вздувает первое.

### **Примат системности над адаптивностью – универсалия социальной жизни**

Так исключается сколько-нибудь длительное существование «эгоистических индивидов», как рисует их социобиология, и одновременно участие их в социальной коммуникации – с началом последней животные обращаются в социально связанных и социально зависимых. А их поведение не просто отклоняется от социобиологических идеализаций,

но полностью противоположно им, и именно благодаря примату системности над адаптивностью, состоящему в следующем. Индивиды *сперва* выстраивают видоспецифические социальные связи (в том числе «вкладываются» в поддержание «общей инфраструктуры» информационного обмена в группировке, несмотря на затраты и риск), и *только потом* конкурируют в их рамках за улучшение статуса («гарантирующего», среди прочего, и больший успех в спариваниях), но лишь при условии устойчивости этих связей.

Так, самцы больших панд не могут «просто спариться» с ближайшей самкой, даже если она доступна и рецептивна, надо сперва «по правилам» посостязаться с соперником [Bian et al., 2013]. То же самое видим при образовании пары у домовых воробьев [Иваницкий, 1994] или воронов [Хейнрих, 1994].

Аналогичный феномен фиксируется у шалашников *Chlamydera nuchalis*. Здесь самцы привлекают самок, раскладывая «украшения» так, чтобы возникала оптическая иллюзия; чем она выраженной, тем лучше [Endler et al., 2010]. Неискусных «иллюзионистов» самки предпочитают меньше, вплоть до полного игнорирования. Однако попытки исследователей им «помочь», перекладывая «украшения» по типу «лучших» особей, ни к чему не привели. В следующие несколько дней самцы все вернули к прежнему «неудачному» виду, и по-прежнему пытались привлечь им потенциальных подруг [Kelley, Endler, 2012].

То же самое свойственно самцам других видов, спаривающимся на токах: каменным глухарям *Tetrao urogalloides* (А.В. Андреев) [цит. по: Харитонов, 2011], турухтанам *Phylomachus pugnax* [Widemo, 1998], острохвостым тетеревам *Centrocercus urophasianus* [Patricelli, Krakauer, 2009], шалашникам *Ptilonorhynchus violaceus* [Paricelli et al., 2002] и пр. В каждый отдельный момент они больше предпочитают демонстрировать себя на токовой площадке и взаимодействовать с соседями, чем ухаживать за привлеченными самками – настолько, что им затруднительно «увести» самца с тока и побудить спариваться.

Так, опыты с самками-роботами на току острохвостых тетеревов показывают, что эта стратегия наиболее эффективна в долговременном плане. При каждой данной интенсивности посещений самками тока она обеспечивает устойчивое предпочтение ими «социоцентричных» самцов, наиболее вкладывающихся в выстраивание отношений с соседями, а не в ухаживания, – и максимум спариваний за весь период [Patricelli, Krakauer, 2009]. С другой стороны, такие самцы в ухаживании более «отзывчивы» на изменение поведения самки, точнее корректируют

собственные демонстрации сообразно ответам, а не пробуют «немедленно овладеть», как менее популярные у самок самцы (данные по *Ptilonorhynchus violaceus* [Patricelli et al., 2002]).

Сюда же относится много раз описанная у колониальных видов верность особей прежним территориям в условиях, когда корма недостаточно для размножения (моевки *Rissa tridactyla* на Мурмане [Краснов, 1990]). Птицы могли бы вести себя «эгоистически»: переместиться подальше, где есть корм, и успешно размножиться, не обращая внимание на судьбу группировки. Нет, они «жертвуют» собственным размножением, держат территории в прежней колонии, соседи по-прежнему взаимодействуют между собой в рамках территориальности и взаимного доминирования [Краснов, 1990].

Этим они сохраняют колонию как единицу популяционной системы и мощный источник вторичных сигналов (териологи зовут их сигнальным полем [Щипанов, 2003, 2015]), устойчиво привлекающих нерезидентных особей для подселения. Когда временные трудности с кормом кончатся, колония вновь быстро наполнится резидентами. Если бы особи вели себя «эгоистически», им всем пришлось бы искать новые места для образования колоний, а их немного, они требуют уникального сочетания кормовых и защитных условий, так что не факт, что «эгоисты» нашли бы их.

Тем более, при сильном ограничении времени на репродукцию, птицам оказывается выгодней не тратить его на поиски новых мест размножения при каждой отдельной неудаче, но каждый раз «слепо» реагировать на вторичные сигналы и дальше воспроизводить видо-вые отношения во взаимодействиях друг с другом. В «плохие» сезоны это неэффективно, но «на длинной дистанции» социально-связанные и социально-зависимые особи неизменно выигрывают у «атомизированных» – благодаря пользованию информацией, циркулирующей в социальной системе (т.н. *communicative network* [Фридман, 2013]).

В этих примерах (их можно умножить) поведение особей неизменно преследует долговременный выигрыш, даже если это «невыгодно» с точки зрения максимизации соотношения «платы» и «выигрыша» здесь и сейчас. И даже в экологических, социальных и прочих условиях, когда стремление к долгосрочному выигрышу несовместно с репродуктивным и прочим успехом, обычно оцениваемым этологами как мера приспособленности индивидов. Скажем, люрики *Alle alle* и большие конюги *Aethia cristatella* – моногамы. Казалось бы, их социальная активность в колонии должна завершаться с образованием

пары. Но нет: размножающиеся птицы активно участвуют в «клубах», посещают их на протяжении всего сезона размножения, активно «поют» и вступают там в доминантно-субординантные отношения [Харитонов, 2009]. Здесь опять поддержание социального статуса и активность в «клубах» (т.е. «участие» поведения индивида в поддержании пространственно-этологической структуры колонии) самцам важнее собственного размножения. Настолько, что они, уже образовав пару, «поют» в клубах для поддержания и повышения своего статуса, но гонят прочь новых самок, «отказываясь» от возможности спариваний [Там же, 2009].

Как показывает С.П. Харитонов, столь сложная социальная организация не обслуживает размножение индивидов, даже «лучших», скорее, отвлекает от него. Люрики и большие конюги размножаются глубоко под камнями, и охраняемые территории на поверхности для размножения значения не имеют. Однако есть и «асоциальные» особи: они не токуют, а, прилетая с кормежки, сразу лезут под камни, целиком отдавая себя нуждам размножения [Харитонов, 2011, рис. 5–6].

То же самое верно для других видов птиц (или млекопитающих) и других социальных систем: тока, территориальности и пр., – но полностью противоположно социобиологическим идеализациям, уподобляющим поведение особи расчетливому бизнесмену, действующему всегда и везде на максимизацию «прибыльности» поведения сегодня, в крайнем случае – «завтра», но не дальше [Мак-Фарленд, 1988, рис. 24.15; Alcock, 1998]. Или, точнее, движение к долговременному выигрышу возможно здесь лишь как следствие максимизаций серии кратковременных, но не вне этого процесса и тем более не вопреки. Для этого в каждый момент времени выбирается поведение, «наилучшее» по соотношению «платы» и «выигрыша» от его осуществления (из имеющихся альтернатив в виде разных элементов этологического репертуара, альтернативных тактик и стратегий поведения [Maynard Smith, Harper, 2003]).

### **Анизотопность пространства группировок**

Действительно, в разных вариантах социальной организации видим, что индивидуальные предпочтения особями разных участков внутри группировки определяются анизотропностью пространства последней (местом в структуре целого), а их проявление часто сопряжено с ущербом для приспособленности особей в долгосрочном аспекте или снижает эффективность поведения здесь и сейчас.

Так, большие пестрые дятлы при занятии одиночных территорий на внегнездовое время неизменно выбирают наиболее плотные поселения, хотя там занять их и удержать наиболее затруднительно из-за максимально ожесточенной конкуренции резидентов, отчего высока доля «неудачников» в первом или втором. Вторгаясь на чужие участки и обороняя собственные от вторжений соседей, они всю зиму стараются «переделивать в свою пользу» общее пространство поселения. Помимо соседей, владельцы территорий находятся «под давлением» активных вселенцев, пробувающих закрепиться, заняв участок территории в наименее охраняемой области – на краю группировки или на стыках территорий. И затем расширять его до обычных размеров с одновременной интенсификацией охраны, рекламирования пространства и патрулирования границ [Фридман, 1995а, 1998].

Неуспешность охраны территории (учащение поражений, снижающих вероятность победы в  $n$  последних стачках ниже некоего минимума, и следующее за ними сокращение ее площади ниже предела в 2000–2100 м<sup>2</sup>) вызывает ее потерю. «Неудачники», не сумевшие закрепиться в поселении в первые дни после прибытия или удержать территорию после более продолжительного периода охраны, составляют 60–95% птиц, привлеченных в плотные поселения в конце лета, и 15–45% – занявших участки и удерживавших их более 3–5 дней, выстроивших там ночевочное дупло. При прочих равных (общая численность вида в данной местности, урожай семян в этом году и пр.) доля «неудачников» положительно зависит от плотности, рост которой увеличивает риск «неудачи» и немедленно, и потом [Там же].

Причем второй ниже, но равномерен в течение всей осени и зимы, и не снижается по мере «знакомства» птиц в группировке и с установлением персонализированных отношений между ними. Подавляющая часть этих особей перемещается в ближайшие (примерно треть) и более дальние (две трети) поселения с меньшей плотностью и межгодовой устойчивостью населения. Они тем менее привлекательны для первопоселенцев, чем ниже их плотность в прошлые годы, в связи с чем их местоположение и состав населения сильнее варьируют по годам [Фридман, 1995а, 2003].

Чем ниже плотность, тем более группировка пополнится «неудачниками», вытесненными из более привлекательных поселений данной местности, и чем позже там занимает участки большинство резидентов, держащихся там всю зиму. Срок занятия территорий в разные годы сильно варьирует с середины июля и до начала сентября: он зависит

как от интенсивности размножения вида в данном году, интенсивности позднелетней дисперсии, так и урожая семян. Но относительный «нуль отсчета» в каждом сезоне – позднелетнее занятие первых территорий в наиболее плотных поселениях прошлых лет [Фридман, 1995а, 2003].

