

БЮЛЛЕТЕНЬ  
МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА  
ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

Основан в 1829 году

ОТДЕЛ БИОЛОГИЧЕСКИЙ

Том 124, вып. 1 **2019** Январь – Февраль  
Выходит 6 раз в год

---

---

BULLETIN  
OF MOSCOW SOCIETY  
OF NATURALISTS

Published since 1829

BIOLOGICAL SERIES

Volume 124, part 1 **2019** January – February  
There are six issues a year

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

С О Д Е Р Ж А Н И Е

<i>Данишевская А.Ю., Филатова О.А.</i> Сочетание генетически и культурно наследуемых признаков в диалектах косаток . . . . .	3
<i>Шубина Ю.Э., Лыков Е.Л., Федерякина И.А.</i> Размеры, масса и строительный материал гнезд певчего дрозда ( <i>Turdus philomelos</i> ) в Липецкой и Калининградской областях . . . . .	12
<i>Тоскина И.Н.</i> <i>Astichticus</i> gen. n. – новый род и новые виды жуков-точильщиков из Южной и Центральной Америки (Coleoptera: Ptinidae) . . . . .	19
<i>Агабалаев Ф.А.</i> Основные местообитания для орнитофауны Алтыгаджского национального парка . . . . .	28
<i>Дудова К.В., Атабаллыев Г.Г., Ахметжанова А.А., Гулов Д.М., Дудов С.В., Елумеева Т.Г., Клинк Г.В., Логвиненко О.А., Семенова Р.Б., Онитченко В.Г.</i> Высота как функциональный признак альпийских растений . . . . .	33
<i>Евстигнеева И.К., Танковская И.Н.</i> Бентосная флора бухты Карантинная в условиях антропогенного воздействия (Севастопольский регион, Черное море) . . . . .	47
<i>Калинкина В.А., Колдаева М.Н.</i> Онтоморфогенез редкого вида <i>Melilotoides schischkinii</i> (Vassilcz.) Soják на юге Дальнего Востока России . . . . .	63
<i>К истории науки</i>	
<i>Силин В.И.</i> Переписка А.Ф. Котса и В.А. Варсанофьевой . . . . .	73

УДК 591.582.2:599.537

## СОЧЕТАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИ И КУЛЬТУРНО НАСЛЕДУЕМЫХ ПРИЗНАКОВ В ДИАЛЕКТАХ КОСАТОК

А.Ю. Данишевская<sup>1</sup>, О.А. Филатова<sup>2</sup>

Вокальные диалекты косаток передаются из поколения в поколение путем обучения и постепенно меняются со временем. Принимая во внимание тот факт, что видимые различия в структуре стереотипных криков выделяются уже спустя несколько десятков лет, можно предполагать, что через несколько сотен или тысяч лет в популяциях будут иметь место совершенно другие репертуары. Путем сравнения звуков разных популяций методом динамического временного шкалирования установлено, насколько уникальные черты в репертуарах связаны с географическим и генетическим расстоянием. Репертуары более географически удаленных популяций оказались более схожими, чем репертуары географически близких, но разных экотипов. Сходные репертуары из географически удаленных популяций имеют характерные отличия по форме контуров. Уровень дивергенции репертуаров среди субпопуляций, относящихся к одной популяции, существенно варьировал для разных популяций. Сходство репертуаров может отражать их генетическую предрасположенность к продуцированию звуков в определенном диапазоне или быть результатом конвергенции. Однако, если скорость изменения разных типов криков существенно отличается, то нельзя исключать того, что в репертуарах остались некоторые маркеры, указывающие на общность их происхождения.

**Ключевые слова:** косатки, *Orcinus orca*, вокальные диалекты, культурные традиции, ген-культурная коэволюция.

Расхождения представителей одного вида по разным экологическим нишам возникают из-за различий в использовании ресурсов (объектов охоты), а также геоморфологических особенностей и размеров площади мест обитания (Gowans et al., 2001). У китообразных, вероятно, эти факторы служат основой для формирования социальных отношений разного характера и уровня. Так, специализация на разной добыче послужила основой для разделения косаток на плотоядных (Т-типа) и рыбадных (R-типа) (Reisch et al., 2012). Предпочтения в выборе определенного пищевого ресурса передаются посредством обучения и отражаются в фенетических признаках популяции: морфологических различиях между экотипами, а так же в социальной структуре и особенностях акустического поведения (Bigg et al., 1990; Deecke et al., 2005).

Многолетние исследования акустического поведения косаток показали, что каждая группа имеет специфический репертуар дискретных импульсных типов звуков, называемый вокальным диалектом. Вокальные диалекты описаны для не-

скольких популяций рыбадных косаток Северной Пацифики (Ford, 1991; Filatova et al., 2007). Наличие диалектов предполагается также для косаток Исландии (Moore et al., 1988) и Норвегии (Strager, 1995). Вокальные репертуары передаются из поколения в поколение посредством обучения и, вероятно, используются животными для различения своей и чужой популяции.

Общепринятой до недавнего времени считалась гипотеза Д.К.Б. Форда (Ford, 1991) о том, что репертуары стереотипных звуков могут служить маркерами родства между семьями. Если мать и отец относятся к разным племенам и кланам, детеныши выучивают репертуар материнского племени (Barrett-Lennard, 2000). Постепенное изменение диалектов происходит за счет накопления случайных ошибок при копировании звуков. Когда имеет место случайное накопление ошибок, все типы звуков во времени должны меняться с одинаковой скоростью, а степень различия всех типов звуков, входящих в диалекты, должна была быть одинаковой, однако этого не происходит (Филатова и др., 2010; Deecke et al., 2000).

<sup>1</sup> Данишевская Анастасия Юрьевна – аспирант биологического факультета Московского государственного университета (dnshevskaya@gmail.com); <sup>2</sup> Филатова Ольга Александровна – ст. науч. сотр. биологического факультета Московского государственного университета, докт. биол. наук (alazorro@gmail.com).

Каким образом происходит формирование диалектов? Под влиянием каких факторов структура некоторых криков со временем изменяется, а у некоторых остается стабильной? Культурная эволюция, приводящая к разнообразию традиций, может происходить в результате нейтральных процессов, аналогичных генетическому дрейфу и мутациям. Одной из причин различий в скорости изменения структуры звуков может быть потребность в сохранении отдельных типов звуков как маркеров принадлежности к определенной группе животных. Механизмом поддержания такой структуры вокальных репертуаров косаток, в которой одни звуки более консервативны, а другие более переменны, может быть специфическая социальная структура и система спаривания у рыбадных косаток. Л.Г. Барретт-Леннард (Barrett-Lennard, 2000) с помощью молекулярных данных показал, что спаривания наиболее обычны для особей разных кланов и гораздо реже происходят между животными из одного акустического клана. Вероятно, вокальные диалекты могут выполнять функцию предотвращения инбридинга, позволяя самке по репертуару дискретных криков выбирать наименее родственного самца (Barrett-Lennard, 2000).

Важным фактором эволюции диалектов может быть наличие или отсутствие отбора на категории и на конкретные параметры криков. Различные категории звуков выполняют разные функции. Бифонические звуки играют важную роль в поддержании контактов между особями на дальних дистанциях в присутствии нескольких племен, что было показано для рыбадных косаток Северной Пацифики (Filatova et al., 2009). В популяциях косаток Северной Атлантики звуки той же категории задействованы на коротких дистанциях в координации членов группы при охоте на сельдь (Simon et al., 2006). Звуки разных категорий или даже отдельные компоненты звуков выполняют разные функции и подвержены разнонаправленному отбору.

Монофонические звуки, использующиеся при контактах особей на близких расстояниях, подвержены отбору в меньшей степени и более вариативны. Для рыбадных косаток камчатской, аляскинской и двух канадских популяций (северной и южной) было показано, что монофонические звуки были более разнообразны в больших популяциях (Филатова, 2014). На две категории монофонических звуков у камчатских косаток может действовать отбор, ограничивающий изменение их частот в рамках этих категорий. В репертуарах камчатских рыбадных косаток эти две категории

имеют разные функциональные значения (Филатова и др., 2013).

Структурные вариации одного и того же типа звука более выражены в его низкочастотных компонентах, а структура высокочастотной составляющей более консервативна. Преобладающая частота криков достаточно медленно меняется со временем и считается очень консервативным признаком (Filatova et al., 2015). Частотные характеристики структурных категорий криков остаются неизменными в пределах популяции и даже между популяциями одного экотипа. Было показано, что минимальная частота основной компоненты в звуках плотоядных косаток из западного канадского сообщества значительно ниже, чем у рыбадных косаток южного сообщества (Foote, Nystuen, 2008).

Высоко- и низкочастотные составляющие звуков рыбадных косаток Северной Пацифики и Атлантики схожи между собой, но гораздо выше, чем у плотоядных косаток Северной Пацифики. Разница в преобладающей консервативной частоте для плотоядных косаток Северной Пацифики и косаток из других популяций может отражать их генетическую предрасположенность к определенным параметрам звуков, модифицируемую их экологической специализацией.

У косаток, очевидно, существуют и некоторые генетически запрограммированные рамки, в которых звуки могут варьировать, как было показано для птиц (Balaban, 1988). Такие рамки пока не описаны, межпопуляционных сравнений проводилось мало, однако указания на общие черты в репертуарах разных популяций уже имеются (Filatova et al., 2015).

Цель настоящей работы – анализ сходства и различия между популяциями на разных уровнях путем сравнения контуров частот моно- и бифонических звуков, а также оценка уникальности черт, связанных с географическим и генетическим расстояниями.

### Материал и методика

**Сбор материала.** Материал для проведения анализа собран в 2000–2017 гг. в центральной части Авачинского залива п-ова Камчатка и в акватории Командорских островов в 2008–2015 гг. Звуки записывали с надувной моторной лодки с подвесным мотором. Для записи звуков использовали цифровой магнитофон «Sony DAT TCD D100», флеш-рекордер «Zoom H4», гидрофон «Offshore Acoustics» и мобильную стереосистему гидрофонов (Filatova et al., 2006). Запись проводили с частотой дискретизации 44,1 или 48,0 кГц. Записи звуков популяций Северо-Восточной Пацифики и

Северо-Восточной Атлантики взяты из существующих библиотек звуков. Число взятых для анализа звуков акустических репертуаров популяций косаток Северной Пацифики и Северной Атлантики представлено в таблице.

**Сравнение звуков разных популяций методом динамического временного шкалирования.**

Сходство криков на разных уровнях (внутри- и межпопуляционном) определяли с помощью метода динамического временного шкалирования. Алгоритм вычисления сходства криков методом динамического временного шкалирования позволяет несколько сжимать и растягивать временную ось так, чтобы максимизировать частотное перекрытие двух сигналов (Itakura, 1975: цит. по Филатова, 2014). С помощью этого алгоритма удастся вычислить оптимальное соответствие между последовательностями измерений основной частоты крика. Путем нелинейной деформации последовательностей во времени можно сравнивать два контура сходной формы, но разной длины. Для анализа мы использовали модифицированную версию алгоритма, разработанную Дике и Яником (Deecke and Janik, 2006, цит. по: Филатова, 2014). Процентное сходство контуров рассчитывали путем деления меньшей

частоты на большую в каждой точке с последующим умножением на 100:

$$S(i) = \min [M(i), N(i)] / \max[M(i), N(i)] \times 100,$$

где  $M$  – первый контур, а  $N$  – второй контур.

Проведено сравнение вычисленных этим методом уровней сходства криков отдельно для моно- и бифонических звуков. Анализ бифонических звуков мы также разделили – проведен анализ отдельно для низкочастотной составляющей и для обеих составляющих вместе. Во втором случае сходство вычисляли отдельно по низко- и высокочастотной составляющей, а затем усредняли.

Мы сравнивали сходство звуков для каждой пары исследованных популяций. Для этого каждый звук первой популяции сравнивали с каждым звуком второй популяции внутри категорий (т.е. монофонические с монофоническими, а бифонические с бифоническими), а затем из полученного набора значений рассчитывали медиану, которая и принималась за межпопуляционный уровень сходства. Для каждой популяции рассчитывали внутрипопуляционное значение сходства, сравнивая каждый звук с каждым звуком внутри популяции, т.е. отдельно сравнивали монофонические и бифонические звуки. Разделив значения

**Число звуков из репертуара каждой популяции, использованных в анализе**

Акватория	Экотип	Географическая область	Число звуков
Северная Канада (NR)	рыбоядные	Северо-Восточная Пацифика	130
Южная Канада (SR)	рыбоядные	Северо-Восточная Пацифика	64
Залив Аляска (AR)	рыбоядные	Северо-Восточная Пацифика	96
Аляска и восточные Алеутские острова (EAT)	плотоядные	Северо-Восточная Пацифика	36
западное побережье Канады (WCT)	плотоядные	Северо-Восточная Пацифика	38
Норвегия (Nw)	неизвестно	Северо-Восточная Атлантика	72
Исландия (Ic)	неизвестно	Северо-Восточная Атлантика	141
Авачинский залив (восточная Камчатка) (Av)	рыбоядные	Северо-Западная Пацифика	105
Командорские острова (Co)	рыбоядные	Северо-Западная Пацифика	156
Всего		838	

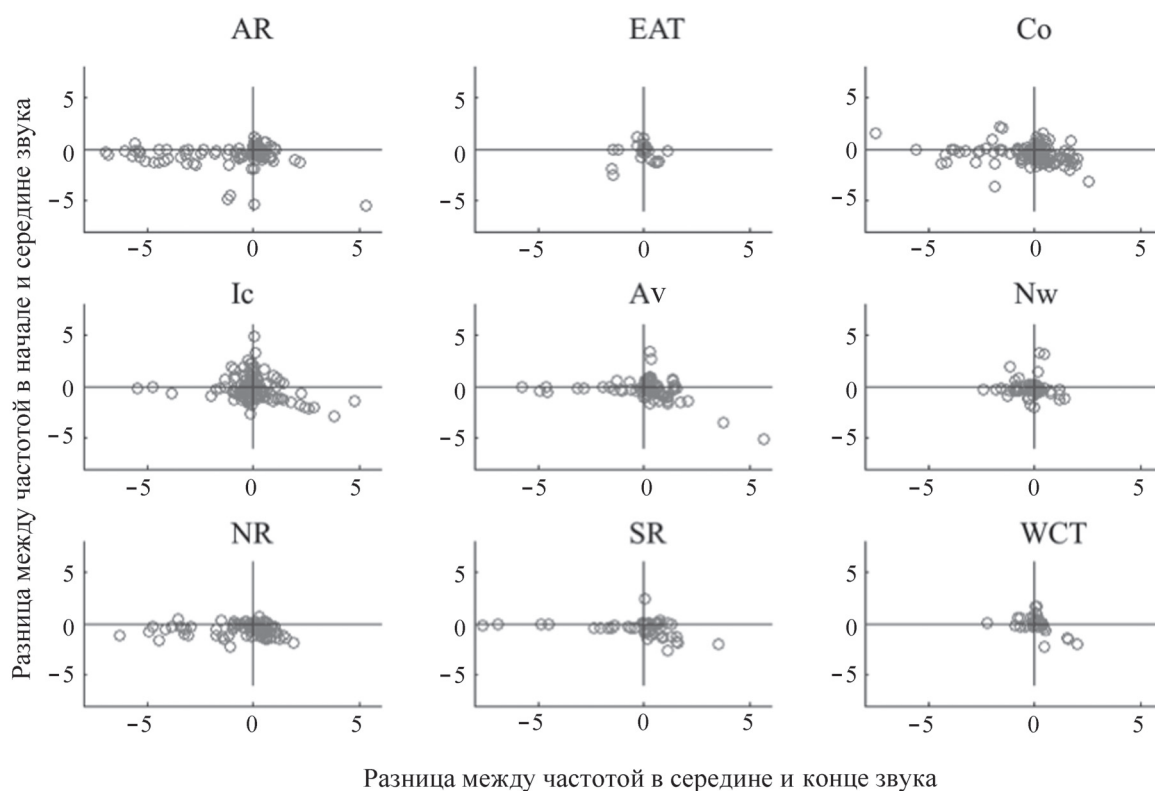


Рис. 1. Диаграмма рассеивания стереотипных криков популяций косаток Северной Пацифики и Северной Атлантики по относительным частотным параметрам (NR – рыбадные акватории Северной Канады, SR – рыбадные акватории Южной Канады, AR – рыбадные акватории залива Аляска, Ic – исландские, Nw – норвежские, EAT – плотоядные акватории Алеутских островов, WCT – плотоядные акватории Западной Канады, Av – рыбадные акватории Авачинского залива Камчатки, Co – рыбадные акватории Командорских островов)

межпопуляционного сходства на среднее внутрипопуляционное для каждой пары популяций получали значение нормализованного сходства, не зависящее от разнообразия криков внутри популяции. По вычисленным матрицам сходства строили дендрограммы методом полной связи (complete linkage).

**Методика измерения криков.** Для сравнения обобщенной формы контуров криков мы выделяли полный контур основной частоты для всех криков из репертуаров косаток акваторий Камчатки и Командорских островов, а также контур высокочастотной составляющей для бифонических криков (скважность 0,01 с) с помощью скрипта в среде программирования MATLAB. Контур выделяли вручную по любой из гармоник или по нескольким сразу в зависимости от качества звука. С помощью скрипта вычисляется значение основной частоты, учитывается номер гармоники и интерполируются точечные измерения с равномерной скважностью по всей длительности контура (Филатова, 2014).

**Сравнение формы контуров стереотипных звуков косаток.** Для сравнения общей формы контура монофонических и бифонических сте-

реотипных криков по всем популяциям мы построили дендрограммы рассеивания по относительным частотным параметрам: по вертикальной оси отложена разница между частотой в начале и середине звука, а по горизонтальной – между частотой в середине и конце. На диаграммах рассеивания (рис. 1) звуки с нисходящей первой половиной контура располагались выше нуля по вертикали, а звуки с нисходящей второй половиной контура – правее нуля по горизонтали. Верхнюю левую четверть графика занимали звуки V-образной формы, верхнюю правую – нисходящие по всему контуру, нижнюю левую – восходящие по всему контуру, а нижнюю правую – звуки Λ-образной формы.

## Результаты

**Внутри- и межпопуляционное сходство криков, измеренное методом динамического временного шкалирования.** Тот факт, что внутрипопуляционное разнообразие звуков больше межпопуляционного (нормализованный коэффициент сходства <1), свидетельствует о сходстве популяций настолько, что внутренние различия в репертуарах

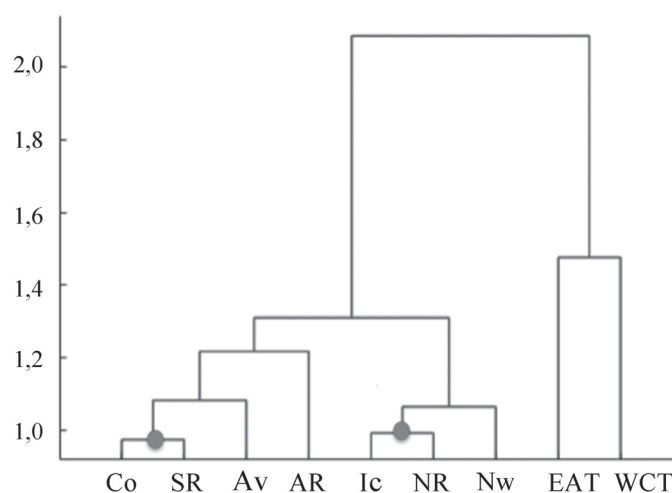


Рис. 2. Дендрограмма, построенная по результатам измерения сходства низкочастотных составляющих бифонических криков методом динамического временного шкалирования. Точками обозначены связи, для которых значение межпопуляционного сходства выше среднего внутривидового сходства

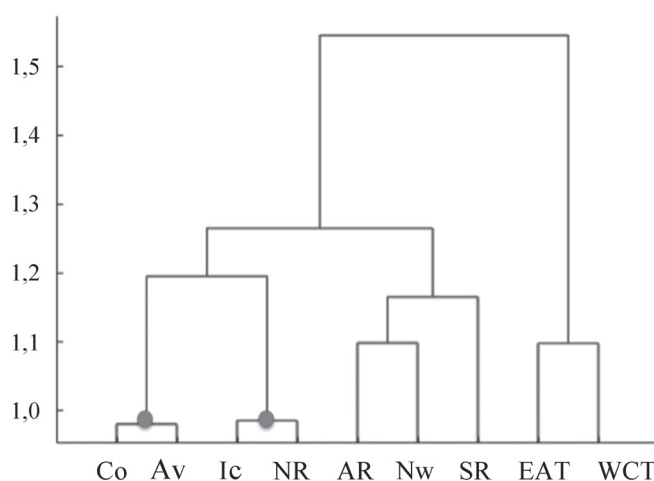


Рис. 3. Дендрограмма, построенная по результатам измерения сходства низкочастотных и высокочастотных составляющих бифонических криков методом динамического временного шкалирования

превосходят внешние. В этих случаях мы не можем судить об уровне количественных различий в звуках между популяциями, а можем лишь констатировать, что их репертуары очень сходны. На рис. 2–3 такие случаи обозначены точками в узлах дендрограмм.

На всех дендрограммах для бифонических звуков видно деление на два кластера: к одному из них относятся показатели для двух плотоядных популяций (EAT, WCT), другой составляют все рыбацкие и атлантические популяции. Внутри кластера, включающего рыбацких косаток, наблюдается также разделение на выраженные кластеры. На дендрограмме сходства низкочастотных

составляющих бифонических звуков (рис. 2) наиболее близкими оказываются линии, соответствующие исландской (Ic), норвежской (Nw) и северной канадской (NR) популяциям. Звуки животных камчатской (Av) и командорской (Co) популяций сходны с таковыми аляскинской (AR) и южной канадской (SR) популяций.

На дендрограмме, построенной по сходству низко- и высокочастотных составляющих бифонических звуков (рис. 3), отдельный кластер по измеряемым параметрам составляют камчатские (Av) и командорские косатки (Co); исландские (Ic) группируются с северными канадскими (NR). Отдельный кластер составляют аляскинские (AR) и

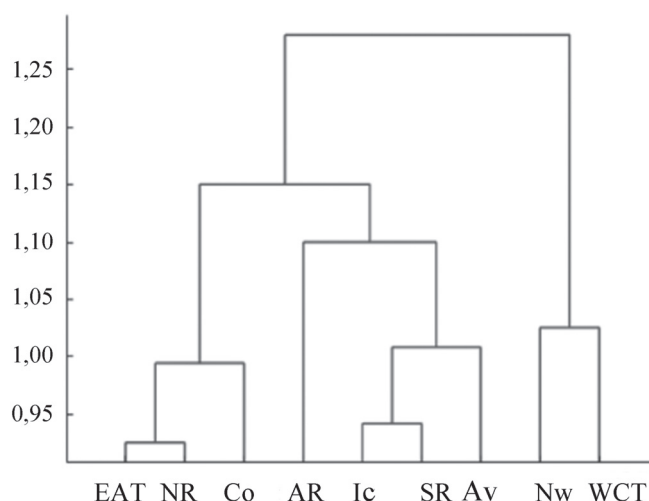


Рис. 4. Дендрограмма, построенная по результатам измерения сходства основной частоты монофонических криков методом динамического временного шкалирования

норвежские (Nw) с южным канадским сообществом (SR).

На дендрограмме, построенной по результатам измерения сходства основной частоты монофонических звуков (рис. 4), нет четкого деления на два основных кластера, соответствующих различию в звуках рыбадных и плотоядных косаток. Один кластер составляют звуки плотоядной популяции косаток акватории западного побережья Канады (WCT) и Норвегии (Nw), а второй – звуки плотоядных косаток акватории Алеут (EAT) и рыбадных акватории Северной Канады (NR).

**Сравнение общей формы контуров стереотипных звуков косаток.** Распределение криков рыбадных популяций Северной Пацифики по формам контуров (рис. 1) в целом сходно: для всех характерен уходящий влево «рукав» на графиках, свидетельствующий о наличии множества звуков с восходящей второй половиной контура. Для аляскинской, северной канадской и командорской популяций характерно наличие существенного числа криков с восходящим контуром. У камчатских косаток таких криков меньше, а у южных канадских они совсем немногочисленны. Для камчатских, аляскинских и командорских косаток характерно наличие существенного числа нисходящих криков, которые практически отсутствуют у северной и южной канадских популяций.

### Обсуждение

**Внутри- и межпопуляционное сходство криков, измеренное методом динамического временного шкалирования.** Деление на два основных кластера (плотоядные косатки и рыбадные ко-

сатки вместе с атлантическими) прослеживается на дендрограммах, построенных по результатам измерения сходства по обеим частотам бифонических звуков с использованием метода динамического временного шкалирования. На основании анализа митохондриальной ДНК было показано, что тихоокеанские плотоядные косатки наиболее далеки от всех прочих популяций; рыбадные косатки Северной Пацифики более родственны североатлантическим косаткам, чем живущим симпатрично плотоядным. Плотоядные косатки обитают в одной акватории с рыбадными, но репродуктивно изолированы от них; уровень их экологических и связанных с ними поведенческих и морфологических различий настолько высок, что некоторые авторы не исключают возможности их выделения в разные виды (Morin et al., 2010). А.Д. Фут с соавторами (Foote et al., 2011) считают, что популяции рыбадных и плотоядных косаток Северной Пацифики образовались независимо и их симпатрическое обитание на данный момент вторично (Foote et al., 2011). Другие авторы склоняются к образованию двух экотипов в условиях симпатрии (Moura et al., 2015). Сходство репертуаров двух плотоядных популяций может быть обусловлено их экологической специализацией; морские млекопитающие хорошо слышат под водой, поэтому структура репертуара плотоядных косаток, вероятно, сильно ограничена.

Репертуары исландских и норвежских косаток группируются с репертуарами косаток Северной Пацифики на дендрограммах, построенных по результатам измерения сходства низкочастотных и высокочастотных составляющих



бифонических криков, а также по результатам измерения сходства низкочастотных составляющих бифонических криков. Репертуары географически более удаленных популяций могут оказаться более схожими, чем репертуары симпатрических популяций. Уровень сходства криков между популяциями рыбадных косаток не связан с географической дистанцией между ними, но коррелирует с генетическим расстоянием: рыбадные косатки Северной Пацифики более родственны североатлантическим косаткам, чем живущим симпатрично плотоядным. Вряд ли был возможен контакт рыбадных популяций Атлантики и Северной Пацифики, но тем интереснее сходство их репертуаров, обусловленное их экологической специализацией или генетической предрасположенностью к продуцированию определенных типов звуков.

Обитающие симпатрично субпопуляции акваторий Исландии и Норвегии относятся генетически к одной популяции, однако они оказались в одном кластере только на дендрограмме, построенной по результатам измерения сходства низкочастотных составляющих бифонических криков. Методом фотоидентификации обмен особями для этих двух сообществ не был отмечен (вероятно, обмен особями и вовсе отсутствует). Представляется возможным, что вокальные различия возникли в результате культурного дрейфа или направленных изменений для распознавания особей своей субпопуляции; культурные различия возникают гораздо быстрее, чем генетические. Дивергенция вокальных традиций может опережать генетическую и задавать ее направление, в частности, обеспечивая социальную изоляцию между популяциями.

На дендрограммах, полученных по результатам измерения сходства обеих составляющих, единый кластер формируют линии, соответствующие показателям для двух рыбадных субпопуляций акваторий восточной Камчатки и Командорских островов. Эти две группировки по генетическим данным относятся к одной популяции (Филатова и др., 2014), между ними наблюдается некоторый обмен, хотя и существует определенная сегрегация. Наблюдения показывают, что косатки, встречающиеся в акватории восточной Камчатки, посещают воды Командорских островов и наоборот. Отмечено также, что животные из разных регионов вступают в социальные взаимодействия друг с другом. Вопрос о границах участков обитания и структуре сообществ косаток Дальнего Востока России до сих пор остается открытым. Вполне вероятно, что в водах Командорских и западных Алеутских островов суще-

ствует отдельное сообщество косаток (Шабалина и др., 2015).

Было показано, что по уровню сходства отдельных слогов криков аляскинская, северная и камчатская рыбадные популяции ближе друг к другу, чем каждая из них к южной канадской популяции рыбадных косаток (Филатова, 2014). Дендрограммы, построенные по результатам измерения сходства обеих составляющих бифонических криков, показывают сходную картину.

На дендрограмме, построенной по результатам измерений сходства низкочастотных составляющих бифонических криков, звуки командорской и авачинской популяций образуют один кластер с южной канадской популяцией. Вероятно, высокочастотная составляющая вносит больший вклад в различие контуров популяций (если ее не использовать в анализе, теряются акустические маркеры сходства разных репертуаров). Ареалы рыбадных популяций Северо-Восточной Пацифики (акватории у побережья Канады и США) в значительной степени перекрываются, однако социального взаимодействия между особями разных популяций не наблюдается (Ford, 1991), чем можно объяснить более низкий уровень сходства репертуаров этих сообществ.

**Сравнение общей формы контуров стереотипных звуков косаток.** Для атлантических косаток распределение звуков оказалось гораздо более симметричным, чем для рыбадных косаток Северной Пацифики: вторая половина звуков могла быть в равной степени восходящей и нисходящей, в то время как у тихоокеанских рыбадных восходящая модуляция во второй половине звуков встречается чаще, чем нисходящая (уходящий влево «рукав» на графиках).

Было обнаружено, что репертуары популяций косаток акватории Северной Пацифики и Северной Атлантики имеют некоторые общие черты. Во всех исследованных популяциях редко встречались звуки с V-образной формой частотного контура. Для всех рыбадных популяций Северной Пацифики (алаяскинской, камчатско-командорской, северной и южной канадских) картина распределения контуров оказалась сходной – с характерными «рукавами» в левой части графиков, соответствующей звукам с относительно плоской первой половиной контура и резко восходящей второй. Это может быть связано с общим происхождением тихоокеанских косаток (Hoelzel et al., 2007). Для репертуаров косаток акватории Исландии и Норвегии характерно более равномерное распределение типов контуров.

