

According to some modern paleobotanists, the most ancient known representatives of *Diploptropideae* appeared in the Eocene. The present range of this tribe suggests their South American origin. However, in 1989 fossil fruits attributed to the middle Eocene (the age of about 45 million years ago) have been found in south-eastern North America (USA, Tennessee and Kentucky). Their significant similarity with the fruits of extant species of the genus *Diploptropis* was revealed, and a new fossil species *Diploptropis claibornensis* Herendeen et Dilcher was described. The fruits of this fossil species are similar to those of extant members of the section *Racemosa*, described by Lima (1986). *D. racemosa* and *D. duckei*. According to the Herendeen's opinion (1990), many South American representative of *Sophoreae* s. l. existed in the flora of North America in the Eocene (*Ormosia* Jack., *Acosmium* Schott., *Sophora* L., etc.).

«Integration» of the North and South American continents dates back to the Pliocene (about 5 million years ago), when the Isthmus of Panama was finally formed. However, most likely, «resettlement» of ancestral *Diploptropis* took place earlier, in the Late Eocene. Members of the genus *Diploptropis* settled in Atlantic coastal forests in South America (in particular, the relict forest in the Brazilian state Bahia). In our view, the most «advanced» fruits (leathery, adapted to disperse by water) belong to *D. martiusii*. Due to different fruit types, the members of the genus are found in various plant communities, from tropical forests to savannas and even semi-desert regions (kaatinga).

Members of the genus *Bowdichia* apparently have separated from the common ancestor with *Diploptropis*. Due to the similar fruit types they have extended in the northern South America, mainly in dry savanna, shrubland, and partly in lowland seasonally dry forests. The genus *Clathroptropis* probably was formed somewhat later, but it also originates from the ancestral South American species of the genus *Diploptropis*. In contrast with *Diploptropis* and *Bowdichia*, the species of the genus *Clathroptropis* are often found in coastal and inundated forests, sometimes in mountain forests, rarely in shrublands. The genus is the most evolutionarily advanced in the tribe. Indehiscent leathery fruits of *Clathroptropis* are adapted to moist habitats and dissemination by water. The inner petals of *Clathroptropis* are partly differentiated to hump and auricle, and keel petals sometimes are partly joined dorsally (*C. nitida*).

In our opinion, the ancestral range of distribution of the discussed group of basal *Leguminosae* is the western part of Gondwana, and their current range is limited by the South America. However, recent paleobotanical records have led us to an assumption that several taxa of basal legumes occurred in the North America, and apparently «moved» to the South America in the Late Eocene. *Diploptropis* is probably the most archaic member of the group, whose ancestors came from the semiarid regions of the North America, and migrated to the South America. The ancestors of extant species of the genus *Bowdichia* have separated from some *Palaeodiploptropis*, apparently close to the modern representatives of the section *Racemosa*. Members of the genus *Clathroptropis* occurred probably from an extinct species close to *Diploptropis martiusii*.

УДК [582.952.6 + 502.757 + 57.022] (470.314)

Бот. журн., 2011 г., т. 96, № 12

© А. П. Серегин

***PEDICULARIS PALUSTRIS* И *P. SCEPTRUM-CAROLINUM*
(*OROBANCHACEAE*) ВО ВЛАДИМИРСКОЙ ОБЛАСТИ
И В СРЕДНЕЙ РОССИИ: ДИНАМИКА И ПРИЧИНЫ ВЫМИРАНИЯ**

A. P. SEREGIN. *PEDICULARIS PALUSTRIS* AND *P. SCEPTRUM-CAROLINUM*
(*OROBANCHACEAE*) IN VLADIMIR REGION AND MIDDLE RUSSIA: DYNAMICS
AND CAUSES OF EXTINCTION

119991 Москва, ГСП-1, Ленинские Горы
Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова, Биологический факультет
e-mail: allium@hotmail.ru
Поступила в редакцию 14.05.2011

Рассмотрено повсеместное сокращение числа местонахождений двух видов мытников *Pedicularis palustris* L. и *P. sceptrum-carolinum* L. (*Orobanchaceae*) в Владимирской обл., а также в Средней России и Европе в целом. Показана временная динамика этого процесса, продолжающегося с середины

XX в. по сей день. Проанализированы основные биологические и экологические причины сокращения числа локальных популяций мытников (семенное возобновление, генетическая изоляция популяций, реакция на смену режима использования земель и др.). Пространственный анализ исторических и современных местонахождений видов рода *Pedicularis* по геохимическим ландшафтам во Владимирской обл. позволяет предположить, что в исчезновении этих и некоторых других видов растений важная роль принадлежит общей эвтрофикации среды.

Ключевые слова: сосудистые растения, *Pedicularis palustris*, *Pedicularis sceptrum-carolinum*, *Orobanchaceae*, флора России, Владимирская обл., вымирание видов.

Работая над «Атласом флоры Владимирской области», я обратил внимание на существенную разницу в распространении двух видов мытников: *Pedicularis palustris* L. и *P. sceptrum-carolinum* L. (*Orobanchaceae*) по имевшимся прежде данным и по результатам, полученным нами в ходе полевых работ 2000—2010 гг. Существенная отрицательная динамика в числе местонахождений была налицо, что совершенно не отражено в литературе по флоре Европейской России. Когда в мое распоряжение пару лет назад попал «Атлас флоры Эстонии» (Eesti..., 2005), стало ясно, что сокращение ареалов обоих видов — общая закономерность.

Задачей данного исследования явилось выяснение современной картины распространения и временной динамики регресса *P. palustris* и *P. sceptrum-carolinum* на южной границе их ареалов в пределах Средней России с привлечением опубликованных данных по Западной Европе. Особое внимание было уделено Владимирской обл. — территории с наивысшей плотностью флористической информации в этом регионе.

Материал и методика

С 1999 г. мы ведем работы по сеточному картированию флоры Владимирской обл. (площадь 29 тыс. км²), по квадратам 5' × 10' (около 96 км²). Методика исследований подробно изложена ранее (Серегин, 2004, 2010). К концу 2010 г. флористические описания сделаны в 332 из 335 квадратов (99.1 %), кроме того обработаны все имеющиеся гербарные, литературные и рукописные источники по флоре региона. Всего на 1.03.2011 учтено 110 997 отдельных местонахождений 1360 видов сосудистых растений, что делает небольшую по площади Владимирскую обл. лидером по плотности флористических данных (383 точки на 100 км²). Таким образом, сведения по временной динамике видов в этом регионе более достоверны, чем по соседним областям.