Отсюда следует первый вопрос. Почему значительная (иногда большая) часть популяции идет на крупные дополнительные затраты, «делая крюк» в первоначальных попытках закрепиться в самых плотных поселениях, при высокой вероятности вытеснения, потери времени и бессмысленности произведенных усилий? Можно ведь было сразу прибыть в более разреженные поселения, где занять территорию легче? Хуже того, пребывание в нетерриториальном статусе, долгие перемещения между поселениями практически у всех видов птиц – и дятлов, и гаичек, и других видов синиц – крайне рискованны для особей [Фридман, 2013]. Однако естественный отбор не только не элиминировал этот риск, но и сделал его нормативным; это не только не объяснимо социобиологическими теориями, но и противоположно им.

Вторая проблема того же рода: заняв территорию, дятел предпочтительно расширяет ее именно к центру поселения, а не к периферии, хотя в первом случае сопротивление выше, а вероятность успеха – ниже. В территориальной активности больших пестрых дятлов вторжения на участки соседей с последующей маркировкой/патрулированием новых границ криком «кик» (в сентябре и марте также барабанной дробью) чередуются с охраной «ядра» собственной территории от вторжений соседей. С последующей маркировкой их центров и прежних границ, если их «удалось отстоять», при неудаче новые границы маркирует только захватчик, а хозяин – лишь центр участка [Фридман, 1995а, 1998].

Чем большая доля конфликтов выигрывалась владельцем в первые 3–5 дней сравнительно с соседями, тем чаще он «демонстрирует амбиции»: вторгается к ним сам в момент, когда сопротивляться им труднее всего, они сами проиграли конфликт с третьей особью. Или когда сосед долбит шишку, что заставляет прерваться и после конфликта лететь за новой, тем самым снижая эффективность кормодобывания. Для того и другого птицы непрерывно отслеживают перемещения и взаимодействия соседей, чему помогает рекламирование территории криком «кик» (временной профиль волны «киканий» меняется в зависимости от того, победил дятел в недавнем конфликте или проиграл и насколько

«убедительно»<sup>1</sup> [Фридман, 1998]). И наоборот, «неудачные» относительно соседей дятлы преимущественно защищаются от попыток захватов, совершаемых в основном в те же «неудобные» для них моменты [Там же].

Все попытки расширения охраняемого пространства идут в первую очередь в сторону центра поселения: вторжения происходят преимущественно через сектора периферии участка, обращенные в сторону центра поселения, защищаются же, наоборот, больше границы, «обращенные к периферии» последнего. В такой ситуации в центре (функциональном, не обязательно геометрическом) уже через 1–2 месяца охраны участков, к концу сентября – началу ноября, автоматически оказываются особи с наибольшей успешностью охраны пространства. Прочие просто не удержатся под постоянным «давлением» вторжений более периферийных особей или соседних – на «обращенные к центру поселения» части их собственных территорий.

Фактически складывается анизотропность пространства группировки. Его наиболее центральные участки максимально привлекательны для захватчиков, т.е. выше по «качеству» с точки зрения всех резидентов, включая самых периферийных и неуспешных [Фридман, 1995а, 1998].

Подобная ситуация сохраняется всю зиму, пока в ходе весеннего возбуждения резиденты не станут все чаще вместо охраны пространства сближаться с соседями противоположного пола и пробовать образовывать пары. Успех в этом процессе заканчивается объединением прежних одиночных территорий, поиском места для гнезда и пр., событиями, знаменующими прекращение внегнездовой территориальности и характерной для нее «связи всех со всеми» внутри поселения. Брачные пары сперва охраняют объединенную территорию от появившихся

<sup>1</sup> Это верно и для дистантной угрозы, когда захватчик так и не решается вторгнуться, обмен ритуализированными угрозами, часто в сопровождении выпадов, клевков и подскоков «в пустоту» идет через границу участка на значительном расстоянии. Такие взаимодействия завершаются победой одной и поражением другой особи так же и по тем же «правилам», что прямые конфликты. Это так называемый положительный исход, когда участники, первоначально равные между собой, дифференцировали поведение по охране и маркировке территории, а также социальные статусы в поселении. Далее они выступают как особи разного статуса, а их территории становятся разного «качества» в смысле эффективности защиты от потенциальных захватов «третьими» особями. Возможны и нулевой или отрицательный исходы, когда указанной дифференциации ролей, статуса особей и «качества» территорий не происходит: в первом случае птицы теряют взаимный интерес и разлетаются, во втором – в их поведении ритуализованные демонстрации исчезают полностью, они начинают друг друга клевать и бить без какого-либо результата до полного изнеможения, иногда и серьезных ранений [Фридман, 1995а, 1998].

по соседству пар и одиночек, однако все больше оказываются независимы от них.

Собственно территориальная агрессия здесь слабеет, но усиливается – в контексте «натравливания» самками своих самцов на соседей и конкуренции холостых самцов, зимовавших в другом месте и недавно занявших территории, – за внимание самки. Хотя птицы их продолжают охранять примерно до начала яйцекладки, такой социальной связанности и социальной зависимости соседних владельцев, как в осенне-зимний период, с момента образования пары уже не наблюдается<sup>1</sup> [Фридман, 1995б, 1998].

Так или иначе, устойчивость градиента «качества» территорий при сохранении центростремительности территориальных амбиций всех особей, даже периферийных, противоположно требуемой социобиологами максимизации краткосрочного выигрыша. «Материальная выгода» резидентов состоит в удержании и, возможно, расширении территории, позволяющей устойчиво кормиться всю зиму с наименьшими затратами времени и энергии, и минимальным риском ее потерять. Но дятлы, и самые «неуспешные», жертвуют «выгодой» ради «качества» – положения относительно центра. Расширя охраняемое пространство в эту сторону, они резко увеличивают риск территорию потерять, т.к. сталкиваются с владельцами, охраняющими территорию еще более эффективно, чем они и их соседи «сбоку».

Однотипная анизотропность обнаружена на токах и в колониях – видах внутривидовых группировок с гораздо большей плотностью, напряженностью контактов особей и, соответственно, интенсивностью конкуренции за территорию, партнера и/или социальный статус. Там также выделяются наиболее предпочитаемая область («центр, в функциональном, а не геометрическом смысле»), «субцентр» – прилегающие к нему области и «край».

У колониальных видов описаны те же центростремительные направления территориальных амбиций, что у больших пестрых дятлов в одиночно-территориальных группировках и на токах тетеревов *Lyrurus tetrix* [Лысенко, 1987]. Помимо попыток расширить территории в сторону центра, за время существования колонии озерные чайки *Larus ridibundus* переселяются, «перенося» территории в эту сторону. Лишь

<sup>1</sup> Это если она возникает внутри поселения; значительная часть особей не может образовать пару таким образом. Где-то до середины апреля они совмещают привязанность к зимней территории со все учащающимися выплесками токования «в пустоту», после чего бросают ее и откочевывают в потенциальные гнездовые местообитания, где занимают новые, в участках мелколиственных древостоев, предпочтительных для гнездостроения.

единицы гнездятся в той части колонии, где они заняли первую в данном сезоне территорию, большая часть пар ее «переносит» и всегда – в более предпочитаемые всеми районы группировки.

Особенно это заметно, когда колония *Larus ridibundus* включает в себя несколько сплавин с центром на одной из них. По оценкам С.П. Харитонов, за сезон от 30 до 71% чаек с разных сплавин пробуют переселиться в более предпочитаемые части колонии, реально переселяется 12–36% птиц [Харитонов, 2011]. Помимо переселения в центр, есть примерно в 2,5 раза меньший поток переселений в обратную сторону, сходный с «отгоком» неудачников в охране территорий у больших пестрых дятлов.

Самый важный момент: вопреки социобиологическим представлениям, переселения не ведут к росту репродуктивного успеха (разному на разных сплавах и т.д. частях колонии), но во многих ситуациях снижают его. Так, в колонии озерных чаек на оз. Киёво в 1983 г. начал разрушаться большой плавающий остров, бывший центром колонии, из-за чего каждый сезон разорялись тысячи гнезд. В эти же годы успех размножения на береговых сплавах, где таких разорений не было, был намного выше. Однако же чайки по-прежнему переселялись в центр, но не на береговые сплавы [Там же, рис. 4].

Хуже того, на фоне падения численности колонии в 1983–87 гг. в центре освободились места, он стал доступней для чаек с краю колонии, что дополнительно увеличило переселение туда, при игнорировании стабильных, успешных мест размножения на береговых сплавах. Последствия для размножения индивидов и колонии в целом были печальны: ее площадь стала сокращаться от периферии к центру до полного исчезновения [Харитонов, 2011].

Сходное поведение демонстрируют и другие колониальные виды птиц, как и виды, гнездящиеся «под охраной колоний», вроде черношейных поганок *Podiceps nigricollis*. Они предпочитают гнездиться в центре колонии озерных чаек – там, где они их беспокоят больше всего. Возникает парадоксальная ситуация, когда кладка поганок ниже в месте тяготения большинства пар [Чухарева, Харитонов, 2009]. В одной из изученных С.П. Харитоновым локальных популяций малых крачек *Sterna albifrons* более половины особей (по ряду признаков – наиболее «качественных») из года в год упорно гнездятся там, где постоянно возникающие нагонные ветры неизменно губят все гнезда. У тонкокловых кайр *Uria aagle* в Тихоокеанском секторе Арктики при меньшей стабильности гнездовых биотопов на птичьих базарах есть наиболее предпочитаемые карнизы, куда стремится существенно больше птиц, чем во все прочие. В подобной колонии бывает много незанятых карнизов,

но ищущие место кайры предпочитают уже заселенные [Харитонов, 2011, рис. 3].

Эти примеры показывают, что озерным чайкам (тонкоклювым кайрам, малым крачкам и пр.) «психологический комфорт» от «движения» в наиболее предпочтительный центр колонии важнее успеха размножения, максимизация которого требовала бы «двигаться» в противоположную сторону. В столь странной с точки зрения естественного отбора привязанности (повторяющейся у разных видов, не только колониальных) естественно видеть «проекцию» на индивидуальном уровне *примата системности над адаптивностью*. Последний был выдвинут С.П. Харитоновым при выделении более и менее предпочитаемых частей колоний, когда обнаружилось, что выбор наиболее предпочтительных мест колонии, форм поведения особей в этих местах и/или направлений переселения особей «в эту сторону» внутри колонии часто ведут к понижению репродуктивного успеха (или успеха в конкуренции за территорию, за партнера, социальный статус на току и т.п. ресурс), а не максимизируют его, как требуют социобиологические идеализации [Харитонов, 2011].