Картина распределения общей формы контуров для плотоядных косаток сходна с таковой для косаток акватории Северной Атлантики. Распределение звуков популяций плотоядных косаток акватории Алеутских островов и западного берега Канады заметно отличается от картины распределения у рыбадных. Разнообразие контуров гораздо ниже и распределение их более симметрично. Меньшее число звуков на диаграммах плотоядных косаток обусловлено тем, что репертуар у них общий для всей популяции, в отличие от рыбадных, у которых в популяции имеются кланы с абсолютно разными наборами звуков.

### Заключение

Сходство репертуаров может отражать их генетическую предрасположенность к определенным параметрам звуков. Репертуары разных популяций схожи по своей структуре, и разные категории звуков в репертуарах имеют общие

свойства. В репертуарах всех популяций выделяются две структурные категории звуков – моно- и бифонические, которые отличаются по контексту их использования. В репертуарах всех популяций изменчивость структуры бифонических криков ограничена больше, чем монофонических. Это выражается, во-первых, в распределении обобщенных контуров криков между популяциями и, во-вторых, в преобладании бифонических криков разных классов (различающихся между собой частотами верхней и нижней составляющих) в репертуарах популяций (Филатова, 2014). Вероятно, консервативная структура бифонических криков обусловлена их функцией – маркером популяции. В дальнейшей работе стоит уделить внимание отдельным слогам; консервативная структура некоторых из них может указывать на определенную степень родства между популяциями.

Мы благодарны всем нашим коллегам, принявшим участие в сборе материала.

Работа проводилась при поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований № 18-04-00462 и Общества охраны китов и дельфинов.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

#### [REFERENCES]

- Филатова О.А., Бурдин А.М., Хойт Э. «Горизонтальный» перенос вокальных традиций в диалектах косаток (*Orcinus orca*) // Зоол. журн. 2010. Т. 89. № 11. С. 1–8 [Filatova O.A., Burdin A.M., Khojt E. "Gorizontally" perenos vokal'nykh traditsij v dialektakh kosatok (*Orcinus orca*) // Zool. zhurn. 2010. T. 89. № 11. S. 1–8].
- Филатова О.А., Гузеев М.А., Федутин И.Д., Бурдин А.М., Хойт Э. Зависимость акустической сигнализации косаток (*Orcinus orca*) от типа активности и социального контекста // Зоол. журн. 2013. Т. 92. № 5. С. 612–618 [Filatova O.A., Guzeev M.A., Fedutin I.D., Burdin A.M., Khojt E. Zavisimost' akusticheskoy signalizatsii kosatok (*Orcinus orca*) ot tipa aktivnosti i sotsial'nogo konteksta // Zool. zhurn. 2013. T. 92. № 5. S. 612–618].
- Филатова О.А. Эволюция диалектов косаток северной части Тихого океана: Дис. ... докт. биол. наук. М., 2014. 321 с. [Filatova O.A. Evolyutsiya dialektov kosatok severnoj chasti Tikhogo okeana. Dis. ... dokt. Biol. nauk. M., 2014. 321 s.].
- Филатова О.А., Борисова Е.А., Шпак О.В., Мецкерский И.Г., Тиунов А.В., Гончаров А.В., Федутин И.Д., Бурдин А.М. Репродуктивно изолированные экотипы косаток *Orcinus orca* в морях Дальнего Востока России // Зоол. журн. 2014. Т. 93. № 11. С. 1345–1353 [Filatova O.A., Borisova E.A., Shpak O.V., Meshcherskij I.G., Tiunov A.V., Goncharov A.V., Fedutin I.D., Burdin A.M. Reprodukтивно izolirovannye ekotipy kosatok *Orcinus orca* v moryakh Dal'nego Vostoka Rossii // Zool. zhurn. 2014. T. 93. № 11. S. 1345–1353].
- Шабалина А.О., Филатова О.А., Федутин И.Д., Бурдин А.М., Хойт Э. Вокальные диалекты и популяционная структура рыбадных косаток восточной Камчатки и Командорских островов // Мат-лы круглого стола по косатке, VII Междунар. конф. «Морские млекопитающие Голарктики». 2012. С. 8–12 [Shabalina A.O., Filatova O.A., Fedutin I.D., Burdin A.M., Khojt E. Vokal'nye dialekty i populyatsionnaya struktura ryboadnykh kosatok vostochnoj Kamchatki i Komandorskikh ostrovov // Mat-ly kruglogo stola po kosatke. VII Mezhdunar. konf. "Morskie mlekopitayushchie Golarktiki". 2012. S. 8–12].
- Balaban E. Cultural and genetic variation in swamp sparrows (*Melospiza georgiana*): II. Behavioral salience of geographic song variants // Behaviour. 1988. P. 292–322.
- Barrett-Lennard L.G. Population structure and mating patterns of killer whales (*Orcinus orca*) as revealed by DNA analysis: PhD thesis / University of British Columbia, Vancouver, 2000. 102 p.
- Bigg M. A., Olesiuk P. F., Ellis G. M., Ford J. K. B., Balcomb K. C. Social organization and genealogy of resident killer whales (*Orcinus orca*) in the coastal waters of British Columbia and Washington State // Report of the International Whaling Commission, Special Issue. 1990. Vol. 12. P. 383–405.
- Deecke V. B., Ford J.K.B., Spong P. Dialect change in resident killer whales: implications for vocal learning and cultural transmission // Animal behaviour. 2000. Vol. 60. N 5. P. 629–638.
- Deecke V. B., Ford J.K.B., Slater P.J.B. The vocal behaviour of mammal-eating killer whales: communicating with costly calls // Animal Behaviour. 2005. Vol. 69. N 2. P. 395–405.
- Filatova O. A., Fedutin I.D., Burdin A.M., Hoyt E. The structure of the discrete call repertoire of killer whales *Orcinus*

- orca* from Southeast Kamchatka // *Bioacoustics*. 2007. Vol. 16. N 3. P. 261–280.
- Filatova O.A., Fedutin I.D., Nagaylik M.M., Burdin A.M., Hoyt E. Usage of monophonic and biphonic calls by free-ranging resident killer whales (*Orcinus orca*) in Kamchatka, Russian Far East // *Acta ethologica*. 2009. Vol. 12. N 1. P. 37–44.
- Filatova O.A., Miller P.J.O., Yurk H., Samarra F.I.P., Hoyt E., Ford J.K.B., Matkin C.O., Barrett-Lennard L.G. Killer whale call frequency is similar across the oceans, but varies across sympatric ecotypes // *J. Acoust. Soc. Am.* 2015. Vol. 138. N 1. P. 251–257.
- Ford J.K.B. Vocal traditions among resident killer whales, *Orcinus orca*, in coastal waters of British Columbia // *Can. J. Zool.* 1991. Vol. 69. N 6. P. 1454–1483.
- Footo A.D., Nystuen J.A. Variation in call pitch among killer whale ecotypes // *The Journal of the Acoustical Society of America*. 2008. Vol. 123. N 3. P. 1747–1752.
- Footo A. D., Morin P.A., Durban J.W., Willerslev E., Orlando L., Gilbert M.T.P. Out of the Pacific and back again: insights into the matrilineal history of Pacific killer whale ecotypes // *PloS one*. 2011. Vol. 6. N 9. P. e24980.
- Gowans S., Whitehead H., Hooker S.K. Social organization in northern bottlenose whales, *Hyperoodon ampullatus*: not driven by deep-water foraging? // *Animal behaviour*. 2001. Vol. 62. N 2. P. 369–377.
- Hoelzel A. R., Hey J., Dahlheim M.E., Nicholson C., Burkanov V., Black N. Evolution of population structure in a highly social top predator, the killer whale // *Molecular Biology and Evolution*. 2007. Vol. 24. N 6. P. 1407–1415.
- Moore S.E., Francine J.K., Bowles A.E., Ford J.K.B. Analysis of calls of killer whales, *Orcinus orca*, from Iceland and Norway // *Rit Fiske Dildar*. 1988. Vol. 11. P. 225–250.
- Morin P.A., Archer F.I., Footo A.D., Vilstrup J., Allen E.E., Wade P., Durban J., Parsons K., Pitman R., Li L., Bouffard P., Abel Nielsen S.C., Rasmussen M., Willerslev E., Gilbert M.T.P., Harkins T. Complete mitochondrial genome phylogeographic analysis of killer whales (*Orcinus orca*) indicates multiple species // *Genome Research*. 2010. Vol. 20. P. 908–916.
- Moura A. E., Kenny J.G., Chaudhuri R.R., Hughes M.A., Reisinger R.R., de Bruyn P.J.N., Dahlheim M.E., Hall N., Hoelzel A.R. Phylogenomics of the killer whale indicates ecotype divergence in sympatry // *Heredity*. 2015. Vol. 114. N 1. P. 48.
- Riesch R., Barrett-Lennard L.G., Ellis G.M., Ford J.K.B., Deecke V.B. Cultural traditions and the evolution of reproductive isolation: ecological speciation in killer whales? // *Biological Journal of the Linnean Society*. 2012. Vol. 106. N 1. P. 1–17.
- Simon M., Ugarte F., Wahlberg M., Miller L.A. Icelandic killer whales *Orcinus orca* use a pulsed call suitable for manipulating the schooling behaviour of herring *Clupea harengus* // *Bioacoustics*. 2006. Vol. 16. N 1. P. 57–74.
- Strager H., Ugarte F. A comparison of killer whale calls from Norway, British Columbia and Iceland // *ECS Proc. Lugano*, 1995. P. 26–27.

Поступила в редакцию / Received 15.11.2018  
Принята к публикации / Accepted 30.11.2018

## COMBINATION OF GENETICALLY AND CULTURALLY INHERITED TRAITS IN KILLER WHALE DIALECTS

A.Y. Danishevskaya<sup>1</sup>, O.A. Filatova<sup>2</sup>

Vocal dialects of killer whales are transmitted across generations through learning and steadily change in time. Detectable changes in killer whale dialects may occur over the span of several decades, so apparently hundreds or thousands of years of isolation should lead to completely different repertoires. In this paper, we compared killer whale repertoires using dynamic time warping to assess how genetic or geographic distance affect the unique call traits. The repertoires of more geographically distant populations turned out to be more similar than the repertoires of geographically close, but different ecotypes. At the same time, similar repertoires of geographically distant populations had specific differences in the shape of the frequency contours. The level of divergence between sub-populations within same population varied substantially across populations. The call similarity between different populations can reflect either their genetically inherited constraints of call variability or may be a result of random convergence in calls. However, if different call types change in time with different speed, it is possible that some markers in the repertoires remain stable indicating their common origin.

**Key words:** killer whale, *Orcinus orca*, vocal dialects, cultural traditions, gene-cultural coevolution.

**Acknowledgement.** We are grateful to our colleagues who have participated in the Far East Russia Orca Project (FEROP) and have helped us learn more about killer whales in the Russian Far East. Data collection was supported by Russian Fund for Fundamental Research (Grant Number № 18-04-00462) and Whale and Dolphin Conservation Society (WDC).

<sup>1</sup> Danishevskaya Anastasya Yurievna, Department of Vertebrate Zoology, Faculty of Biology, Moscow State University, Moscow (dnshevskaya@gmail.com); <sup>2</sup> Filatova Olga Alexandrovna, Department of Vertebrate Zoology, Faculty of Biology, Moscow State University, Moscow (alazorro@gmail.com).

УДК 598.2

## РАЗМЕРЫ, МАССА И СТРОИТЕЛЬНЫЙ МАТЕРИАЛ ГНЕЗД ПЕВЧЕГО ДРОЗДА (*TURDUS PHILOMELOS*) В ЛИПЕЦКОЙ И КАЛИНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТЯХ

Ю.Э. Шубина<sup>1</sup>, Е.Л. Лыков<sup>2</sup>, И.А. Федерякина<sup>3</sup>

Дана сравнительная характеристика размеров, массы и строительного материала гнезд певчего дрозда из Липецкой ( $n = 42$ ) и Калининградской областей ( $n = 42$ ). Гнездовые конструкции певчего дрозда из Липецкой и Калининградской областей обладают сходными размерами за исключением высоты гнезда, которая больше у гнезд из Липецкой обл. Средняя масса гнезд певчего дрозда из Липецкой обл. достоверно превышает массу гнезд из Калининградской обл. в 1,2 раза ( $t = 3,7$ ;  $P < 0,05$ ). По составу строительных материалов гнездовые постройки из обоих регионов различаются несущественно. Птицы используют при строительстве гнезд около 30 компонентов. В одном гнезде можно обнаружить в среднем 5–6 видов материалов. К числу обычных компонентов строительных материалов гнезд певчего дрозда можно отнести побеги злаков и осок, веточки березы, сосны, листья березы, клена остролистного, хвою сосны, зеленые мхи. К специфическим компонентам, используемым птицами для постройки гнезд только в Липецкой обл., относятся перья и шерсть, а также антропогенные материалы.

**Ключевые слова:** певчий дрозд, Липецкая область, Калининградская область, гнездо, строительный материал.

Певчий дрозд *Turdus philomelos* C.L. Brehm, 1831 – вид, широко распространенный в лесной и лесостепной зонах Евразии от крайнего запада Европы до Средней Сибири. В средней полосе этот вид предпочитает смешанные леса с хвойным подростом, в Западной Европе проявляет себя как типичный синантропный вид. В России эти птицы меньше привязаны к населенным пунктам, но охотно селятся в трансформированных мозаичных угодьях (Коблик, 2001).

В западной и южной частях ареала, в том числе и на территории России, вид демонстрирует тенденцию к синантропизации, населяя древесно-кустарниковые насаждения в сельскохозяйственных угодьях, городские парки и скверы (Динник, 1886; Лиховид, 1977; Mason C.F., 1998; Хохлов и др., 2003; Peach W. et al., 2004; Кооiker Gerhard, 2007; Ерёмкин, Очагов, 2008; Фридман, Ерёмкин, 2009; Гришанов, Лыков, 2012; Кузиков, 2013; наши данные и другие). По мере продвижения на восток степень синантропности вида снижается (Лыков, 2010). В восточной части ареала вид встречается на гнездовании только в

лесных сообществах (Гаврилов 1970; Щербаков 1986; Щербаков, Березовиков 2005; Березовиков и др. 2007; Щербаков, 2010).

Певчий дрозд, имеющий обширный ареал, может служить хорошим объектом для выявления популяционных механизмов приспособления птиц к разнообразным условиям среды, в том числе к местообитаниям, измененным в ходе хозяйственной деятельности человека. Значительная часть приспособлений к трансформированной среде обитания связана с процессом размножения, в частности с гнездостроением.

Детального изучения особенностей гнездостроения и состава строительного материала гнезд певчего дрозда из разных частей ареала до настоящего времени не проводилось. Следует отметить, что аналогичные исследования мы проводили ранее в отношении черного дрозда (Лыков и др., 2011, 2015; Шубина и др., 2011).

### Постановка цели и задач

Цель настоящей работы – получение сравнительной характеристики размеров, массы и

<sup>1</sup> Шубина Юлия Эдуардовна – доцент ФГБОУ ВО Липецкий государственный педагогический университет имени П.П. Семенова-Тян-Шанского, канд. биол. наук (j-shubina@yandex.ru); <sup>2</sup> Лыков Егор Леонидович – глав. специалист-эколог Международного экологического фонда «Чистые моря», канд. биол. наук (e\_lykov@mail.ru); <sup>3</sup> Федерякина Инна Александровна – учитель средней общеобразовательной школы с. Преображенка Добровского муниципального района Липецкой области (i-federyakina@mail.ru).

строительного материала гнезд певчего дрозда из центрального (на примере Липецкой обл.) и западного (на примере Калининградской обл.) регионов европейской части России.

Нами были поставлены следующие задачи:

1) сопоставить размеры и массу гнезд певчего дрозда из двух удаленных друг от друга частей ареала;

2) сравнить число видов строительного материала гнезд из разных частей ареала;

3) определить наиболее часто встречающиеся и нехарактерные компоненты строительного материала гнезд певчего дрозда.

### Характеристика районов исследования

Материал собран на территориях Липецкой (Центральный федеральный округ) и Калининградской (Северо-Западный федеральный округ) областей, которые располагаются в европейской части России и удалены друг от друга на расстояние около 1,5 тыс. км. Регионы находятся в сходных географических широтах, имеют сходный равнинный и слегка всхолмленный рельеф, но климат у них различный. Липецкая обл. расположена в зоне умеренно-континентального климата, а Калининградская обл. находится в условиях более мягкого климата (переходного между морским и умеренно-континентальным). Характер растительного покрова в рассматриваемых регионах также различен. Липецкая обл. расположена в зоне лесостепи, а Калининградская обл. – в зоне смешанных хвойно-широколиственных лесов.

### Материалы и методика

Для определения размеров, массы и состава строительного материала изучали брошенные и

разоренные гнезда певчего дрозда, собранные в смешанных лесах Липецкой и Калининградской областей в 2005–2009 гг. Материалы, используемые птицами для постройки каркаса гнезда и выстилки лотка, анализировали отдельно.

Систематическую принадлежность растительных компонентов гнезд определяли с разной степенью точности в зависимости от сохранности материалов. При невозможности детального определения указывали лишь тип материала, например побеги травянистых растений.

Воздушно-сухие гнезда (гнезда, высушенные в течение 5–7 дней в сухом помещении до постоянной массы) и отдельные строительные материалы взвешивали на аналитических весах с точностью до 0,01 г. Размеры гнезд определяли рулеткой с точностью до 0,5 см.

### Результаты и обсуждение

Сравнение размеров гнезд певчего дрозда из двух регионов показало их сходство по трем из четырех анализируемых показателей (табл. 1). Высота гнезда достоверно больше в Липецкой обл. ( $t = 3,33; P < 0,05$ ).

Средняя масса гнезд певчего дрозда из Липецкой обл. превышает массу гнезд из Калининградской обл. в 1,2 раза (табл. 2; различия достоверны при  $t = 3,7; P < 0,05$ ). На уровне структурных частей гнезда (каркас и выстилка лотка) значимые статистические отличия отмечены по массе лотка ( $t = 3,52; P < 0,05$ ). Таким образом, в Липецкой обл. дрозды строят более высокие гнезда с более массивным лотком, состоящим из древесной трухи.

В гнездах певчего дрозда из Липецкой и Калининградской областей в общей сложности удалось выделить более 30 видов строительных

Т а б л и ц а 1

Размеры гнезд певчего дрозда из Липецкой и Калининградской областей (2005–2009 гг.)

Параметры	Липецкая обл. (n = 111)			Калининградская обл. (n = 21)			$t_{st}$
	$\frac{X \pm m}{Lim}$ , см	$\sigma$	CV, %	$\frac{X \pm m}{Lim}$ , см	$\sigma$	CV, %	
Диаметр гнезда	$\frac{13,6 \pm 0,19}{11,0-19,0}$	2,0	14,9	$\frac{13,4 \pm 0,41}{9,5-16,0}$	1,9	14,6	0,58
Диаметр лотка	$\frac{9,2 \pm 0,10}{7,0-12,0}$	1,1	11,7	$\frac{8,9 \pm 0,3}{6,0-10,5}$	1,3	14,5	0,93
Высота гнезда	$\frac{10,2 \pm 0,16}{7,0-15,0}$	1,7	16,2	$\frac{8,9 \pm 0,37}{7,0-12,5}$	1,6	18,3	3,33 $P < 0,05$
Глубина лотка	$\frac{6,2 \pm 0,10}{4,0-8,0}$	1,0	16,2	$\frac{5,9 \pm 0,24}{4,5-7,5}$	0,9	16,2	1,32

Т а б л и ц а 2

## Масса гнезд певчего дрозда из Липецкой и Калининградской областей (2005–2009 гг.)

Параметры	Липецкая обл. (n = 42)			Калининградская обл. (n = 42)			$t_{st}$
	$\frac{X \pm m}{Lim}$ , г	$\sigma$	CV, %	$\frac{X \pm m}{Lim}$ , г	$\sigma$	CV, %	
Масса каркаса	$\frac{44,6 \pm 2,01}{20,2-70,6}$	13,0	29,2	$\frac{39,9 \pm 1,83}{15,2-64,5}$	11,9	29,8	1,73
Масса лотка	$\frac{45,8 \pm 2,48}{14,0-73,5}$	16,0	35,0	$\frac{34,6 \pm 2,00}{13,5-69,8}$	12,9	37,4	3,52 $P < 0,05$
Масса гнезда	$\frac{90,4 \pm 3,18}{57,4-127,6}$	20,6	22,8	$\frac{74,5 \pm 2,91}{35,2-112,1}$	18,9	25,3	3,70 $P < 0,05$

Т а б л и ц а 3

## Количество компонентов в гнездах певчего дрозда из Липецкой и Калининградской областей (2005–2009 гг.)

Липецкая обл. (n = 42)			Калининградская обл. (n = 42)			$t_{st}$
$\frac{X \pm m}{Lim}$ , г	$\sigma$	CV, %	$\frac{X \pm m}{Lim}$ , г	$\sigma$	CV, %	
$\frac{5,4 \pm 0,26}{2-10}$	1,7	31,7	$\frac{6,4 \pm 0,33}{3-13}$	2,11	33,1	2,55

материалов: 31 вид материалов в гнездах из Калининградской обл. и 32 вида материалов в гнездах из Липецкой обл.

В одной гнездовой конструкции можно обнаружить от 2 до 13 видов материалов (табл. 3). При этом гнезда из обоих регионов построены в среднем из 5–6 видов материалов (различия недостоверны).

Сравнение встречаемости разных типов строительных материалов в гнездах дроздов из рассматриваемых регионов показывает определенные закономерности (табл. 4). Такие компоненты, как побеги трав, в основном злаков и осок, веточки и листья деревьев и кустарников, присутствуют в 86–100% гнезд из обоих регионов. Корни растений, мхи и кора используются птицами более произвольно и встречаются в составе гнезд из двух областей с разной частотой. Такие компоненты, как перья, шерсть, хвощи, плоды и соцветия, а также материалы антропогенного происхождения, были отмечены лишь в отдельных гнездах в Липецкой обл.

Присутствуют и некоторые другие особенности выбора материалов для сооружения гнездовой конструкции в разных регионах. Например, в гнездах певчего дрозда из Липецкой и Калининградской областей обнаружены в общей сложности листья 12 видов деревьев и кустарников (по 8 видов в каждом регионе; табл. 5).

При этом в Липецкой обл. в гнездах чаще встречаются листья березы (47,6% от общего числа гнезд), хвоя сосны (40,5%) и листья клена платановидного (26,2%), в Калининградской обл. в гнездах дроздов встречаются листья березы (71,4%) и хвоя сосны (45,2%).

Дрозды, гнездящиеся в двух регионах, используют при постройке гнезд веточки восьми видов деревьев и кустарников (табл. 6). При этом «липецкие» птицы предпочитают побеги березы (64,3%) и сосны (69,1%). «Калининградские» чаще выбирают веточки березы (83,3%), ели (78,6%) и сосны (35,7%).

Широкое использование тонких и гибких ветвей березы и сосны, которые обычны в рассматриваемых местах обитания (смешанных лесах), вероятно, связано с их наиболее оптимальными свойствами для использования в составе гнездовых конструкций.

Основную долю от массы каркаса гнезд певчего дрозда составляют побеги травянистых растений (в основном злаков и осок) – 55,3% от массы каркаса гнезд из Липецкой обл. и 38,7% от массы каркаса гнезд из Калининградской обл. (табл. 7). В составе «калининградских» гнезд масса побегов травянистых растений достоверно меньше, чем в составе «липецких» ( $t = 4,15$ ,  $P < 0,05$ ). Гнезда певчего дрозда из Липецкой и Калининградской областей достоверно разли-

Т а б л и ц а 4

**Встречаемость (%) разных типов материалов в гнездах (% от общего числа гнезд) певчего дрозда из Липецкой и Калининградской областей (2005–2009 гг.)**

Тип материала	Липецкая обл. (n = 42)	Калининградская обл. (n = 42)
Веточки деревьев и кустарников	97,6	100
Кора, древесина	40,5	26,2
Корни	7,1	23,8
Листья деревьев и кустарников, хвоя	88,1	92,9
Побеги трав	100	100
Плоды, соцветия	9,5	2,4
Хвощи	4,8	–
Мхи	40,5	88,1
Перья, шерсть	2,4	–
Антропогенные материалы	4,8	–

Т а б л и ц а 5

**Встречаемость листьев деревьев и кустарников в гнездах (% от общего числа гнезд) певчего дрозда из Липецкой и Калининградской областей (2005–2009 гг.)**

Виды деревьев и кустарников	Липецкая обл. (n = 42)	Калининградская обл. (n = 42)
Клен платанолистный <i>Acer platanoides</i>	26,2	–
Осина <i>Populus tremula</i>	4,8	4,8
Тополь черный <i>Populus nigra</i>	7,1	4,8
Березы повислая и пушистая <i>Betula</i> sp.	47,6	71,4
Ольха черная <i>Alnus glutinosa</i>	2,4	–
Дуб черешчатый <i>Quercus robur</i>	7,1	–
Липа сердцевидная <i>Tilia cordata</i>	–	4,8
Рябина <i>Sorbus aucuparia</i>	–	2,4
Самшит <i>Buxus</i> sp.	–	2,4
Бересклет бородавчатый <i>Euonymus verrucosus</i>	4,8	–
Сосна <i>Pinus sylvestris</i>	40,5	45,2
Ель обыкновенная <i>Picea abies</i>	–	7,1

чаются по массе содержащихся в них листьев деревьев и кустарников ( $t = 2,82$ ;  $P < 0,05$ ), мхов ( $t = 4,92$ ;  $P < 0,05$ ).

Специфические компоненты строительных материалов, обнаружены только в Липецкой обл. Здесь для строительства певчие дрозды использовали перья, шерсть, а также антропогенные материалы, которые встречаются в гнездах очень редко. Среди последних отмечены вата и пластмассовые фрагменты (обломки одноразо-

вой посуды). Масса используемых антропогенных материалов незначительна и составляет менее 1% от массы гнезд певчего дрозда в Липецкой обл.

**Выводы**

1. Гнездовые конструкции певчего дрозда из Липецкой и Калининградской областей обладают сходными размерами за исключением высоты гнезда, которая больше в гнездах из Липецкой обл.

Т а б л и ц а 6

**Встречаемость веточек деревьев и кустарников в гнездах (% от общего числа гнезд) певчего дрозда из Липецкой и Калининградской областей (2005–2009 гг.)**

Виды деревьев и кустарников	Липецкая обл. (n = 42)	Калининградская обл. (n = 42)
Тополь черный <i>Populus nigra</i>	4,8	4,8
Березы повислая и пушистая <i>Betula</i> sp.	64,3	83,3
Липа сердцевидная <i>Tilia cordata</i>	2,4	7,1
Жимолость <i>Lonicera</i> sp.	–	2,4
Ирга круглолистная <i>Amelanchier ovalis</i>	2,4	–
Сосна <i>Pinus sylvestris</i>	69,1	35,7
Ель обыкновенная <i>Picea abies</i>	2,4	78,6
Вереск <i>Calluna vulgaris</i>	–	2,4

Т а б л и ц а 7

**Масса разных типов материалов в каркасе гнезд певчего дрозда из Липецкой и Калининградской областей (2005–2009 гг.)**

Тип материала	Липецкая обл. (n = 42)		Калининградская обл. (n = 42)		$t_{st}$
	$\frac{X \pm m}{Lim}$ , г	доля от массы каркаса гнезда, %	$\frac{X \pm m}{Lim}$ , г	доля от массы каркаса гнезда, %	
Веточки деревьев и кустарников	$\frac{10,3 \pm 1,24}{0-30,2}$	23,3	$\frac{12,0 \pm 1,21}{0,1-30,5}$	30,1	0,97
Кора, древесина	$\frac{0,4 \pm 0,16}{0-5,9}$	0,9	$\frac{0,2 \pm 0,10}{0-2,7}$	0,5	1,0
Корни	$\frac{0,13 \pm 0,09}{0-3,4}$	0,3	$\frac{0,2 \pm 0,09}{0-3,7}$	0,5	0,47
Листья деревьев и кустарников	$\frac{5,5 \pm 1,53}{0-56,5}$	12,5	$\frac{1,1 \pm 0,21}{0-6,0}$	2,8	2,82 $P < 0,05$
Побеги трав	$\frac{24,4 \pm 1,70}{0-45,0}$	55,3	$\frac{15,4 \pm 1,32}{3,0-40,0}$	38,7	4,15 $P < 0,05$
Плоды, соцветия	$\frac{0,03 \pm 0,01}{0-0,4}$	0,1	$\frac{0,005 \pm 0,005}{0-0,2}$	0,01	1,5
Мхи	$\frac{2,7 \pm 1,07}{0-38,0}$	6,1	$\frac{10,9 \pm 1,29}{0-35,0}$	27,4	4,92 $P < 0,05$
Хвои	$\frac{0,1 \pm 0,06}{0-2,5}$	0,2	–	–	–
Перья, шерсть	$\frac{0,2 \pm 0,15}{0-6,1}$	0,5	–	–	–
Антропогенные материалы	$\frac{0,4 \pm 0,30}{0-12,2}$	0,9	–	–	–

П р и м е ч а н и е. В таблице не приводится масса неопределенных растительных остатков (ветоши), образующихся в гнездах во время постройки и использования.



При этом «липецкие» гнезда массивнее за счет более мощного лотка.

2. По составу строительных материалов гнездовые постройки из обоих регионов различаются существенно. Птицы используют при строительстве гнезд около 30 компонентов строительного материала. В одном гнезде можно обнаружить в среднем 5–6 видов материалов.

3. К числу обычных компонентов гнезд певчего дрозда можно отнести побеги злаков и осок, веточ-

ки березы, сосны, листья березы, клена остролистного, хвою сосны и зеленые мхи.