Pedicularis palustris L. (мытник болотный) и *P. sceptrum-carolinum* L. (мытник скипетровидный) — полупаразитические растения, которые вместе с другими полупаразитическими родами и видами сем. *Scrophulariaceae*, по данным современной геносистематики, включаются в состав сем. *Orobanchaceae* (Angiosperm., 2009). Оба вида не имеют специализации, а паразитируют на многих видах травянистых растений.

P. palustris — двулетник-монокарпик, а *P. sceptrum-carolinum* — кистекорневой многолетник. Оба вида являются гемикриптофитами с зимними почками, у них отсутствует вегетативное размножение. Это типичные олиготрофные растения — 2 балла из 9 по шкале обеспеченности почвы минеральным азотом Х. Элленберга (Ellenberg et al., 1992).

Общий ареал *P. palustris* охватывает большую часть Европы (кроме Средиземноморья) и восточное побережье Канады. Отдельные местонахождения есть на Кавказе. На востоке вид заходит в Западную Сибирь, а далее на восток замещается близким видом *P. karoii* Freyn.

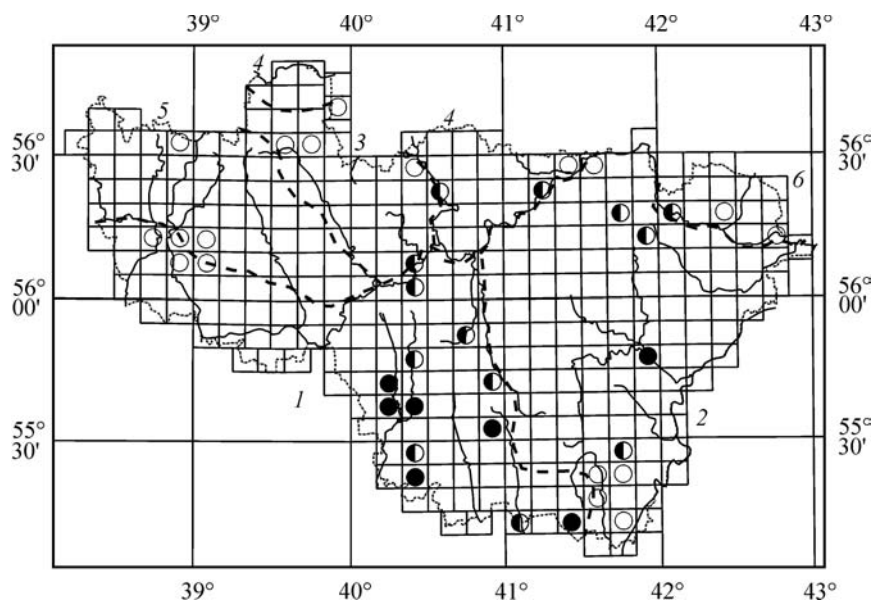


Рис. 1. Динамика распространения *Pedicularis palustris* L. во Владимирской обл.

Незалитый кружок — находки до 1949 г., наполовину залитый — с 1950 по 1999 г., залитый — с 2000 г. Цифрами указаны природные районы (по: П. А. Серёгину, 1994): 1 — Мещера, 2 — Ковровско-Касимовское плато (Окско-Цнинский вал), 3 — Ополье, 4 — Принерлинский, 5 — Фролищева низина, 6 — Клинско-Дмитровская гряда (граница районов дана штрихпунктиром).

P. sceptrum-carolinum имеет более обширный ареал, но в целом встречается реже. В Европе вид отсутствует в океаническом секторе; в азиатской части ареала вид достигает побережья Тихого океана, однако в горах юга Сибири представлен изолированными фрагментами ареала.

Результаты исследования

P. palustris был обнаружен мною в 9 пунктах в пределах семи квадратов (2000—2009 гг.). Для сравнения укажу, что еще в 30 квадратах растение регистрировалось в ходе более ранних исследований, начиная с последней четверти XIX в.

Важные сведения о былом распространении вида мы находим у В. Я. Цингера (1886), которому для обработки было прислано несколько сотен гербарных коллекций из Средней России (в основном любительских). Из 38 коллекций по Владимирской губернии *P. palustris* был представлен в 23. Чаще этого вида в сборах были представлены лишь обычные луговые и лесные растения. Несколько позже А. Ф. Флеров (1902) писал, что это растение встречается в губернии «повсюду часто» (*ubique frequens*). Ценное свидетельство оставил Н. А. Казанский (1904) для ближайших окрестностей Владимира: «почти во всяком болоте и болотистом лесу не редкость, иногда сплошными зарослями» — спустя сто лет ближайшие местонахождения удалены от областного центра на 40—50 км.

На карте (рис. 1) приведено распространение *P. palustris* в области с периодизацией по трем интервалам (основные источники: Флеров, 1902; Кузнецов, 1909; Назаров, 1912; Стулов, 1939; Путеводитель..., 1971, 1975; Серегин, 2004; гербарии MW, LE; рукописные данные А. Г. Бутрякова и П. А. Серегина; оригинальные дан-