По-видимому, примат системности над адаптивностью – универсалия социальной жизни позвоночных вообще, включая использование территории и перемещения особей, составляющих «подвижный резерв» популяции. Что согласуется с выводом С.П. Харитонova об отсутствии принципиальной разницы между колонией и надколониальной системой: предпочтения особями разных частей внутри первой и переселения в более предпочтительные части организованы так же, как между отдельными колониями во второй [Kharitonov, 1998; Харитонов, 2011].

Из общих представлений социобиологов следуют частные концепции. Они описывают структуру разных видов активности как оптимальную для особи по главному критерию максимизации краткосрочного выигрыша (т.е. отношения «benefit» к «cost» при каждом следующем выборе форм поведения). С их точки зрения все ныне существующие формы прошли интенсивный отбор на способность вести себя именно так, а иные стратегии были отброшены как эволюционно нестабильные [Maynard Smith, Harper, 2003; Searcy, Novicky, 2005]. Для кормодобывания и долговременного использования территории индивидами (т. н. пространственно-ориентированное поведение) это концепция оптимальной фуражировки (optimal foraging theory [Krebs, Davies, 1997]; для расселения за пределы местностей, где находятся территории, – гипотеза приспособленности резидентов (resident fitness hypothesis [Anderson, 1989]), для социальных взаимодействий между компаньонами, включающих

организованный обмен демонстрациями между компаньонами, т. е. коммуникацию, – концепция манипуляции [Фридман, 2013, т. 2, табл. 3].

### Использование пространства: долгосрочная устойчивость важней «оптимальности фуражировки»

Однако реальность опрокидывает все эти теории. Во всех перечисленных животных неизменно «менее оптимальны», чем постулируют социобиологи. Их поведение организовано так, что обязательно включает формы активности, расходы на которые «здесь и сейчас» представляются лишними и ненужными с точки зрения максимизации краткосрочного выигрыша (и эти расходы довольно значительны: от 5–10% до 15–25% бюджета времени и энергии). Однако они совершенно необходимы с точки зрения долгосрочной устойчивости развертывания данной формы активности особи в реальной среде, с характерным для нее уровнем «шума» и «помех» для этой последней в виде изменений доступности корма, погодных условий, персонального состава партнеров, их выбытия от разных причин, непредсказуемого для особи и неконтролируемого ею<sup>1</sup>.

Так, использование территории птицами или млекопитающими неоптимально, ибо всегда включает дальние исследовательские выходы

<sup>1</sup> Другой важный источник «помех» – социальные партнеры и конкуренты животного, особенно при максимальной напряженности взаимодействий на токах и в колониях. Так, исследования тока каменных петушков *Rupicola rupicola* в Суринаме показали важную роль социально обусловленных помех брачному поведению самцов как фактора отбора «лучших демонстраторов», которые в основном и спариваются с самками. «Помехи» состоят во вторжениях соседних взрослых самцов (30%), реже – годовалых самцов (11%); они регулярно посещают ток и демонстрируют себя в присутствии самок, хотя обзаводятся территорией лишь к 3–4 годам). Еще реже помехи создают сами самки, когда реагируют агрессией на попытки сближения самцов. Посторонние особи вторгаются обычно в момент сближения владельца территории с привлеченной им самкой.

Что важно подчеркнуть, они начинают немедленно преследовать самца, совершенно не интересуясь самкой. Поэтому «помехи» – просто «сбой» в системе территориальной коммуникации, определяющей распределение участков разного «качества» на току между самцами в зависимости от успешности участия последних в территориальных конфликтах друг с другом, а совсем не проявление побуждений спариваться с «чужой» самкой.

У центральных самцов, осуществляющих 30–40% копуляций, успех спариваний не коррелирует значимо с частотой внешних вторжений, в противоположность самцам со средним и низким успехом, где корреляция положительна. Частота вторжений на участок самца прямо пропорциональна посещаемости территории самками и успеху спаривания хозяина: максимальное «давление» помех приходится на успешных «центральных» самцов, а их брачное поведение более устойчиво к помехам этого рода. После прерванной (вторжением) копуляции самки чаще прерывают брачное поведение и контактируют с большим количеством самцов, чем после успешного спаривания. Каждая самка контактирует с небольшим кругом самцов на току, а спаривается только с 2–4 за несколько последовательных посещений. Самцы, регулярно вторгающиеся на соседние участки и успешно прерывающие ухаживание соседей, сами спариваются в среднем чаще [Trail, 1985; Trail, Koutnick, 1986].

за пределы индивидуального участка – пространства, ресурсы которого эксплуатируются изо дня в день. Следуй поведение особей социобиологическим концепциям, выходы были бы элиминированы как «плата», не приносящая «выигрыша» непосредственно в данный момент, как «экономят» на спасательных средствах, не требующихся каждый день, пока не случается авария...

Так, территориальные самцы певчих воробьиных «обычно» охраняют территорию, поют и кормятся в пределах охраняемого пространства, но «время от времени» совершают дальние выходы и рейды по окружающим территориям, а часто и в соседнее поселение. Это «время от времени» составляет у разных видов от 10 до 40% светлого времени, но т.к. дальние выходы совершаются периодически, выплесками, неподготовленный наблюдатель просто считает перерыв в наблюдениях из-за потери резидента, и лишь радиопрослеживание с массовым цветным мечением изменило картину [Иваницкий, 1998].

Вне своих территорий самцы (реже самки) почти не поют, территориальной активности не проявляют, поэтому могут кормиться, (почти) не навлекая агрессии владельцев. Большая часть рейдов осуществляется внешне бесцельно и вроде безрезультатно, но на деле периодические рейды позволяют «улавливать» нерегулярно появляющиеся возможности обоим полам увеличить репродуктивный успех (которые обычно еще и выпадают с не очень большой вероятностью). Например, вступить во внебрачные копуляции с резидентными особями или занять вторую территорию и петь там вдали от основного участка, чтобы привлечь туда самок, оставшихся холостыми [Акçай, Rougharden, 2007].

Дуплогнездники во время «выходов» инспектируют дупла соседних пар своего и других видов, в т.ч. во время гнездового периода, отрывая время от насиживания и выкармливания. Так, у мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* на Звенигородской биостанции МГУ за 15 сезонов зафиксировано 760 визитов, 94% из них сделано самцами, холостыми и размножающимися, 5% – самками, 1% – молодыми в ювенильном пере. В основном птицы проявляли исследовательскую активность, иногда и кормили чужих птенцов [Ильина, 2012].

Уже концепция биологического сигнального поля Н.П. Наумова (1973 [цит. по: Щипанов, 2000]) заставляет предполагать, что перемещения особей в пространстве популяции не хаотические, а в известной степени канализованы (а тем более переселения индивидов внутри группировки или в ближайшие соседние). Сейчас проясняются конкретные факторы канализации.

Во-первых, это предпочтение переселяющимися особями среды, уже измененной деятельностью конспецификов: большие песчанки *Rhombomys opimus* и монгольские песчанки *Meriones unguiculatus* охотней заселяют пустующие «колонии» своего вида, чем необжитые территории. Поселившись, при выборе участка обитания зверьки предпочитают микростанции со следами жизнедеятельности других особей, и в особенности запаховыми метками [Громов, 2000].

Наличие определенных путей перемещения показано, в частности, для лесных полевок и лесной мыши *Apodemus sylvaticus*. В ряде экосистем старые тропинки мелких млекопитающих хорошо просматриваются на протяжении нескольких лет. При наступлении подъема численности первые зверьки ловятся именно на тропинках. Специальные эксперименты показывают структурированность перемещений особей даже в однородной среде. На площадке в 1 га исследовали посещение нор малого суслика с использованием полосок закопченной бумаги. Малые суслики обитали на участке, лишенном растительности, при равномерном покрытии территории норами (190 вертикальных и горизонтальных входов). Полоски бумаги вводили на ночь в отверстие нор. Неожиданно оказалось, что полоски заслежены проходящими через площадку домовыми мышами. Число заслеженных (мышами) полосок в текущие сутки коррелировало с числом встреченных на площадке нерезидентных мышей ( $r = 0,75$ ). Распределение мест регистрации мышиных следов в пространстве показало перемещение зверьков между сусличьими норами по двум определенным маршрутам [Щипанов, 2000].

Эти пути «намечаются» во время регулярных выходов особей за пределы собственной территории. Индивидуальное мечение мелких млекопитающих показало, что у видов с постоянными участками обитания их владельцы совершают исследовательские кормовые выходы на расстояние до 0,5–1 км от основной территории зверька. Особенно типичны они для полевок рода *Microtus* и *Gletrionomys*: эта оборотная сторона территориального поведения выполняет здесь целый ряд функций на уровне популяции [Бененсон, Садыков, 1989]. Выходы равномерны во всех направлениях, хотя чаще идут вдоль «экологических коридоров» и направляющих линий в рельефе местности, существенных для зверьков.

Постоянное совершение выходов снабжает резидентов информацией о состоянии среды и качестве местообитаний, о доступности корма в пределах территории, намного превышающей их собственный участок. Она «востребуется» резидентом:

- а) при невозможности обитания на прежнем участке;
- б) при расселении его потомства (в обоих случаях временные поселения возникают именно в местах исследовательских кормовых выходов, а исходная плотность поселившихся зверьков пропорциональна частоте посещения).

Живущие на Иремеле (горный массив на южном Урале) красные полевки *Clethrionomys rutilus*, постоянно обитающие в наиболее благоприятных участках со стабильной и высокой численностью («резервациях»), ежедневно посещают окружающие станции независимо от наличия условий для формирования временных поселений. Среднее удаление от основного участка составляет 300–500 м в день. Расселение аналогично первой фазе исследовательского выхода, лишь в один из них зверек не возвращается, а остается на новом участке. Соответственно, минимальная группировка, динамика которой тождественна или изоморфна популяционной, – это население резерваций и всех производных от нее временных поселений в зонах сезонного и транзитного режима использования [Бененсон, Садыков, 1989; Щипанов, 2000].

Наконец, только выходы дают возможность резиденту на своем небольшом участке сохранять оптимальную структуру рациона, поддерживать оптимальный баланс количества и качества потребляемого корма в условиях постоянных изменений растительных сообществ, продуктивности и доступности разных видов кормов, включая изменения, вызванные потреблением самого зверька и сверхпотреблением проходящих особей или заходящих соседей. Чтоб поддерживать оптимальный баланс, рацион должен постоянно меняться, сохраняя постоянство некоторых пропорций, скажем, между основными кормами, дающими нужную сумму калорий, и «деликатесами», дающими белки, витамины и другие ценные компоненты в необходимом количестве.