4. В качестве специфических компонентов, используемых птицами для постройки гнезд только в Липецкой обл., можно отметить перья и шерсть, а также антропогенные материалы.

Авторы благодарны доценту Балтийского федерального университета имени И. Канта Г.В. Гришанову за помощь в сборе гнезд на территории Калининградской обл.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

## [REFERENCES]

- Березовиков Н.Н., Самусев И.Ф., Хроков В.В., Егоров В.А.* Воробьиные птицы поймы Иртыша и предгорий Алтая. Ч. 2 // Русский орнитологический журнал. 2007. Т. 16. Экспресс-выпуск № 372. С. 1063–1094 [*Berezovikov N.N., Samusev I.F., Khrokov V.V., Egorov V.A.* Vorob'inye ptitsy pojmy Irtysha i predgorij Altaia. Chast' 2 // Russkij ornitologicheskij zhurnal. 2007. T. 16. Ekspress-vypusk № 372. S. 1063–1094].
- Гаврилов Э.И.* Семейство Дроздовые – Turdidae // Птицы Казахстана. Алма-Ата, 1970. Т. 3. С. 453–496 [*Gavrilov E.I.* Semejstvo Drozdovye – Turdidae // Ptitsy Kazakhstana. Alma-Ata, 1970. T. 3. S. 453–496].
- Гришанов Г.В., Лыков Е.Л.* Калининград // Птицы городов России. СПб.; М., 2012. С. 166–192 [*Grishanov G.V., Lykov E.L.* Kaliningrad // Ptitsy gorodov Rossii. SPb.; M., 2012. S. 166–192].
- Динник Н.Я.* Орнитологические наблюдения на Кавказе // Тр. Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. СПб., 1886. Т. 17. Вып. 1. С. 260–378 [*Dinnik N.Ya.* Ornitologicheskie nablyudeniya na Kavkaze // Trudy Sankt-Peterburgskogo obshchestva estestvoispytatelej. SPb., 1886. T. 17. Vyp. 1. S. 260–378].
- Ерёмкин Г.С., Очагов Д.М.* Опыт природоохранного анализа списков гнездящихся птиц г. Москвы и пригорода // Редкие виды птиц Нечерноземного центра России. М., 2008. С. 67–73 [*Eryomkin G.S., Ochagov D.M.* Opyt prirodookhrannogo analiza spisikov gnezdyashchikhsya ptits g. Moskvy i prigoroda // Redkie vidy ptits Nечерноземного centra Rossii. M., 2008. S. 67–73].
- Коблик Е.А.* Разнообразие птиц (по материалам экспозиции Зоологического музея МГУ). М., 2001. Ч. 4. С. 32–33 [*Koblik E.A.* Raznoobrazie ptits (po materialam ekspozitsii Zoologicheskogo muzeya MGU). M., 2001. Ch. 4. S. 32–33].
- Кузиков И.В.* Об урбанизации певчего дрозда *Turdus philomelos* и истории его расселения по населенным пунктам Московского региона // Русский орнитологический журнал. 2013. Т. 22. Экспресс-выпуск № 913. С. 2319–2330 [*Kuzikov I.V.* Ob urbanizatsii pevchego drozda *Turdus philomelos* i istorii ego rasseleniya po naselennym punktam Moskovskogo regiona // Russkij ornitologicheskij jurnal. 2013. T. 22. Ekspress-vypusk № 913. S. 2319–2330].
- Лиховид А.А., Васильев В.Б., Гукай И.А., Демченко Т.П.* К биологии певчего дрозда в условиях Ставрополя // Фауна Ставрополя. Ставрополь, 1977. Вып. 3. С. 51–58 [*Likhovid A.A., Vasil'ev V.B., Gukaj I.A., Demchenko T.P.* K biologii pevchego drozda v usloviyakh Stavropol'ya // Fauna Stavropol'ya. Stavropol', 1977. Vyp. 3. S. 51–58].
- Лыков Е.Л.* Освоение урбанизированных местообитаний птицами в Калининграде по сравнению с другими городами Европы // Орнитология в Северной Евразии. Мат-лы XIII Междунар. орнитологической конф. Северной Евразии. Оренбург, 2010. С. 197 [*Lykov E.L.* Osvoenie urbanizirovannykh mestoobitanij ptitsami v Kaliningrade po sravneniyu s drugimi gorodami Evropy // Ornitologiya v Severnoj Evrazii. Mat-ly XIII Mezhdunar. ornitologicheskoy konferentsii Severnoj Evrazii. Orenburg, 2010. S. 197].
- Лыков Е.Л., Шубина Ю.Э., Федерякина И.А.* Сравнительная характеристика материалов гнезд черного дрозда из природных и антропогенных ландшафтов Калининградской области // Вестник Балтийского федерального университета им. И. Канта. Вып. 7. Сер. Естественные науки. Калининград, 2011. С. 64–71 [*Lykov E.L., Shubina Yu.E., Federyakina I.A.* Sravnitel'naya kharakteristika materialov gnezd chernogo drozda iz prirodnykh i antropogennykh landshaftov Kaliningradskoj oblasti // Vestnik Baltijskogo federal'nogo universiteta im. I. Kanta. Vyp. 7. Ser. Estestvennye nauki. Kaliningrad, 2011. S. 64–71].
- Лыков Е.Л., Шубина Ю.Э., Федерякина И.А.* Мат-лы антропогенного происхождения в гнездах черного дрозда в Калининградской области // XIV Междунар. орнитологическая конф. Северной Евразии. I. Тез. Алматы, 2015. С. 314–315 [*Lykov E.L., Shubina Yu.E., Federyakina I.A.* Mat-ly antropogennogo proiskhozhdeniya v gnezdash chernogo drozda v Kaliningradskoj oblasti // XIV Mezhdunar. ornitologicheskaya konf. Severnoj Evrazii. I. Tezisy. Almaty, 2015. S. 314–315].

- Фридман В.С., Ерёмкин Г.С. Урбанизация «диких» видов птиц в контексте эволюции урболандшафта. М., 2009. 240 с. [Fridman V.S., Eryomkin G.S. Urbanizatsiya «dikikh» vidov ptits v kontekste evolyutsii urbolandshafta. M., 2009. 240 s.]
- Хохлов А.Н., Ильях М.П., Тельнов В.А. К летней орнитофауне долины р. Аликоновки // Фауна Ставрополя. Ставрополь, 2003. Вып. 11. С. 138–141 [Khokhlov A.N., Il'yukh M.P., Tel'nov V.A. K letnej ornitofaune doliny r. Alikonovki // Fauna Stavropol'ya. Stavropol', 2003. Vyp. 11. S. 138–141].
- Храбрый В.М. Санкт-Петербург // Птицы городов России. СПб.; М., 2012. С. 413–461 [Khrabryy V.M. Sankt-Peterburg // Ptitsy gorodov Rossii. SPb; M., 2012. S. 413–461].
- Шубина Ю.Э., Федерякина И.А., Лыков Е.Л. Размеры, масса и строительный материал гнезд черного дрозда (*Aves, Turdus merula*) в Липецкой и Калининградской областях // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2011. Т. 116. Вып. 6. С. 48–53 [Shubina Yu.E., Federyakina I.A., Lykov E.L. Razmery, massa i stroitelnyy material gnezhd chernogo drozda (*Aves, Turdus merula*) v Lipetskoj i Kaliningradskoj oblastiakh // Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelej prirody. Otdel biologicheskij. 2011. T. 116. Vyp. 6. S. 48–53].
- Щербаков Б.В. Птицы Западного Алтая. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1986. 22 с. [Shcherbakov B.V. Ptitsy Zapadnogo Altaya. Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. M., 1986. 22 s.]
- Щербаков Б.В. Гнездование певчего дрозда *Turdus philomelos* в горно-таежной части Западного Алтая // Русский орнитологический журнал. 2010. Т. 19. Экспресс-выпуск №569. С. 816–819 [Shcherbakov B.V. Gnezdovanie pevchego drozda *Turdus philomelos* v gorno-taehzhnoj chasti Zapadnogo Altaya // Russkij ornitologicheskij zhurnal. 2010. T. 19. Ekspress-vypusk № 569. S. 816–819].
- Щербаков Б.В., Березовиков Н.Н. Птицы Западно-Алтайского заповедника // Русский орнитологический журнал. 2005. Т. 14. Экспресс-выпуск № 290. С. 507–536 [Shcherbakov B.V., Berezovikov N.N. Ptitsy Zapadno-Altajskogo zapovednika // Russkij ornitologicheskij jurnal. 2005. T. 14. Ekspress-vypusk № 290. S. 507–536].
- Kooiker G. Vogelmonitoring in Osnabrück: Ergebnisse langjähriger Bestandserfassungen (1986 bis 2006) im innerstädtischen Siedlungsraum // Vogelk. Ber. Niedersachs. 2007. T. 39. N 1–2. S. 61–75.
- Mason C.F. Habitats of the song thrush *Turdus philomelos* in a largely arable landscape // J. Zool. 1998. T. 244. N 1. P. 89–93.
- Peach W.J., Denny M., Cotton P.A., Hill I.F., Gruar D., Barritt D., Impey A., Mallord J. Habitat selection by song thrushes in stable and declining farmland populations // J. Appl. Ecol. 2004. T. 41. N 2. P. 275–293.

Поступила в редакцию / Received 28.05.2018  
Принята к публикации / Accepted 30.10.2018

## SIZE, WEIGHT AND BUILDING MATERIAL OF THE SONG-THRUSH'S NESTS FROM LIPETSKAYA OBLAST' AND KALININGRADSKAYA OBLAST'

Yu.E. Shubina<sup>1</sup>, E.L. Lykov<sup>2</sup>, I.A. Federjakina<sup>3</sup>

The article deals with the comparative characteristic of the size, weight and building materials of the song thrush nests in Lipetskaya oblast' ( $n = 42$ ) and Kaliningradskaya one ( $n = 42$ ). Nest constructions from both places have similar sizes excepting the nest height which is greater in Lipetskaya oblast'. The average weight of the nests in Lipetskaya oblast' reliably exceeds those of Kaliningradskaya oblast' in 1,2 times ( $t = 3,7; P < 0,05$ ). The composition of the nest building materials of both places differs insignificantly. The birds use about 30 building components. 5–6 kinds of building materials can be found in a nest. The usual components are shoots of cereals and sedge, birch and pine twigs, pointed-leaf maple and birch leaves. The specific nest building components for Lipetskaya oblast' are feather, fur and antropogenic materials.

**Key words:** the song thrush, Lipetskaya oblast', Kaliningradskaya oblast', nest, nest building materials.

<sup>1</sup> Shubina Yulia Eduardovna, FGBOU IN «Lipetsk state pedagogical University named after P.P. Semenov-Tyan-Shansky» (j-shubina@yandex.ru); <sup>2</sup> Lykov Egor Leonidovich, International ecological Fund «Clean Seas» (e\_lykov@mail.ru); <sup>3</sup> Federjakina Inna Aleksandrovna, Secondary school of village Preobrazhenovka municipal Dobrovský district of Lipetsk region (i-federyakina@mail.r).

УДК 595.766.44

## ASTICHTICUS GEN. N. – НОВЫЙ РОД И НОВЫЕ ВИДЫ ЖУКОВ-ТОЧИЛЬЩИКОВ ИЗ ЮЖНОЙ И ЦЕНТРАЛЬНОЙ АМЕРИКИ (COLEOPTERA: PTINIDAE)

И.Н. Тоскина

Описаны 4 новых вида из старых родов (*Hadrotinus procerus*, *Lasioderma solaris*, *L. tucumaniense* spp. n. из подсемейства Xyletininae и *Metapetalium klepikovaе* sp. n. из подсемейства Dorcatominae), а также новый род жуков-точильщиков из подсемейства Dorcatominae с типовым, тоже новым, видом – *Astichticus bordoni* gen. n., sp. n. из Южной (Аргентина, Венесуэла) и Центральной (Гватемала, Никарагуа, Сальвадор) Америки.

**Ключевые слова:** *Hadrotinus*, *Lasioderma*, *Astichticus*, *Metapetalium*, Xyletininae, Dorcatominae, Ptinidae, Coleoptera, новый род, новые виды, Аргентина, Венесуэла, Гватемала, Никарагуа, Сальвадор.

Данная статья – продолжение работы по изучению американских видов жуков-точильщиков, присланных нам из Генуэзского национального музея (Museo civico di storia naturale di Genova – MCG). Установлен еще один новый род и несколько новых для науки видов. Все голотипы и паратипы хранятся в Генуэзском национальном музее.

### Методика измерений

Общую длину жука измеряли при горизонтальном положении надкрылий. Длину переднеспинки измеряли в профиль, так как измерение сверху, как правило, дает искаженные результаты из-за выпуклости переднеспинки. Длину надкрылий измеряли от базального края щитка, ширину – чуть ниже плеч. Длину члеников измеряли между точками их соединений, ширину членика – по его апикальному краю. Описание особенностей брюшных стернитов относится только к видимым стернитам, на что ради экономии места далее не указывается. Изображение эдеагуса дано с дорсальной стороны. Звездочкой обозначены промеры голотипа.

### Подсем. Xyletininae

#### *Hadrotinus procerus* sp. n. (рис. 1).

Г о л о т и п: Republique Arg-ne, Chaco de Santiago del Estero | Coll-on LeMoult Naturaliste, Paris | Coll. R. (MCG).

**Внешний вид.** Жук почти черный. Надкрылья с бурым оттенком. Передний край переднеспинки красноватый. Усики буровато-желтые. Передние и средние голени и лапки светло-бурые. Опушение светло-серое, жесткое, приподнятое. Длина тела превышает его ширину в 2,5 раза (рис. 1, 1).

**Голова.** Лоб выпуклый. Глаза круглые, большие, выпуклые, со слабой выемкой со стороны усиков, расположены друг от друга на расстоянии примерно 1,2 вертикального диаметра глаза. Усики пыльчатые, 3-й и 4-й членики почти чашевидные, с 5-го – треугольные, сильно поперечные (последние членики утеряны) (рис. 1, 2). Последний членик челюстных щупиков почти треугольный, с выемкой на вершине (рис. 1, 3).

**Переднеспинка** с полным боковым кантом; ее ширина в 1,4 раза превышает длину; передние углы почти прямые, не загнуты под голову, задние углы тупые, слабо выражены; бока вздуты над задними углами (рис. 1, 4). Диск в базальной половине с низким бугром в виде продольного кия, за апикальным краем слабая перетяжка (рис. 1, 1). Поверхность в очень мелкой, плотной грануляции.

**Щиток** треугольный, его длина превышает ширину.

Длина **надкрылий** в 1,9 раза превышает их ширину и в 2,6 раза длину переднеспинки. Концы надкрылий усеченные. Поверхность покрыта бороздками из крупных, грубых точек (рис. 1, 5), которые покрывают надкрылья полностью, и лишь на самой вершине точки расположены в беспорядке. На диске точки сливаются через ряд в сплошные бороздки (рис. 1, 1; 1, 5). Пришовный ряд точек от середины и до вершины состоит из более мелких и редких точек (расстояния между точками примерно 2 диаметра точки, а на диске около четверти диаметра точки). Междурядья сильно выпуклые, их ширина на диске равна ширине точечного ряда (рис. 1, 5). На боках междурядья выпуклые через одно. Боковые края надкрылий с выемкой для задних ног.

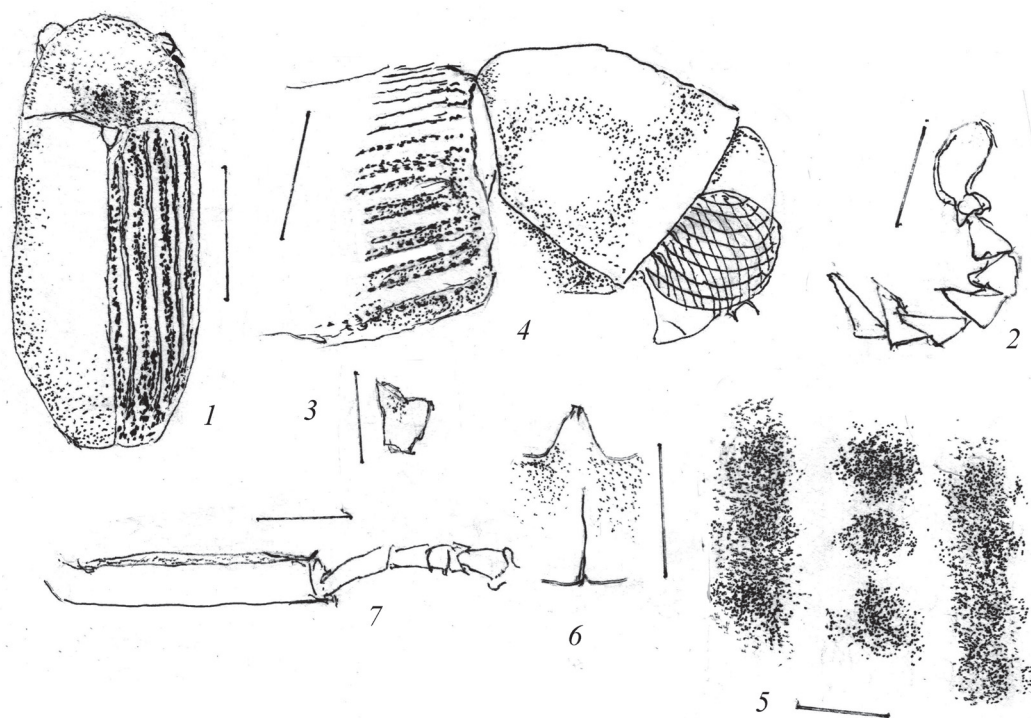


Рис. 1. *Hadrotinus procerus* sp. n.: 1 – общий вид жука сверху; 2 – усик; 3 – последний членик челюстного щупика; 4 – передняя часть тела, вид сбоку; 5 – бороздки на диске надкрылий; 6 – середина заднегруди; 7 – передние голень и лапка. Масштаб: 0,1 мм (2, 3, 5, 7); 0,5 мм (4, 6); 1,0 мм (1)

**Заднегрудь** наклонена вперед. Ее базальный край с выпуклым треугольным выступом в середине, который разделяет средние тазики. Дистальная половина с продольной бороздкой в центре (рис. 1, 6).

**Ноги.** Передние тазики уплощенные, сильно выдаются назад, их вершины соприкасаются. Средние тазики узко разделены заднегрудным выступом. Голени с канавкой для помещения лапок. Длина передних лапок составляет примерно 0,6 длины передних голеней. 1-й членик лапок самый длинный, вдвое длиннее второго членика; 3-й и 4-й членики короче второго, длина 5-го членика примерно равна длине второго (рис. 1, 7).

**Брюшко** соответствует характеристике рода.

Длина 3,5 мм, ширина 1,4 мм.

**Этимология.** Новый вид получил свое название из-за удлиненного тела (лат. “procerus” значит «длинный»).

**Дифференциальный диагноз**

К роду *Hadrotinus* относятся два аргентинских вида: *H. striatus* White, 1973 и *H. wagneri* (Pic, 1915). Новый вид отличается от *H. striatus* другими пропорциями тела (у *H. striatus* длина тела превышает ширину в 2,1–2,2 раза, а у *H. procerus* в 2,5 раза, концы надкрылий усеченные); а также другим распределением точек на надкрыльях (по Уайту (White, 1973), у *H. striatus* точки уменьша-

ются на базальном и апикальном участках надкрылий, а у *H. procerus* точки на этих участках не уменьшаются). От *H. wagneri* новый вид отличается цветом и усеченными надкрыльями (*H. wagneri* кирпично-красный, концы надкрылий не усеченные (Pic, 1915)).

***Lasioderma solaris* sp. n.** (рис. 2).

**Г о л о т и п:** S. Salvador, Carmon, W. [18]98. Solari. (MCG).

**Внешний вид.** Тело удлинено-овальное. Надкрылья желтые, переднеспинка и голова темнее – коричневые. Опушение бледно-желтое, однородное, довольно длинное, слегка приподнятое. Длина тела превышает его ширину в 1,6 раза (рис. 2, 1).

**Голова.** Глаза круглые, выпуклые, без разреза и выемки, расположены друг от друга на расстоянии двух вертикальных диаметров глаза. Усики пильчатые [вычленивть не удалось].

**Переднеспинка** с полным кантом; ее ширина в 1,56 раза превышает длину. Передние углы очень острые, не загнуты под голову, задние углы слабо выражены (рис. 2, 2). Опушение нечетко расчесано на две стороны (рис. 2, 3). Пунктировка поверхности исключительно мелкая, плотная, неясно двойная (более крупные точки редкие) (рис. 2, 4).

**Щиток** треугольный, с тупой вершиной.

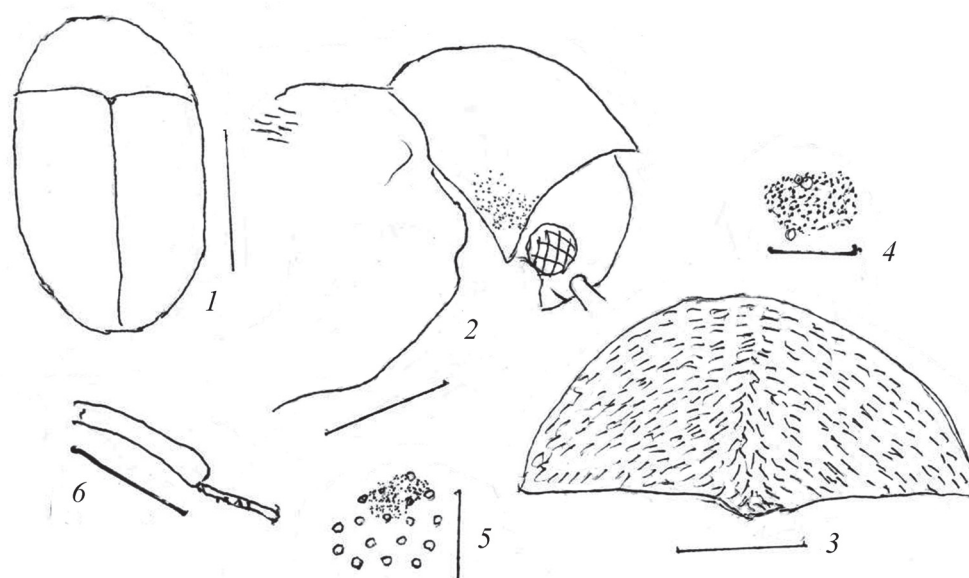


Рис. 2. *Lasioderma solaris* sp. n.: 1 – контур жука, вид сверху; 2 – передняя часть тела, вид сбоку; 3 – рисунок опушения на переднеспинке; 4 – пунктировка на диске переднеспинки; 5 – пунктировка на диске надкрылий; 6 – передние голень и лапка. Масштаб: 0,1 мм (4, 5); 0,5 мм (2, 3, 6); 1,0 мм (1)

Длина **надкрылий** в 1,3 раза превышает их ширину и в 2,1 раза длину переднеспинки. Поверхность без каких-либо бороздок. Плечи развиты. Боковой край надкрылий с мягкой выемкой для задних ног. Пунктировка поверхности исключительно мелкая, неясно двойная (рис. 2, 5).

**Ноги.** Задние ноги утеряны. Передние голени не расширяются к вершинам; лапки очень тонкие (рис. 2, 6).

**Брюшко.** Первый шов одинарный, выгнут назад, остальные швы двойные. Стерниты без особенностей.

Длина 2,05 мм, ширина 1,3 мм.

**Этимология.** Вид назван в честь сборщика энтомологических коллекций г-на Солари.

**Д и ф ф е р е н ц и а л ь н ы й д и а г н о з**

Новый вид отличается от широко распространенного *Lasioderma serricorne* (Fabricius, 1792) не расширенными у вершины передними голеними, более длинным телом (у *L. serricorne* длина тела только в 1,3 раза превышает ширину) и равномерным опушением. От описанного нами ранее *Lasioderma gracilipes* Toskina, 1993 новый вид отличается цветом и более коротким телом (*L. gracilipes* темно-красный, длина его тела в 1,75 раза превышает ширину). *L. solaris* отличается от одноцветного темно-рыжего *Lasioderma tucomaniense* sp. n. формой переднеспинки: у *L. solaris* переднеспинка более длинная (ее ширина превышает длину в 1,4 раза, а у *L. tucomaniense* – в 1,56 раза) и с более острыми передними углами; *L. solaris* отли-

чается также от *L. tucomaniense* нерасширенными передними голеними (у *L. tucomaniense* передние голени слегка расширяются к вершине) и цветом (*L. solaris* двуцветный).

***Lasioderma tucomaniense* sp. n.** (рис. 3).

**Г о л о т и п:** Tucuman, Rep. Argentina, Maneini-Vareo. (MCG).

**Внешний вид.** Жук темно-рыжий. Опушение однородное, желтоватое, мелкое, приподнятое. Длина тела превышает его ширину в 1,56 раза (рис. 3, 1).

**Голова.** Лоб слабо выпуклый. Глаза маленькие, круглые, цельные, выпуклые, расположены друг от друга на расстоянии примерно 2,5 диаметра глаза. Усики сильно пильчатые, средние членики поперечные, с вогнутым верхним краем и очень слабо выпуклым боковым.

**Переднеспинка.** Ширина превышает длину в 1,4 раза. Передние углы острые, задние углы не выражены (рис. 3, 2). Переднеспинка слабо и ровно выпуклая, бока не вздуты. Опушение расчесано на две стороны на апикальных двух третях переднеспинки (рис. 3, 3). Пунктировка на диске переднеспинки очень мелкая, плотная (рис. 3, 4).

**Щиток** треугольный. Длина **надкрылий** превышает их ширину в 1,2 раза и длину переднеспинки в 1,8 раза. Поверхность без каких-либо бороздок. Боковой край без четкого выреза для задних ног. Поверхность в очень мелкой и плотной пунктировке (рис. 3, 5), но примерно в два раза более крупной, чем на переднеспинке.

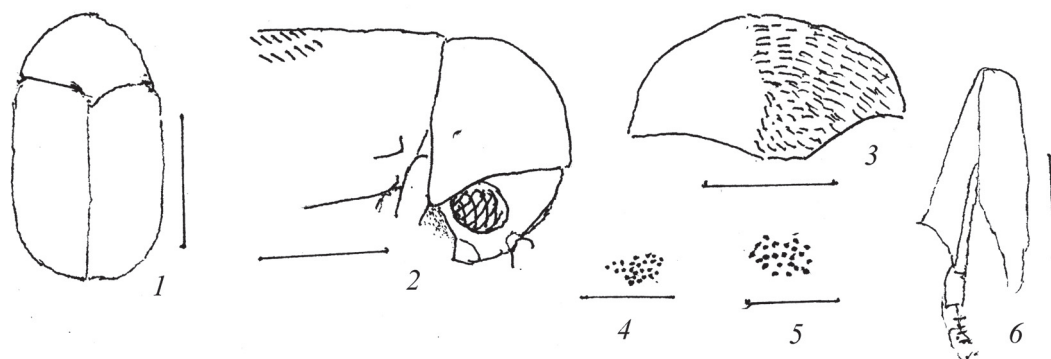


Рис. 3. *Lasioderma tucomaniense* sp. n.: 1 – контур жука, вид сверху; 2 – передняя часть тела, вид сбоку; 3 – рисунок опушения на переднеспинке; 4 – пунктировка на диске переднеспинки; 5 – пунктировка на диске надкрылий; 6 – передние голень и лапка. Масштаб: 0,1 мм (4, 5); 0,2 мм (6); 0,5 мм (2, 3); 1,0 мм (1)

**Ноги.** Передние голени слегка расширяются к вершине (рис. 3, 6).

**Брюшко.** Дистальные края 2–4-го стернитов с разреженной бахромой щетинок, из-за чего выглядят мелкозубчатыми.

Длина 2,5 мм, ширина 1,6 мм.

**Этимология.** Новый вид получил название по месту находки.

**Дифференциальный диагноз**

Новый вид отличается от *L. serricorne* (Fabricius, 1792) передними голеними (у *L. serricorne* они более заметно расширяются к вершине), опушением переднеспинки и надкрылий (у *L. serricorne* оно на переднеспинке везде направлено к ее основанию, а на надкрыльях оно разнородное). Новый вид отличается от *L. gracilipes* Toskina, 1993 более коротким телом (у *L. gracilipes* длина тела превышает его ширину в 1,75 раза), приподнятым опушением (у *L. gracilipes* опушение прилегающее), цветом тела (*L. gracilipes* темно-красный), более однородной, плотной и мелкой пунктировкой поверхности. От *L. solaris* sp. n. новый вид отличается более короткой переднеспинкой (у *L. solaris* ширина переднеспинки в 1,4 раза превышает ее длину); слегка расширяющимися к вершине голеними и однородным темно-рыжим цветом тела (у *L. solaris* переднеспинка и голова темнее надкрылий).

#### Подсем. Dorcatominae

#### *Astichticus* gen. n. (рис. 4).

**Внешний вид.** Жуки продолговато-овальные (рис. 4, 1). Надкрылья с двумя латеральными бороздками. Опушение прилегающее. Возможны виды с приподнятым опушением.

**Голова.** Глаза среднего размера, выпуклые, без выемок и разрезов. Усики 11-члениковые, с 3-члениковой рыхлой булавой. 2-й и 3-й членики продольные, 4–8-й поперечные, однородные

(рис. 4, 2). Последний членик челюстных щупиков имеет вид лопаточки с обрубленной вершиной.

**Переднеспинка** поперечная, с полным кантом, ровно, слабо выпуклая, без горбов и вздутий; передние углы почти прямые, слабо подогнуты под голову; задние углы хорошо выраженные, закругленные (рис. 4, 3). Базальный край переднеспинки равен ширине надкрылий.