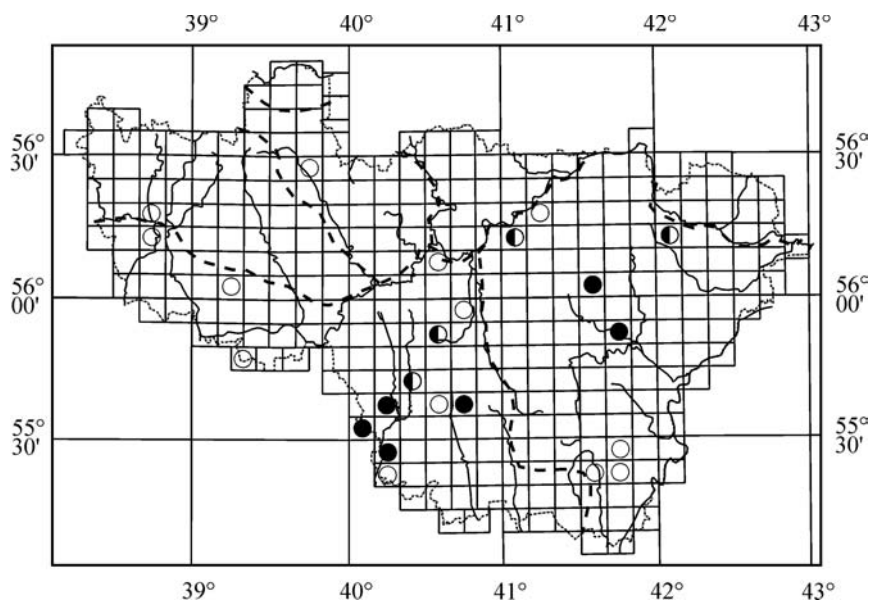


Рис. 2. Динамика распространения *Pedicularis sceptrum-carolinum* L. во Владимирской обл. Незалитый кружок — находки до 1949 г., наполовину залитый — с 1950 по 1999 г., залитый — с 2000 г.

ные). Из карты видно, что почти все новейшие находки сделаны в пределах так называемой Центральной Мещеры — наиболее пониженной части Мещерской низменности (юго-западная часть области). В большинстве случаев вид встречен на переходных болотах (*Carex lasiocarpa* + *Sphagnum* spp.) и по их окраинам. На оз. Василье у д. Двоезеры (Меленковский р-н) *P. palustris* произрастает на топком берегу озера в полосе, затапливаемой в высокую воду. Также вид встречен два раза на мокрых участках зарастающих лесных дорог среди массивов сосновых лесов.

Второй вид — *P. sceptrum-carolinum* — во Владимирской обл. более редок (рис. 2; основные источники: Флеров, 1902; Казанский, 1904; Назаров, 1912; Вахромеев, 2001; Серегин, 2004; гербарии MW, LE; рукописные данные А. Г. Бутрякова; оригинальные данные). Я находил его в 5 пунктах (шестой пункт — пос. Тасинский Бор — приведен по наблюдению Н. М. Решетниковой) и, опять, прежнее распространение сильно отличается от нынешнего. В. Я. Цингеру (1886) растение было доставлено в 7 коллекциях из 38 по флоре губернии, а А. Ф. Флеров (1902) сообщал, что *P. sceptrum-carolinum* встречается часто (*frequens*). Всего же имеются точные (т. е. привязанные к конкретным пунктам) данные о произрастании вида в 17 квадратах, которые не были «перекрыты» новейшими сборами или наблюдениями.

Во Владимирской обл. вид приурочен к заболоченным ивнякам и участкам переходных болот по краям крупных болотных массивов. Все пять найденных с 2000 г. популяций крайне малочисленны. В национальном парке «Мещера» в обоих случаях (2000 и 2002 гг.) найдены только единичные нецветущие экземпляры (Серегин, 2004). В Ковровском (2008 г.) и Селивановском (2009 г.) районах цветущие экземпляры отмечены были, однако в обоих случаях число особей не превышало и десятка. Наиболее многочисленная популяция была обнаружена в 2006 г. близ объездной дороги г. Гусь-Хрустальный (отмечено несколько десятков цветущих растений).

Обсуждение результатов

Регресс *P. palustris* и *P. sceptrum-carolinum* в Средней России

Фундаментом изучения флоры обширной территории Средней России стал первоклассный для своего времени конспект флоры В. Я. Цингера, вышедший под названием «Сборник сведений о флоре Средней России» (1886). В нем была дана следующая характеристика распространения мытников:

— *P. palustris* — очень обыкновенно в нечерноземной части области; значительно реже в полосе чернозема; в юго-восточной части Саратовской губернии [ныне Волгоградская обл.] уже совсем не встречается;

— *P. sceptrum-carolinum* — за исключением юго-восточной части области встречается более или менее часто повсюду, преимущественно в северной половине области.

На основании «Сборника сведений» Цингера была издана «Флора» П. Ф. Маевского, которая в 2006 г. выдержала десятое издание (Маевский, 2006). Характеристика распространения обоих мытников в этой работе, т. е. спустя 120 лет, почти не отличается от сведений Цингера: «во всех областях, но в черноземной полосе реже» (Шипунов — см. Маевский, 2006). Между тем, как будет показано далее, именно XX в. стал временем повсеместной утраты отдельных местонахождений как *P. palustris*, так и *P. sceptrum-carolinum*. В свое время таким же образом было упущено из виду массовое исчезновение куколя (*Agrostemma githago* L.) в первой половине XX в. (ср. Цингер, 1886 и Маевский, 1964).

Регресс видов всегда яснее виден на границе их ареалов, поскольку в этом случае растения привлекают особое внимание ботаников. По таким видам данные аккуратно собираются флористами, а потом обобщаются в итоговых сводках. В европейской части России *P. palustris* и *P. sceptrum-carolinum* имеют (точнее, имели) схожую южную границу ареалов, и за период ботанических исследований никогда не находились южнее Воронежской и Саратовской областей, зато известны во всех более северных регионах.

Большую помощь в построении объективной картины динамики флоры и ее отдельных компонентов оказывают итоговые флористические сводки, особенно развернутые конспекты флоры, в которых цитируются образцы и литературные источники для более редких видов. За немногим исключением, эти сводки покрывают обширный регион Черноземья и юга Нечерноземья, на территории которого происходило повсеместное исчезновение *P. palustris* и *P. sceptrum-carolinum*.

Калужская область (по Решетниковой и др., 2010)

P. palustris в Калужской обл. считается видом с отрицательной динамикой числа местонахождений (с. 88).

P. sceptrum-carolinum собирали последний раз в 1965 г. в Бярытинском и Спас-Деминском районах на крайнем западе области. К тому времени он был известен из восьми пунктов по сборам Г. И. Пешковой первой половины 1960-х годов.

Тульская область (по Шереметьевой и др., 2008).

P. palustris в XIX в. был известен из шести уездов Тульской губернии, местами он был «довольно обычен». За последние 80 лет собран всего два раза в Заокском и Кимовском районах.

P. sceptrum-carolinum к 1916 г. был известен в четырех пунктах области, после этого не находился ни разу.

Рязанская область (по Казаковой, 2004)

P. palustris сохраняется только в Мещерской низменности — в Клепиковском р-не (вероятно, несколько пунктов). В Ермишинском р-не не собирался с 1915 г., в Шацком — с 1969 г.