Поэтому конфигурация индивидуального участка под воздействием изменений растительности должна своевременно и адекватно меняться вслед за изменениями среды, особенно представляющими собой долговременные тренды. То же относится и к концентрации убежищ. В условиях варьирующего риска нападения хищника территория и способ ее использования зверьком, также как и отношения между зверьками в сообществе, должны быстро и адекватно меняться, чтобы не возрастал уровень риска, а вокруг активного животного всегда нашлось несколько убежищ на дистанции мгновенного броска в укрытие [Смирин, 1984].

Исследовательские кормовые выходы позволяют резиденту решить эту задачу прогнозирования главных тенденций изменения экологической среды. Благодаря им животное «исходит» из кормовых и защитных

условий много более обширного пространства, чем его собственный участок обитания, что дает возможность более точного сравнения качества стадий последнего в более репрезентативном ряду местных биотопов. Естественное следствие – лучшее разделение времени в суточном бюджете активности между посещением разных парцелл растительности на собственном участке и способность индивидуального пространства активности адекватно «рассыпаться» на функциональные зоны, постоянно видоизменяться во времени и пространстве в соответствии с главными тенденциями средовых изменений.

Благодаря постоянным изменениям конфигурации и функциональной структуры территории, внутри нее всегда находится та мозаика растительных сообществ, которая может обеспечить устойчивость эксплуатации необходимого объема кормовых и защитных ресурсов. Эта адекватность и опережающий характер реагирования невозможны без постоянных исследовательских выходов на некоторую минимальную дистанцию. Во всяком случае, жесткое ограничение выходов в виде ограждения пространства вокруг зверька, соответствующего средней площади индивидуального участка, ведут к быстрой гибели от голода при истощении предпочитаемых кормов и явном недоиспользовании субоптимальных и второстепенных [Шварц, 2004], тогда как в природе зверьки вполне выдерживают эту пропорцию. Этот же результат получен при ограждении кормящихся выводков куликов-песочников, что говорит в пользу универсальности подобного механизма «улавливания» тенденции средовых изменений дальними выходами.

Для всех видов песчанок характерны спонтанные выходы оседлых зверьков-резидентов за пределы участка обитания, иногда на значительное расстояние, с последующим возвращением. «Выходящие» зверьки активно исследуют запаховые метки и следы жизнедеятельности соседних особей, вступают с ними в разнообразные социальные контакты. У «несоциальных» видов песчанок спонтанные выходы совершают в основном взрослые самцы, вообще более активные и имеющие большее индивидуальное пространство по сравнению с самками [Громов, 2000].

У «социальных» монгольских песчанок такие «рейды» одинаково часто совершают и взрослые особи обоего пола, и подростки сеголетки, особенно из первых, весенних, выводков. Но целью спонтанных выходов у монгольских песчанок чаще всего является территория соседних социальных групп: «разведывательные рейды» нарушают границы семейно-групповых участков. Исследовательская активность с дальними выходами за пределы территории особенно усиливается в годы

депрессии, а также в ситуации резкого снижения численности популяции (дератизационные обработки). Следовательно, у «несоциальных» видов соответствующая активность служит «социальному отталкиванию» и стимулируется необходимостью поиска свободных ресурсов (территория, партнер) для данного индивида. То же самое поведение у «социальных» видов обслуживает «социальное притяжение» между особями в популяции, и поэтому управляется чисто социальными стимулами [Громов, 2000, 2008].

Периодические рейды резидентов по чужим территориям быстро завершаются реальным переселением в «лучшую позицию» в другой или в той же самой группировке, приобретением второй территории (политерриториальность) или, например, внебрачными копуляциями.

У краснокрылого трупиала *Agelaius phoeniceus* взрослые особи (уже размножившиеся в данной группировке) всегда предпринимают перемещения в соседние при возможности увеличить успех размножения (пытаясь занять там территорию, чаще посещаемую самками). Достоверно *увеличивается* репродуктивный успех самцов, переместившихся на дистанцию около 200 м. Он постоянен у самцов, сохранивших прежнюю территорию, но снижается у переместившихся больше чем на 200 м (снижение пропорционально дальности (Beletski, Orians, 1987 [цит. по: Фридман, Ерёмкин, 2009])).

В большинстве колоний *A. phoeniceus* со стабильными условиями существования возможность увеличить репродуктивный успех за счет переселения возникает нечасто. Она почти всегда связана с событиями внутри группировки – разделом освободившихся территорий между соседями или их расширением в результате экспансии самца вслед за самкой, подыскивающей место для гнезда за пределами первоначального участка. Потому большая часть самцов очень привязана к своим территориям, и направленные переселения между колониями совершает незначительная – но всегда существенная – часть группировки. Это так называемые «подвижные резиденты» как особая категория индивидов, которую следует отличать от нетерриториальных птиц «подвижного резерва» популяции (Picman, 1987; Dickinson, Lein, 1987 [цит. по: Фридман, Ерёмкин, 2009])).

Другой пример: у шалфейной овсянки *Amphispiza belli* при перемещении качественные характеристики территории не меняются, но, как правило, увеличивается площадь участка, от которой зависит репродуктивный успех владельца. Средняя дальность перемещения отрицательно коррелирует с успехом размножения в предшествующем сезоне. Перемещения территорий регистрируются на протяжении всей жизни; после

каждого перемещения репродуктивный успех территориального самца не сильно, но значимо увеличивался, зато прогрессивно сокращалась средняя дальность перемещений (Petersen, Vest, 1987 [цит. по: Фридман, Ерёмкин, 2009]).

Направленные переселения резидентных особей столь же свойственны территориальным воробьиным, даже несмотря на меньшую продолжительность жизни. Особь может совершать переселения на всем протяжении жизни, они всегда направлены из разреженных и неустойчивых поселений в ближайшие к ним более оптимальные. Например, в многочисленных популяциях молодых оттесняют в пессимальные местообитания, и затем на протяжении жизни они постепенно «возвращаются» в плотные поселения в лучших местообитаниях. Неуспех таких переселений «по восходящей» обычно побуждает особь оставить местную популяцию, принять участие в более дальней дисперсии – вплоть до перемещений типа выселений или инвазий [Иваницкий, 1998].

Такие переселения зафиксированы у мухоловки-пеструшки (Высоцкий, 1991 [цит. по: Фридман, Ерёмкин, 2009]) и даже у пеночки-веснички *Phylloscopus trochilus*. У веснички раньше прилетающие молодые занимают лучшие территории в оптимальных биотопах, откуда их вытесняют старые птицы в пессимальные местообитания. Обретая опыт успешного размножения, птицы в следующие сезоны постепенно возвращаются на место первоначального выбора. Из-за высокой ежегодной смертности на прежние территории возвращается 20–0% популяции, из них направленные переселения предпринимает 18% особей. Средняя дальность переселений взрослых резидентов до 100–300 м, молодых – до 1300 м (Jakobsson, 1987; Rådesäter et al., 1991 [цит. по: Фридман, Ерёмкин, 2009]).

Как и в социальной активности, в использовании территории социальная связанность индивидов даже не «пересиливает» постулируемую социобиологами максимизацию «прибыльности» поведения каждого, а просто «не считается» с ней. Точнее, последнее не появляется там и тогда, где этому противоречит структура социальных связей животного, выступающих для него источником психологического комфорта. Они снижают неопределенность среды до оптимального уровня, повышая предсказуемость событий в ближайшем окружении особи, почему «связанные» особи в ограниченном пространстве держатся вместе и перемещаются координированно (данные по большим синицам [Ильина и др., 2009]). Атомизированные же в анонимных стаях – перемещаются независимо и поддерживают индивидуальную дистанцию, неизменно отвечая агрессией даже на случайное нарушение.

Поэтому связанность облегчает участникам таких отношений исследовать незнакомые пространства и новые ситуации, вместо обычной для птиц в анонимной стае неофобии. Так, у больших синиц исследовали социального фактора в освоении новой среды: простой (тест «открытое поле») и сложной (вольеры  $2 \times 2 \times 2$  м с присадой, кормушкой с кормом и убежищем). На 15 мин. в 24 вольеры выпустили одиночных синиц, а в 49 – по две разнополые особи одновременно, фиксируя число обследованных объектов, латентный период обследования каждого объекта (период времени от начала сеанса до первого посещения объекта), а также период времени до начала кормежки. При одиночном обследовании индивидуальность особи четко просматривалась: синицы, более подвижные в «открытом поле», быстрее обследовали объекты в вольере. В присутствии партнера скорость освоения вольер не была связана с индивидуальной подвижностью в «открытом поле», а скорость перемещений снижалась, уступая исследовательской активности [Ильина, 2010].

В опытах со свободноживущими парами больших синиц создавали конфликт между кормлением и социальной связанностью, выставляя на занятом ими участке леса автоматические кормушки, доступные только одной особи (открываются по радиомаячку на конкретной особи) [Firth et al., 2015]. Кормушки для половины пар настраивали так, что самца и самку вынуждали кормиться максимально далеко друг от друга, в противоположных частях участка, другая половина была контролем, кормушки партнеров находились поблизости. Все брачные партнеры шли на заметное сокращение поступления пищи, чтобы держаться рядом друг с другом и сопряженно перемещаться по участку (что резко расходится с предсказаниями теории «оптимальной фуражировки»). У части из них наблюдали «дележку» корма, добытого одной из птиц, с партнером, т.е. для поддержания социальной связанности часть птиц может в большей или меньшей степени превращаться из «добытчиков» («producers») в «нахлебников» («scrounders») [Там же].

Тот же самый эффект проявляется при переселении между группировками и занятии территориальных «вакансий» особями из «подвижного резерва» популяции (подтверждая вывод С.П. Харитоновна об отсутствии принципиальных различий в организации подобного поведения внутри популяционных группировок «между ними»). У всех видов мелких млекопитающих, где наблюдается быстрое восстановление за счет направления (сигнальным полем) потоков нерезидентов в место локальной катастрофы (виды с хорошим развитием т.н. восстанавливающей подсистемы, «тип 2», по классификации Н.А. Щипанова),

это происходит за счет того, что эмигранты не только прибывают физически в нужное место, но и размножаются интенсивней, чем в стабильных поселениях (эти особи образуют т.н. контролирующую подсистему внутри популяции [Щипанов, 2003, 2016]). Последнее происходит за счет того, что среди вселенцев присутствуют взрослые самки, часть которых находится на последних стадиях беременности [Getz et al., 2005]. С точки зрения индивидуальной приспособленности это выглядит бессмысленным и даже вредным.