**Надкрылья** с двумя латеральными бороздками; диск без бороздок, но с пунктирными рядами мелких точек. Плечи развиты. Латеральный край с выемкой для задних ног.

**Грудные стерниты.** Дистальный край среднегруди с выемками для средних ног, ограниченными базальным краем **заднегруди**. Заднегрудь со срединной канавкой, которая расширяется к базальному краю. Середина заднегруди над концом каждого тазика задних ног вздута (рис. 4, 4). Переднего грибообразного выроста или «вилки» не имеется. Пунктировка поверхности однородная (рис. 4, 5).

**Ноги.** Передние, средние, задние тазики расставлены. Бедра выступают за края надкрылий. Голени в сечении квадратные. Лапки короткие: передние лапки равны примерно половине длины голени. Коготки короткие, простые (рис. 4, 6).

**Брюшко.** 1-й стернит чуть короче остальных, впереди с выемками для ног. Самый длинный стернит – 5-й. Швы между стернитами одинарные, в середине ослаблены, т.е. брюшные стерниты сросшиеся.

**Эдеагус** сложной конфигурации; боковые чувствующие выросты имеются, но без пучков волос или хет (рис. 4, 7).

#### **Типовой вид *Astichticus bordoni* sp. n.**

Род ближе всего к роду *Stichtoptychus* Fall, 1905 и отличается от него полным отсутствием бороздок на диске надкрылий, вздутиями на

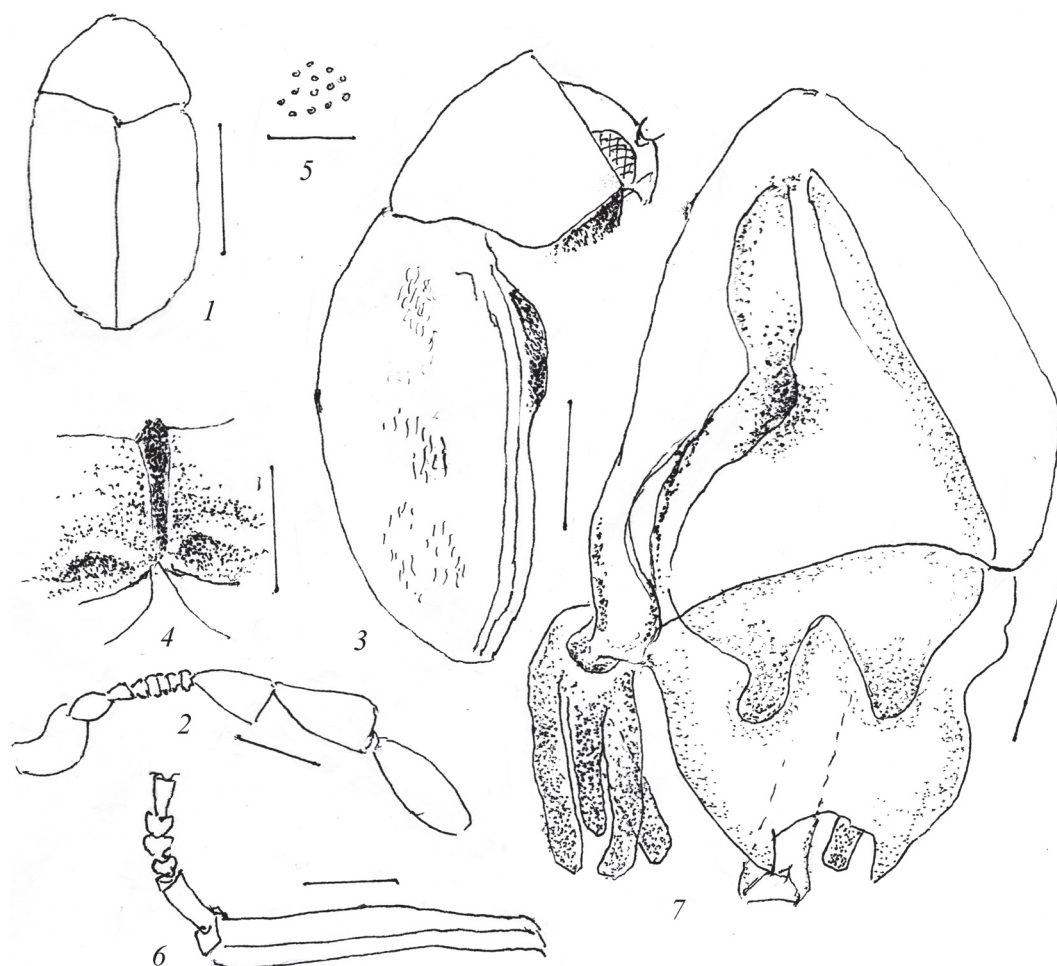


Рис. 4. *Astichticus bordoni* gen. n., sp. n. ♂: 1 – контур жука, вид сверху; 2 – усик; 3 – вид тела сбоку; 4 – середина заднегруди; 5 – пунктировка на выпуклых частях заднегруди; 6 – передние голень и лапка; 7 – эдеагус. Масштаб: 0,05 мм (7); 0,1 мм (2, 5, 6); 0,5 мм (3, 4); 1,0 мм (1)

заднегруди, формой эдеагуса и, вероятно, слитными брюшными стернитами (Фолл (Fall, 1905) о стернитах не упоминает).

***Astichticus bordoni* sp. n.** (рис. 4).

Г о л о т и п ♂: Venezuela, E. do Aragua: Roncho Grande. 14.V. 1967. h 1200. C. Bordon. Paratype (♀) with the same label. (MCG).

**Внешний вид** (по голотипу). Жук в основном черно-коричневый. Первый членик усиков очень темный, 2-й светлый, остальные членики темно-коричневые; лапки коричневые. Опушение: надкрылья и переднеспинка с кольчатым узором из коричневых, прилегающих, очень коротких волосков. Длина тела в 1,8 раза превышает его ширину (рис. 4, 1).

**Голова.** Лоб выпуклый. Глаза круглые, расположены друг от друга на расстоянии 1,5 диаметров глаза. Усики: 1-й членик большой, серповидно изогнутый, 2–8-й членики очень маленькие, 2-й и 3-й продольные, 2-й почти шаровидный; 4–8-й членики поперечные, однородные; членики була-

вы продольные, из них 9-й почти в 2 раза короче 10-го, треугольный; 10-й членик почти в 2 раза, а 11-й почти в 3 раза длиннее своей ширины, 11-й членик имеет вид вытянутого овала (рис. 4, 2).

Ширина **переднеспинки** в 1,5 раза превышает ее длину; передние углы почти прямые, слегка загнуты под голову, задние тупые, закругленные (рис. 4, 3). Переднеспинка без вздутий. Поверхность в мелкой, разреженной пунктировке.

**Щиток** маленький, треугольный. Длина **надкрылий** в 1,3(♀)–1,4(♂)\* раза превышает их ширину и в 2,20(♀)–2,25(♂)\* раза длину переднеспинки. Две латеральные бороздки имеют разную длину: нижняя доходит до базального края надкрылья, верхняя – только до уровня плеча (рис. 4, 3). Диск надкрылий с рядами мелких, неглубоких, сравнительно редких точек, не образующих бороздок.

**Заднегрудь.** Дистальный край над каждым тазиком вздут. Срединная канавка расширяется к базальному краю (рис. 4, 4). Пунктировка на вы-

пуклостях четкая, однородная, расстояния между точками равны 1–1,5–2 диаметрам точки (рис. 4, 5).

**Ноги.** Лапки короткие, передние лапки вдвое короче голеней. Самый длинный членик – первый, 2-й, 3-й и 4-й членики очень короткие, 5-й членик длиннее 2-го (рис. 4, 6).

**Брюшные стерниты** без явственной пунктировки.

**Эдеагус** показан на рис. 4, 7.

**Длина** 2,95\*–3,30 мм, **ширина** 1,6\*–1,8 мм.

**Этимология.** Вид получил свое название в честь собравшего этих жуков г-на Бордона.

***Metapetalium klepikovae* sp. n.** (рис. 5).

**Г о л о т и п** ♂: Guatemala–Peten. El Remate, 17.IV. 1996. S. Zola leg. Paratype: Tipicapa. Lagodí, Managua, Nic. Solari. (MCG).

**Внешний вид.** Жуки продолговатые, почти цилиндрические; черно-коричневые или черные, усики и ротовые щупики желтые, голени и лапки коричневые. Опушение мелкое, темно-серое, негустое, слабо приподнятое. Длина тела превышает его ширину в 2,1\*–2,3 раза (рис. 5, 1).

**Голова.** Лоб выпуклый. Глаза круглые, слабо выпуклые, без выемки или разреза, расположены друг от друга на расстоянии 1,1(♂)–2,0(♀) вертикального диаметра глаза. Усики 9-члениковые, с 3-члениковой рыхлой булавой; 1-й членик продольный, очень большой, 2-й членик большой, овальный, поперечный, 3–4-й членики пильчатые, 5–6-й очень маленькие, без зубцов, прозрачные; первые два членика булавы треугольные, третий овальный (рис. 5, 2). Последние членики челюстных щупиков с глубокой выем-

кой на вершине, концы выемки немного расходятся (рис. 5, 3).

**Переднеспинка** имеет ширину, в 1,4\*–1,5 раза превышающую длину. Переднеспинка выпуклая, но без горба; передний край сильно приподнят, задний край сильно закруглен, над задними углами переднеспинка вздута. Передние углы острые (рис. 5, 4). Переднеспинка с полным кантом, основание ее равно основанию надкрылий. Поверхность диска в плотной пунктировке (рис. 5, 5).

**Щиток** треугольный. Длина **надкрылий** превышает их ширину в 1,4–1,6\* раза и в 2,0–2,3 раза длину переднеспинки. Плечи развиты. Бока с двумя латеральными бороздками, образованными крупными точками. Междурядье между ними сильно выпуклое. Диск без бороздок, но с рядами точек. Опушение расположено узкими, не очень четкими продольными полосками на слабо выпуклых местах, из-за чего надкрылья выглядят слабо полосатыми (рис. 5, 1).

**Заднегрудь** с короткой бороздкой в центре дистального края; базальный край с грибовидным выступом с уплощенным апикальным краем (рис. 5, 6).

**Брюшко.** Самый длинный стернит – 2-й, самый короткий – 4-й (рис. 5, 7).

Вся нижняя поверхность, в том числе и грибовидный вырост, в очень плотной, однородной пунктировке (рис. 5, 8).

**Длина** 1,6\*–1,75 мм, **ширина** 0,75\*–0,8 мм.

**Этимология.** Вид назван в честь нашей постоянной помощницы в работе Н.Л. Клепиковой.

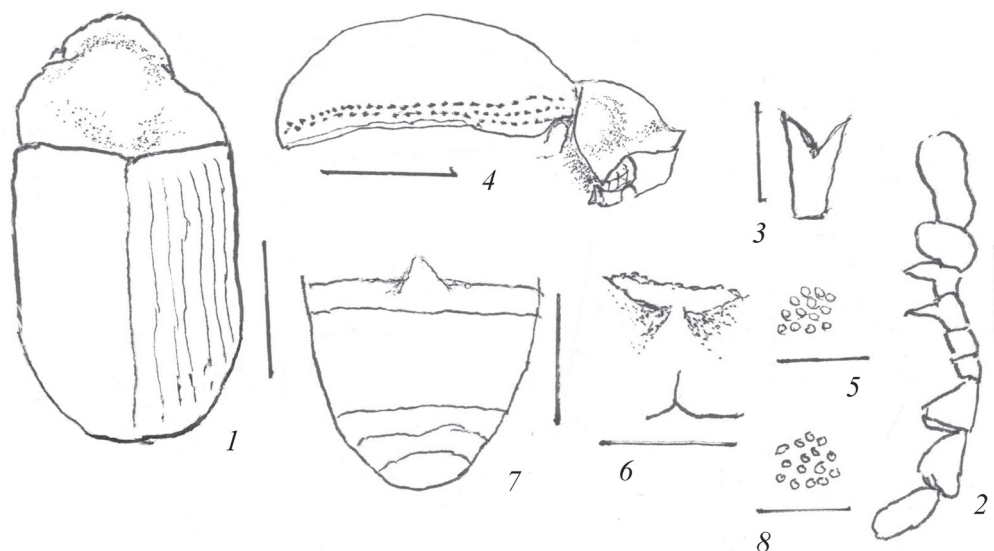


Рис. 5. *Metapetalium klepikovae* sp. n. ♂: 1 – контур жука, вид сверху; 2 – усик; 3 – последний членик челюстного щупика; 4 – вид тела сбоку; 5 – пунктировка на диске переднеспинки; 6 – середина заднегрудки; 7 – брюшко; 8 – пунктировка на втором стерните брюшка. Масштаб: 0,1 мм (2, 3, 5, 8); 0,5 мм (1, 4, 6, 7)



## Д и ф ф е р е н ц и а л ь н ы й д и а г н о з

По всем внешним признакам, за исключением формы горба на переднеспинке, наш вид относится к роду *Metapetalium* Español, 1967, виды которого описаны из Африки и ближайших к ней островов Индийского океана. Вероятно, новый вид представляет собой американский подрод рода *Metapetalium*. У африканских видов переднеспинка с резким горбом (Español, 1972, Fig. 6;

1990, Fig. 20), какого нет у американского вида, но по характерной форме члеников усиков и особенностям вентральной поверхности американский вид безусловно относится к роду *Metapetalium*.

Автор сердечно благодарит А.В. Свиридова (Зоологический музей Московского Государственного университета имени М.В. Ломоносова), И.Н. Проворову и Н.Л. Клепикову (Москва) за большую помощь в работе.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

## [REFERENCES]

- Español F.* Notas sobre anóbidos (Col.). LXI. // Publ. Instituto de Biología Aplicada. 1972. T. 53. P. 61–80.
- Español F.* Contribución al conocimiento de los Anobiidae (Coleoptera) del Africa Austral; 2a nota: la sección *Petalium* // Elytron. 1990. Vol. 4. P. 111–124.
- Fabricius J.C.* Entomologia systematica emendate et aucta. 1792. T. 1. 380 p. Hafniae.
- Fall H.C.* Revision of the Ptinidae of Boreal America // Transactions of the American Entomological Society. 1905. Vol. 31. P. 97–296.
- Pic M.* Nouvelles espèces de diverses familles // Mélanges exotico-entomologiques. 1915. Fasc. 15. P. 8.
- Toskina I.N.* New species of Anobiidae (Coleoptera) from Paraguay // Russian Entomological Journal. 1993. Vol. 2. N 1. P. 23–34.
- White R.E.* Neotropical Anobiidae: new genera and species, and taxonomic notes (Coleoptera) // Annals of the Entomological Society of America. 1973. Vol. 66. N 4. P. 843–848.

Поступила в редакцию / Received 17.04.2018  
Принята к публикации / Accepted 10.11.2018

**ASTICHTICUS, A NEW GENUS, AND NEW SPECIES  
OF BORING-BEETLES OF SOUTH AND CENTRAL AMERICA  
(COLEOPTERA: PTINIDAE)**

*I.N. Toskina*

Subfam. Xyletininae.

***Hadrotinus procerus* sp. n.** (Fig. 1). **General view.** Beetle nearly black. Pronotal anterior margin reddish. Antennae greyish-yellow. Fore and middle tibiae and tarsi light brown. Pubescence light grey, bristly, suberect. Body 2.5 times as long as wide (Fig. 1, 1). **Head.** Eyes round, large, convex, slightly notched against antennae, separated by about 1.2 vertical diameter of an eye. Antennae serrate; 3rd and 4th segment nearly cup-shaped, next segments strongly transverse, triangular (last segments are lost) (Fig. 1, 2). Last segment of maxillary palpus is almost triangular, with emarginate apex (Fig. 1, 3). **Pronotum** with full side margin, 1.4 times as wide as long; anterior angles nearly rectangular, not reflexed down to the lower side of the head, posterior angles obtuse, rounded, sides bulging above posterior angles (Fig. 1, 4). Disc with longitudinal low carina in basal half, and with slight constriction anteriorly (Fig. 1, 1). Surface with very fine, dense granulation. **Elytra** 1.9 times as long as wide and 2.6 times as long as pronotum; elytral ends truncate. All surface with deep striae; each stria consists of large, coarse punctures (Fig. 1, 5). On the disc the punctures merge through the row into continuous grooves. Near-sutural stria consists of small, rarefied punctures beginning from the middle of the disc to the top. Interstriae strongly convex, being as wide as the width of striae on elytral disc. Every other interstriae is convex on sides. Punctures arranged in disorder on the elytral apex. Lateral margins emarginate for hind legs. **Metasternum** is sloping forwards. On basal margin there is a triangular convex process in the middle for separating the middle coxae. Distal half of metasternum with longitudinal groove in the centre (Fig. 1, 6). **Legs.** Anterior coxae elongated, strongly projected backwards, their apices touching. Middle coxae narrowly separated by metasternal process. Tibiae with groove to put in the tarsi. Anterior tarsi are 0.6 times as long as their tibiae. First tarsimere is the longest, twice as long as the second one, the fifth tarsimere is about as long as the second one (Fig. 1, 7). Length 3.5 mm. Argentina. *H. procerus* differs

from *H. striatus* White, 1973 by longer body (body 2.1–2.2 times as long as wide in *H. striatus*) and truncate elytral ends. The new species differs from *H. wagneri* (Pic, 1915) by the colour of body (*H. wagneri* is brick-red (Pic, 1915)) and by truncate elytral ends.

***Lasioderma solaris* sp. n.** (Fig. 2). **General view.** Body elongated-oval. Beetle bicoloured; elytra yellow, pronotum and head brown. Pubescence pale-yellow, homogenous, rather long, a little suberect. Body about 1.6 times as long as wide (Fig. 2, 1). **Head.** Eyes round, convex, without cut or notch, separated by two vertical diameters of an eye. Antennae serrate. Pronotum 1.56 times as wide as long, with full side margin. Anterior angles are very acute, not reflexed down to the lower side of the head; posterior angles slightly expressed (Fig. 2, 2). Pubescence indistinctly parted to two sides (Fig. 2, 3). Punctuation on disc is very fine, obsolete dual (Fig. 2, 4). **Elytra** 1.3 times as long as wide and 2.1 times as long as pronotum. Surface without any striae. Shoulder-knobs present. Elytral side margin feebly emarginate for hind legs. Surface with fine, obsolete dual punctuation (Fig. 2, 5). **Legs.** Hind legs are lost. Fore tibiae not dilated to apex. Tarsi are very thin (Fig. 2, 6). **Abdomen.** First suture is single, curved backwards; the rest sutures are duplex, straight. Length 2.05 mm. Salvador. The new species differs from widely distributed *Lasioderma serricornis* (Fabricius, 1792) mainly by anterior tibiae not dilated to apex; from *L. gracilipes* Toskina, 1993 from Paraguay by shorter body and brownish-yellow colour; from *L. tucumaniense* sp. n. from Argentina by short pronotum.

***Lasioderma tucumaniense* sp. n.** (Fig. 3). **General view.** Beetle dark rufous. Pubescence homogenous, small, yellowish, suberect. Body 1.56 times as long as wide (Fig. 3, 1). **Head.** Eyes small, round, without notch, convex, separated by about 2.5 diameters of an eye. Antennae strongly serrate, middle segments transverse, with concave apical margin and very slightly convex lateral margin. **Pronotum** 1.4 times as wide as long. Anterior angles acute, posterior angles absent (Fig. 3, 2). Pubescence parted to two sides on apical two-third of pronotal surface (Fig. 3, 3). Pronotum evenly convex, without bulgings. Punctuation small, dense on the disc (Fig. 3, 4). **Scutellum** triangular. **Elytra** 1.2 times as long as wide and 1.8 times as long as pronotum. Surface with small and dense punctures (Fig. 3, 5), which are twice as large as punctures on pronotum. **Legs.** Fore tibiae slightly widening to apices (Fig. 3, 6). **Abdomen.** 2nd–4th abdominal sternites with rare and bristling hairs along distal margins which look like denticulate. Length 2.5 mm. Argentina. The new species differs from *L. serricornis* (Fabricius, 1792) by pubescence pattern on pronotum, by strongly serrate antennomeres, by slightly extended fore tibiae. *L. tucumaniense* differs from *L. gracilipes* Toskina, 1993 by short body, by suberect pubescence, by colour. The new species differs from *L. solaris* sp. n. by shorter pronotum, by not dilated fore tibiae, by dark rufous colour.

Subfam. Dorcatominae.

***Astichticus* gen. n.** (Fig. 4). **General view.** Beetles are elongated-oval (Fig. 4, 1). Elytra with two lateral striae. Pubescence appressed. **Head.** Eyes of medium size, convex, without notch. Antennae 11-segmented, with 3-segmented loose club; 2nd and 3rd segment oblong, 4th–8th segments transverse, uniform, 9th–11th segments oblong (Fig. 4, 2). Last segment of maxillary palp looks like a spatula with a truncated top. **Pronotum** slightly convex, without bulgings and gibbosity, with full side margin. Anterior angles almost rectangular. Posterior angles are distinct, rounded. Pronotal basal margin is as broad as elytra. **Elytra** with two lateral striae (Fig. 4, 3). Disc without striae and with rows of small punctures. Shoulders well developed. Lateral margins emarginate for hind legs. Distal margin of **mesosternum** and basal margin of **metasternum** form vallecule for middle femora. Metasternum with middle groove, which widens forward to basal margin. The middle is bulging above each hind coxa (Fig. 4, 4). Basal margin of metasternum without fungiform process or “fork”. **Legs.** Pro-, meso-, and metacoxae separated. Tibiae in section square. Tarsi short. Fore tarsi are 0.5 times as long as their tibiae (Fig. 4, 6). Claws short, simple. **Abdominal** sternites merged: sutures single and reduced in the middle. First sternite with excavations for hind legs and this sternite is the shortest; the 5th sternite is the longest. **Aedeagus** is of complex shape. Side processes without bundles of hairs (Fig. 4, 7). The new genus is the most related to the genus *Stichtoptychus*, and differs from the latter by the absence of striae on elytral disc, by bulgings on metasternum, by merged abdominal sternites, and by the form of aedeagus.

***Astichticus bordoni* sp. n.**, type species (Fig. 4). **General view.** Beetles black-brown. Antennae: 1st segment is very dark, 2nd segment is light, the remaining segments are dark brown; tarsi brown. Pubescence brown, appressed; hairs very short and arranged in a ring pattern. Body 1.8 times as long as wide (Fig. 4, 1). **Head.** Eyes round, separated by 1.5 diameters of an

eye. Antennae: first segment is large, falciform, 2nd and 3rd segment oblong, 4 to 8 segments transverse, 9–11 segments oblong (Fig. 4, 2). **Pronotum** 1.5 times as wide as long; anterior angles a little reflexed down to the lower side of the head, posterior angles obtuse, rounded (Fig. 4, 3). Surface with small, sparse punctation. **Elytra** 1.3(♀)–1.4(♂) times as long as wide and 2.20(♀)–2.25(♂) times as long as pronotum. Lateral striae: the lower one reaches elytral basal margin, the upper one reaches only the level of shoulder (Fig. 4, 3). Elytral disc with rows of small, shallow, sparse punctures not forming striae. **Metasternum**: distal margin bulging above each hind coxa. The median groove widens forward to basal margin (Fig. 4, 4). Convex parts with clear uniform punctation in which punctures are separated by 1–1.5–2 diameters of a puncture (Fig. 4, 5). **Legs**. Tarsi short; first segment is the longest; 2nd, 3rd, and 4th segment short; the 5th segment is longer than the 2nd one (Fig. 4, 6). Aedeagus in Fig. 4.7. Length 2.95–3.30 mm. Venezuela.

***Metapetalium klepikovae* sp. n.** (Fig. 5). **General view.** Beetles elongated, nearly cylindrical; black-brown or black; antennae and mouth palpaе yellow, tibiae and tarsi brown. Pubescence fine, dark grey, not dense, a little suberect. Body 2.1\*–2.3 times as long as wide (Fig. 5, 1). **Head.** Frons convex. Eyes round, slightly convex, without notch or cut, separated by 1.1(♂)–2.0(♀) vertical diameters of an eye. Antennae 9-segmented, with 3-segmented club (Fig. 5, 2). Last segments of maxillary palpaе with deeply notched top (Fig. 5, 3). Pronotum 1.4\*–1.5 times as wide as long, convex, bulging above obtuse posterior angles, without gibbosity; anterior angles acute. Anterior margin thickened and strongly suberect (Fig. 5, 4). Sides rounded when viewed from above. Surface with dense punctation on disc (Fig. 5, 5). **Scutellum** triangular. **Elytra** 1.4–1.6\* times as long as wide and 2.0–2.3 times as long as pronotum. Shoulder-knobs present. Sides with two lateral striae of large punctures. Interstria strongly convex between these striae. Pubescence arranged in narrow, unclear, longitudinal strips of hairs on weakly convex places, because of what elytra look like slightly striped (Fig. 5, 1). **Metasternum** with short groove in the middle of distal margin. Basal margin with fungiform process; the latter with flattened apical margin (Fig. 5, 6). **Abdomen.** The second sternite is the longest, and the fourth sternite is the shortest (Fig. 5, 7). All ventral surface is covered with very dense, homogenous punctation (Fig. 5, 8). Length 1.6\*–1.75 mm. Nicaragua, Guatemala. The new species differs from African species of *Metapetalium* by the form of pronotum – without gibbosity.

All holotypes and paratypes are deposited in the collection of the Museo civico di storia naturale di Genova.

**Key words:** *Hadrotinus*, *Lasioderma*, *Astichticus*, *Metapetalium*, Xyletininae, Dorcatominae, Ptinidae, Coleoptera, new genus, new species, Argentina, Venezuela, Guatemala, Nicaragua, Salvador.

УДК 630.17(082)

## ОСНОВНЫЕ МЕСТООБИТАНИЯ ДЛЯ ОРНИТОФАУНЫ АЛТЫАГАДЖСКОГО НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА

Ф.А. Агабалаев<sup>1</sup>

В результате проведенных исследований на территории Алтыагаджского национального парка для орнитофауны данной области выделены пять биотопов. Так как 90,45% данной области покрыто лесом, большая часть выделенных биотопов приходится на редколесье и густой лес. Селитебная территория с пастбищами вокруг, горно-степной и пойменный биотопы занимают 9,55%. Все выделенные биотопы резко отличаются друг от друга своими дендрологическими характеристиками и имеют большое значение для различных жизненных процессов птиц исследуемой области Республики Азербайджан.

**Ключевые слова:** Алтыагаджский национальный парк, биоценозы, биотопы, вегетация, дендрологические особенности.

Известно, что XX в. произошли большие изменения в окружающей среде. В настоящее время происходит усиление антропогенного фактора и все компоненты экосистемы подвергаются неблагоприятному воздействию. Человек в результате своей деятельности прямо или косвенно влияет на природу и резко меняет естественные биоценозы. К одной из наиболее актуальных экологических проблем, затрагивающих все без исключения страны мира, относится оскудение биологического разнообразия. К сожалению, осталось мало мест с сохранившимися флорой и фауной.

Цель настоящего исследования – изучение основных мест обитания орнитофауны Алтыагаджского национального парка.

### Материалы и методика

В настоящей работе лесные типологические стационарные исследования выполнены на основе метода, предложенного С.В. Зонном (1954) и В.С. Сукачевым (1964). Проведено определение видов деревьев и кустарников, формы и состава ценоза, среднего возраста, средней высоты, диаметра ствола, типа леса, плотности, естественного роста и других особенностей.

Орнитологические исследования проводили в 2013–2015 гг. на основе стационарных и маршрутных методов: 10 дней в зимний период (ноябрь–февраль) и 30 дней в период гнездования (Новиков, 1953).

В период зимовки виды птиц были зарегистрированы в основном визуально, а на гнездо-

вании – по песням. Для определения вида птиц использовали специальные оптические устройства – бинокль (RSPB 10×40) и атласы-определители (Heinzel, Fitter, Parslow, 1995).

### Результаты и их обсуждение

Алтыагаджский национальный парк (общая площадь 11 035 га), расположенный на территории Хызинского и Сиязанского районов, создан в августе 2004 г. на базе Алтыагаджского заповедника и прилегающих лесных территорий.

Основная цель создания Национального парка – обеспечение сохранности основных компонентов природного ландшафта северо-восточных склонов Большого Кавказа, восстановление и защита видов флоры и фауны, реализация экологического образования наряду с туризмом и отдыхом ([www.eco.gov.az](http://www.eco.gov.az)).

Территория парка, находящаяся на высоте 507–2205 м над ур. моря, включает разнообразные биоценозы. Как известно, биоценозы состоят из разных компонентов, одним из которых является флора.

Растительность Алтыагаджского национального парка можно разделить на несколько групп:

- 1) лесной фитоценоз;
- 2) луговой фитоценоз;
- 3) горно-степной фитоценоз.

В результате наших исследований были выделены пять местообитаний (биотопов), имеющих важное значение для орнитофауны в вышеупомянутых фитоценозах. (Султанов, Агабалаев, 2014):

<sup>1</sup> Агабалаев Фарид Али оглы – член Азербайджанского орнитологического общества ([faridbina@inbox.ru](mailto:faridbina@inbox.ru)).

- 1) густой дубово-грабовый, грабо-буковый и буковый лес;
- 2) дубовое и дубо-грабовое редколесье;
- 3) селитебная территория с пастбищами во-круг;
- 4) горно-степной биотоп;
- 5) пойменный биотоп.

Растительный покров северо-восточного склона Большого Кавказа в разные периоды изучался А.А. Гроссгеймом (1952), Л.И. Прилипко (1954), К.С. Асадовым (1980), Ш. Гусейновым (1999), П.М. Афандиевым (1999), К.С. Асадовым совместно с Ф.М. Мамедовым и С.А. Садыговой (2008), а также другими учеными. В результате проведенных исследований были описаны такие растительные зоны, как горные луга, леса и полупустынные территории.