P. sceptrum-carolinum последний раз приводился для области в 1986 г. из мещерской части Рязанского р-на. В северной части Рязанской обл. был известен еще в шести пунктах (четыре административных района) по сборам 1955—1978 гг. На юге области (Рязский уезд) со времен В. Я. Цингера (1886) неизвестен.

Мордовия (по Силаевой и др., 2010)

P. palustris считался прежде повсеместно встречающимся видом, возможно поэтому конкретные данные о ранних находках единичны. За последние два—три десятилетия отмечен всего в двух районах республики — Большеберезниковском и Ичалковском.

P. sceptrum-carolinum был собран в четырех пунктах, однако до 2002 г. сохранялся лишь в одном пункте — с. Симкино Большеберезниковского р-на. Сохраняется вид и в одном пункте соседней Пензенской обл. — Кузнецкий р-н (2007 г., MW).

Орловская область (по Еленевскому, Радыгиной, 2005)

P. palustris приводится без дат для пяти районов. Сохраняется в Хотынецком р-не (1999 г., MW).

P. sceptrum-carolinum был собран за последние сто лет только однажды в 1984 г. (Дмитровский р-н), до этого имелись сборы с территории Болховского и Урицкого районов.

Липецкая область (по Александровой и др., 1996)

P. palustris встречается в области довольно редко (без детализации). Сохраняется в Грязинском р-не (сбор 2008 г. в MW).

P. sceptrum-carolinum за последние 100 лет собирался дважды — в 1965 г. (Грязинский р-н) и 1980 г. (Чаплыгинский р-н).

Тамбовская область (по Сухорукову и др., 2010)

P. palustris в области встречался редко (в указанной работе распространение не детализировано), однако сборы за последние 50 лет отсутствуют.

P. sceptrum-carolinum указан из одного пункта близ Тулиновки (Тамбовский р-н) по сборам 1920-х годов. Кроме того, существуют неучтенные авторами более ранние сборы из-под Мичуринска, Смородиновки, Сычевки, слободы Рожной, Рассказово, Можарово, Панского и Турмасово (MW).

Курская область (по Полуянову, 2005)

P. palustris встречается редко (шесть районов), сохраняется в Медвенском р-не (2000 г., MW).

P. sceptrum-carolinum известен не менее чем по пяти находкам XIX в., последняя датированная относится к 1895 г.

Саратовская область (по Еленевскому и др., 2008)

P. palustris — последнее известное местонахождение вида (Аткарский р-н) исчезло в начале 1970-х годов.

P. sceptrum-carolinum: единственный сбор из Петровского уезда (MW) сделан свыше 100 лет назад.

К сожалению, не все перечисленные выше работы дают точные сведения об отдельных местонахождениях, поскольку по инерции некоторые виды в регионах до последнего времени не считались редкими. Тем не менее имеющихся данных достаточно для того, чтобы обрисовать складывающуюся в Средней России картину.

Регресс *P. palustris* и *P. sceptrum-carolinum* в странах Западной Европы

Согласно «Флоре Европы» (Mayer, 1972), *P. sceptrum-carolinum* распространен за пределами бывшего СССР в Чехии, Словакии, Дании, Финляндии, Германии, Норвегии, Польше, Румынии, Швеции, а также в Австрии (где вымер). *P. palustris* имеет в Европе более широкий ареал и произрастает в Австрии, Бельгии, Великобритании, Болгарии, Чехии, Словакии, Дании, Финляндии, Франции, Германии, Ирландии, Швейцарии, Нидерландах, Венгрии, Италии, Норвегии, Польше, Румынии, Швеции, а также в некоторых республиках бывшей Югославии. Оба вида есть также в странах Балтии, Белоруссии и Украине. Во многих странах Западной Европы флористические исследования продолжаются не одно столетие, а плотность данных необычайно высока, поэтому достоверность сведений по динамике не вызывает сомнения.

Великобритания

P. palustris распространен здесь неравномерно: в Шотландии, Северной Англии, Уэльсе и Корнуолле — это массовый вид, в Средней и Южной Англии встречается реже. Поскольку в южной части Великобритании вид не является фоновым растением, его местонахождения находятся под постоянным вниманием флористов. Согласно карте BSBI (<http://www.bsbi.org.uk/atlas/>), к югу от 53°30' с. ш. вид отмечен в 590 квадратах 10 × 10 км. При этом на местонахождения, не подтвержденные с 1987 г., приходится 43.4 % (256 квадратов).

Германия

P. palustris в Германии был распространен повсеместно. Согласно базе данных <http://www.floraweb.de>, с 1950 г. не подтверждено 35.7 % местонахождений вида (в 404 квадратах с размерами 6' × 10' из 1133). Что касается *P. sceptrum-carolinum*, то

в Германии он был известен только на крайнем северо-востоке (Мекленбург — Передняя Померания) и в горах на юге страны (Баден-Вюртемберг и Бавария). При этом вид полностью вымер в равнинной части страны (за 60 лет он не подтверждался ни в одном из 14 квадратов, где был прежде известен), а в горах с 1950 г. были подтверждены находки вида только в 21 квадрате из 52 (утрата 59.6 % местонахождений).

Польша

В польском атласе (Atlas., 2001) находки не дифференцированы по периодам, поэтому данные по динамике *P. palustris* в Польше отсутствуют. Однако на карте *P. sceptrum-carolinum* показаны пункты, где вид достоверно исчез — таковых 17 (или 13.9 % от числа местонахождений вида).

Чехия

P. sceptrum-carolinum был известен в Чехии в одном пункте на юго-западе страны (ж.-д. ст. Липка). Последний раз наблюдался там в 1982 г. и ныне считается полностью исчезнувшим (Hroudý, 2000). *P. palustris* в Чехии приводится для 70 природных районов страны из 99, но «сейчас принадлежит к сильно сокращающимся видам влажных биотопов и, вероятно, сохраняется менее чем в десятой части бывших местонахождений» (Hroudý, 2000).

Швейцария

Согласно Lauber & Wagner (1996), переработавшим карты из Welten & Sutter (1982), с 1965 г. *P. palustris* не отмечался в 23 % локальных флор, где прежде был известен.