Если бы поведение особей соответствовало социобиологическим идеализациям, самки, тем более беременные, демонстрировали бы наибольшую оседлость, т.к. и эффективность кормления, и безопасность (величина, обратная риску гибели от нападения хищника) у мелких млекопитающих на каждой территории определяются знанием участка [Anderson, 1989]. Из этого исходит гипотеза межполовых различий в дисперсии Пауля Дж. Гринвуда: в активности во время натальной дисперсии самцы превосходят самок, когда они конкурируют непосредственно за них, а самка выбирает самца. Если же самка выбирает территорию, и самцы конкурируют за лучшие территории, а не напрямую за самок, то все наоборот [Greenwood, 1983].

Эта гипотеза была проверена Чарльзом А. Брандтом на одном из видов-исключений – пищухе *Ochotona princeps*. Оказалось, что здесь репродуктивный успех самок определяется исключительно типом биотопа и не лимитируется «качеством» самца. Репродуктивный успех самцов же коррелирует с привлекательностью занятого участка для самки, а не с их собственным «качеством». Соответственно, и молодые самки расселяются на большие расстояния, чем самцы, что согласуется с гипотезой Гринвуда. То же самое обнаруживается у другого вида-исключения – летучей мыши *Saccopteryx bilineata* [Brandt, 1985].

Однако в обоих случаях беременные самки должны быть максимально привязаны к наименьшему пространству, известному им наилучшим образом; если они и участвуют в переселениях, то молодыми, т.к. индивидуальный отбор поддерживает оседлость самок пропорционально их репродуктивному вкладу [Anderson, 1989]. Также предполагается асимметрия в соотношении полов среди переселенцев, но не репрезентативность по отношению к популяции исхода.

Вне популяционных регуляторов это вполне справедливо, см. выше; но, под действием сигнального поля и др. механизмов, направляющих потоки переселенцев так, что восстановление оказывается быстрым и точным (по уровню численности), особи в популяции более управляемы системным целым, чем собственными «интересами». Как минимум

у 4-х видов серых полевков отмечено несмещенное расселение, когда выборка нерезидентов не отличается от демографического состава популяции (вопреки гипотезе Гринвуда). У малой белозубки состав нерезидентного населения определяется случайной последовательностью просыпания зверьков. Смещение соотношения полов в сторону самок у «восстанавливающих» нерезидентов также описано у обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* и пр. [Щипанов, 2016].

Следовательно, гипотеза Гринвуда относится лишь к переселениям между устойчивыми группировками, резиденты в которых эффективно поддерживают определенный уровень численности вида в данной местности, но не могут интенсифицировать размножение даже в благоприятных условиях из-за развитой территориальности и других способов исключения из репродукции части взрослых особей, но не к восстановлению после истребления [Шилова, 1993; Щипанов, 2003, 2016].

## Обсуждение

Из вышеприведенных данных следует, что достичь цели, представляющей социобиологам главной (максимизировать итоговую приспособленность) поведение животных «может» только после того, как перемещения и взаимодействия их создали и стали поддерживать видоспецифический паттерн социальных связей, в их рамках и при условии их устойчивости, а не самому по себе. Структуры отношений, в рамках которых возможны «состязания» за итоговую приспособленность (они для социобиологов альфа и омега эволюции поведения), даны индивидам извне и относятся к надындивидуальному уровню организации.

Так, у 19 видов певчих воробьиных численность в каждом из сезонов размножения отрицательно коррелирует с плохими погодными условиями в апреле-начале мая, т.е. в период распределения территорий, формирования пространственно-этологической структуры местных популяций, но не коррелирует с погодными условиями в июне-июле, непосредственно в период выкармливания птенцов. Важно подчеркнуть, что в работе рассматриваются весьма протяженные временные ряды наблюдений, охватывающие около 60 лет, и включающие в себя все разнообразие «хороших», «плохих» и «промежуточных» сезонов размножения в количестве, достаточном для репрезентативности и статистического анализа [Соколов, 1999]. Иными словами, особи «вкладываются» в поддержание пространственно-этологической структуры группировок в апреле-мае, а «выигрыш» получаю в июле-августе, причем он зависит от обстоятельств первого, а не второго.

Как бы ни были особи возбуждены, активны и «эгоистичны», им не дано эти отношения «пересмотреть» и направленно «изменить в свою пользу», можно только «сломать», выйти за их пределы. Но за это немедленно следует «наказание» исключением из социальных связей и потеря итоговой приспособленности. Хотя видоспецифичный паттерн социальных связей идеален (это «реальность, лишенная телесности»), для особей он не меньшая, а большая реальность, чем непосредственно хищники, пища, территориальные оппоненты и брачные партнеры «своего» вида.

Ведь появление этих ценных (для максимизации приспособленности) объектов и развитие взаимодействия с ними воспринимается особью не непосредственно, но через изменение социальных связей, «в перекрестье» которых развивается индивидуальность животного. Паук обнаруживает жертву и партнершу по дрожанию нитей паутины и также оценивает их, выбирая что делать. См. данные о том, что стрессом можно «заразиться» (он распространяется по социальным связям) у зебровых амадин *Taeniopygia guttata* [Monaghan et al., 2011] и людей [Engert et al., 2014]. Причем во втором случае личные отношения для «заражения» необязательны, достаточно наблюдения, что хорошо соответствует большей социальности нашего вида.

Никогда не происходит иначе: если максимизация размножаемости входит в противоречие с поддержанием социальных связей, особи неизменно выбирают второе, даже при риске вообще не размножиться. Причем данное поведение наиболее характерно именно для видов с максимальной напряженностью конкуренции за партнера – обладающих развитыми «брачными украшениями» и/или спаривающимися на токах. Хотя во всех перечисленных случаях птицам достаточно «сделать шаг в сторону» – перейти в поселение с большей ресурсообеспеченностью, с лучшими перспективами привлечения самок для данной особи, здесь неуспешной, и ее приспособленность выросла бы с нуля до значимой величины. Но нет, они «верны» уже образованным социальным связям и могут наращивать приспособленность «лишь в их рамках». По той же причине не распадаются уже образованные брачные связи у действительно моногамных видов, даже если это смешанная пара разных видов с плохими перспективами размножения или однополая пара, образованная из-за нехватки самок, – и даже если потом появляются активно токующие партнеры «своего» вида.

Таким образом, главный прокол социобиологии следующий. Социальная связанность и социальная зависимость индивидов целиком и полностью ликвидирует «эгоистичность». Особи начинают действовать

строго в пользу долговременного выигрыша, даже когда это сопряжено с ущербом витальным интересам или дарвиновской приспособленности самих индивидов.

Есть ли здесь исключения? Да. Исключения – так называемые «несоциальные» виды позвоночных (норвежский лемминг *Lemmus lemmus*, азиатский бурундук *Eutamias sibiricus*, песчанки полуденная *Meriones meridianus* и тамарисковая *M. tamariscinus*), составляющие сугубое меньшинство в своих родах и семействах [Громов, 2000, 2008]. Они противопоставляются «социальному» большинству видов по следующим признакам.

1. В особо продуктивных биотопах «несоциальные» виды достигают не меньшей плотности, чем социальные, как полуденная песчанка на сенобазе. Но это не увеличивает частоту контактов, зверьки дифференцируют время и место активности так, чтобы по-прежнему не встречаться, и сталкиваются только случайно. Последнее сопровождается неритуализованной агрессией без последствия, долговременно меняющего поведение победителя и проигравшего в сторону большей комплементарности поведения и повторения взаимодействий, как у «социальных» видов, т.е. к связыванию регулярными отношениями [Гольцман и др., 1994].

2. У «социальных видов» грызунов структура связей в сообществе, основанная на отношениях агрессивного доминирования, настолько устойчива, что не меняется от уменьшения/увеличения агрессивности индивидов фармакологическим действием антидепрессантов/нейролептиков [Громов, 2000].

Еще более интересные опыты того же рода были проведены С.А. Шиловой в природе с разными видами грызунов, различающихся сложностью социальной системы и, соответственно, степенью дифференциации поведенческих ролей у особей разного социального статуса, развитостью ритуализованной агрессии во взаимодействиях, степенью социальной асимметрии, устанавливаемой в ходе каждого социального контакта и ее последствием – влиянием на поведение обеих особей в последующих взаимодействиях и пр. Это монгольская пищуха *Ochotona pallasi*, длиннохвостый суслик *Spermophilus undulatus*, полуденная песчанка, лесная и домовая мышь (эти 2 вида – в вольере), монгольская песчанка. Виды ранжированы по возрастанию степени социальности и усложнению социальной системы. Им давали галоперидол, резерпин, амизил и пр. [Шилова, 1993, с. 144–153].

Вполне предсказуемо выяснилось, что снижение агрессивности у видов с наиболее просто устроенной социальной системой (суслик,

пищу) разрушало ее полностью или в существенной степени, у видов со сложной – не влияло или почти не влияло. В этом эволюционная выгода от увеличения сложности надындивидуальных систем, объединяющих «эгоистических индивидов» в одно целое, сопрягающих их активностью и делающих ее из исходно независимой – комплементарной в рамках антисимметричных социальных ролей (доминант – подчиненный, самец – самка в паре и пр.). Чем сложнее социальная структура группировок, чем выше «степень социальности» вида, тем выше устойчивость к «возмущениям», связанным с изменением состояния индивидов, их численности, персонального состава, да и экологическим изменениям вокруг тоже. А это означает все большую автономизацию этих особей от внешней, экологической среды, при увеличении регулярности, предсказуемости среды социальной [Шилова, 1993, с. 144–153].

У несоциальных видов эти системные эффекты отсутствуют, у «промежуточных», вроде использованных С.А. Шиловой, – ослаблены в сравнении с наиболее «социальными».

3. У «социальных» видов плотностно-зависимые регуляторы численности популяции вызываются к действию ее разрежением в не меньшей степени, чем переуплотнением (т.е. они максимально подвержены принципу Олли, это т.н. сильный регуляционизм в популяционной динамике). У «несоциальных» они максимально ослаблены или отсутствуют вовсе, как у норвежского лемминга. Там регуляция происходит «по-мальтусовски» – неизбирательным истреблением и/или голодом после вспышки массового размножения (стохастичизм в популяционной динамике). У «промежуточных» видов данные регуляторы «запускаются» преимущественно переуплотнением (слабый регуляционизм).