Анализ результатов проведенных исследований показал, что почвенно-растительные комплексы парка распределяются в соответствии с законом вертикальной зональности, как и в других регионах Азербайджана, в зависимости от рельефа территории. В таблице показаны природные ландшафты Алтыгаджского национального парка в соответствии с данными К.С.Асадова и Е.П. Сафаровой (2012). Как видно из таблицы, основная часть изученной территории покрыта лесистыми участками (90,45%) и охватывает два

биотопа, а безлесные участки занимают 9,55% всей площади и охватывают три биотопа.

Анализ литературных данных показывает, что в 1940–1950 гг. в результате вырубki деревьев близлежащие лесные территории подверглись сильному антропогенному воздействию. Однако позже в результате подачи природного газа селениям удалось предотвратить полную вырубку леса. В настоящее время идет полное восстановление лесистых территорий (Мамедов, Халилов, 2005).

Для изучения дендрологических особенностей биотопов, находящихся на территории парка, использовали приблизительно 50 пробных площадок. Изучены тип леса, форма и состав ценоза, средний возраст деревьев и кустарников, их средняя высота, диаметр ствола, класс бонитета, плотность, естественный прирост (число молодых растений на 100 м<sup>2</sup>), количество упавших в течение вегетационного периода листьев и другие особенности.

Проведенные нами исследования позволяют сделать вывод, что лесная зона Алтыгаджского национального парка представлена двумя участками в окрестностях административного здания Алтыгаджского национального парка:

- 1) лесные территории, простирающиеся в сторону деревни Алтыгадж;

#### Природные ландшафты Алтыгаджского национального парка

Название ландшафта	Площадь ландшафта	
	гектар	%
Лесная зона	9981	90,45
Территории, покрытые лесом	9850	89,26
Открытые территории, редколесье	131	1,19
Внелесные зоны	1054	9,55
Пастбища	266	2,41
Горные скалы	429	3,89
Овраги, скальные свай, дороги	299	2,71
Газопроводы, пересекающие площадь	27,6	0,25
Акватории русла рек	32	0,29
<b>ВСЕГО</b>	<b>11035</b>	<b>100</b>

2) лесные территории, простирающиеся в сторону населенных пунктов Гызылказма-Ярымджа, Зохрабкенд, Гарс и Эрзикуш.

В Алтыгаджском национальном парке зона горных лесов начинается на высоте 507 м над ур. моря. В период проведения исследований на первом участке (территория, расположенная в окрестностях административного здания в направлении к с. Алтыгадж) мы видели лишь восстанавливающиеся леса, которые в прошлом подверглись сильным антропогенным воздействиям, однако в настоящее время лес полностью восстановлен. Из деревьев здесь произрастают в основном кавказский дуб (*Quercus iberica*) и кавказский граб (*Carpinus caucasica*). Из кустарников зарегистрированы кизил обыкновенный (*Cornus mas*) и восточный боярышник (*Crataegus orientalis*).

Территория первого участка выделена нами как биотоп – *дубовое или дубово-грабовое редколесье*. Этой части леса свойственны плохо развитая растительность и плохие дендрологические характеристики.

Высота деревьев в среднем 5 м, а диаметр стволов 9 см; высота кустарников 1,5 м, диаметр 2 см. В течение одного вегетационного периода (2013 г.) количество опавших листьев составляло около 10 г на 10 см<sup>2</sup>. Естественный прирост составил в среднем 15 стволов.

Второй участок (лесная зона, простирающаяся от административного здания Алтыгаджского национального парка в направлении сел Гызылказма-Ярымджа, Зохрабкенд, Гарс и Эрзикуш) отличается от описанного выше первого участка (лесные территории, простирающиеся в сторону деревни Алтыгадж) тем, что здесь растительный покров более густой и имеет хорошие дендрологические показатели. Это связано с тем, что до создания парка эта территория была составной частью Алтыгаджского заповедника, созданного еще в 1990 г. Кроме того, эта территория имеет крутые горные склоны, препятствующие антропогенному воздействию. Территория второго участка выделена как биотоп – *густой дубово-грабовый, грабо-буковый и буковый лес*.

На высоте от 507 до 900 м над ур. моря произрастает в основном дубово-грабовый лес, на высоте от 700 до 900 м над ур. моря – чисто грабовый, а на высоте 900–1400 м над ур. моря – буковый лес. Однако наряду с этими основными лесными породами встречаются другие виды растений, участвующие в образовании различных ярусов фитоценозов.

Из деревьев встречаются восточный бук (*Fagus orientalis*), кавказский дуб (*Quercus iberica*), кавказский граб (*Carpinus caucasica*), клен полевой (*Acer campestre*), ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior*), вяз малый (*Ulmus foliacea*); в небольшом количестве отмечены кавказская липа (*Tilia caucasica*) и яблоня восточная (*Malus orientalis*) (Султанов, Агабалаев, 2014).

Дендрологические характеристики этих видов растений на втором участке выше, чем на первом. Высота деревьев около 25 м, диаметр стволов 40 см, количество опавших листьев в течение одного вегетационного периода (2013 г.) составляло около 18 г на 10 см<sup>2</sup>. Естественный прирост (число молодых растений на 100 м<sup>2</sup>) составил в среднем 25 стволов.

Три остальные биотопа (селитебная территория с пастбищами вокруг, горно-степной и пойменный биотопы), выделенные нами, хотя и охватывают малую часть территории, но очень важны для птиц.

*Селитебными* называют территории, которые человек использует в процессе своей жизнедеятельности (строительство дорог, выпас рогатого скота и т.д.). Они находятся в основном в зонах, граничащих с парком, охватывают села Ярымджа, Гызылказма, Бахшылы, Бейахмедюрд, Эрзикуш, Зохрабкенд, Гарс. Кроме того, к этим территориям относятся пастбища и луга вокруг названных сел.

Луга – специальные растительные сообщества, образующиеся в результате хозяйственной деятельности человека. В результате этой деятельности естественные леса постепенно исчезают, а на их месте формируются места для посева и пастбищ.

В этом биотопе в составе ценозов преобладают мезофитные травы семейств отдела покрытосеменных (Angiospermae), для развития которых имеются благоприятные условия (влажные и хорошо аэрируемые почвы). На подлесных почвах наблюдаются свойства, присущие свойствам почв леса и луга. В результате исследований в этих биотопах были зарегистрированы следующие виды растений: мятлик луковичный (*Poa bulbosa*), ячмень дикий (*Hordeum spontaneum*); ежа сборная (*Dactylis glomerata*), тысячелистник обыкновенный (*Achillea millefolium*), полынь обыкновенная (*Artemisia fragrans*), бодяк обыкновенный (*Cirsium vulgare*), астрагал золотистый (*Astragalus aureus*), мятлик лесной (*Poa nemoralis*), шалфей лекарственный (*Salvia officinalis*) и овес посевной (*Avena sativa*).

*Горно-степной биотоп* имеет статус очень своеобразного места не только на территории Алтыгаджского национального парка, но и во всей Республике. Этому биотопу свойственны такие виды птиц, которые не встречаются в других биотопах. На территории парка этот биотоп начинается на высоте 1300 м над ур. моря и продолжается до горы Дюбрар (2205 м над ур. моря). Кроме того, здесь имеются маленькие озера, которые служат временным местообитанием и местом отдыха птиц на пролете (различные виды уток и поганок, а также хищных птиц).

Почвенный покров представлен глеевыми дерновыми почвами горно-лугового подтипа с глубиной до 39 см. Растения, произрастающие здесь, приспособлены к проживанию в неблагоприятных условиях. Большинство этих растений засухоустойчивы, активны в основном в весенний период вегетации, с повышением температуры воздуха период вегетации заканчивается. Во время наших исследований температура воздуха составляла 25–28 °С, но иногда доходила до 40 °С.

Этот тип фитоценоза по рельефу, микроклиматическим условиям и растительности резко отличается от лесных фитоценозов. Основная особенность горно-степного биотопа состоит в том, что здесь произрастают своеобразные травы, а деревья и кустарники не встречаются. Степень покрытия травой составляет 60–100%.

В результате наших исследований были зарегистрированы следующие виды растений: можжевельник обыкновенный (*Juniperus communis*), акантолимон (*Acantholimon*), астрагал (*Astragalus aureus*), бодяк обыкновенный (*Cirsium vulgare*), мятлик луковичный (*Poa bulbosa*), костер пестрый (*Zerna variegatus*) и шалфей предсказателей (*Salvia divinorum*). Поселенные и субальпийские луга создают благоприятные условия и местообитания для многих видов птиц и животных.

*Пойменный биотоп.* На исследуемой территории Алтыгаджского национального парка протекают реки Атачай и Гильгильчай. Эти реки и их притоки имеют большое значение для местной фауны.

Площадь бассейна р. Атачай 347 км<sup>2</sup>, средняя ширина бассейна 7,7 км, средняя высота расположения бассейна 844 м. Эта река имеет режим затопления. Основной источник питания реки – дождевая вода (74%), снежная вода (18%) и грунтовые воды (8%). Средний речной поток составляет 0,062 м<sup>3</sup>/с, удельный расход воды 64,5 м<sup>3</sup>/с.

Река Атачай и ее притоки берут свое начало на горе Дюбрар (выше 2205 м над ур. моря), затем реки соединяются в общую протоку, которая протекает по северной границе парка.

Приток Халанджчай берет свое начало вблизи с. Ярмджа и, протекая вблизи административного здания Алтыгаджского национального парка, соединяется с р. Атачай.

Особое значение имеет приток р. Гильгильчай, протекающий по территории с. Эрзикюш. По берегам рек растет лес, что оказывает большое влияние на жизнь животных, обитающих в этой части исследуемой территории. Здесь распространены следующие виды растений: кавказский дуб (*Quercus iberica*), кавказский граб (*Carpinus caucasica*), тис ягодный (*Taxus baccata*), клен полевой (*Acer campestre*), можжевельник обыкновенный (*Juniperus communis*); а из кустарников встречаются держи-дерево (*Paliurus spina-christi*), шиповник (*Rosa eanina*), барбарис обыкновенный (*Berberis vulgaris*), облепиха крушиновидная (*Hippophae rhamnoides*), боярышник восточный (*Crataegus orientalis*) и ежевика (*Rubus fruticosus*).

### Выводы

1. Алтыгаджский национальный парк (общая площадь 11 035 га) был создан в августе 2004 г. на базе Алтыгаджского заповедника и прилегающих лесных территорий.

2. В результате наших исследований были выделены 5 местообитаний (биотопов), имеющих большое значение для орнитофауны исследуемой территории.

3. Выделенные биотопы существенно различаются своими фитоценологическими и дендрологическими показателями, а следовательно, и видовым составом птиц.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

#### [REFERENCES]

Асадов К.С. Типы лесов Самур-Кусарчайского междуречья // Вестн. с.-х. наук (Баку). 1980. № 4. С. 62–67 [Asadov K.S. Tipy lesov Samur-Kusarchajskogo mezhdurech'ya // Vestn. s.-kh. nauk (Baku). 1980. № 4. S. 62–67].

Асадов К.С., Мамедов Ф.М., Садыгова С.А. Леса и дендрофлора северо-восточного склона Большого Кавказа. Баку, 2008. 276 с. [Asadov K.S., Mamedov F.M., Sadygova S.A. Lesa i dendroflora severo-vostochnogo sklona Bol'shogo Kavkaza. Baku, 2008. 276 s.].

- Асадов К.С., Сафарова Е.П.* Растительный покров Алтыгаджского Национального Парка // Сб. Бот. сада НАН Азербайджана. Баку, 2012, Т. X, С. 24–36 [Asadov K.S., Safarova E.P., Rastitel'nyj pokrov ltyagadzshslogo Natsional'nogo Parka // Sb. Bot. sada NAN Azerbajdzhana. Baku, 2012. T. X, S. 24–36].
- Афандиев П.М.* Скальная растительность долины Тенге // Сб. статей флоры Азербайджана. Баку (Bakı), 1999. С. 244–246 [Afandiev P.M. Skal'naya rastitel'nost' doliny Tenge // Sb. statej flory Azerbajdzhana. Baku (Bakı), 1999. S. 244–246].
- Гроссгейм А.А.* Растительные богатства Кавказа. М., 1952. 36 с. [Grossgeim A.A. Rastitel'nye bogatstva Kavkaza. M., 1952. 36 s.].
- Гусейнов Ш.Г.* Выращивание орехоплодных в горных склонах методом террас. // Сб. статей флоры Азербайджана. Баку, 1999. С. 274–278 [Gusejnov Sh.G. Vyrashchivanie orekhoplodnykh v gornyx sklonakh metodom terras // Sb. statej flory Azerbajdzhana. Baku, 1999. S. 274–278].
- Зонн С.В.* Состояние и задачи исследований по вопросу о взаимоотношениях между лесом и почвой // Тр. Ин-та Леса АН СССР (М.), 1954. Т. XXIII. С. 67–86 [Zonn S.V. Sostoyanie i zadachi issledovaniy po voprosu o vzaimootnosheniyakh mezhdru lesom i pochvoj // Tr. In-ta Lesa AN SSSR (M.), 1954. T. XXIII. S. 67–86].
- Мамедов Г.Ш., Халилов М.Ю.* Экология и окружающая среда. Баку, 2005. С. 361–362 [Mamedov G.Sh., Khalilov M.Yu. Ekologiya i okruzhayushchaya sreda. Baku, 2005. S. 361–362].
- Новиков Г.А.* Полевые исследования по экологии наземных позвоночных. М., 1953. С. 139–252 [Novikov G.A. Polevye issledovaniya po ekologii nazemnykh pozvonochnykh M., 1953. S. 139–252].
- Прилипко Л.И.* Лесная растительность Азербайджана. Баку, 1954. 484 с. [Prilipko L.I. Lesnaya rastitel'nost' Azerbajdzhana. Baku, 1954. 484 s.].
- Сукачев В.Н.* Основные понятия лесной биологии. М., 1964. 324 с. [Sukachev V.N. Osnovnyye ponyatiya lesnoj biotsenologii. M., 1964. 324 s.].
- Султанов Э.Х., Агабалаев Ф.А.* О растительном покрове нижнего пояса леса Алтыгаджского Национального Парка // Актуальные проблемы экологии и почвоведения в XXI веке. Баку, 2014. С. 154–155 [Sultanov E.Kh., Agabalaev F.A. O rastitel'nom pokrove nizhnego poyasa lesa Altyagadzshskogo Parka // Aktual'nye problemy ekologii i pochvovedeniya v XXI veke. Baku, 2014. S. 154–155].
- www.eco.gov.az.
- Hermann Heinzel, Richard Fitter, John Parslow.* Birds of Britain and Europe with North Africa and the Middle East. L., 1995. 385 p.

Поступила в редакцию / Received 15.12.2018  
Принята к публикации / Accepted 30.01.2018

## MAIN HABITATS FOR ORNITHOFAUNA ALTIAGACH NATIONAL PARK

*F.A. Agabalayev*<sup>1</sup>

As a result of the research conducted in the Altiagach National Park, five biotopes were identified for the avifauna of this area. Since 90.45% of this area is covered with a forest of five selected biotopes, most of it is in light forests and dense forest. 9.55% is a residential area with pastures around, mountain steppe and floodplain biotopes. All selected biotopes differ sharply from each other in their dendrological characteristics and are important in the various life processes of birds in the studied region of the Azerbaijan Republic.

**Key words:** Altiagach National Park, biocenoses, biotopes, vegetation, dendrological features.

<sup>1</sup> Agabalaev Farid Ali ogly, member of the Azerbaidzhan ornithological society (farid-bina@inbox.ru).



УДК 581.55

## ВЫСОТА КАК ФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ ПРИЗНАК АЛЬПИЙСКИХ РАСТЕНИЙ

К.В. Дудова<sup>1</sup>, Г.Г. Атабаллыев<sup>2</sup>, А.А. Ахметжанова<sup>3</sup>, Д.М. Гулов<sup>4</sup>, С.В. Дудов<sup>5</sup>,  
Т.Г. Елумеева<sup>6</sup>, Г.В. Клинк<sup>7</sup>, О.А. Логвиненко<sup>8</sup>, Р.Б. Семенова<sup>9</sup>, В.Г. Онипченко<sup>10</sup>

Исследован функциональный признак – высота растения, определяемая как кратчайшее расстояние от верхних, хорошо развитых листьев до субстрата (почвы, скальной поверхности и т.п.), для 337 видов высокогорий Тебердинского заповедника. Исследованные виды отнесены к разным функциональным группам и произрастают в различных сообществах субальпийского, альпийского и субнивального поясов. Средняя высота растений варьирует от 5 мм (*Draba hispida*) до 3,1 м (*Abies nordmanniana*). Наиболее низкие (менее 10%) коэффициенты вариации высоты показаны для *Urtica dioica*, *Festuca varia*, *Geranium gymnocaulon*. Наибольшее варьирование показано для *Saxifraga juniperifolia*, *Botrychium lunaria*, *Ranunculus brachylobus*, *Minuartia imbricata*, *Trifolium repens* ( $CV > 60\%$ ). Наибольший вклад в суммарную дисперсию высоты высокогорных растений вносит межвидовая внутриценотическая изменчивость (50,8%). В меньшей степени на нее влияет межвидовая межценотическая (33,7%) и внутривидовая (15,5%) изменчивость. По средневзвешенным оценкам высоты альпийские фитоценозы образуют ряд: альпийские ковры < альпийские лишайниковые пустоши < гераниево-копеечниковые луга < пестроовсянищевые луга. Средневзвешенная высота для всей совокупности площадок альпийских фитоценозов положительно скоррелирована с надземной биомассой, однако внутри фитоценозов такая связь отмечена только для пестроовсянищевых лугов. Положительная корреляция средней высоты отдельных видов растений с их биомассой показана лишь для наиболее продуктивных сообществ альпийского пояса – гераниево-копеечниковых лугов. Среди сообществ альпийского пояса высота растений связана с их доминированием преимущественно в луговых фитоценозах, в то время как в низкопродуктивных альпийских коврах доминируют более низкие растения. Отмечена также положительная корреляция высоты с размерными характеристиками листьев – сухой массой ( $r = 0,62$ ;  $p < 0,05$ ) и площадью ( $r = 0,61$ ;  $p < 0,05$ ). Не обнаружено корреляции высоты с толщиной листа, удельной листовой поверхностью, содержанием воды, азота, углерода и фосфора в листе, массой семян и интенсивностью микоризной инфекции. Выявлен значимый филогенетический сигнал для высоты растений, показывающий, что более близкородственные виды чаще имеют сходную высоту.

**Ключевые слова:** функциональные признаки, альпийские растений, высота, филогенетический сигнал, Тебердинский заповедник.

Среди всего многообразия признаков растений особое значение имеют функциональные (англ. functional traits). К этой группе относят морфологические, физиологические и фенологические признаки, которые косвенно влияют

на приспособленность (fitness) растений через их основные функции: рост, размножение и выживание. Их измерение позволяет установить взаимосвязи между разными уровнями организации фитоценозов – от отдельных особей до

<sup>1</sup> Дудова Ксения Вячеславовна – аспирант биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова (k.v.dudova@yandex.ru); <sup>2</sup> Атабаллыев Гурбан – студент Карачаево-Черкесского университета имени У.Д. Алиева (vonipchenko@mail.ru); <sup>3</sup> Ахметжанова Асем Аниязпаровна – ст. науч. сотр. биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова (assemok@mail.ru); <sup>4</sup> Гулов Давут – студент Карачаево-Черкесского университета имени У.Д. Алиева (vonipchenko@mail.ru); <sup>5</sup> Дудов Сергей Валерьевич – науч. сотр. биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, канд. биол. наук (serg.dudov@gmail.com); <sup>6</sup> Елумеева Татьяна Георгиевна – доцент биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, канд. биол. наук (elumeeva@yandex.ru); <sup>7</sup> Клинк Галина Викторовна – мл. науч. сотр. Института проблем передачи информации им. Харкевича РАН, канд. биол. наук (galkaklink@gmail.com); <sup>8</sup> Логвиненко Оксана Анатольевна – доцент Карачаево-Черкесского университета имени У.Д. Алиева, канд. биол. наук (vonipchenko@mail.ru); <sup>9</sup> Семенова Рада Башировна – доцент, Карачаево-Черкесский университет имени У.Д. Алиева, канд. биол. наук (vonipchenko@mail.ru); <sup>10</sup> Онипченко Владимир Гертурдович – зав. кафедры геоботаники, биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, докт. биол. наук, профессор (vonipchenko@mail.ru).

целой экосистемы (Violle et al., 2007, Bello et al., 2013; Garnier et al., 2016).

Для получения данных по функциональным признакам для многих видов в разных условиях разработаны стандартизированные международные протоколы, регламентирующие требования и описывающие порядок измерения ключевых признаков (Cornelissen et al., 2003; Perez-Harguindeguy et al., 2013).

Требования, предъявляемые к ключевым признакам следующие (Garnier et al., 2001; Lavorel et al., 2007; Garnier et al., 2016):

1) признак должен быть связан с функцией растения;

2) признак должен относительно просто и быстро измеряться;

3) признак должен измеряться согласно стандартизированным протоколам для большого спектра видов из различных местообитаний;

4) внутривидовая изменчивость должна быть значимо меньше межвидовой.

К таким параметрам относятся высота вегетативных органов растения, толщина листа, удельная поверхность корней, содержание элементов минерального питания в листьях и корнях (Diaz, Cabido, 2001; Cornelissen et al., 2003; Enquist, 2007). Даже небольшое число признаков позволяет описать основные оси варьирования функций растений. Показано, что удельная листовая поверхность, высота вегетативных органов и масса семян проявляют себя как маркёры осей поглощения ресурсов, роста и размножения растений соответственно (Westoby, 1998; Westoby et al., 2002; Lavergne et al., 2003; Bello et al., 2013; Chalmardrier et al., 2014, Funk et al., 2016).

Функциональные признаки в той или иной степени связаны между собой. Некоторые из них образуют устойчивые группы ковариаций, которые остаются неизменными в разных условиях. Их выявление позволяет, во-первых, прогнозировать возможное изменение трудно измеряемых признаков на основе измерений ключевых (Lavorel, Garnier, 2002); во-вторых, выявлять функциональные группы и жизненные стратегии видов растений (Cornelissen et al., 2003; Pierce et al., 2017).

На проявление функциональных признаков оказывают влияние абиотические, биотические и эволюционные факторы. Для выявления эволюционно обусловленных взаимосвязей между видами в сообществе используют филогенетические данные (Webb et al., 2002; Hardy, 2008; Cavender-Bares, 2009). Для каждого признака

может быть рассчитан филогенетический сигнал – показатель зависимости разности между значениями признака между видами и расстояния между этими видами на филогенетическом древе (показатель филогенетической близости видов). Для его вычисления используют различные модели и индексы (Münkemüller et al., 2012). Поскольку недавно разошедшиеся таксоны часто схожи, предполагается существование прямой связи между эволюционной близостью организмов в сообществе, признаками, которыми они обладают, и экологическими процессами, которые определяют их распространение и участие (Blomberg, Garland, 2002; Kraft et al., 2007; Pillar, Duarte, 2010).

Высота растения – один из самых репрезентативных и легко измеряемых признаков (Moles et al., 2009; Garnier et al., 2016), играющий важную роль в исходе конкуренции (Lattanzi et al., 2012; Онипченко, 2014). Более высокие растения в сообществе не только получают конкурентное преимущество в борьбе за свет, но и эффективнее опыляются и распространяют семена (Cornelissen et al., 2003; Osada, 2011; Thomson et al., 2011; Garnier et al., 2016).

Существует несколько вариантов определения этого параметра. При разной постановке исследовательских задач измеряют максимальную высоту отдельных особей и высоту полога (Westoby et al., 2002; Caccianiga, 2006; Reich et al., 2003; Kraft, Ackerly, 2010; Lebrija-Trejos et al., 2010), а также фиксируют максимальное вертикальное положение как генеративных (Abramova, 2012), так вегетативных органов растений. Поскольку для фотосинтеза и связанных с ним процессов основное значение имеет расположение хорошо развитых листьев, в протоколе предложена методика измерения «вегетативной» высоты как наименьшего расстояния между верхней границей основных фотосинтетических тканей растений и уровнем субстрата (Cornelissen et al., 2003) (далее по тексту – высота растений).

Высота коррелирует с такими признаками растения, как диаметр стебля, средняя площадь поперечного среза корня, длина корней и надземная биомасса (Cornelissen et al., 2003). У деревьев высота коррелирует также с плотностью листьев, содержанием в них азота и массой семян (Falster, Westoby, 2005). В альпийских сообществах Тибета высота растений очень хорошо коррелирует с отношением их подземной биомассы к надземной (Li et al., 2008). Высота

растений также связана с их фенологическими признаками – временем начала и пика цветения (Dahlgren et al., 2006), а также может быть использована для индикации абиотических условий среды, например, влажности почвы в аридных регионах (Cornwell, Ackerly, 2009).

В целях разностороннего сравнительного исследования высоты как функционального признака растений высокогорий Тебердинского заповедника мы поставили следующие задачи:

рассмотреть варьирование этого показателя для большого числа видов высокогорных сообществ;

оценить средние и среднезвешенные значения высоты для альпийских сообществ четырех основных типов;

выявить связь высоты с надземной биомассой видов внутри фитоценозов и в общем для альпийских растений, а также выявить корреляцию высоты с другими функциональными признаками;

оценить филогенетический сигнал этого признака.

Интегральные показатели функционального разнообразия альпийских сообществ по признаку высоты растений рассмотрены нами в отдельной публикации (Дудова и др., 2018).

### Материалы и методы

Исследования проводили в период с 3.07.2017 по 5.09.2017 на территории Тебердинского государственного биосферного заповедника (Карачаевко-Черкесская республика, Россия). Заповедник расположен на северо-западном склоне Главного Кавказского хребта и занимает площадь около 85 тыс. га. При этом большая часть (85%) площади заповедника находится выше 2000 м над ур. моря в высокогорьях: субальпийском, альпийском, субнивальном и нивальном поясах. Изучены растения высокогорий (1800–3400 м над ур. моря) в пределах широкого спектра сообществ.

Наибольшую площадь среди субальпийских сообществ (1850–2600 м над ур. моря) занимают флористически богатые вейниковые субальпийские луга (*Calamagrostis arundinacea*, *Millium effusum*, *Geranium sylvaticum*, *Campanula latifolia*, *Rumex alpestris*, *Betonica macrantha*, *Pyrethrum coccineum*, *Seseli libanotis*) (латинские названия здесь и далее приводятся по работе А.С. Зернова и др., 2015). Чаще всего они расположены на средней крутизне и крутых склонах южных экспозиций (7–35°). В субальпийском поясе флористически богаты также вы-

сокотравные сообщества, чаще приуроченные к речным долинам и склонам небольшой крутизны южной экспозиции. Для них в качестве диагностических выступают виды *Ligusticum alatum*, *Aconitum orientale*, *Cephalaria gigantea*, *Lapsana communis*, *Dactylis glomerata*. В субальпийском поясе также представлено рудеральное высокоотравье. Наибольшее участие в этих сообществах имеют такие виды как *Rumex alpinus*, *Urtica dioica*, *Anthriscus sylvestris*, *Urtica dioica* (Onipchenko, 1994).

В альпийском поясе мы изучили растения сообществ несколько типов (2500–3100 м над ур. моря). Альпийские лишайниковые пустоши (АЛП) занимают наветренные гребни и склоны. Доминанты среди сосудистых растений – *Festuca ovina*, *Carex sempervirens*, *C. umbrosa*, *Trifolium polyphyllum*, *Anemone speciosa*, *Antennaria dioica*, *Campanula tridentata* (Elumeeva et al., 2015). Пестроовсяницево-луговые (ПЛ) располагаются на склонах южной экспозиции и доминантами там являются плотнодерновинные злаки (*Festuca varia*, *Nardus stricta*). Гераниево-копеечниковые луга (ГКЛ) занимают нижние части склонов различных аспектов. Основные компоненты – *Geranium gymnocaulon*, *Hedysarum caucasicum*, *Carum meifolium*, *Pulsatilla aurea* и *Pedicularis condensata*. Сообщества альпийских ковров (АК) формируются в западинах и характеризуются большим снегонакоплением (3–4 м) и коротким вегетационным сезоном. Доминанты – *Sibbaldia procumbens*, *Minuartia aizoides* и *Taraxacum stevenii* (Elumeeva et al., 2015).

Перечисленные сообщества занимают значительную площадь высокогорий (Onipchenko, Pavlov, 2009). Кроме видов этих сообществ в нашу выборку включены растения щебнистых, мелко- и крупноглыбистых осыпей, а также виды растений скальных выходов.

Растения субнивального пояса (более 3100 м над ур. моря) представлены растениями осыпей и скальных выходов (*Delphinium caucasicum*, *Saxifraga moschata*, *Draba rigida*, *Lamium tomentosum*).