Эстония (Eesti., 2005)

P. palustris некогда был широко распространен по всей Эстонии. Однако начиная с 1971 г. неподтвержденными остаются данные по 41.3 % квадратов, где он прежде отмечался (126 квадратов из 305 с размерами 6' × 10'). Интересно, что все исторические местонахождения находятся в континентальной части Эстонии, тогда как на островах вид сохраняется во всех квадратах. Второй вид — *P. sceptrum-carolinum* — исчез с 1971 г. в 65.8 % квадратов, где ранее отмечался (98 из 149).

Белоруссия

В Красную книгу страны занесен *P. sceptrum-carolinum* — на карте его распространения в Белоруссии 16 местонахождений отмечены как современные, прочие 34 — как исторические (Джус, 2006).

Из этого краткого обзора видно, что в отдельных государствах постепенное исчезновение обоих мытников является общепризнанным фактом, и, таким образом, их деградация носит общеевропейский характер.

Причины исчезновения видов

На современном уровне знаний нет общего понимания, какие причины исчезновения мытников являются важнейшими. В современной литературе для более широко распространенного *P. palustris* проанализировано несколько возможных причин вымирания, подтвержденных экспериментально. Кроме того, ряд причин высказан на уровне суждений.

R. Hendrych и H. Hendrychová (1989) на основании изучения экологии и распространения мытников в Чехословакии высказали соображение, что важнейшими причинами их исчезновения могли стать как сокращение покосов на влажных лугах, так и повсе местное применение удобрений.

M. Petrů и J. Lepš (2000) провели эксперимент с различными режимами отчуждения биомассы (имитация сенокоса) для *P. palustris*. На контрольном некосимом участке прорастание семян было наихудшим, тогда как на косимых участках (включая вариант с отчуждением ветоши) прорастание семян было более успешным. Это очень важно для двулетника-монокарпика, у которого семена быстро теряют всхожесть — часть семян прорастает осенью текущего года, а другая часть — весной следующего года (Watkinson, Gibson, 1987).

Также M. Petrů и J. Lepš (2000) со ссылкой на неопубликованные данные A. Rooy и J. T. A. Verhoeven сообщили, что прорастание семян *P. palustris* зависит от постоянства водного режима местообитания. Влажное лето, следующее за относительно сухой весной, благоприятно влияет на предотвращение высыхания молодых растений. Таким образом, колебания погодных условий могут сильно влиять на число особей *P. palustris*, что при отсутствии постоянного банка семян также приводит к утрате отдельных популяций.

K. Schmidt и K. Jensen (2000) изучали связь между полиморфизмом длины амплифицированных фрагментов (AFLP) и показателями репродуктивного воспроизводства *P. palustris* в Германии. Они заключили, что все локальные популяции значительно различаются генетически, а поток генов между ними практически отсутствует. Это происходит в результате фрагментации подходящих местообитаний вида, который некогда был очень широко распространен и в короткое время стал редким. По их данным, имеется положительная корреляция между генетическим разнообразием отдельной популяции и высокими количественными показателями семенного возобновления (количество плодов, семян и сеянцев на одно растение).

Таким образом, основными факторами сокращения численности *P. palustris* в Европе считается общая смена режима использования земель (прежде всего, прекращение покосов и умеренного выпаса на болотистых лугах) и прямое уничтожение местообитаний. В совокупности с биологическими особенностями вида, это приводит к деградации и исчезновению оставшихся локальных популяций.

Однако возникает другой вопрос — почему происходит исчезновение другого мытника *P. sceptrum-carolinum*? Два вида почти никогда не произрастают вместе в одних и тех же местообитаниях и, таким образом, режим использования лугов в качестве сенокосов и пастбищ не может влиять на виды одинаково. Однако деградация *P. sceptrum-carolinum* происходит едва ли не более заметными темпами, чем у *P. palustris*. На мой взгляд, необходимо выявление более общих закономерностей.

Одна из таких закономерностей на обширном британском материале была выявлена в ходе проведения масштабной программы под эгидой Ботанического общества Британских островов (BSBI), известной под названием «Local Change Survey». В 1987—1988 гг. были описаны локальные флоры 811 участков площадью $2 \times$

2 км, в 2003—2004 гг. 635 квадратов были описаны повторно. Всего же 750 участников проекта собрали данные о 196 792 местонахождениях отдельных видов.

Анализ этих данных свидетельствовал о существенной динамике флоры как отдельных участков, так и на Британских островах в целом (Braithwaite et al., 2006). Важнейшим трендом изменения природной компоненты локальных флор была признана потеря видов в местообитаниях с низким уровнем элементов минерального питания (в Вели Британии это заболоченные верещатники и луга на карбонатных почвах). Один из мытников (*P. sylvatica*), типичный вид болотистых вересковых пустошей, с 1987 по 2004 г. исчез в 15 % изученных квадратов.

И, наоборот, растения эвтрофных местообитаний (например, *Urtica dioica* в наземных экосистемах и *Typha latifolia* в водных) за время эксперимента продемонстрировали наибольший рост числа местонахождений. Общая эвтрофикация среды в результате повсеместного использования удобрений и их постепенного включения в геохимические циклы была признана наиболее общей причиной сокращения одних видов и прогресса других.

Во Владимирской обл. этот процесс заметен не только на примере распространения мытников, но и подтверждается данными по другим олиготрофным видам растений. На этой территории есть геохимически контрастные территории (Анненская и др., 1997; Перельман, Касимов, 1999, и др.) — это 1) районы сплошного распространения бедных кислых ландшафтов с общим низким рН (Мещера, Фролищева низина), 2) районы карбонатных ландшафтов с низкой трофностью почв (Окско-Цнинский вал) и 3) районы преобладания геохимически нейтральных ландшафтов и высокой трофностью почв (Ополье, Клинско-Дмитровская гряда). Именно в пределах Ополья и Гряды отдельные олиготрофные местообитания (заболоченные луга, ключевые болота, некоторые типы хвойных лесов и др.) — часто небольшие по площади — оказались беззащитны перед модифицированными геохимическими потоками, и виды бедных местообитаний стали здесь повсеместно исчезать. Картина изменения круговорота азота в наземных экосистемах под воздействием антропогенного фактора подробно освещена в литературе (Jordan, Weller, 1996; Shindo et al., 2003, и др.).