Фактически особи здесь – альтруистические машины, «настроенные» эволюцией на соединение друг с другом в сообщества, сообществ – в группировки, чтобы координированно (контрастируя с прежним «эгоизмом») создать и воспроизводить в этой системе поселений социальную организацию вида, ее характерный паттерн пространственно-экологической структуры. Лишь после того как активность животных «выстроила» соответствующую структура связей, в ее рамках поддерживаются инфраструктуры, обеспечивающие определенного рода долговременный выигрыш всем участникам, «вложившимся» в поддержание всего перечисленного, – коммуникативная сеть группировок, их сигнальное поле в виде среды, измененной активностью особей и пр. – только тогда эти последние начинают действовать на максимизацию собственной приспособленности и лишь в рамках созданной ранее структуры связей.

Отсюда примат системности над адаптивностью представляется:

а) несовместным с социобиологическими концепциями;

б) реальной универсалией социальной жизни позвоночных, вследствие чего первые не проходят фальсификационный тест. Тогда конкуренция за партнера оказывается лишь «техническим средством» укрепления наиболее важных связей в социальной организации вида (через «напряжение» их конкурентной борьбой или «отдачей» от нее, с последующим корректированием селективными процессами). Иногда эти связи лежат в области брачного поведения, чаще нет; это зависит от вида.

Данный вывод сполна относится к социальному поведению людей в обществе (с поправкой, что межвидовым различиям социальной организации у животных изоморфны различия общественного устройства разных стран и народов [Фридман, 2016]). Действительно, примат системности над адаптивностью зафиксирован в известных нейроэкономических экспериментах по *Ultimatum Game*, когда люди стабильно отвергают возможность «получить хоть что-то» и любое разделение ценностей, отличающееся от равного. Это, можно сказать, общечеловеческая константа – соответствующие результаты стабильно получены на всем разнообразии обществ от охотников-собирателей до западных клерков. Первобытные люди несколько чаще отвергали предложения получить гораздо больше половины, видимо, потому что в их обществе «власть рождается из отдачи, подчинение из получения» (пословица африканского народа кпелле). Ситуация не менялась даже в случаях, когда речь шла о суммах, сравнимых с месячным заработком игроков [Боулс, Гинтис, 2006].

Во всех этих случаях принятие или отвержение испытуемыми выгодного, но подлого предложения с резко неравным разделением средств, отклонявшееся от поровну в обе стороны более чем на 20%, определяется активностью двух зон мозга. Это островковая кора (*anterior insula*), вовлеченная в обработку негативной эмоциональной информации и особенно активна при эмоции отвращения; ее активность была пропорциональна степени несправедливости предложения. С другой стороны, это верхние области лобной коры (*dorsolateral prefrontal cortex*, DLPFC) правого полушария и поясная извилина (*anterior cingulate cortex*), активирующиеся при запуске когнитивных процессов самоконтроля и внутренних конфликтах. Причем по соотношению активности островковой коры и DLPFC можно предсказать, будет полученное игроком предложение принято (вторая активируется много сильнее первой) или отвергнуто (наоборот) [Ключарёв и др., 2011].

Эти данные можно интерпретировать двояко. Первый вариант – от животных мы унаследовали «дикую» тягу к равенству и справедливости, которая проявляется в эмоции отвращения к их рациональной противоположности – сделке подлой, но «лучше чем ничего». Но, по счастью, она контролируется и преодолевается «чисто человеческим», в виде контроля со стороны лобной коры. Авторы обзора явно симпатизируют данной точке зрения, почему называют несправедливый выбор «рациональным», хотя он, понятное дело, нерационален для принявших его в долгосрочном аспекте. Ведь с учетом долговременных перспектив всем участникам выгодней именно равенство в разделении ресурсов – по тем же причинам, что привязанность к территориям на току, в колонии и пр. в условиях средовой и демографической стохастичности.

Вторая интерпретация противоположна. «Животное» в нас – это как раз калькуляция «платы» и «выигрышей», побуждающее принять несправедливое предложение, что уподобляет людей участникам анонимных стай, также максимизирующих соотношение «выигрыша» к «плате» здесь и сейчас. «Движение» к долгосрочному выигрышу и долгосрочной устойчивости здесь невозможно. Однако социальные связи этот животный эгоизм в прямом смысле слова трансформируют и преодолевают, заставляя предпочитать долговременный выигрыш (постоянное соблюдение равенства во всем круге участников) краткосрочному (принять «рациональное» предложение сейчас, а что будет дальше – не важно). В этом случае контроль лобной коры (нашего «разума») связан именно с тем, чтобы сохранить устремление к долгосрочному выигрышу, не согласиться на предложение, опасное в перспективе, сохранять примат системности над адаптивностью, как компас сохраняет норд. Недавно произведенные красивые опыты показывают, что верна именно вторая модель.

Когда при помощи транскраниальной магнитной стимуляции (ТМС) временно подавляли активность DLPFC в правом полушарии, принятие испытуемыми несправедливых предложений в игре «Ультиматум» гораздо чаще, чем при подавлении активности DLPFC в левом полушарии. Иными словами, после инактивации DLPFC испытуемые активнее начинают демонстрировать утилитарное поведение, принимая невыгодные или несправедливые предложения. Однако это не влияло на субъективную оценку справедливости/несправедливости предложений: испытуемые с инактивацией правой DLPFC отмечали, что «их возмущала несправедливость ситуации, но отвергнуть несправедливые предложения после ТМС-стимуляции они не могли» [Ключарев и др., 2011].

Полученный результат хорошо согласуется с тем, что у животных индивиды, интегрированные социальными связями, перестают быть «эгоистичными» и действуют строго в пользу долговременного выигрыша даже против собственных витальных интересов или дарвиновской приспособленности. Или с тем, что у людей в экономических играх, воспроизводящих устойчивое природопользование, именно «коллективисты голосуют за будущее» [Hauser et al., 2014].

## Заключение

Вышепроведенный анализ показывает, что самый убийственный аргумент против социобиологии – особи разных видов позвоночных отселектированы всей предшествующей эволюцией так, что ведут себя как эгоистические индивиды лишь в бесструктурных скоплениях. А как только окажутся в «структурированных» сообществах, немедленно «общественное оказывается выше личного»: социальное поведение «отшлифовано эволюцией» так, что точность выстраивания видоспецифических отношений на уровне всего сообщества каждому индивиду важнее роста собственной приспособленности независимо от других. Соответственно, удовлетворение витальных потребностей и прочие действия, увеличивающие приспособленность, начинаются только *после* выстраивания видоспецифических социальных отношений и *при условии его успешности*; ради первого особь легко жертвует вторым, но не наоборот. Это проявляется как в территориальных конфликтах и ином социальном поведении, так и в эксплуатации территории.

Причин этому две. Во-первых, приспособленность нельзя максимизировать в одиночку, надо вступить в специальные отношения с прочими, чтобы (при успехе конкурентной борьбы) эксплуатировать их как социальный ресурс, а для этого отношения следует подчинять видовой норме, чем точнее, тем лучше. Во-вторых, самому их менять как минимум неразумно, ибо силы и знания индивидов ограничены, куда лучше воспользоваться информацией, распространяемой по коммуникационной сети, сигнальному полю и другим «инфраструктурам», поддерживающим «дальний порядок» внутри популяции и информирующим индивидов о важных событиях на временах и пространствах, много больше их непосредственного окружения. А для этого надо подчиняться правилам сети организации взаимодействий, частью которой становится активность индивидов.

## Библиографический список / References

Бененсон И.Е., Садыков О.Ф. Концепция и модель популяционной динамики мелких млекопитающих в гетерогенной среде // Журнал общей биологии. 1989. Т. 50. № 2. С. 244–259. [Benenson I.E., Sadykov O.F. The concept and model of population dynamics of small mammals in a heterogeneous environment. *Zhurnal obshchei biologii*. 1989. Vol. 50. № 2. Pp. 244–259.]

Боркин Л.Я. Сетчатое видообразование – эволюция не по Дарвину? 2010. URL: <http://www.bio.spbu.ru/science/conference/darwin/materials/Borkin.pdf> (дата обращения: 6.10.2016). [Borkin L.Ya. Net speciation – evolution is not Darwinian? URL: <http://www.bio.spbu.ru/science/conference/darwin/materials/Borkin.pdf>]

Боркин Л.Я., Линвинчук С.Н. Гибридизация, видообразование и систематика животных // Труды Зоологического института РАН. 2013. Т. 317. Приложение № 2. С. 83–139. [Borkin L.Ya., Linvinchuk S.N. Hybridization, speciation and systematics of animals. *Trudy Zoologicheskogo instituta RAN*. 2013. Vol. 317. Application 2. Pp. 83–139.]

Боулс С., Гинтис Г. Вальрасианская экономическая теория в ретроспективе // Из опыта изучения экономики как структуры и процесса / Отв. ред. Я.И. Кузьмин. М., 2006. С. 301–337. [Bowles S., Gintis G. Walrasian economic theory in retrospect. *Iz opyta izucheniya ekonomiki kak struktury i protsessa*. Ya.I. Kuz'min (ed.). Moscow, 2006. Pp. 301–337.]

Глушенков О.В. О недейственности активных форм коллективной защиты колониальных птиц // Теоретические аспекты колониальности у птиц / Отв. ред. Н.В. Лебедева. Ростов-н/Д., 2012. С. 57–69. [Glushenkov O.V. On the ineffectiveness of active forms of collective protection of the colonial birds. *Teoreticheskie aspekty kolonial'nosti u ptits*. N.V. Lebedeva (ed.). Rostov-on-Don, 2012. Pp. 57–69.]

Громов В.С. Пространственно-этологическая структура популяций грызунов. М., 2008. [Gromov V.S. Prostranstvenno-etologicheskaya struktura populyatsii gryzunov [Space-ethological structure of rodent populations]. Moscow, 2008.]

Иваницкий В.В. Воробьи и родственные им группы зерноядных птиц: поведение, экология, эволюция. М., 1998. [Ivanitskii V.V. Vorob'i i rodstvennye im grupy zernoyadnykh ptits: povedenie, ekologiya, evolyutsiya [Sparrows and related groups of granivorous birds: behavior, ecology, evolution]. Moscow, 1998.]

Иваницкий В.В. Пространственно-ориентированное поведение птиц // Орнитология. Вып. 28. М., 1998. С. 3–23. [Ivanitskii V.V. Spatially-oriented behavior of birds. *Ornitologiya*. Vol. 24. Moscow, 1998.]