По базе геоботанических описаний нами отобраны виды, которые встречаются выше 1800 м над ур. моря и указаны для более чем шести пробных площадей. Среди них нами изучены высоты 337 видов сосудистых растений, которые составляют подавляющее большинство обычных высокогорных видов Тебердинского заповедника. Значения биомассы и других функциональных признаков, использованные в анализе данных, получены в результате предыдущих исследова-

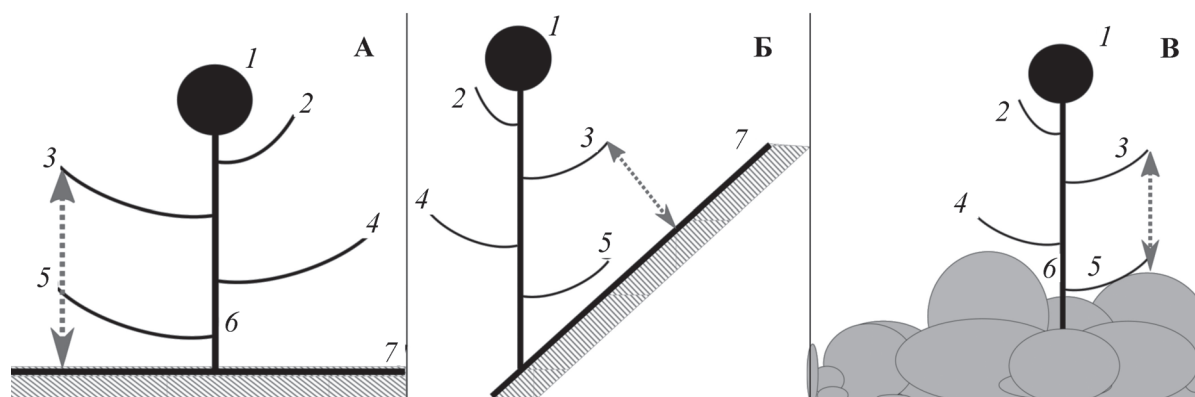


Рис. 1. Измерение высоты растения на разных типах субстратов (А, Б, В): 1 – соцветие, 2 – присоцветный лист, 3 – верхний фотосинтезирующий лист, 4, 5 – листья, 6 – ось побега, 7 – поверхность субстрата

ний (Онипченко, 1990). В работе использовано следующее деление на функциональные группы: деревья, кустарники, кустарнички, злаки, осоки, бобовые, разнотравье.

### Измерение высоты

Высоту измеряли по принятому международному протоколу измерений (Cornelissen et al., 2003, Perez-Harguindeguy et al., 2013) как кратчайшее расстояние между субстратом и верхней точкой верхнего хорошо развитого фотосинтезирующего листа растения. Высоту расположения прицветных и присоцветных листьев не учитывали, если они имели небольшую площадь (менее трети от средней площади листьев вегетативных побегов) (рис. 1, А). Поскольку в высокогорном ландшафте большинство фитоценозов расположено на склонах разной крутизны, то кратчайшее расстояние измеряли как перпендикуляр к поверхности склона (рис. 1, Б). В случае измерения растений на разных типах осыпей брали кратчайшее расстояние от листа до ближайшего камня, перпендикулярно к его поверхности (рис. 1, В). В рамках протокола выбирали сформированные, хорошо развитые особи без видимых патологий, в сообществах, соответствующих обычным местообитаниям изучаемых растений (Lavergne et al., 2003). Для каждого вида в пределах сообщества сделаны 25 измерений. Растения ряда видов измерены в нескольких сообществах.

### Определение биомассы и значений функциональных признаков

Для получения оценок участия видов в альпийских фитоценозах использовали их надземную биомассу. В течение ряда лет на каждом из четырех альпийских сообществ брали около 100

укозов с площадок  $25 \times 25$  см ( $0,0625$  м<sup>2</sup>). Укосы были разобраны по видам, перед взвешиванием их высушивали не менее 8 ч при температуре 80–105 °С. Отбор укозов проводили в середине и конце августа после пика цветения. В надземную биомассу включались как зеленые части растений, так и ветошь текущего года (Онипченко, 1990).

Мы проверяли наличие значимых корреляций между высотой вегетативных органов растений и такими функциональными признаками, как сухая масса, площадь и толщина листа, удельная листовая поверхность, содержание элементов минерального питания, масса семян и интенсивность микоризной инфекции вида. Значения этих признаков были взяты из ранее опубликованных результатов и базы данных Тебердинской экспедиции:

- 1) морфолого-экологические параметры листьев (сухая масса, площадь и толщина листа, удельная листовая поверхность) – И.И. Шидакова и В.Г. Онипченко (2007);
- 2) содержание элементов минерального питания в листе – база TRY (Kattge et al., 2011);
- 3) масса семян – наши неопубликованные данные;
- 4) интенсивность микоризной инфекции – А.С. Байкалова и В.Г. Онипченко (1988).

### Анализ данных

Для всех видов оценивали нормальность распределений и коэффициент вариации. Анализ нормальности выборок проводили по критериям Шапиро–Уилка, Колмогорова–Смирнова и методу выборочных квартилей.

Для отдельных видов, их функциональных групп и растительных сообществ вычисляли основные описательные статистики. Значимость

Т а б л и ц а 1

**Используемые показатели филогенетического сигнала**

Показатель	Метод вычисления p-value	Диапазон значений	Пакет R
Pagel's ( $\lambda$ )	критерий отношения правдоподобия	(0)–(+1)	geiger
C	пермутационный тест	(–1)–(+1)	phylobase
K	сравнение с распределением статистики для данных, симулированных при верности нулевой гипотезы (отсутствие филогенетического сигнала)	(0)–( $\infty$ )	phytools
I	сравнение с нормальным распределением статистики при верности нулевой гипотезы (отсутствие филогенетического сигнала)	(–1)–(+1)	ape

различий средних проверяли с помощью непараметрического критерия Уилкоксона. Для анализа скоррелированности признаков использовали непараметрический коэффициент корреляции Спирмена. Вклад разного типа изменчивости (внутривидовая, межвидовая внутриценотическая, межвидовая межценотическая) оценивали с помощью гнездового двухфакторного дисперсионного анализа (nested ANOVA). Для расчетов использовали пакеты программ LibreOffice Calc 5.1.6.2, StatSoft Statistica 8.0, среда R.

Для вычисления филогенетического сигнала высоты растений использованы данные по 208 высокогорным видам. Рассчитывали четыре показателя в статистической среде R (табл. 1). Филогенетический сигнал рассчитывали на базе дерева покрытосеменных растений с длинами ветвей, соответствующими молекулярному возрасту расхождения таксонов, представленному в публикации Wikstrom et al. (2001) с разрешением до семейства, поскольку более детально филогения всей альпийской флоры Кавказа в доступных источниках не была представлена. На базе общего дерева было построено региональное дерево для альпийской флоры Тебердинского заповедника, которое и использовали при расчете параметров филогенетического сигнала.

**Результаты и обсуждение**

**Высота отдельных видов**

Средняя высота вегетативных органов для растений высокогорий Тебердинского заповедника варьирует от 5 мм до 3,1 м. Среднее значение для высокогорных растений составляет  $250 \pm 7$  мм, а для растений альпийского и субальпийского поясов –  $120 \pm 7$  и  $412 \pm 43$  мм соответственно, различие статистически значимо ( $p$ -value < 0,05). Эти результаты хорошо совпадают со средней высотой растений (27 см), рас-

считанной для  $60$ – $75^\circ$  северной широты (Moles et al., 2009).

Наиболее низко листья расположены у *Draba hispida* ( $5 \pm 0,6$  мм), *Gnaphalium supinum* ( $7 \pm 1,3$  мм), *Veronica minuta* ( $8 \pm 1,5$  мм), *Saxifraga sibirica* ( $9 \pm 1,1$  мм), *Gentiana verna* ( $10 \pm 0,7$  мм). Эти виды приурочены к сообществам альпийских ковров, лишайниковым пустошам и скальным выходам альпийского пояса.

Самые *высокие* виды растений по выборке – деревья на верхней границе леса: *Betula litwinowii* ( $2312 \pm 190$  мм), *Pinus sylvestris* ( $2482 \pm 229$  мм), *Picea orientalis* ( $2990 \pm 316$  мм), *Abies nordmanniana* ( $3074 \pm 298$  мм).

Наиболее высоко среди травянистых растений расположены листья у *Angelica purpurascens* ( $1190 \pm 139$  мм), *Telekia speciosa* ( $1157 \pm 31$  мм), *Senecio macrophyllus* ( $1093 \pm 28$  мм). Они приурочены к высокотравным субальпийским лугам, ложбинам стока и речным долинам у верхней границы леса.

Для всех выборок в исследовании проведены тесты на нормальность по критерию Шапиро–Уилка ( $W = 0,586$ ;  $p$ -value =  $2,2 \cdot e^{-16}$ ), критерию Колмогорова–Смирнова ( $D = 1$ ;  $p$ -value =  $2,2 \cdot e^{-16}$ ) и графическим методом выборочных квартилей. По результатам всех трех тестов распределение признака для большинства изученных видов не соответствует нормальному (рис. 2). В связи с этим для сравнения средних величин и корреляционного анализа использовали непараметрические критерии.

Среди изученных видов наиболее низкие (менее 10%) коэффициенты вариации высоты (CV) показаны для *Urtica dioica*, *Festuca varia*, *Geranium gymnocaulon*. *Festuca varia* и *Geranium gymnocaulon* – доминанты двух типов альпийских сообществ: пестроовсянищевых и гераниево-копеечниковых лугов (Onipchenko,

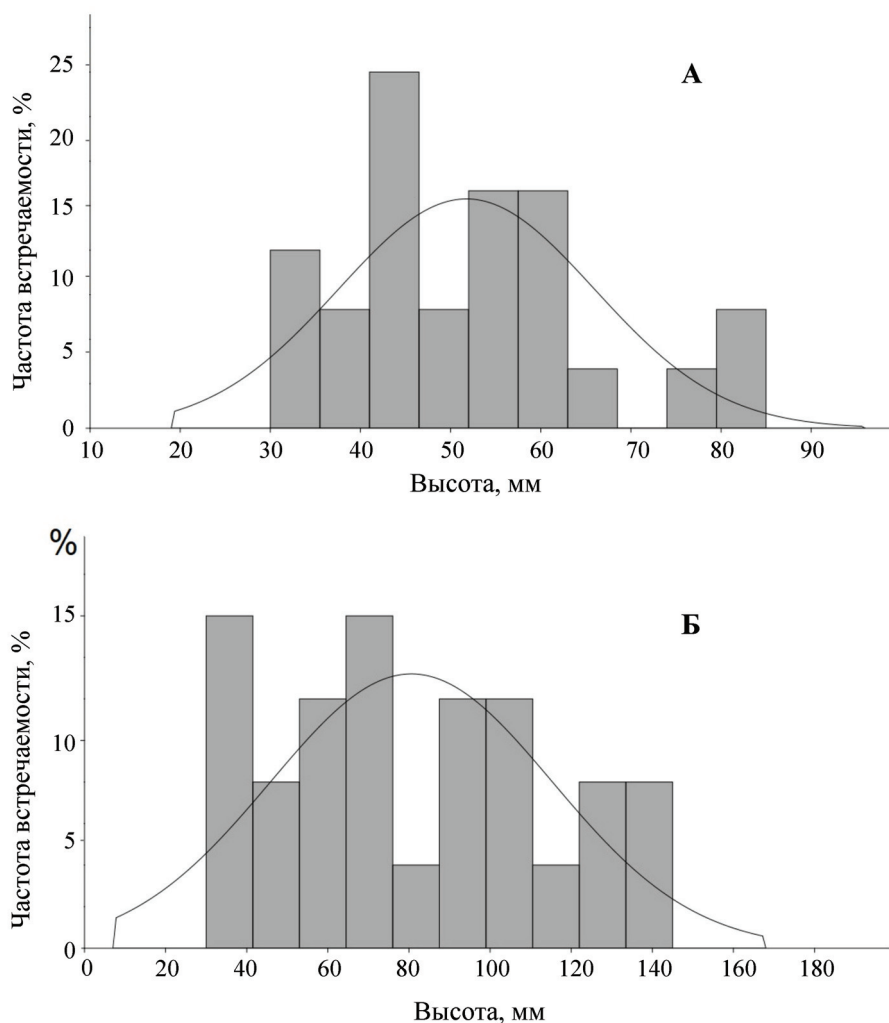


Рис. 2. Примеры гистограмм распределения показателей высот. А – *Viola altaica*, Б – *Valeriana alpestris*. По оси абсцисс – классы высоты, мм, по ординате – частота встречаемости измерений в пределах каждого класса

2002). *U. dioica* – типичный элемент рудерального высокотравья – может образовывать монодоминантные группировки или быть содоминантом в нарушенных выпасом субальпийских сообществах. Другие виды, встречающиеся в таких фитоценозах, также имеют небольшое варьирование изучаемого признака ( $CV < 20\%$ ). Низкое значение коэффициента вариации для крапивы можно объяснить конкуренцией за свет. Поскольку доминанты имеют крупные листья (площадью более  $50 \text{ см}^2$ ), их побеги существенно затеняют более низкие растения, которые для получения достаточного количества солнечного света стремятся иметь близкие значения высоты.

В диапазон значений коэффициента вариации 10–20% попадает 74 вида, встречающихся в различных растительных сообществах. Для

168 видов варибельность колеблется в диапазоне 20–33%, для 135 – в диапазоне 33–80%. Наибольшая степень рассеяния показана для *Saxifraga juniperifolia*, *Botrychium lunaria*, *Ranunculus brachylobus*, *Minuartia imbricata*, *Trifolium repens* ( $CV > 60\%$ ). Средняя высота этих видов менее 100 мм. Все виды приурочены к сообществам альпийского пояса, кроме *T. repens*, который встречается вдоль троп и дорог в субальпийских сообществах.

Высоту ряда видов (*Campanula tridentata*, *Festuca ovina*, *Gentiana pyrenaica*, *Ranunculus oreophilus* и др.) измеряли отдельно в разных сообществах. Средние показатели для этих видов значимо различаются (во всех случаях при сравнении выборок  $p < 0,05$ ). Например, *F. ovina* в луговых фитоценозах в среднем более высокая (108 мм), чем в сообществах лишайни-

ковых пустошей и альпийских ковров (93 мм). *Campanula tridentata* достигает в сообществах пустошей в среднем 29 мм, а в луговых сообщества – 21 мм.

Наибольший вклад в суммарную дисперсию высоты высокогорных растений вносит межвидовая внутриценотическая изменчивость (50,8%). В меньшей степени на нее влияет межвидовая межценотическая (33,7%) и внутривидовая (15,5%) изменчивость. Это согласуется с изначальными предпосылками функционального подхода, предполагающего, что варьирование значений признака между видами значительно больше, нежели внутривидовое варьирование (Garnier et al., 2016).

### Высота функциональных групп

Выше границы леса встречаются шесть видов деревьев. Все они значительно ниже, чем в лесных сообществах нижележащих поясов. Однако группа имеет наибольшую среднюю высоту (табл. 2), значительно отличающуюся от всех остальных групп ( $W = 54$ ;  $p = 0,0003$  при сравнении кустарниками). Самые высокие деревья на верхней границе леса – хвойные *Abies nordmanniana* и *Picea orientalis*, более низкие – *Populus tremula* и *Salix caprea*. Уровень варьирования признака наименьший (25,7%).

В исследование включены 7 видов кустарников, из которых 5 произрастают в альпийских фитоценозах, один (*Rhododendron luteum*) приурочен только к субальпийским, *Rhododendron caucasicum* встречается в обоих поясах. Максимальную среднюю высоту внутри группы имеет *Rhododendron luteum* (774±279 мм), а минимальную – *Salix*

*kazbekensis* (125±43 мм). Кустарники в целом значительно выше бобовых и разнотравья (табл. 2). Варьирование внутри группы выше, чем у деревьев (53,6%), но ниже, чем у остальных групп.

К группе кустарничков относятся четыре вида: *Daphne glomerata*, *Empetrum nigrum*, *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea*. Все виды, кроме черники, приурочены к растительным сообществам альпийского пояса. *Vaccinium myrtillus* встречается и в альпийском, и в субальпийском поясах. Для этой группы показан самый большой коэффициент вариации, что объясняется малым числом видов в группе и наличием в ней сильно различающихся по средней высоте видов (табл. 2).

Для злаков (40 видов), играющих важную роль в высокогорных сообществах, особенно в составе пестроовсяницевых лугов, в целом показан достаточно низкий коэффициент вариации. Растения этой группы имеют более узкие листья по сравнению с другими видами и даже в сомкнутых сообществах получают достаточно света. Злаки значительно выше бобовых ( $W = 467,5$ ;  $p = 0,026$ ) и разнотравья ( $W = 7938$ ;  $p = 0,001$ ), что, вероятно, обусловлено близкой к вертикальной ориентации их листовых пластинок, при которой верхушка листа (от которой идет измерение) существенно выше его средней части.

Группа осок (13 представителей рода *Carex* и *Kobresia schoenoides*), как и кустарнички, по высоте занимает промежуточное положение среди выбранных функциональных групп. Осоки значительно не отличаются от кустарников и злаков, сходны также с бобовыми и видами разнотравья (табл. 2). Коэффициент вариации высоты для

Т а б л и ц а 2

### Статистические характеристики функциональных групп высокогорных растений

Функциональная группа	N	Min	Max	Median	Mean	StdErr	W	CV
Деревья	7	1618	3075	2398	3075	245	a	26
Кустарники	7	124	774	369	378	80	b	54
Кустарнички	4	10	893	97	219	148	b,c	135
Злаки	40	66	659	185	259	28	b	68
Осоки	14	49	814	170	205	49	b,c	94
Бобовые	17	47	417	119	157	25	c	66
Разнотравье	297	6	1237	110	258	16	c	120

Об о з н а ч е н и я: N – число видов в функциональной группе, Min – минимальное значение высоты в группе, мм, Max – максимальное значение высоты в группе, мм, Median – медиана выборки, мм, Mean – среднее значение высоты, мм, StdErr – ошибка среднего, W – значимость различий между группами по тесту Уилкоксона, значимо отличающиеся группы отмечены непересекающимися буквами, CV – коэффициент вариации (%).

осок довольно высокий (94%), что можно объяснить большой степенью различия значений средней высоты и экологической приуроченности разных видов. Высота видов, приуроченных к влажным местообитаниям (берега озер и водотоков, болота в западинах) статистически значимо не отличаются от таковых для видов, приуроченных к сообществам склонов и гребней хребтов (АЛП, ПЛ, АК, ГКЛ;  $p = 0,18$ ).

В работу включены 17 видов бобовых (*Fabaceae*). Средняя высота расположения листьев у видов группы около 160 мм. Это минимальный показатель среди изученных функциональных групп. Коэффициент вариации 66%. Большинство видов приурочено к альпийским сообществам, к субальпийским относятся *Lathyrus pratensis*, *Trifolium pratense*, *T. repens*, *Vicia tenuifolia*. Виды альпийского и субальпийского поясов также не различаются по исследуемому признаку ( $p = 0,06$ ).

Наиболее многочисленная функциональная группа – разнотравье (292 вида). Представители этой группы встречаются во всех изученных сообществах. Разброс средних значений внутри этой группы 6–1800 мм, средняя высота составляет около 260 мм (табл. 2). Столь большой размах значений признака внутри группы объясняется большим числом видов в фитоценозах разных типов. Наименьшие показатели имеют виды, приуроченные к осыпям и скалам альпийского пояса, сообществам АК и АЛП (*Gentiana verna*, *Saxifraga exarata*, *Antennaria dioica*, *Draba supranivalis* и др.). Эти виды разнотравья формируют наименьшую высоту среди всех видов растений высокогорных поясов (см. «группы отдельных видов»). Наибольшая высота (более 1 м) характерна для видов высокотравных субальпийских и долинных лугов (*Cirsium obvallatum*, *Cephalaria gigantea*, *Campanula lactiflora* и др.).

### **Высота растений альпийских фитоценозов**

По величине средней высоты альпийские сообщества располагаются в следующей последовательности: АЛП < АК < ГКЛ < ПЛ (табл. 3). При этом средние показатели для АЛП (63 мм) и АК (85 мм), а также ПЛ (108 мм) и ГКЛ (107 мм) между собой значимо не различаются ( $p > 0,05$ ). Значимое различие выявлено между этими парами сообществ: среднее в луговых сообществах значимо выше такового для альпийских пустошей и ковров ( $p = 0,006$ ). Эти пары

сообществ также имеют сходные коэффициенты вариации: 33–35% для лугов, и 26% для АК и АЛП.

По средневзвешенным оценкам фитоценозы расположены так: АК < АЛП < ГКЛ < ПЛ (табл. 3). Для средневзвешенных оценок все различия между растительными сообществами статистически значимы ( $p \ll 0,05$ ).

Как средние, так и средневзвешенные значения высоты максимальны для пестроовсяницевых лугов. Альпийские пустоши имеют самую низкую среднюю высоту, однако при средневзвешенной оценке наименьшее значение показано для альпийских ковров (рис. 3). Это можно объяснить значительным варьированием видов по данному показателю (табл. 3), при этом доминантами АК являются низкие растения. При учете участия каждого вида вклад более высоких растений в общее значение для АК значительно падает. В свою очередь лишайниковые пустоши имеют полидоминантную структуру и большую выравненность по исследуемому признаку, поэтому переход к средневзвешенной оценке не столь сильно сказывается на значении признака.

Сравнение средних и средневзвешенных оценок высоты растений альпийских сообществ четырех типов позволило установить, что роль этого признака в организации сообществ различна. Низкопродуктивные сообщества АЛП преимущественно образованы сосудистыми растениями, имеющими высоту, близкую к средней. В луговых сообществах средневзвешенная оценка существенно (на ПЛ почти втрое!) превышает среднюю. Это свидетельствует о преобладании более высоких растений на альпийских лугах, где изучаемый признак может быть индикатором доминирования (см. ниже). Напротив, на АК средняя высота растений значительно больше средневзвешенной, что свидетельствует о доминировании относительно низкорослых растений. В этом сообществе высота листьев не может рассматриваться как признак конкурентоспособности растений.

Сходные значения коэффициентов вариации показаны для лишайниковых пустошей и альпийских ковров (табл. 3). Меньшие показатели вариабельности характерны для луговых сообществ: для гераниево-копеечниковых лугов коэффициент равен 76,2%, а для пестроовсяницевых – 66,2%. Согласно полученным показателям, более высокие (луговые) фитоценозы имеют меньшую степень разбросанности значений, нежели более низкие (альпийские ковры и пу-



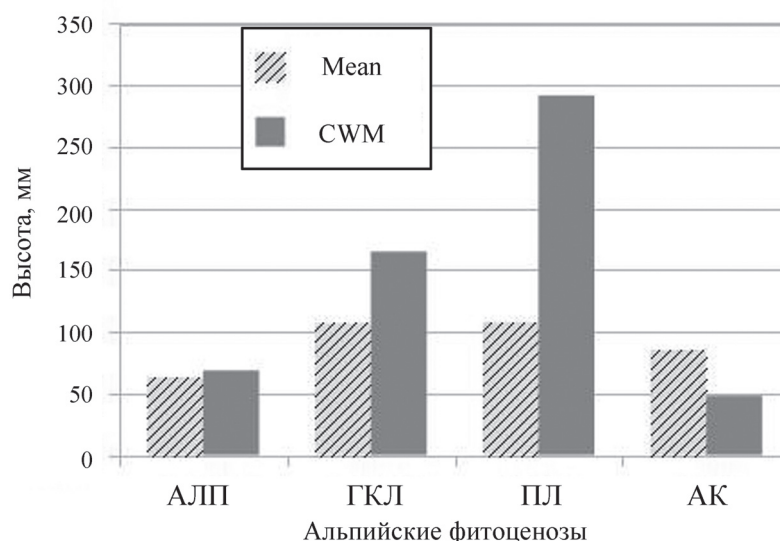


Рис. 3. Гистограмма средних (Mean) и средневзвешенных (CWM) значений высоты для альпийских фитоценозов (АЛП – альпийские лишайниковые пустоши, ПЛ – пестроовсянницевые луга, ГКЛ – гераниево-копеечниковые луга, АК – альпийские ковры)

стоши). При этом размах вариации для луговых сообществ выше, чем для АК и АЛП (табл. 3).

**Взаимосвязь высоты с биомассой для альпийских фитоценозов**

Для изученных альпийских сообществ нами вычислены коэффициенты ранговой корреляции Спирмена между средневзвешенной высотой и биомассой в сообществе (табл. 4). Для всей совокупности площадок альпийских фитоценозов выявлена положительная взаимосвязь между изученными переменными ( $r = 0,53$ ;  $p < 0,00001$ ). При анализе этой связи внутри растительных сообществ нами получены разнообразные результаты. Для видов ГКЛ и АК не выявлены значимые корреляции. Внутри этих сообществ средневзвешенная оценка высоты не может служить индикатором суммарной надземной био-

массы сосудистых растений. Положительная корреляция получена для пестроовсянницевых лугов ( $r = 0,42$ ), а отрицательная – для альпийских пустошей ( $r = -0,38$ ). Это свидетельствует в пользу того, что немногочисленные более высокие растения на АЛП «вплетены» в лишайниковый ковер и не образуют значительной биомассы, в то время как развитие низкорослых растений ведет к образованию большей надземной биомассы. Напротив, в ПЛ большая биомасса на площадках является следствием лучшего развития более высокорослых растений.

Полученная нами корреляция между средневзвешенной высотой и биомассой высокогорных растений хорошо согласуется с данными других исследователей (Baraloto et al., 2011; Osada, 2011), изучавших связь между этими признаками. Такая корреляция подтверждена также для

Таблица 3

**Описательная статистика высоты основных альпийских фитоценозов**

Сообщество	Min	Max	Mean	CWM	CV	N
АЛП	10	310	63±6,6	69±2,3	88,7	36
ПЛ	31	496	108±15,1	292±17,1	66,2	44
ГКЛ	14	658	107±23,5	165±7,2	76,2	37
АК	7	124	85±10,6	48±4,1	87,8	25

Обозначения: АЛП – альпийские лишайниковые пустоши; ГКЛ – гераниево-копеечниковые луга; ПЛ – пестроовсянницевые луга; АК – альпийские ковры; Min – минимальная средняя высота в сообществе в мм; Max – максимальная средняя высота в сообществе в мм; Mean – средние значения высоты в мм и их стандартная ошибки; CWM – средневзвешенные значения высоты в мм и их стандартные ошибки; CV – средний коэффициент вариации по ценозам,%; N – число видов в анализе.

древесных видов (Dorado et al., 2006; Garnier et al., 2016). Аналогичные результаты были получены для альпийских фитоценозов других областей (Giorgi, 2005; Rammig et al., 2010; Jia et al., 2011). Мы оценили связь между средней высотой растений отдельных видов и их средней наземной биомассой в альпийских сообществах (табл. 4). Значимая положительная корреляция отмечена лишь для наиболее продуктивных сообществ альпийского пояса – ГКЛ ( $r = +0,55$ ). Таким образом, только в этом сообществе высота рассматривается как функциональный признак, определяющий положение видов в конкурентной иерархии (более высокие виды растений имеют большую биомассу). Для других сообществ высота не является таким признаком, положение в конкурентной иерархии связано с другими признаками (Elumeeva et al., 2018).

#### **Корреляции высоты с другими функциональными признаками**

Среди всех изученных показателей, значимые (положительные) корреляции высоты отмечены только с размерными характеристиками листьев – сухой массой ( $r = 0,62$ ;  $p < 0,05$ ) и площадью ( $r = 0,61$ ;  $p < 0,05$ ). Корреляции высоты растения с толщиной листа не обнаружено (рис. 4). Таким образом, более высокие альпийские растения имеют в среднем более крупные листья (табл. 4). Мы не выявили значимых корреляций высоты с удельной листовой поверхностью и массой семян, что подтверждает положение об отсутствии ковариаций между основными осями варьирования функциональных признаков, отражающих разные направления изменения

«экономического спектра» растений (Westoby, 1998, Laughlin et al., 2010; Garnier et al., 2016). Однако полученные нами данные об отсутствии корреляции с массой семян противоречат результатам изучения отдельных видов и внутривидовых корреляций (Reich, 1994; Totland, Birks, 1996), что может отражать разную скоррелированность признаков на межвидовом и внутривидовом уровне.

Нами не выявлено значимых связей высоты растений с такими функциональными признаками, как интенсивность микоризной инфекции, содержание воды в листе, содержание азота, углерода и фосфора в листе ( $r < 0,3$ ;  $p > 0,05$ ).

#### **Филогенетический сигнал**

Высота растений, несмотря на большую пластичность этого признака, в целом демонстрирует наличие значимого филогенетического сигнала в рамках высокогорных фитоценозов, о чем свидетельствуют полученные данные (табл. 5). Таким образом, близкородственные виды чаще имеют сходную высоту. Мы можем предположить, что высота играет не только важную роль в формировании современных растительных сообществ высокогорий, но и имеет адаптивное значение в эволюции таксонов, протекающей внутри сообществ. Однако филогенетический сигнал для высоты слабее, чем сигнал для признака, нейтрально эволюционирующего вдоль филогении, когда соотношение высот двух видов определяется только их филогенетическим родством. При этом  $\lambda = 1$  и  $K = 1$ , тогда как для наших данных  $\lambda$  и  $K$  не превышают 0,5. В связи с этим можно предположить, что

Т а б л и ц а 4

**Коэффициенты ранговой корреляции Спирмена для средневзвешенных высот по сообществам и высот отдельных видов с биомассой**

Comm	CWM_A	p-value1	H_A	p-value2
АЛП	-0,33	0,0006	0,07	0,68
ПЛ	0,42	0,00003	0,17	0,31
ГКЛ	-0,1	0,33	0,37	0,02
АК	0,05	0,66	-0,19	0,35
Общая	0,53	<0,00001	0,13	0,11

О б о з н а ч е н и я: CWM\_A – коэффициент корреляции средневзвешенной высоты растений на пробных площадках с наземной биомассой сосудистых растений на этих площадках, p-value1 – показатель значимости корреляции CWM\_A, H\_A – коэффициент корреляции высоты отдельных видов с их участием (по биомассе) в сообществе, p-value2 – показатель значимости корреляции H\_A, АЛП – альпийские лишайниковые пустоши, ПЛ – пестроовсяннищевые луга, ГКЛ – гераниево-копеечниковые луга, АК – альпийские ковры, Общая – коэффициенты корреляции и их значимость для всех площадок четырех ценозов альпийского пояса.