В результате этого происходит вытеснение некоторых видов олиготрофных местообитаний вегетативно подвижными видами, обладающими конкурентными преимуществами в более эвтрофных местообитаниях (Wedin, Tilman, 1993 и др.).

Напротив, на обширных пространствах Мещеры или Окско-Цнинского вала, обладающих высокой геохимической буферностью и низкой сельскохозяйственной освоенностью, тенденции исчезновения олиготрофных видов незаметны. Таким образом, у многих видов флоры Владимирской обл. в течение последнего столетия картина их распространения как бы «съезживается» вокруг Мещеры или Окско-Цнинского вала. В Мещерской низменности сохраняются виды кислых олиготрофных местообитаний — например, *Vaccinium uliginosum* L. (3 балла по азотной шкале Х. Элленберга; 1 балл по шкале кислотности) и *Drosera rotundifolia* L. (1 балл / 1 балл) (рис. 3, 4). Набор видов, сохраняющихся преимущественно на Окско-Цнинском валу, состоит из растений слабокислых, нейтральных или слабощелочных олиготрофных местообитаний. Примерами могут служить *Pyrola chlorantha* Sw. (2 балла по азотной шкале Х. Элленберга; 5 баллов по шкале кислотности), *Parnassia palustris* L. (2 балла / 7 баллов) (рис. 5, 6).

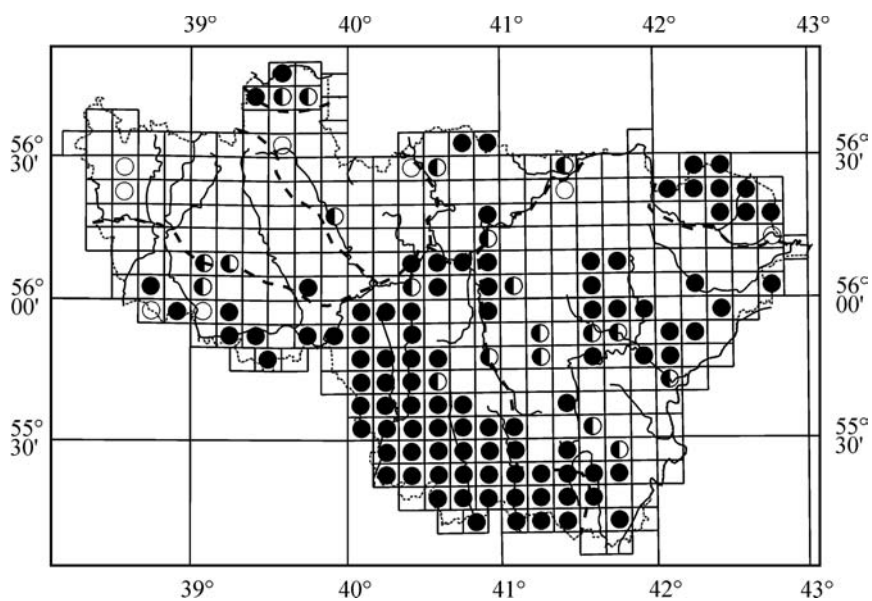


Рис. 3. Распространение *Vaccinium uliginosum* L. во Владимирской обл.

Пример растения, приуроченного к кислым олиготрофным местообитаниям. Незалитый кружок — находки до 1949 г., наполовину залитый — с 1950 по 1999 г., залитый — с 2000 г.

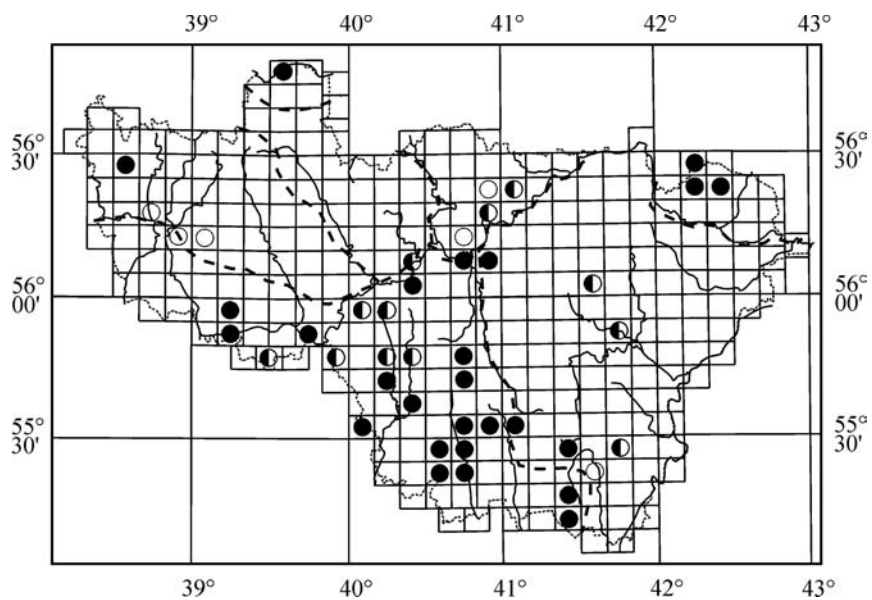


Рис. 4. Распространение *Drosera rotundifolia* L. во Владимирской обл.

Пример растения, приуроченного к очень кислым олиготрофным местообитаниям. Незалитый кружок — находки до 1949 г., наполовину залитый — с 1950 по 1999 г., залитый — с 2000 г.