Ильина Т.А. Роль социального фактора в освоении новой среды у большой синицы (*Parus major*) в условиях ограниченного пространства // Зоологический журнал. 2010. Т. 89. № 9. С. 1131–1138. [Il'ina T.A. The role of social factors in the development of new media in the Great Tit (*Parus major*) in confined spaces. *Zoologicheskii zhurnal*. 2010. Vol. 89. № 9. Pp. 1131–1138.]

Ильина Т.А. Феномен визитерства у мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca* Pall., Passeriformes, Aves) в гнездовой период // Вестник Московского ун-та. Сер. 16: Биология. 2012. № 2. С. 49–53. [Il'ina T.A. Phenomenon of visits of Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca* Pall., Passeriformes, Aves) in the breeding period. *Vestnik Moskovskogo universiteta. Ser. 16: Biologiya*. 2012. № 2. Pp. 49–53.]

Ильина Т.А., Керимов А.Б., Иванкина Е.В. Предпочитаемая дистанция как показатель социальных взаимоотношений больших синиц (*Parus major*) в условиях дефицита пространства // Зоологический журнал. 2009. Т. 88. № 1. С. 71–77. [Il'ina T.A., Kerimov A.B., Ivankina E.V. The preferred distance as an indicator of social relationships of great tits (*Parus major*) in tight spaces. *Zoologicheskij zhurnal*. 2009. Vol. 88. № 1. Pp. 71–77.]

Ключарёв В.А., Шмидс А., Шестакова А.Н. Нейроэкономика: нейробиология принятия решений // Экспериментальная психология. 2011. Т. 4. № 2. С. 14–35. [Kljucharjov V.A., Shmids A., Shestakova A.N. Neuroeconomics: neuroscience of decision-making. *Jekspierimental'naja psihologija*. 2011. Vol. 4. № 2. Pp. 14–35.]

Краснов Ю.В. Социальная организация чайковых птиц в условиях многолетнего кризиса кормовой базы // Современные проблемы изучения колонизальности у птиц: Материалы 2 совещания по теоретическим аспектам колонизальности у птиц, Мелитополь, 26 сентября – 1 октября, 1988. Симферополь, Мелитополь, 1990. С. 77–80. [Krasnov Ju.V. The social organization of gulls in the conditions of long-term fodder crisis. *Sovremennye problemy izuchenija kolonial'nosti u ptic: Materialy 2 soveshhanija po teoreticheskim aspektam kolonial'nosti u ptic, Melitopol', 26 sentjabrja – 1 oktjabrja, 1988*. Simferopol', Melitopol', 1990. Pp. 77–80.]

Кузнецов А. Эгоистичный мул // Химия и жизнь. 2010. № 4. С. 28–31. [Kuznecov A. Selfish mule. *Himija i zhizn'*. 2010. № 4. Pp. 28–31.]

Лысенко И.Г. Пространственно-этологическая структура тетеревиного тока // Биологические основы охраны и воспроизводства охотничьих ресурсов: Сб. научных трудов. М., 1987. С. 14–25. [Lysenko I.G. Space-ethological structure of blackcock threshing-floor. *Biologicheskie osnovy ohrany i vosproizvodstva ohotnich'ih resursov*. Digest of articles. Moscow, 1987. Pp. 14–25.]

Мак-Фарленд Д. Поведение животных. Психобиология, этология и эволюция. М., 1988. [McFarland D. Povedenie zhivotnyh. Psihobiologija, jetologija i jevoljucija. [Animal behavior. Psychobiology, ethology and evolution]. Moscow, 1988.]

Синдром социальности: сравнительное исследование поведения песчанок / М.Е. Гольцман, С.В. Попов, А.В. Чабовский и др. // Журнал общей биологии. 1994. Т. 55. № 1. С. 49–69. [Sociality syndrome: a comparative study of the behavior of the gerbils. M.E. Gol'tsman, S.V. Popov, A.V. Chabovskii et al. *Zhurnal obshchei biologii*. 1994. Vol. 55. № 1. С. 49–69.]

Смирин Ю.М. Влияние фактора опасности на характер взаимоотношений зверьков в искусственных группировках рыжих полевков (*Gletrionomys glareolus*) и лесных мышей (*Apodemus sylvaticus*) // Зоологический журнал. 1984. Т. LXIII. № 6. С. 888–898. [Smirin Ju.M. Influence of hazards on the nature of the relationship of animals in artificial groupings of bank voles (*Gletrionomys glareolus*) and wood mice (*Apodemus sylvaticus*). *Zoologicheskij zhurnal*. 1984. Vol. LXIII. № 6. Pp. 888–898.]

Соколов Л.В. Популяционная динамика воробьиных птиц // Зоологический журнал. 1999. Т. 78. № 3. С. 311–324. [Sokolov L.V. Population dynamics of passerine birds. *Zoologicheskij zhurnal*. 1999. Vol. 78. № 3. Pp. 311–324.]

Фридман В.С. Брачное доминирование у пестрых дятлов (роды *Dendrocopos* и *Picoides*) и его причинный анализ // Бюлетень МОИП. Сер. биологическая. 1995б. Т. 100. № 5. С. 44–61. [Fridman V.S. Marriage dominance in Spotted Woodpecker (*Dendrocopos* and *Picoides*) and its causal analysis. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists*. 1995b. Vol. 100. № 5. Pp. 44–61.]

Фридман В.С. О территориальном поведении большого пестрого дятла в поселениях высокой плотности: типы социальной структуры в осенне-зимний период и их смена // Орнитология. Вып. 26. М., 1995а. С. 3–16. [Fridman V.S. On the territorial behavior of Great Spotted Woodpecker in high-density settlements: types of social structure in the autumn-winter period and their change. *Ornitologiya*. Vol. 26. Moscow, 1995a. Pp. 3–16.]

Фридман В.С. Особенности территориального поведения больших пестрых дятлов в московских и подмосковных лесах: запрещающие и предписывающие факторы освоения городской среды // Животные в городе. Материалы II научно-практической конференции. М., 2003. С. 151–155. [Fridman V.S. Features of territorial behavior of Great Spotted Woodpecker in Moscow and Moscow region forests: the prohibitory and mandatory factors of development of the urban environment. *Zhivotnye v gorode*. Proceedings of the II scientific-practical conference. Moscow, 2003. Pp. 151–155.]

Фридман В.С. От стимула к символу: сигналы в коммуникации позвоночных. В 2 т. М., 2013. [Fridman V.S. Ot stimula k simvolu: signaly v kommunikatsii pozvonochnykh [From stimulus to the symbol: communication signals in vertebrates.]. In 2 vols. Moscow, 2013.]

Фридман В.С. Социальная структура популяций *Dendrocopos major* в изменчивой среде: как сохранить единство при разнонаправленных адаптациях особей? // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Материалы II Всероссийского семинара. Йошкар-Ола, 1998. Кн. 1. С. 267–284. [Fridman V.S. The social structure of *Dendrocopos major* populations in the changing environment: how to preserve the unity of individuals with divergent adaptations? *Zhizn' populyatsii v geterogennoi srede*: Materials of II All-Russia seminar. Ioshkar-Ola, 1998. Vol. 1. Pp. 267–284.]

Фридман В.С. Социальная эволюция *Homo sapiens*: взгляд зоолога // Социально-экологические технологии. 2016. № 1. С. 76–88. [Fridman V.S. Social evolution of *Homo sapiens*: a view of a zoologist. *Sotsial'no-ekologicheskie tekhnologii*. 2016. № 1. Pp. 76–88.]

Фридман В.С., Ерёмкин Г.С. Урбанизация «диких» видов птиц в контексте эволюции урболандшафта. М., 2009. [Fridman V.S., Eremkin G.S. Urbanizatsiya «dikikh» vidov ptits v kontekste evolyutsii urbolandshafta [Urbanization of «wild» species of birds in the context of the evolution of urban landscape]. Moscow, 2009.]

Харитонов С.П. Пространственно-этологическая структура колоний околоводных птиц // Зоологический журнал. 2011. Т. 90. № 7. С. 846–860. [Kharitonov S.P. Space-ethological structure of colonial waterbirds. *Zoologicheskii zhurnal*. 2011. Vol. 90. № 7. Pp. 846–860.]

Харитонов С.П. Структура колонии и поведение высокосоциальных морских птиц – лориков (*Alle alle*) и больших конюгов (*Aethia criststella*) // Экология, эволюция и систематика животных (Материалы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием 17–19 ноября 2009 г.). Рязань, 2009. С. 21–22. [Kharitonov S.P. The structure and behavior of colonies of social seabirds – little auks (*Alle alle*) and crested auklets (*Aethia criststella*). *Ekologiya, evolyutsiya i sistematika zhivotnykh*: Materials of All-Russian scientific-practical conference with international participation 17–19 November 2009. Ryazan', 2009. Pp. 21–22.]

Хейнрих Б. Ворон зимой. М., 1994. [Heinrich B. Voron zimoi [Crow in winter]. Moscow, 1994.]

Чухарева И.П., Харитонов С.П. О пространственной структуре поливидовых колоний, основанных чайковыми птицами, на водоемах Южного Зауралья // Поволжский экологический журнал. 2009. № 3. С. 238–248. [Chukhareva I.P., Kharitonov S.P. Spatial structure of polyspecific colonies founded by gulls in the waters of the Southern Trans-Urals. *Povolzhskii ekologicheskii zhurnal*. 2009. № 3. Pp. 238–248.]

Шварц Е.А. Сохранение биоразнообразия: сообщества и экосистемы. М., 2004. [Shvarts E.A. *Sokhranenie bioraznoobraziya: soobshchestva i ekosistemy* [Conservation of biodiversity: community and ecosystem]. Moscow, 2004.]

Шилова С.А. Популяционная экология как основа контроля численности мелких млекопитающих. М., 1993. [Shilova S.A. *Populyatsionnaya ekologiya kak osnova kontrolya chislenosti melkikh mlekopitayushchikh* [Population ecology as a basis for monitoring the number of small mammals]. Moscow, 1993.]

Щипанов Н.А. Некоторые аспекты популяционной устойчивости мелких млекопитающих // Успехи современной биологии. 2000. Т. 120. № 1. С. 73–87. [Shchipanov N.A. Some aspects of the sustainability of the population of small mammals. *Uspekhi sovremennoi biologii*. 2000. Vol. 120. № 1. Pp. 73–87.]