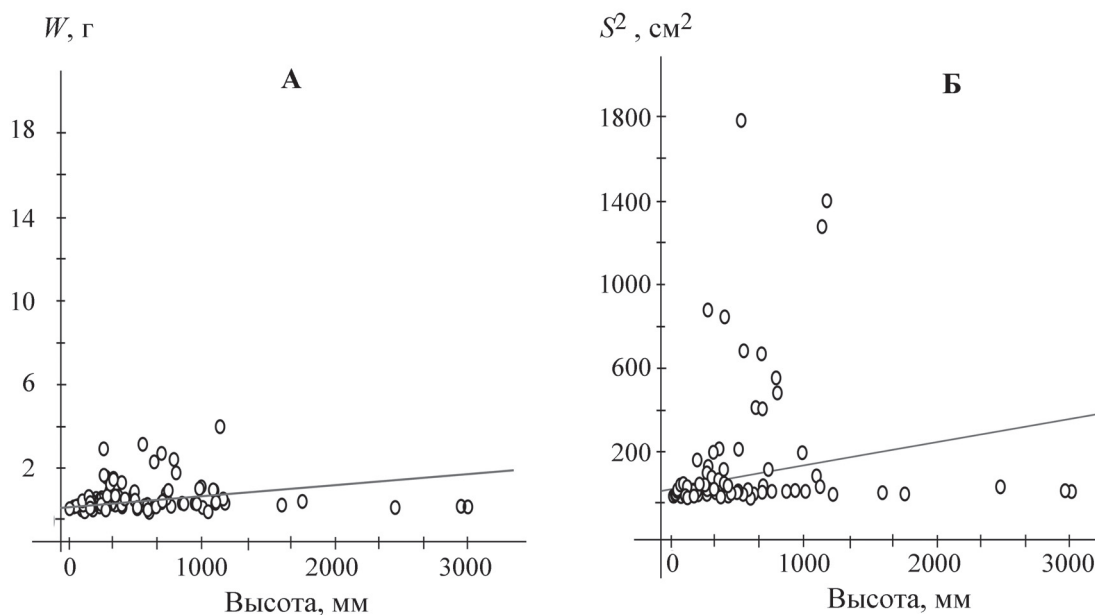


Рис. 4. Связь высоты растений с сухой массой листа (А;  $r = 0,62$ ;  $p < 0,05$ ) и его площадью (Б;  $r = 0,61$ ;  $p < 0,05$ ). Показана линия регрессии

на эволюцию данного признака также оказывают влияние дополнительные факторы. Необходимо подчеркнуть, что, с одной стороны, как было отмечено выше, более высокие растения обладают большей конкурентоспособностью в продуктивных фитоценозах, а с другой – растения меньших размеров эволюционируют значительно быстрее крупных (Boucher et al., 2017). Небольшие размеры растений можно рассматривать как один из факторов высокой скорости видообразования в молодых высокогорных флорах (Comes, Kadereit, 2003).

### Заклучение

Проведенное исследование позволяет заключить, что высота растений – важный функцио-

нальный признак даже в условиях высокогорий. Адаптивная роль этого признака отличается в различных фитоценозах. Среди сообществ альпийского пояса высота растений связана с их доминированием преимущественно в луговых фитоценозах, в то время как в низкопродуктивных альпийских коврах доминируют более низкие растения. Нами также показана положительная связь высоты с размерами листьев растений и подтверждено отсутствие значимых корреляций высоты растения с удельной листовой поверхностью и массой семян. Выявленный филогенетический сигнал свидетельствует о наличии эволюционного консерватизма этого признака и позволяет использовать его для объяснения филогенетической структуры альпийских сообществ.

Таблица 5

### Значение различных параметров филогенетического сигнала для высоты растений высокогорных сообществ

Параметр	Значение параметра	Значимость ( $p$ )
Pagel's ( $\lambda$ )	0,44	0,0276
$K$	0,44	0,005
$C$	0,121	0,01
$I$	0,002	0,02

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

## [REFERENCES]

- Байкалова А.С., Онинченко В.Г. Микосимбиотрофизм альпийских растений Тебердинского заповедника // Опыт исследования растительных сообществ в заповедниках. М., 1988. С. 93–107 [Baikalova A.S., Onipchenko V.G.. Mikosimbiofizim al'piiskikh rastenii Teberdinskogo zapovednika // Opyt issledovaniya rastitel'nykh soobshchestv v zapovednikakh. M., 1988. S. 93–107].
- Зернов А.С., Алексеев Ю.Е., Онинченко В.Г. Определятель сосудистых растений Карачаево-Черкесской Республики. М., 2015. 459 с. [Zernov A.S., Alekseev Yu.E., Onipchenko V.G. Opredelitel' sosudistykh rastenii Karachaevo-Cherkesskoi Respubliki. M., 2015. 459 s.].
- Онинченко В.Г. Фитомасса альпийских сообществ северо-западного Кавказа. Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1990. Т. 95. Вып. 6. С. 52–62 [Onipchenko V.G. Fito-massa al'piiskikh soobshchestv severo-zapadnogo Kavkaza. Byul. MOIP. Otd. Biol. 1990. T. 95. Vyp. 6. S. 52–62].
- Онинченко В.Г. Функциональная фитоценология: синэкология растений. М.; Красандар, 2014. 576 с. [Onipchenko V.G. Funktsional'naya fitotsenologiya: sinekologiya rastenii. M.; Krasandar, 2014. 576 s.].
- Онинченко В.Г., Павлов В.Н. Флористическая насыщенность альпийских сообществ зависит от занимаемой ими площади // Докл. АН. 2009. Т. 427. Вып. 5. С. 710–712 [Onipchenko V.G., Pavlov V.N. Floristicheskaya nasyschennost' al'piiskikh soobshchestv zavisit ot zanimaevoi imi ploshchadi // Dokl. AN. 2009. T. 427. Vyp. 5. S. 710–712].
- Шудаков И.И., Онинченко В.Г. Сравнение параметров листового аппарата растений альпийского пояса Тебердинского заповедника // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2007. Т. 112. Вып. 4. С. 42–50 [Shidakov I.I., Onipchenko V.G. Sravnenie parametrov listovogo apparata rastenii al'piiskogo poyasa Teberdinskogo zapovednika // Byul. MOIP. Otd. biol. 2007. T. 112. Vyp. 4. S. 42–50].
- Abramova L.M. Expansion of invasive alien plant species in the republic of Bashkortostan, the Southern Urals: Analysis of causes and ecological consequences // Russian journal of ecology. 2012. Vol. 43. N 5 P. 352–357.
- Baraloto C., Rabaud S., Molto Q., Blanc L., Fortunel C., Herault B., Davila N., Mesones I., Rios M., Valderrama E., Fine P.V. Disentangling stand and environmental correlates of aboveground biomass in Amazonian forests // Global Change Biology. 2011. Vol. 17. N 8. P. 2677–2688.
- Bello F.D., Lavorel S., Lavergne S., Albert C.H., Boulangeat I., Mazel F. and Thuiller W. Hierarchical effects of environmental filters on the functional structure of plant communities: a case study in the French Alps // Ecography. 2013. Vol. 36. N 3. P. 393–402.
- Blomberg S.P., Garland T. Tempo and mode in evolution: phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods // Journal of Evolutionary Biology. 2002. Vol. 15. N 6. P. 899–910.
- Boucher F.C., Verboom G.A., Musker S., Ellis A.G. Plant size: a key determinant of diversification? // New Phytologist. 2017. V. 216. N 1. P. 24–31.
- Caccianiga M., Luzzaro A., Pierce S., Ceriani R. M., Cerabolini B. The functional basis of a primary succession resolved by CSR classification // Oikos. 2006. Vol. 112. N 1. P. 10–20.
- Chalmandrier L. A family of null models to distinguish between environmental filtering and biotic interactions in functional diversity patterns // J. Veg. Sci. 2014. Vol. 24. N 5. P. 853–864.
- Comes H.P., Kadereit J.W. Spatial and temporal patterns in the evolution of the flora of the European Alpine System // Taxon. 2003. Vol. 52. N 3. P. 451–462.
- Cornwell W.K., Ackerly D.D. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California // Ecological Monographs. 2009. Vol. 79. N 1. P. 109–126.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel S., Garnier E. et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurements of plant functional traits worldwide // Aust. J. Bot. 2003. Vol. 51. N 4. P. 335–380.
- Dahlgren J.P., Eriksson O., Bolmgren K., Strindell M., Ehrlén J. Specific leaf area as a superior predictor of changes in field layer abundance during forest succession // Journal of Vegetation Science. 2006. Vol. 17. N 5. P. 577–582.
- Díaz S., Cabido M. Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes // Trends Ecol. Evol. 2001. Vol. 16. N 11. P. 646–655.
- Dorado F., Diéguez-Aranda U., Barrio Anta M., Sánchez Rodríguez M., von Gadow K. A generalized height-diameter model including random components for radiata pine plantations in northwestern Spain // Forest Ecol. Manag. 2006. Vol. 229. N 1–3. P. 202–213.
- Elumeeva T.G., Onipchenko V.G., Rovnaia E.N., Wu Y., Werger M.J.A. Alpine plant communities of Tibet and Caucasus: in quest of functional convergence // Botanica Pacifica. 2015. Vol. 4. N 1. P. 7–16.
- Elumeeva T.G., Onipchenko V.G., Cornelissen J.H.C., Semenova G.V., Perevedentseva L.G., Freschet G.T., van Logtestijn R.S.P., Soudzilovskaia N.A. Is intensity of plant root mycorrhizal colonization a good proxy for plant growth rate, dominance and decomposition in nutrient poor conditions? // Journal of Vegetation Science, 2018, Vol. 28 (accepted).
- Enquist B.J., Kerkhoff A.J., Stark S.C., Swenson N.G., McCarthy M.C., Price C.A. A general integrative model for scaling plant growth, carbon flux, and functional trait spectra // Nature. 2007. Vol. 449. N 7159. P. 218–222.
- Falster D.S., Westoby M. Alternative height strategies among 45 dicot rain forest species from tropical Queensland, Australia // Journal of Ecology. 2005. Vol. 93. N 3. P. 521–535.
- Funk J.L., Larson J.E., Ames G.M., Butterfield B.J., Cavender-Bares J., Firn J., Wright J. Revisiting the

- Holy Grail: using plant functional traits to understand ecological processes // *Biol. Rev.* 2017. Vol. 92. N 2. P. 1156–1173.
- Garnier E., Shipley B. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content // *Funct. Ecol.* 2001 Vol. 15. N 5. P. 688–695.
- Giorgi A., Bononi M., Tateo F., Cocucci M. Yarrow (*Achillea millefolium* L.) growth at different altitudes in Central Italian alps: biomass yield, oil content and quality // *Journal of herbs, spices and medicinal plants.* 2005. Vol. 11. N 3. P. 47–58.
- Jia P., Bayaerta T., Li X., Du G. Relationships between flowering phenology and functional traits in eastern Tibet alpine meadow // *Arctic, Antarctic, and Alpine Research.* 2011. Vol. 43. N 4. P. 585–592.
- Kattge J., Diaz S., Lavorel S. et al. TRY – a global database of plant traits // *Glob. Change Biol.* 2011. Vol. 17. N 9. P. 2905–2935.
- Kleyer M., Bekker R.M., Knevel I.C. The LEDA Traitbase: A database of life-history traits of the Northwest European flora // *J. Ecol.* 2008. Vol. 96. N 6. P. 1266–1274.
- Kraft N.J.B., Cornwell W.K., Webb C.O., Ackerly D.D. Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities // *American Naturalist.* 2007. Vol. 170. N 2. P. 271–283.
- Kraft N.J.B., Ackerly D.D. Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest // *Ecol. Monogr.* 2010. Vol. 80. N 3. P. 401–422.
- Lattanzi F.A., Berone G.D., Feneis W., Schnyder H. <sup>13</sup>C-labeling shows the effect of hierarchy on the carbon gain of individuals and functional groups in dense field stands // *Ecology.* 2012. Vol. 93. N 1. P. 169–179.
- Laughlin D.C., Leppert J.J., Moore M.M., Sieg C.H. A multi-trait test of the leaf-height-seed plant strategy scheme with 133 species from a pine forest flora // *Functional Ecology.* 2010. Vol. 24. N 3. P. 493–501.
- Lavergne S., Garnier E., Debussche M. Do rock endemic and widespread plant species differ under the Leaf-Height-Seed plant ecology strategy scheme? // *Ecol. Lett.* 2003. Vol. 6. N 5. P. 398–404.
- Lavorel S., Diaz S., Cornelissen J.H.C. Chapter 13. Plant Functional Types : Are We Getting Any Closer to the Holy Grail? // *Terrestrial ecosystems in a changing world.* Berlin, Heidelberg. 2007. P. 149–164.
- Lavorel S., Garnier E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail // *Funct. Ecol.* 2002. Vol. 16. N 5. P. 545–556.
- Lebrija-trejos E., Pérez-garcía E.A., Meave J.A., Bongers F., Poorter L. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system // *Ecology.* 2010. Vol. 91. N 2. P. 386–398.
- Li Y., Luo T., Lu Q. Plant height as a simple predictor of the root to shoot ratio: evidence from alpine grasslands on the Tibetan Plateau // *Journal of Vegetation Science.* 2008. Vol. 19. N 2. P. 245–252.
- Moles A.T., Warton D.I., Warman L., Swenson N.G., Laffan S.W., Zanne A.E., Pitman A., Hemmings F.A., Leishman M.R. Global patterns in plant height // *Journal of Ecology.* 2009. Vol. 97. N 5. P. 923–932.
- Münkemüller T., Lavergne S., Bzeznik B., Dray S., Jombart T., Schifffers K., Thuiller, W. How to measure and test phylogenetic signal // *Methods in Ecology and Evolution.* 2012. Vol. 3. N 4. P. 743–756.
- Onipchenko V.G. The structure and dynamics of alpine plant communities in the Teberda Reserve, the North-western Caucasus // *Oecologia Montana.* 1994. Vol. 3. N 1. P. 40–50.
- Onipchenko V.G. *Alpine vegetation of the Teberda Reserve, the Northwest Caucasus.* Zurich, 2002. 168 p.
- Osada N. Height-dependent changes in shoot structure and tree allometry in relation to maximum height in four deciduous tree species // *Functional Ecology.* 2011. Vol. 25. N 4. P. 777–786.
- Perez-Harguindeguy N., Diaz S., Garnier E. et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide // *Australian Journal of Botany.* 2013. Vol. 61. P. 167–234.
- Pierce S., Negreiros D., Cerabolini B.E. et al. A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide // *Functional Ecology.* 2017. Vol. 31. N 2. P. 444–457.
- Pillar V.D., Duarte L.D.S. A framework for metacommunity analysis of phylogenetic structure // *Ecology letters.* 2010. Vol. 13. N 5. P. 587–596.
- Poschlod P., Kleyer M., Jackel A.K., Dannemann A., Tackenberg O. BIOPOP – a database of plant traits and internet application for nature conservation // *Folia Geobotanica.* 2003. Vol. 38. N. 3. P. 263–271.
- Rammig A., Jonas T., Zimmermann N.E., Rixen, C. Changes in alpine plant growth under future climate conditions // *Biogeosciences.* 2010. Vol. 7. N 6. P. 2013–2024.
- Reich P.B., Wright I.J., Cavender Bares J., Craine J.M., Oleksyn J., Westoby M., Walters M.B. The Evolution of Plant Functional Variation: Traits, Spectra, and Strategies // *Int. J. Plant Sci.* 2003. Vol. 164. N 3. P. 143–164.
- Reich P.B., Oleksyn J., Tjoelker M.G. Seed mass effects on germination and growth of diverse European Scots pine populations // *Canadian Journal of Forest Research.* 1994. Vol. 24. N 2. P. 306–320.
- Thomson F.J., Moles A.T., Auld T.D., Kingsford R.T. Seed dispersal distance is more strongly correlated with plant height than with seed mass // *Journal of Ecology.* 2011. Vol. 99. N 6. P. 1299–1307.
- Totland Ø., Birks H.J.B. Factors influencing inter-population variation in *Ranunculus acris* seed production in an alpine area of southwestern Norway // *Ecography.* 1996. Vol. 19. N 3. P. 269–278.
- Wikstrom N., Savolainen V., Chase M.W. Evolution of angiosperms: Calibrating the family tree // *Proceedings of the Royal Society of London, Series B – Biological Sciences.* 2001. Vol. 268. N 1482. P. 2211–2220.

## PLANT HEIGHT AS A FUNCTIONAL TRAIT OF ALPINE PLANTS

R.V. Dudova<sup>1</sup>, G.G. Atyballyev<sup>2</sup>, A.A. Akhmetzhanova<sup>3</sup>, D.M. Gulov<sup>4</sup>, S.V. Dudov<sup>5</sup>,  
T.G. Elumeeva<sup>6</sup>, G. Klink<sup>7</sup>, O.A. Logvinenko<sup>8</sup>, R.B. Semenova<sup>9</sup>, V.G. Onipchenko<sup>10</sup>

Plant height as functional trait (shortest distance from upper leaf to substrate) was studied for 337 alpine plant species in Teberda State Reserve. Studied species are typical for different high mountain plant communities in subalpine, alpine or subnival belts. Mean species height varied from 5 mm (*Draba hispida*) to 3,1 m (*Abies nordmanniana*). Low intraspecific variability (coefficient of variation less than 10%) was noted for *Urtica dioica*, *Festuca varia*, *Geranium gymnocaulon*. High intraspecific variability was typical for *Saxifraga juniperifolia*, *Botrychium lunaria*, *Ranunculus brachylobus*, *Minuartia imbricata*, *Trifolium repens* (CV>60%). The role of interspecific within community variability was the highest (50,8% of total variation), less impact was noted for interspecific intercommunity variation (33,7%) and intraspecific variability (15,5%). According to height community weighted means (CWM), alpine plant communities build the row: snowbed communities < alpine lichen heaths < *Geranium-Hedysarum* meadows < *Festuca varia* grasslands. Height CWM for all studied plots positively correlated with aboveground biomass, but within plant communities such correlation was noted for *Festuca varia* grasslands only. Positive correlation between species height and aboveground correlation was obtained only for *Geranium-Hedysarum* meadows. So, among alpine plant communities positive relation between plant height and dominance was conformed only for herbaceous (grassland and meadows) communities. Low stature plants dominated in low productive communities. Positive relationship between plant height and leaf size traits (leaf dry mass and area) was obtained, but there were no significant relations with leaf thickness, specific leaf area, leaf water, C, N, P content, seed mass or arbuscular mycorrhiza intensity. Significant phylogenetic signal was noted, it showed considerable phylogenetic conservatism of plant height among alpine plants.

**Key words:** functional traits, alpine plants, height, phylogenetic signal, Teberda State Reserve.

**Acknowledgement.** The study was supported by goverment contract of MSU № AAAA-A16-116021660037-7.

<sup>1</sup>Dudova Kseniya Vyacheslavovna, biology faculty Lomonosov Moscow State University (k.v.dudova@yandex.ru); <sup>2</sup>Atyballyev Gurban, Karachay-Cherkess State University UD Aliyev (vonipchenko@mail.ru); <sup>3</sup>Ahmetzhanova Asem Aniyakparovna, biology faculty Lomonosov Moscow State University (asemok@mail.ru); <sup>4</sup>Gulov Davut, Karachay-Cherkess State University UD Aliyev (vonipchenko@mail.ru); <sup>5</sup>Dudov Sergej Valer'evich, biology faculty Lomonosov Moscow State University (serg.dudov@gmail.com); <sup>6</sup>Elumeeva Tat'yana Georgievna, biology faculty Lomonosov Moscow State University (elumeeva@yandex.ru); <sup>7</sup>Klink Galina Viktorovna, Institute for information transmission problems (galkaklink@gmail.com); <sup>8</sup>Logvinenko Oksana Anatol'evna, Karachay-Cherkess State University UD Aliyev (vonipchenko@mail.ru); <sup>9</sup>Semenova Rada Bashirovna, Karachay-Cherkess State University UD Aliyev (vonipchenko@mail.ru); <sup>10</sup>Onipchenko Vladimir Gertrudovich, geobotany department, biology faculty Lomonosov Moscow State University (vonipchenko@mail.ru)

УДК 581.526.323.3 (262.5)

## БЕНТОСНАЯ ФЛОРА БУХТЫ КАРАНТИННАЯ В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ (СЕВАСТОПОЛЬСКИЙ РЕГИОН, ЧЕРНОЕ МОРЕ)

И.К. Евстигнеева<sup>1</sup>, И.Н. Танковская<sup>2</sup>

Впервые составлен список видов макроводорослей прибрежной зоны бухты Карантинная. В летний период зарегистрирован 41 вид, из которых 11 относятся к отделу Chlorophyta, 5 – к Ochrophyta и 25 – к Rhodophyta. В систематической структуре первые ранговые места заняли *Ulva*, *Polysiphonia*, Rhodomelaceae и Ceramiales. Выявлена высокая стабильность пропорций флоры. Более половины макроводорослей бухты относятся к морским, ведущим, однолетним и олигосапробным видам. Обязательный компонент группы доминантов – мезосапробная *U. rigida*, показатели встречаемости и фитомассы которой, а также уровень развития Chlorophyta позволяют отнести фитоценоз прибрежной зоны бухты к ульвовай ассоциации. Значения коэффициентов сапробности и индекса трофности (E-TRIX) свидетельствуют о наличии средней степени эвтрофирования бухты. Определены черты сходства и различия состава и структуры фитоценоза на разных участках бухты. Установлено, что видовой состав Ochrophyta имеет повышенный уровень пространственной изменчивости, у других отделов она находится в пределах нормы для биологических объектов.

**Ключевые слова:** Черное море, Крым, бухта Карантинная, макрофитобентос, встречаемость, эколого-таксономическая структура, фитомасса, доминанты, пространственно-временная изменчивость.

Состояние бентосной флоры прибрежья Черного моря вызывает большой интерес в связи с усилением антропогенного воздействия на морскую среду, приводящего к перестройке состава и структуры коренных фитоценозов. Поскольку макрофиты принимают участие в процессах мелиорации морской среды, мониторинг состояния их сообществ необходим для оценки тенденций изменения качества среды в эвтрофируемых акваториях (Ковальчук, 1992). К таким акваториям относится бухта Карантинная, на берегах которой расположены рекреационные зоны, места стоянок и ремонта кораблей, здесь же размещены выпуски вод ливневой канализации, периодически осуществляются аварийные сбросы неочищенных сточных вод. Несмотря на высокую степень изученности черноморского макрофитобентоса Севастопольского региона, сведения о флоре этой бухты крайне малочисленны и касаются лишь одного ее искусственно изолированного участка и акватории между бухтами Карантинная и Мартынова (Гринцов, Евстигнеева, 2001; Евстигнеева и др., 2009).

Цель работы – исследование состава, структуры и особенностей количественного развития бентосной макрофлоры на разных участках прибрежья бухты Карантинная, подвергающихся антропогенному воздействию.

### Материал и методы

В основу работы положены материалы летней фитобентосной съемки 2009 г. в прибрежье (глубина до 0,5 м) бухты Карантинная. Она находится в полукилометре в западном направлении от бухты Севастопольская. Ее длина составляет примерно 1,5 км, ширина на выходе 0,5 км, а в средней части сужается до 0,1 км и меньше. В холодное время года бухта подвержена воздействию ветров северных румбов (Кузьминова, Чеснокова, 2016). Бухта имеет многочисленные изгибы, затрудняющие водообмен с внешним рейдом (Миронов и др., 2003). Как было отмечено выше, ее берега используются как места стоянки и ремонта кораблей, здесь же размещен выход канализационного коллектора, производящего залповые выбросы десятков тысяч кубометров неочищенных

<sup>1</sup> Евстигнеева Ирина Константиновна – ст. науч. сотр. отдела биотехнологий и фиторесурсов ФГБУН Института морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН, канд биол. наук (ikevstigneeva@gmail.com), <sup>2</sup> Танковская Ирина Николаевна – мл. науч. сотр. отдела биотехнологий и фиторесурсов ФГБУН Института морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН, (Logrianin@nm.ru).

хозяйственно-бытовых сточных вод. На экологическое состояние бухты существенное влияние оказывает ливневый сток (Куфтаркова и др., 2002). Со стороны Херсонесского заповедника на берегу расположен несанкционированный пляж (Долотов, Иванов, 2007), а в последние годы такой же пляж стал функционировать на противоположном берегу бухты. Несмотря на стихийный характер этих пляжей, они попали в перечень рекреаций Севастопольского региона (Орлова, 2010), где им присвоен показатель привлекательности для отдыхающих, равный 19 (максимальный показатель привлекательности равен 24). Такой же уровень показателя характерен для официальных севастопольских пляжей, расположенных в районе урочища Батилиман и пос. Любимовка. Часть акватории бухты, так называемый «ковш», отгорожена искусственным рифом из сплошной бетонной конструкции и отдельных тетрапод. От Большой Севастопольской бухты этот участок отделен крупным молотом, который, как и риф, затрудняет водообмен. В непосредственной близости от выхода из бухты размещено экспериментальное хозяйство по выращиванию моллюсков. Мидии и устрицы, очищая воду от взвешенных частиц, сами выделяют в среду биогенные элементы и растворенные органические вещества.

В силу ряда обстоятельств большая часть прибрежной акватории бухты остается закрытой для исследований. Поэтому сбор донных макроводорослей проводили на доступных для этого участках бухты, условно поделенных на вершину, среднюю часть и выход (рис. 1). Пробы отбирали по методике, изложенной в рабо-

те А.А. Калугиной-Гутник (Калугина-Гутник, 1975), с применением учетных площадок размером 25×25 см. На каждом участке закладывали по 4–8 таких площадок. Идентификацию видов проводили по «Определителю...» (Зинова, 1967) с учетом современных номенклатурных изменений (Guiry M.D., Guiry G.M., 2018).

Кроме видового состава определяли и перечисляли на 1 м<sup>2</sup> сырую фитомассу видов и фитоценоза, рассчитывали коэффициенты встречаемости ( $R$ , %), сходства видового состава по Жаккару ( $K_J$ , %), индекс видового разнообразия Шеннона ( $H$ ) в модификации Вильма (Wilhm, 1968). Качество морских вод оценивали с помощью флористического коэффициента  $P$  (Cheney, 1977), индекса эвтрофирования E-TRIX (Губанов и др., 2002) и коэффициента сапробности  $X$  (Dresscher, Mark, 1980).

На основе данных о величине  $R$  виды распределяли по группам постоянства. Выявление силы и характера вариабельности отдельных характеристик ценоза проводили на основе шестибалльной шкалы Г.Н. Зайцева, учитывающей величину коэффициента вариации  $C_v$  (Зайцев, 1990). Группы доминантов и содоминантов выделяли по шкале доминирования и индивидуальной фитомассе видов (Розенберг, 2005).

Для расчета средних, стандартного отклонения, стандартной ошибки и коэффициента вариации использовали пакет программ STATISTICA 6.0. Различия считали достоверными на уровне значимости  $p \leq 0,05$ .

Для оценки межгодовых флуктуаций состава и структуры бентосной макрофлоры бухты были

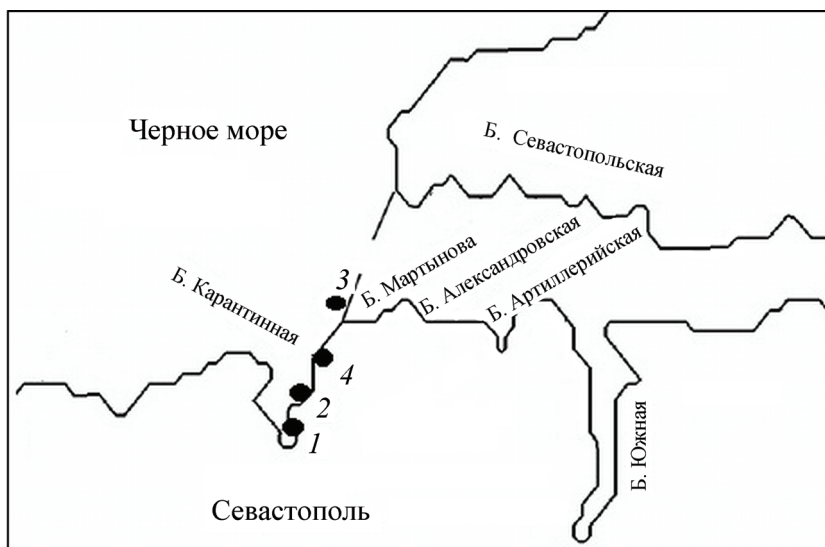


Рис. 1. Картограмма района исследований. Бухта Карантинная: 1 – вершина, 2 – средняя часть, 3 – выход, 4 – «ковш»



привлечены данные, ранее полученные для «ковша» (Гринцов, Евстигнеева, 2001) и в ходе съемки растительности в акватории между бухтами Карантинная и Мартынова (Евстигнеева и др., 2009).

### Результаты и обсуждение

**Таксономический состав и систематическая структура бентосной макрофлоры бухты Карантинная.** Летом в период массовой вегетации большинства черноморских макроводорослей, в прибрежье бухты был обнаружен 41 вид, относящийся к 27 родам, 15 семействам, 12 порядкам отделов Chlorophyta (Ch), Ochrophyta (Och) и Rhodophyta (Rh). Ниже приведен список видов макроводорослей бухты (табл. 1).

Видовое соотношение отделов во флоре бухты можно представить как 2 Ch : 1 Och : 5 Rh. Доля видов доминирующего отдела достигает 60% от общего состава. Для флоры бухты в летний период характерна следующая пропорция видового и надвидовых таксонов:

1 порядок : 1 семейство : 2 рода : 3 вида,

которая остается неизменной на любом из исследованных участков водоема (табл. 2).

Показателями систематической структуры выступают так называемые таксономические спектры (Семкин и др., 1978), к которым можно отнести флористические спектры, отражающие состав и последовательность расположения семейств по числу видов и родов, родов по числу видов, порядков по числу всех соподчиненных таксонов (Шмидт, 1984). В табл. 3 представлен флористический спектр надвидовых таксонов с высоким видовым разнообразием.