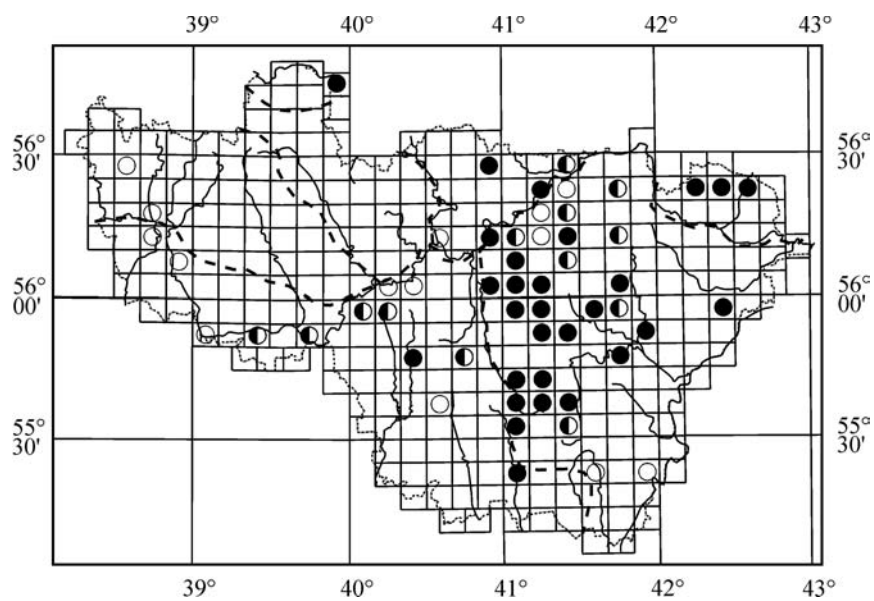


Рис. 5. Распространение *Pyrola chlorantha* Sw. во Владимирской обл.

Пример растения, приуроченного к слабокислым олиготрофным местообитаниям. Незалитый кружок — находки до 1949 г., наполовину залитый — с 1950 по 1999 г., залитый — с 2000 г.

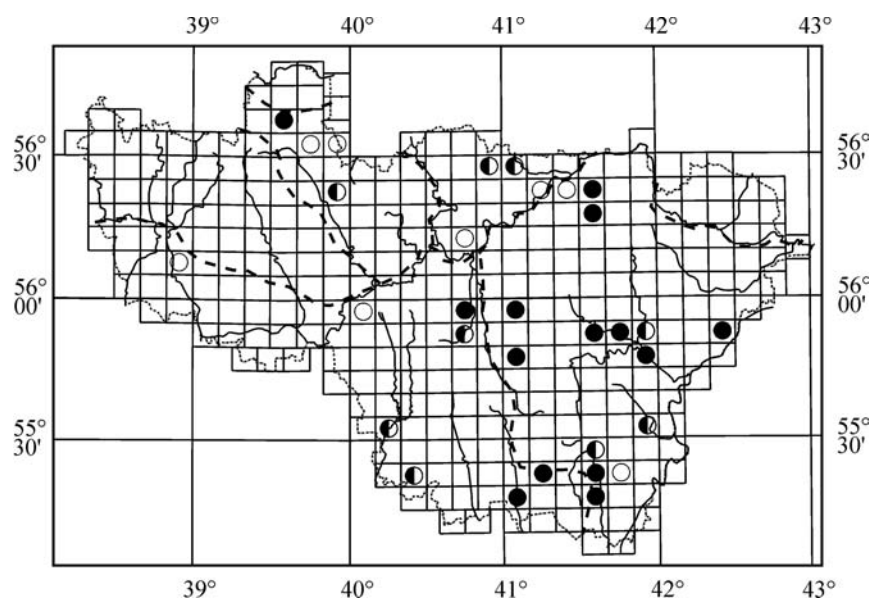


Рис. 6. Распространение *Parnassia palustris* L. во Владимирской обл.

Пример растения, приуроченного к нейтральным или слабощелочным олиготрофным местообитаниям. Незалитый кружок — находки до 1949 г., наполовину залитый — с 1950 по 1999 г., залитый — с 2000 г.

Заключение

Около ста лет назад *Pedicularis palustris* и *P. sceptrum-carolinum* в пределах своих ареалов встречались чаще, чем сейчас. Южная граница равнинной части ареала *P. sceptrum-carolinum* в Европе за это время отодвинулась к северу и северо-востоку на несколько сотен километров. У *P. palustris* близ южной границы ареала в 2—10 раз снизилось число известных местонахождений. Этот процесс начался в середине XX в. и продолжается по сей день. Наиболее заметна отрицательная динамика видов в условиях эвтрофных ландшафтов, где олиготрофные местообитания исчезают быстрее из-за своих незначительных размеров. В исчезновении этих мытников и некоторых других видов растений лидирующая роль принадлежит, вероятно, общей эвтрофикации среды в результате сельскохозяйственного освоения. На мой взгляд, оба вида заслуживают повсеместной охраны как на региональном, так и на федеральном уровне.

Благодарности

За плодотворное обсуждение статьи и высказанные конструктивные замечания автор благодарит Т. Г. Елумееву (кафедра геоботаники МГУ).

Работа выполнялась при финансовой поддержке Минобрнауки РФ по Федеральной целевой программе «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» (2010-1.1-141-113-020, 2010-1.2.1-102-022-065).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александрова К. И., Казакова М. В., Новиков В. С. и др. Флора Липецкой области / Под ред. В. Н. Тихомирова. М., 1996. 376 с.
- Анненская Г. Н., Жучкова В. К., Мамай И. И. и др. Ландшафты Московской области и их современное состояние / Ред. И. И. Мамай. Смоленск, 1997. 296 с.
- Вахромеев И. В. Флора северо-востока Владимирской области и ее охрана. Ковров, 2001. 151 с.
- Джус М. А. *Pedicularis sceptrum-carolinum* L. // Красная книга Республики Беларусь. Минск, 2006. С. 200.
- Еленевский А. Г., Буланый Ю. И., Радыгина В. И. Конспект флоры Саратовской области. Саратов, 2008. 232 с.
- Еленевский А. Г., Радыгина В. И. Определитель сосудистых растений Орловской области. 2-е изд. М., 2005. 214 с.
- Казакова М. В. Флора Рязанской области. Рязань, 2004. 388 с.
- Казанский Н. А. Список растений окрестностей губ. гор. Владимира и его уезда по наблюдениям с 1869 по 1904 год // Тр. Владимир. о-ва любит. естествозн. 1904. Т. 1. Вып. 3. С. 1—42.
- Кузнецов Н. И. «Шутов угол». К характеристике лесной флоры средней полосы России // Тр. Владимир. о-ва любит. естествозн. 1909. Т. 2. Вып. 3. С. 59—85.
- Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части России. 10-е изд. М., 2006. 600 с.
- Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. 9-е изд. Л., 1964. 880 с.
- Назаров М. И. О болотно-водной флоре в окрестностях гор. Меленок Владимирской губ. // Тр. Владимир. о-ва любит. естествозн. 1912. Т. 3, вып. 2. С. 63—79.
- Перельман А. И., Касимов Н. С. Геохимия ландшафта. М., 1999. 763 с.
- Полуянов А. В. Флора Курской области. Курск, 2005. 264 с.
- Путеводитель ботанических экскурсий по Владимирской области: Пособие для учителей и студентов / Под ред. П. Д. Ярошенко. Владимир, 1971—1975: [Вып. 1] / П. Д. Ярошенко, Р. Е. Сушина, С. В. Лысенко и др. 1971. 168 с.; Вып. 2 / П. Д. Ярошенко, П. А. Серегин, Р. Е. Сушина и др. 1975. 126 с.
- Решетникова Н. М., Майоров С. Р., Скворцов А. К. и др. Калужская флора: аннотированный список сосудистых растений Калужской области. М., 2010. 760 с.
- Серегин А. П. Влияние Оки на пространственную дифференциацию флоры в пределах Владимирской области // Окская флора: Матер. Всерос. школы-семинара по сравнительной флористике, посвя-