Щипанов Н.А. Популяция как единица существования вида. Мелкие млекопитающие // Зоологический журнал. 2003. Т. 82. № 4. С. 450–469. [Shchipanov N.A. The population of the species as a unit. Small mammals. *Zoologicheskii zhurnal*. 2003. Vol. 82. № 4. Pp. 450–469.]

Щипанов Н.А. Функциональная структура популяции и видовое разнообразие. Мелкие млекопитающие // Тр. Зоологического музея МГУ им. М.В. Ломоносова. 2016. Т. 54. С. 478–513. [Shchipanov N.A. The functional structure of populations and species diversity. Small mammals. *Trudy Zoologicheskogo muzeya MGU im. M.V. Lomonosova*. 2016. Vol. 54. Pp. 478–513.]

A dynamic method to study the transmission of social foraging information in flocks using robots. E. Fernández-Juricic, N. Gilak J.C. McDonald et al. *Animal Behav.* 2006. Vol. 71. Pp. 901–911.

Akçay E., Roughgarden J. Extra-pair paternity in birds: review of the genetic benefits. *Evolutionary Ecology Research*. 2007. Vol. 9. Pp. 855–868.

Alcock J. *Animal Behavior: An Evolutionary Approach*. Sunderland, 1998. 6th ed. Alonso J. A., Veiga J. P., Alonso J.C. Time budgeting and social structure of Common Cranes *Grus grus* wintering in Iberia. *Ricerche di Biologia della Selvaggina*. 1986. Vol. 10. С. 1–14.

Anderson P.K. Dispersal in rodents: A resident fitness hypothesis. *American Society of Mammologist*. 1989. Special publication. № 9.

Aplin L.M., Sheldon B.C., Morand-Ferron J. Milk bottles revisited: social learning and individual variation in the blue tit, *Cyanistes caeruleus*. *Anim. Behav.* 2013. Vol. 85. № 6. Pp. 1225–1232.

Beauchamp G. Group-foraging is not associated with longevity in North American birds. *Biol. Lett.* 2010. Vol. 6. P. 42–44.

Beauchamp G., Fernández-Juricic E. Is there a relationship between forebrain size and group size in birds? *Evolut. Ecol. Res.* 2004. Vol. 6. Pp. 833–842.

Bednekoff P.A., Lim S.L. Randomness, chaos and confusion in the study of antipredator or vigilance. *Trends Ecol. and Evol.* 1998. № 7. Vol. 13. С. 284–287.

Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach. Krebs J.R., Davies N.B. (eds.). 4rd ed. Oxford, Blackwell, 1997.

Black J.M. Preflight signalling in swans: a mechanism for group cohesion and flock formation. *Ethology*. 1988. T. 79. № 2. С. 143–157.

Brandt C.A. The evolution of sexual differences in natal dispersal: the test of Greenwood's hypothesis. *Contribution in Marine Science, Suppl. (Univ. of Texas)*. M.A. Rankin (ed.). 1985. Vol. 27. P. 386–396.

Coolen I., Giraldeau L.-A., la Voie M. Head position as an indicator of producer and scrounger tactics in a ground-feeding bird. *Anim. Behav.* 2001. Vol. 61. P. 895–903.

Cooperating with the future. O.P. Hauser, D.G. Rand, A. Peysakhovich, M.A. Nowak. *Nature*. 2014. Vol. 511. Pp. 220–222.

Cortisol increase in empathic stress is modulated by emotional closeness and observation modality. V. Engert, F. Plessow, R. Miller et al. *Psychoneuroendocrinology*. 2014. Vol. 45. № 7. Pp. 192–201.

Elgar M., Burren P., Posen M. Vigilance and perception of flock size in foraging house sparrows (*Passer domesticus* L.). *Behaviour*. 1984. Vol. 90. № 4. Pp. 215–223.

Elgar M.A. Predator vigilance and group size in mammals and birds: a critical review of the empirical evidence. *Biol. Rev.* 1989. Vol. 64. Pp. 13–33.

Endler J.A., Endler L.C., Doerr N.R. Great bowerbirds create theaters with forced perspective when seen by their audience. *Current Biology*. 2010. Vol. 20. Pp. 1679–1684.

Experimental Evidence that Social Relationships Determine Individual Foraging Behavior. J.A. Firth, B. Voelkl, D.R. Farine, B.C. Sheldon. *Curr. Biol.* 2015. Vol. 25. № 23. Pp. 3138–3143.

Experimentally induced innovations lead to persistent culture via conformity in wild birds. L.M. Aplin, D.R. Farine, J. Morand-Ferron et al. *Nature*. 2015. Vol. 518. № 7540. Pp. 538–541.

Exposure to Odors of Rivals Enhances Sexual Motivation in Male Giant Pandas. X. Bian, D. Liu, H. Zeng et al. *PLoS ONE*. 2013. Vol. 8. № 8. URL: <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0069889>.

Fernández-Juricic E., Siller S., Kacelnik A. Flock density, social foraging, and scanning: An experiment with starlings. *Behav. Ecol.* 2004. Vol. 15. № 3. Pp. 371–379.

For better or worse: reduced adult lifespan following early-life stress is transmitted to breeding partners. P. Monaghan, B.J. Heidinger, L. d'Alba et al. *Proc. R. Soc. B*. 2011. DOI: 10.1098/rspb.2011.1291.

Galef B.G. Jr, Giraldeau L.-A. Social influences on foraging in vertebrates: causal mechanisms and adaptive functions. *Anim. Behav.* 2001. Vol. 61. № 1. Pp. 3–15.

Getz L.L., McGuire B., Carter C.S. Social organization and mating system of free-living prairie voles. *Microtus ochrogaster*: a review. *Acta Zoologica Sinica*. 2005. Vol. 51. № 2. Pp. 178–186.

Giraldeau L.-A., Caraco T. Social Foraging Theory. Monographs in Behaviour and Ecology. Princeton, New Jersey, 2000.

Glück E. Benefits and costs of social foraging and optimal flock size in goldfinches (*Carduelis carduelis*). *Ethology*. 1987. Vol. 74. Pp. 65–79.

Greenwood P.J. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Anim. Behav.* Vol. 28. № 4. Pp. 1140–1162.

Henderson I.G., Hart P.J. Age-specific differences in the winter foraging strategies of Rooks. *Oecologia*. 1991. Vol. 85. Pp. 492–497.

Kelley L.A., Endler J.A. Male great bowerbirds create forced perspective illusions with consistently different individual quality. *PNAS*. 2012. Vol. 109. № 51. Pp. 20980–20985.

Kharitonov S.P. Waterbird colony structure: system approach. *Ornithologia*. 1998. Vol. 28. Pp. 26–37.

Lima S.L. Back to the basics of anti-predatory vigilance: the group-size effect. *Anim. Behav.* 1995. Vol. 49. Pp. 11–20.

Male displays adjusted to female's response. G.L. Patricelli, J.A.C. Uy, G. Walsh, G. Borgia. *Nature*. 2002. Vol. 415. Pp. 279–280.

Maynard Smith J., Harper D. *Animal Signals: Oxford Series in Ecology and Evolution*. NY, 2003.

Patricelli G.L., Krakauer A. Tactical allocation of effort among multiple signals in sage grouse: an experiment with a robotic female. *Behav. Ecol.* 2010. Vol. 21 (1). Pp. 97–106.

Patterson I.J. Aggressive interactions in flocks of rooks *Corvus frugilegus* L.: a study in behaviour ecology. *Function and Evolution in Behaviour*. Oxford, 1975. Pp. 169–183.

Patterson I.J. Territorial behaviour and the limitation of population density. *Ardea*. 1980. Vol. 68. Pp. 53–62.

Pöysä H. Feeding-vigilance trade-off in the teal (*Anas crecca*): effects of feeding method and predation risk. *Behaviour*. 1987. Vol. 103. Pp. 108–122.

Roberts G. Why individual vigilance declines as group size increases. *Anim. Behav.* 1996. Vol. 51. Pp. 1077–1086.

Searcy W.A., Nowicki S. *The Evolution of Animal Communication: Reliability and Deception in Signaling Systems*. Princeton, 2005.

Sirot E. Social information, antipredatory vigilance and flight in bird flocks. *Anim. Behav.* 2006. Vol. 72. Pp. 373–382.

The effect of limited visibility on vigilance behaviour and speed of predator detection: Implications for the conservation of granivorous passerines. M.J. Whittingham, S.J. Butler, J.L. Quinn, W. Cresswell. *Oikos*. 2004. № 2. Vol. 106. Pp. 377–385.

Trail P. Courtship disruption modifies mate choice in a lek-breeding birds. *Science*. 1985. Vol. 227. № 4688. Pp. 778–780.

Trail P., Koutnik D. Courtship disruption at the lek in the Guianan cock-of-the-rock. *Ethology*. 1986. Vol. 73. № 3. Pp. 197–218.

Widemo F. Competition for females on leks when male competitive abilities differ: empirical test of a model. *Behav. Ecol.* 1998. Vol. 9. № 5. Pp. 427–431.

Yamaguchi N., Yahara T. Factors causing variation in flock size: Decision making to join a foraging flock. *Ecol. Res.* 2002. Vol. 17. Pp. 361–371.

Zajonc R.B. Social facilitation. *Science*. 1965. Vol. 149. Pp. 269–274.

Статья поступила в редакцию 12.06.2016

The article was received on 12.06.2016

**Фридман Владимир Семёнович** – кандидат биологических наук; старший научный сотрудник лаборатории экологии, биологических инвазий и охраны природы кафедры высших растений биологического факультета, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

**Fridman Vladimir S.** – PhD in Biology; Senior Researcher Laboratory of Ecology, biological invasions and conservation of the department of higher plants Biological Faculty, Lomonosov Moscow State University

E-mail: vl.friedmann@gmail.com

Издание  
подготовили  
к печати:  
редактор  
*А. А. Козаренко,*  
корректор  
*А. А. Алексеева,*  
обложка, макет,  
компьютерная  
верстка  
*Н. А. Попова*

# СОЦИАЛЬНО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ТЕХНОЛОГИИ

2016.4

Электронная версия журнала:  
[www.mpgu.rf](http://www.mpgu.rf),  
см. раздел «Издания МПГУ»

Сдано в набор 20.12.2016 г.  
Подписано в печать 30.12.2016 г.  
Формат 60×90 1/16. Гарнитура «Times New Roman».  
Объем 7,5 п. л.