щенной 100-летию «Окской флоры» А. Ф. Флерова / Под ред. М. В. Казаковой. Рязань, 2010. С. 115—125 (Тр. Рязанск. отд. РБО. Вып. 2. Ч. 1).

Серегин А. П. Флора сосудистых растений национального парка «Мещера» (Владимирская область): Аннотированный список и карты распространения видов. М., 2004. 182 с.

Серегин П. А. Природные районы Владимирской области (из учебного пособия «География Владимирской области») // Экологический вестн. Владимирской области. Ежеквартальный инф.-справ. бюлл. № 2. Владимир, 1994. С. 28—37.

Силаева Т. Б., Кирюхин И. В., Чугунов Г. Г. и др. Сосудистые растения Республики Мордовия (конспект флоры) / Под ред. Т. Б. Силаевой. Саранск, 2010. 352 с.

Стулов С. А. Растительность Клязьминского государственного заповедника // Тр. Клязьмин. заповед. 1939. Вып. 1. С. 3—76.

Сухоруков А. П., Баландин С. А., Агафонов В. А. и др. Определитель сосудистых растений Тамбовской области / Под ред. А. П. Сухорукова. Тула, 2010. 349 с.

Флёров А. Ф. Флора Владимирской губернии. М., 1902. I. Описание растительности Владимирской губернии с 33 рисунками и 4 картами. XIII + 338 + 19 с., 27 вкл.; II. Список растений [на лат. яз.]. 2 + 76 с. (Тр. о-ва естествоиспыт. при Юрьев. ун-те. Т. 10).

Цингер В. Я. Сборник сведений о флоре Средней России. М., 1886. 520 с. (Уч. зап. имп. Моск. ун-та. Отд. ест.-ист. Вып. 6).

Шереметьева И. С., Хорун Л. В., Щербаков А. В. Конспект флоры сосудистых растений Тульской области / Под ред. В. С. Новикова. М., Тула, 2008. 273 с.

Angiosperm Phylogeny Group. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III // Bot. J. Linn. Soc. 2009. Vol. 161. N 2. P. 105—121.

Atlas rozmieszczenia roślin naczyniowych w Polsce = Distribution atlas of vascular plants in Poland / Eds. A. Zając, M. Zając. Kraków, 2001. 715 p.

Braithwaite M. E., Ellis R. W., Preston C. D. Change in the British flora 1987—2004. London, 2006. 382 p.

Eesti taimede levikuatlas = Atlas of the Estonian flora / Eds. T. Kukk, T. Kull. Tartu, 2005. 527 p.

Ellenberg H., Weber H. E., Düll R. et al. Zeigerwerte von Pflanzen in Mittel-europa. 2 ed. // Scr. Geobot. 1992. Vol. 18. P. 1—258.

Hendrych R., Hendrychová H. Die *Pedicularis*-Arten der Tschechoslowakei, früher und jetzt // Acta Universitatis Carolinae-Biologica. 1989. Vol. 32. P. 403—456.

Hrouda L. *Pedicularis* L. // Květena České republiky / Ed. B. Slavík. Vol. 6. Praha, 2000. P. 455—460.

Jordan T. E., Weller D. E. Human contributions to terrestrial nitrogen flux // BioScience. 1996. Vol. 46. N 9. P. 655—664.

Lauber K., Wagner G. Flora Helvetica. Bern, Stuttgart, Wien, 1996. 1613 S.

Mayer E. *Pedicularis* L. / Eds T. G. Tutin et al. Flora Europaea. Vol. 3. Cambridge, 1972. P. 269—276.

Petrů M., Lepš J. Regeneration dynamics in populations of two hemiparasitic species in wet grasslands // Proc. IAVS Symposium. Uppsala, 2000. P. 329—333.

Schmidt K., Jensen K. Genetic structure and AFLP variation of remnant populations in the rare plant *Pedicularis palustris* (*Scrophulariaceae*) and its relation to population size and reproductive components // Amer. J. Bot. 2000. Vol. 87. P. 678—689.

Shindo J., Okamoto K., Kawashima H. A model-based estimation of nitrogen flow in the food production-supply system and its environmental effects in East Asia // Ecological Modelling. 2003. Vol. 169. N 1. P. 197—212.

Watkinson A. R., Gibson C. C. Plant parasitism: the population dynamics of parasitic plants and their effects upon plant community structure // Plant population ecology / Eds A. J. Davy, A. Hutchings, A. R. Watkinson. Oxford, 1987. P. 393—411.

Wedin D., Tilman D. Competition among grasses along a nitrogen gradient: initial conditions and mechanisms of competition // Ecological Monographs. 1993. Vol. 63. P. 199—229.

Welten M., Sutter R. Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen der Schweiz. Basel, 1982. 716+698 S.

SUMMARY

Rapid decrease of *Pedicularis palustris* L. and *P. sceptrum-carolinum* L. (*Orobanchaceae*) localities in Vladimir Region (Russia), Middle Russia, and Europe is described and discussed. Historical dynamics of this process is revealed using the data of late 19th century and modern floristic references. Poor seed regeneration, genetic isolation of fragmented populations, change of land use, etc. are among the basic biological and ecological causes of local *Pedicularis* extinction. Spatial analysis of historical *Pedicularis* localities in Vladimir Region shows that local populations of both species as well as some other oligotrophic plants are strongly influenced by general eutrophication of environment.