Общее разнообразие ключевых таксонов велико. Их доля в соответствующих спектрах составляет 15, 27 и 25% у родов, семейств и порядков соответственно. Тем не менее ведущие семейства и порядки имеют в своем составе по 67% всех видов. Однако опыт показывает, что такие показатели характерны для первых десяти семейств или порядков (Толмачев, 1986). Замыкают спектр семейств и порядков таксоны, в большинстве своем представленные одним видом (Cladostephaceae, Sphacelariaceae, Cystoseiraceae, Sporochneaceae, Cutleriaceae, Gelidiaceae, Halpalidiaceae, Corallinaceae, Halymeniaceae, Erythrotrichiaceae, Acrochaetiaceae, Spacelariales, Fucales, Sporochneales, Cutleriales, Gelidiales, Corallinales, Halymeniales, Bangiales, Acrochaetiales). Их вклад в систематическую структуру флоры бухты составляет 73 и 75% от общего числа семейств и порядков со-

ответственно. Первые ранговые места занимают четыре таксона, три из которых относятся к Rh (табл. 3).

Флористическое богатство любой территории характеризуют такие показатели, как число видов, родов, семейств и порядков. Кроме них к группе показателей систематического разнообразия относятся так называемые пропорции флоры. Данные, представленные в табл. 1, свидетельствуют о некоторой консервативности таких пропорций и, в первую очередь, соотношений в/с, р/с, с/п, п/с/р/в, одинаковых на разных участках исследованного прибрежья. При этом только «родовой коэффициент» (в/р) на выходе из бухты существенно превышает подобный на других участках. Безусловно, такая стабильность пропорций флоры обеспечивает сохранность структуры фитоценозов в лабильных условиях прибрежного мелководья, когда отдельные элементы системы могут подвергаться изменениям, но их соотношение остается постоянным.

**Встречаемость видов и сходство видовой структуры на разных участках бухты Карантинная.** Встречаемость достаточно хорошо характеризует приуроченность видов к определенным условиям существования (Иогансен, Файзова, 1978). Среди постоянных обитателей трех участков мелководной зоны бухты присутствуют 14 видов (треть общего видового состава). Эти виды относятся к Ch и преимущественно к Rh (64%). В зависимости от величины коэффициента встречаемости виды сообщества макроводорослей бухты делятся на две группы: постоянную (24 вида; 58,5% от общего состава) и добавочную (16 видов; 41,5%). Отсутствие случайных видов с коэффициентом  $R < 25\%$ , весомость вклада константных элементов с максимально высокой встречаемостью свидетельствуют о наличии такого ядра видовой структуры, которое остается неизменным на любом из трех участков.

С учетом данных, полученных в результате обследования мелководной зоны изолированного участка бухты («ковш») в 2005 г., общее число видов составляет 44, однако соотношение отделов, к которым они относятся, почти не меняется и по-прежнему указывает на доминирование видов Rh. Изменения коснулись лишь распределения видового состава между группами постоянства. Если результаты исследований в 2009 г. свидетельствуют о превалировании группы постоянных видов, то с учетом данных более ранней съемки 61% видов переходит в категорию добавочных, у которых  $R$  больше 25%, но меньше 50%. Случайные виды

Т а б л и ц а 1

## Таксономический состав бентосной макрофлоры бухты Карантинная и встречаемость видов в разных частях бухты

Название таксона	Участок бухты		
	1	2	3
Отдел <b>Chlorophyta (Ch)</b>			
Класс <b>Ulvophyceae</b>			
Порядок <b>Cladophorales</b>			
Семейство <b>Boodleaceae</b>			
<i>Cladophoropsis membranacea</i> (H. Bang ex C. Agardh) Børgesen	+	+	+
Семейство <b>Cladophoraceae</b>			
<i>Chaetomorpha aërea</i> (Dillwyn) Kütz.	+		
<i>Chaetomorpha linum</i> (O.F. Müll.) Kütz.		+	+
<i>Cladophora albida</i> (Nees) Kütz.	+	+	+
<i>Cladophora laetevirens</i> (Dillwyn) Kütz.	+	+	+
<i>Cladophora sericea</i> (Hudson) Kütz.		+	
Порядок <b>Ulvales</b>			
Семейство <b>Ulvaceae</b>			
<i>Ulva flexuosa</i> Wulfen	+	+	
<i>Ulva intestinalis</i> L.	+	+	+
<i>Ulva linza</i> L.	+	+	
<i>Ulva rigida</i> C. Agardh	+	+	+
Семейство <b>Ulvellaceae</b>			
<i>Ulvella viridis</i> (Reinke) R. Nielsen, C.J. O'Kelly et B. Wypor	+		
Отдел <b>Ochrophyta (Och)</b>			
Класс Phaeophyceae			
Порядок <b>Sporochneales</b>			
Семейство <b>Sporochnaceae</b>			
<i>Nereia filiformis</i> (J. Agardh) Zanardini	+		
Порядок <b>Tilopteridales</b>			
Семейство <b>Cutleriaceae</b>			

Продолжение табл. 1

Название таксона	Участок бухты		
	1	2	3
<i>Zanardinia typus</i> (Nardo) P.C. Silva		+	
Порядок <b>Sphacelariales</b>			
Семейство <b>Sphacelariaceae</b>			
<i>Sphacelaria cirrosa</i> (Roth) C. Agardh	+	+	
Семейство <b>Cladostephaceae</b>			
<i>Cladostephus spongiosum</i> (Huds.) C. Agardh	+		
Порядок Fucales			
Семейство <b>Sargassaceae</b>			
<i>Cystoseira barbata</i> (Stackh.) C. Agardh	+	+	
Отдел <b>Rhodophyta (Rh)</b>			
Класс <b>Compsopogonophyceae</b>			
Порядок <b>Erythropeltales</b>			
Семейство <b>Erythrotrichiaceae</b>			
<i>Erythrotrichia carnea</i> (Dillwyn) J. Agardh	+	+	
Класс <b>Florideophyceae</b>			
Порядок <b>Acrochaetiales</b>			
Семейство <b>Acrochaetiaceae</b>			
<i>Acrochaetium secundatum</i> (Lyngb.) Nägeli		+	
Порядок <b>Gelidiales</b>			
Семейство <b>Gelidiaceae</b>			
<i>Gelidium crinale</i> (Hare ex Turner) Gaillon	+	+	+
<i>Gelidium spinosum</i> (S.G. Gmel.) P.C. Silva	+	+	+
Порядок <b>Corallinales</b>			
Семейство <b>Corallinaceae</b>			
<i>Phymatolithon lenormandii</i> (Areschoug) Adey		+	
<i>Hydrolithon farinosum</i> (J.V. Lamour.) Penrose & Y.M. Chamb.	+	+	

Окончание табл. 1

Название таксона	Участок бухты		
	1	2	3
<i>Ellisolandia elongata</i> (J. Ellis & Sol.) K.R. Hind & G.W. Saunders		+	+
<b>Порядок Ceramiales</b>			
<b>Семейство Ceramiaceae</b>			
<i>Antithamnion cruciatum</i> (C. Agardh) Nägeli	+	+	
<i>Callithamnion corymbosum</i> (Sm.) Lyngb.	+	+	+
<i>Ceramium ciliatum</i> (J. Ellis) Ducluz.	+		
<i>Ceramium diaphanum</i> (Lightf.) Roth		+	+
<i>Ceramium virgatum</i> Roth	+	+	
<i>Ceramium secundatum</i> Lyngb.	+	+	+
<b>Семейство Wrangeliaceae</b>			
<i>Spermothamnion strictum</i> (C. Agardh) Ardissonne	+	+	+
<i>Pterothamnion plumula</i> (J. Ellis) Nägeli			+
<b>Семейство Rhodomelaceae</b>			
<i>Palisada perforata</i> (Bory) K.W. Nam		+	
<i>Laurencia coronopus</i> J. Agardh		+	
<i>Laurencia obtusa</i> (Hudson) J.V.	+		
<i>Polysiphonia elongata</i> (Huds.) Spreng.	+	+	
<i>Polysiphonia denudata</i> (Dillwyn) Grev. ex Harv.	+	+	+
<i>Polysiphonia opaca</i> (C. Agardh) Moris & De Not.		+	
<i>Polysiphonia brodiei</i> (Dillwyn) Sprengel		+	
<i>Vertebrata subulifera</i> (C. Agardh) Kuntze	+	+	+
<i>Chondria dasyphylla</i> (Woodward) C. Agardh	+		
<b>Порядок Halymeniales</b>			
<b>Семейство Halymeniaceae</b>			
<i>Dermocorynus dichotomus</i> (J. Agardh) Gargiulo, Morabito & Manghisi	+	+	+

Примечание: 1 – вершина бухты, 2 – средняя часть бухты, 3 – выход из бухты.

Т а б л и ц а 2

**Показатели флористического богатства и систематического разнообразия бентосной флоры бухты Карантинная**

Участок бухты	Число				Пропорции флоры				
	видов	родов	семейств	порядков	в/с	р/с	в/р	с/п	п/с/р/в
Все побережье	40	27	15	12	2,7	1,8	1,5	1,2	1:1:2:3
Вершина	29	22	13	11	2,2	1,7	1,3	1,2	1:1:2:3
Средняя часть	33	22	13	11	2,5	1,7	1,5	1,2	1:1:2:3
Выход	17	14	8	7	2,1	1,7	2,1	1,1	1:1:2:3

О б о з н а ч е н и я: в/с – среднее число видов в семействе, р/с – среднее число родов в семействе, в/р – среднее число видов в роде, с/п – среднее число семейств в порядке, п/с/р/в – пропорция видового и надвидовых таксонов.

Т а б л и ц а 3

**Флористический спектр ведущих (по числу видов *N*) надвидовых таксонов в бухте Карантинная**

Род			Семейство				Порядок				
таксон	<i>N</i>		ранг	таксон	<i>N</i>		ранг	таксон	<i>N</i>		ранг
	ед.	%			ед.	%			ед.	%	
<i>Ulva</i>	4	10	1	Rhodomelaceae	9	22,5	1	Ceramiales	16	40	1
<i>Polysiphonia</i>	4	10	1	Ceramiaceae	7	17,5	2	Cladophorales	6	15	2
<i>Cladophora</i>	3	7,5	2	Cladophoraceae	6	15,0	3	Ulvales	5	12,5	3
Всего	14	35		всего	27	67,5		всего	27	67,5	

по-прежнему отсутствуют. Число видов с максимально высокой встречаемостью сокращается почти вдвое. В сравниваемые годы сходство таких видов составляет 57%. Возможно, изолированность одного из участков прибрежной акватории бухты и близкое к нему размещение выпуска хозяйственно-бытовых и ливневых стоков способствуют формированию флоры, адекватной сложившимся условиям. Своеобразие такой флоры вызывает перераспределение макроводорослей бухты между группами постоянства и количественные изменения комплекса константных элементов с максимально высоким значением *R*.

Анализ величин коэффициента Жаккара показал сходство общей видовой структуры на разных участках бухты, оцениваемое в среднем на 40±5%. Виды фитоценоза вершинной части и выхода из бухты совпадают наполови-

ну, меньше всего общих видов в средней части и на выходе ( $K_j = 38\%$ ). Сравнительно высокая однородность видового состава двух противоположных участков бухты может быть отражением некоторого сходства условий обитания, в частности, за счет наличия здесь эвтрофирования морской среды. На выходе из бухты этому способствует работа ранее упомянутых канализационного и ливневых спусков. По данным (Куфтаркова и др., 2002) в августе 2001 г. во время ливня можно было наблюдать повышение концентраций  $NO_3$ ,  $NH_4$  и  $PO_4$ . Вершинная часть бухты также испытывает мощное антропогенное воздействие и имеет невысокую циркуляцию вод (Овсяный и др., 2001).

Среди отделов степень сходства их видовых комплексов на разных участках бухты увеличивается в ряду Och → Ch → Rh. Если привлечь для сравнения данные, полученные для «ковша», то

окажется, что здесь макроводоросли сходны с таковыми на других участках лишь на треть. Среди Och общие виды не обнаружены. Красные водоросли на выходе из бухты и в акватории «ковша» совпадают на 42%, а в средней части и в «ковше» – менее чем на треть ( $K_J = 29\%$ ). Высокую степень подобия проявляют макроводоросли Ch независимо от того, насколько сопредельны или территориально разобщены населенные ими участки мелководья бухты.

**Общая экологическая характеристика бентосной флоры бухты Карантинная.** Среди макроводорослей бухты обнаружены представители 12 экологических групп из 13 известных для макрофитобентоса Черного моря (Калугина-Гутник, 1975). Более половины видов относятся к морским, ведущим, однолетним и олигосапробным водорослям, что типично для мелководья большинства черноморских бухт (Евстигнеева, Танковская, 2010; 2015; 2017). Второе по значимости место принадлежит солоноватоводно-морским, сопутствующим, многолетним и мезосапробным видам. На их долю приходится 24–39% от общего состава. Степень полнотности экологических спектров разных отделов убывает в ряду Ch → Rh → Och. Среди Rh нет представителей солоноватоводной группы, Och на 100% сложен морскими, олигосапробными и на 80% ведущими и многолетними видами. Каждый отдел обладает своей комбинацией доминирующих экогрупп, однако у них есть общее – господство ведущих и олигосапробных видов. Кроме того, для Och и Rh одинаково характерно господство морских видов, а для Ch и Rh – еще и однолетних. Отдел Ch имеет самый своеобразный экоспектр за счет преобладающего развития солоноватоводно-морских водорослей, а также за счет солидаризированного доминирования ведущих и сопутствующих, олиго- и мезосапробных видов.

Коэффициент сапробности, в расчетах которого учитывается внутригрупповое соотношение  $\alpha$ - и  $\beta$ -мезосапробионтов, равен 1,4, что свидетельствует о средней степени эвтрофирования водной среды в бухте. Такой вывод сочетается с заключением, сделанным исследователями на основе расчета индекса E-TRIX (Губанов и др., 2002). Поступающие со стоками органические вещества за счет водообмена с прилегающей частью моря и мидийной фермой подвергаются достаточно интенсивной деструкции (Куфтаркова, 2006). Следует обратить внимание на величину рассчитанного нами флористического коэффициента Ченя ( $P = 7$ ), указывающую на наметившееся отклоне-

ние качества морской среды в бухте от средней степени эвтрофирования к более высокой.

Рассмотрим в отдельности особенности макрофлоры в районе вершины, средней части и на выходе из бухты с последующим сравнением полученных результатов.

**Вершина бухты.** Большая часть дна вершины бухты покрыта алевритовым и алевро-пелитовым илом, меньшая – пелитовым. Мелководье занято ракушняком, часто с примесью ила, песка и камней (Миронов и др., 2003). В состав фитоценоза этого участка входят 29 видов, на долю которых приходится 79% от общего числа идентифицированных видов бухты. Наибольшим видовым разнообразием отличается Rh (55%), наименьшим – Och (14%). Доля видов Ch вдвое выше, чем у Och и примерно во столько же меньше, чем у Rh. Вклад видов разных отделов в общую структуру достаточно высок: от 64% у Rh до 82% у других отделов. Видовая пропорция трех отделов у вершины бухты выглядит так:

$$2 \text{ Ch} : 1 \text{ Och} : 4 \text{ Rh}.$$

Обнаруженные в биотопе вершины бухты виды относятся к 22 родам, 13 семействам и 11 порядкам. Таксономическая пропорция отделов Ch и Rh совпадает:

$$2 \text{ рода} : 1 \text{ семейство} : 1 \text{ порядок},$$

а все три отдела объединены соотношением надродовых таксонов. К таксонам с высоким видовым разнообразием относятся Ulvales, Ceramiales, Cladophoraceae, Ulvaceae, Ceramiaceae, Rhodomelaceae, *Ulva*. Перечисленные семейства и порядки объединяют 52–66% общего числа видов вершины бухты. Для ее фитоценоза характерен самый низкий родовой коэффициент, тогда как среднее число родов в семействе и семейств в порядке не отличается от таковых на других участках (табл. 2).

Видовой состав отделов и фитоценоза на станциях вершинной части бухты варьирует по-разному: от верхненормальной изменчивости у Ch до большой у Rh и очень большой у Och. Видовой состав всего фитоценоза подвержен значительным вариациям (табл. 4).

Установлено, что в составе фитоценоза вершины бухты с небольшим преимуществом преобладают виды случайной группы (41%). Вторая позиция занята добавочной и постоянной группами. *Ulva rigida* обладает 100%-й встречаемостью. Среди экологических групп обильно представлены морская, ведущая, однолетняя и олигосапробная с долей участия, равной 52–62%.

Т а б л и ц а 4

**Вариабельность видового состава макроводорослей бухты Карантинная в летний период**

Показатель	Вершина	Средняя часть	Выход
Chlorophyta			
$x \pm \Delta^*$	4,3 ± 0,8	3,9 ± 0,9	4,0 ± 1,1
$C_v, \%$	26	32	25
Тип изменчивости	верхняя норма	верхняя норма	верхняя норма
Ochrophyta			
$x \pm \Delta$	1,1 ± 0,8	0,6 ± 0,6	–
$C_v, \%$	93	147	–
Тип изменчивости	очень большая	аномальная	–
Rhodophyta			
$x \pm \Delta$	4,6 ± 2,8	8,4 ± 0,6	9,1 ± 1,1
$C_v, \%$	83	11	11
Тип изменчивости	большая	нижняя норма	нижняя норма
Фитоценоз			
$x \pm \Delta$	10,0 ± 3,9	12,9 ± 1,1	13,0 ± 2,0
$C_v, \%$	53	13	13
Тип изменчивости	значительная	нижняя норма	нижняя норма

О б о з н а ч е н и я:  $x \pm \Delta$  – среднее значение ± доверительный интервал;  $C_v, \%$  – коэффициент вариации.

Солоноватоводные, редкие, сезонные и полисапробные виды нехарактерны для данного участка бухты. Их вклад в общую экологическую структуру не превышает 10%.

Для фитоценоза вершины бухты Ch характерен полночленный спектр идентифицированных групп, среди которых главенствуют солоноватоводно-морская, ведущая, сопутствующая, однолетняя, олиго- и мезосапробная, каждая из которых включает от 33 до 78% видов отдела в бухте. Спектр экогрупп Och отличается неполночленностью, поскольку в нем отсутствуют солоноватоводные, солоноватоводно-морские, сезонные, однолетние, мезо- и полисапробные виды. Этот отдел полностью представлен морскими, многолетними, олигосапробными видами и на 75%

ведущими. Такая однородность состава Och характерна для многих районов черноморского мелководья. Среди видов Rh отсутствуют представители солоноватоводной группы, а наибольшее развитие получают морские, однолетние, олиго- и мезосапробные виды, что напоминает комбинацию доминирующих групп у Ch, а также ведущие виды, как это было отмечено у Och. Однако качественное совпадение доминирующих групп у разных отделов не исключает различия в количественной представленности одноименных групп.

Фитомасса всех видов фитоценоза составляет 3222 г·м<sup>-2</sup>, 54% которой приходится на виды Ch (рис. 2). Наибольший размах значений средней фитомассы принадлежит видам Ch, а индивиду-

альной – Och. Второе место по этим показателям занимает Rh. Основные виды-продуценты в фитоценозе вершины бухты – *U. rigida* и *Cystoseira barbata*, на долю которых приходится по 23% фитомассы сообщества. В качестве содоминантов выступают *Cladophora laetevirens*, *C. albida* и *Gelidium crinale* (12–15% от общей фитомассы), проявляющие себя как индикаторы средней и высокой степени эвтрофирования водной среды. С учетом шкалы Любарского виды, обитающие в биотопе вершины бухты, можно разделить на четыре класса доминирования, среди которых численно преобладают малозначимые виды. Доля второстепенных и субдоминантных видов ниже соответственно в 3 и 5 раз (табл. 5). Индекс Шеннона для фитоценоза вершины бухты относительно высок (3,04) и свидетельствует о полидоминантной структуре сообщества водорослей.

**Средняя часть бухты.** Макрофитобентос данного участка бухты представлен 33 видами отделов Ch, Och и Rh, что составляет 80% от общего числа видов в бентосной флоре мелководья всей бухты. Видовая пропорция отделов в средней части отличается от таковой в вершинной части бухты, но по-прежнему свидетельствует о преимуществе красных водорослей и незначительности вклада бурых (9%) в общее видовое разнообразие.

Соотношение надвидовых таксонов у Ch, Rh и всего фитоценоза в описываемой части бухты совпадает с таковым в ее вершинной части, а таксо-

номическая структура Och и здесь остается упрощенной:

1 порядок : 1 семейство : 1 род : 1 вид.

Для фитоценоза средней части бухты характерно самое высокое среднее число видов в семействе (табл. 2). Число богатых видами семейств и порядков здесь вдвое меньше (Cerariales, Ceramiaceae, Rhodomelaceae). Однако спектр родов с высоким видовым разнообразием расширен за счет включения в него *Polysiphonia*. Таксоны, насыщенные родами, качественно и количественно не отличаются от таковых в вершинной части бухты.

Для фитоценоза средней части бухты, в отличие от вершинной, характерно иное соотношение групп постоянства. Так, число видов с максимално высоким коэффициентом *R* выше в 4 раза и включает 12% видов, локализованных на данном участке водоема. Основная часть константных компонентов относится к Ch. Случайная и добавочная группы представлены одинаковым числом видов, суммарная доля которых равна 76%. Видовое разнообразие добавочной группы и относительное число видов постоянной группы соответственно выше и ниже, чем в вершинной части. Абсолютное число постоянных видов остается практически на одном уровне.

Среднее число видов Ch и тип изменчивости самого показателя в двух описанных частях бухты совпадают. Этот же показатель у Och в средней части бухты вдвое ниже, а у Rh в такой же

Таблица 5

## Структура доминирования (по фитомассе) видов в бухте Карантинная

Класс доминирования видов	Участки бухты		
	Вершина	Средняя часть	Выход
Малозначимые	15/60	17/58,6	8/47,1
Второстепенные	5/20	7/24,1	5/29,4
Субдоминантные	3/12 <i>C. laetevirens</i> , <i>C. albida</i> , <i>G. crinale</i>	3/10,3 <i>C. barbata</i> , <i>D. dichotomus</i> , <i>C. secundatum</i>	2/11,8 <i>C. secundatum</i> , <i>C. laetevirens</i>
Доминантные	2/8 <i>U. rigida</i> , <i>C. barbata</i>	2/6,9 <i>U. rigida</i> , <i>C. laetevirens</i>	2/11,8 <i>U. rigida</i> , <i>D. dichotomus</i>

Примечание: перед чертой абсолютное число видов, за чертой – относительное (%).



степени выше, чем на прилегающей акватории (табл. 4). Изменчивость видового состава Och здесь выше, а Rh – ниже.

Общий спектр экологических групп, к которым относятся макроводоросли биотопа средней части бухты, полночленный со смещением в сторону морских, ведущих, однолетних, олиго- и мезосапробных видов. Вклад таких видов в общий состав достигает 42–70%. Сезонную, полисапробную, сопутствующую и редкую группы представляют 2–6 видов, на долю которых приходится 6–19% видов в средней части бухты. Степень полночленности экоспектров отделов возрастает в ряду Och → Rh → Ch. Невысоким экологическим разнообразием отличается Och, поскольку представляющие его виды на 100% принадлежат морской, ведущей, многолетней и олигосапробной группам. Среди Rh нет солонатоводных видов, преобладают морские, ведущие, однолетние и олигосапробные водоросли (50–75%). Доминирование двух последних групп (по 50%) не столь выраженное, поскольку на многолетники и мезосапробионты приходится по 45% от общего видового состава. Все три отдела отличаются господством ведущих видов. Ch и Rh объединены за счет такой же роли их однолетников, а Och и Rh – за счет морских и олигосапробных водорослей. Экоспектры Och и Rh близки по составу ключевых групп, а индивидуальность спектра Ch обеспечена перечнем галобных и сапробных групп.

Фитомасса видов разных отделов варьирует широко, что прежде всего касается видового комплекса Ch, у Rh и особенно у Och размах крайних значений показателя ниже. Еще сильнее выражены вариации индивидуальной фитомассы видов, у которых минимум и максимум отличаются друг от друга на несколько порядков. На долю видов Ch в средней части бухты приходится 55% фитомассы фитоценоза, вторую позицию занимают виды Rh (38%), что ранее было отмечено для фитоценоза ее вершинного участка (рис. 2). Основные продуценты – мезосапробная *U. rigida* и полисапробная *C. laetevirens*, фитомасса которых составляет четверть общей фитомассы. Группа содоминантов представлена единственным видом *Ceramium secundatum*. Применение шкалы Любарского подтверждает статус видов-доминантов и дополняет перечень содоминантов двумя видами олигосапробной природы (табл. 5). Индекс Шеннона несколько ниже, чем в вершинной части (2,88), что соответствует характеру распределения фитомассы между видами.

**Выход из бухты.** Здесь макроводоросли представлены 17 видами (43% от общего числа видов мелководья бухты), из них более половины относятся к Rh (65%), остальные – к Ch. Бурые водоросли на выходе из бухты не зарегистрированы. Вклад зеленых водорослей этого участка биотопа в общий видовой состав фитоценоза и отдельно в состав его Ch во всей бухте равен 15 и 54% со-

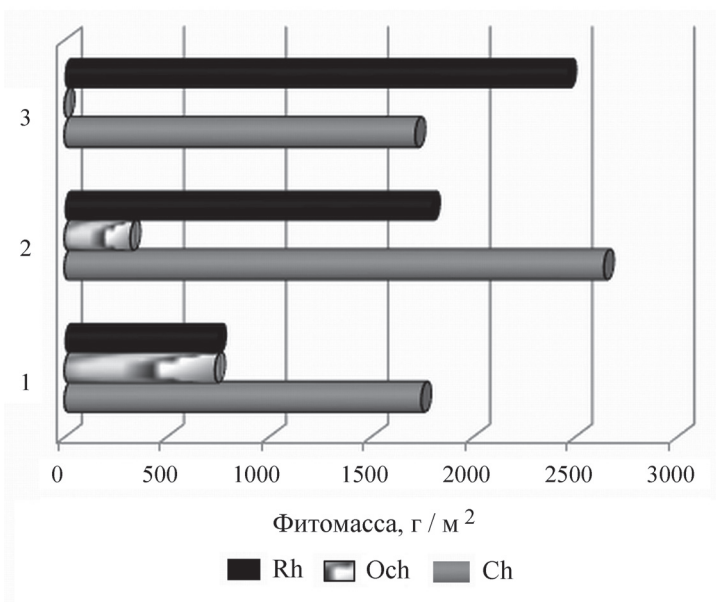


Рис. 2. Распределение фитомассы макроводорослей разных участков бухты Карантинная (1 – вершина, 2 – средняя часть, 3 – выход)

ответственно. У Rh такие показатели составляют 27 и 44%.

Видовое соотношение отделов выглядит как

1 Ch : 2 Rh.

Для таксономической структуры фитоценоза на выходе из бухты характерно наименьшее число как видов, так и надвидовых таксонов. Однако соотношение таксонов разных рангов в фитоценозе совпадает с таковым на других участках. Среди таксонов наиболее богаты видами Ceramiales, Ceramiaceae, Cladophoraceae, *Ulva*, *Cladophora* и *Gelidium*. Относительно высокое разнообразие родов характерно для Ceramiales, Cladophorales, Ceramiaceae, Cladophoraceae. Для Ch среднее число видов и изменчивость такие же, как в вершинной части бухты. Для Rh и всего фитоценоза эти показатели такие же, как в средней части бухты.

Встречаемость видов на станциях варьирует в диапазоне 33–100%. Максимальным показателем *R* обладает большее число видов, чем на других участках бухты. В основном они относятся к Rh. Виды случайной категории отсутствуют, а постоянной занимают лидирующее положение, что свидетельствует о высокой константности видового состава фитоценоза в акватории, прилегающей к открытой части моря. Известно, что открытые участки моря отличаются выраженной однородностью условий обитания морских растений.

Виды, произрастающие на выходе из бухты, относятся к 12 экогруппам, среди которых единолично господствуют ведущие, однолетние водоросли, а солидарно – солоноватоводно-морские и морские, олиго- и мезосапробные. Перечень доминирующих экогрупп во многом схож с их составом в средней части бухты. Доля базовых групп при единоличном доминировании достигает 65%, при солидарном – 35–47%.

Среди видов отдела Ch, экоспектр которого в данной части бухты полночленный, с небольшим преимуществом развиваются солоноватоводно-морские и ведущие виды (по 50% от общего видового состава на выходе), высок вклад однолетников (67%) и равное представительство всех групп сапробности. Подавляющая часть видового состава Rh относится к ведущим и однолетним водорослям. Примерно в равной степени представлены морские и солоноватоводно-морские, мезо- и олигосапробные виды.

Размах вариаций средней и индивидуальной фитомассы видов на выходе из бухты достаточно велик, а крайние значения показателя отличаются на несколько порядков. При этом общая фитомасса фитоценоза на выходе и в средней части

бухты сопоставима. Вклад Ch и Rh в продукционный процесс достигает 41 и 59% (рис. 2). Следовательно, на выходе Rh выступает доминантом не только по уровню видового разнообразия, но и по величине своей фитомассы. В сообществе функционируют два вида-доминанта, фитомасса которых не превышает 30% (табл. 5). Их содоминантами являются мезосапробный *C. secundatum* (16,8%) и полисапробная *C. laetevirens* (17,5%).

Значение индекса Шеннона на выходе из бухты ниже, чем на других участках, особенно при сравнении с ее вершинной частью.

### Сравнительная характеристика бентосной флоры разных участков прибрежной зоны бухты Карантинная

**Таксономический состав.** Установлено, что независимо от локации фитоценоза в нем всегда преобладают виды Rh, а вторая позиция занята представителями Ch. В фитоценозе и у каждого отдела всюду сохраняется одно и то же соотношение надвидовых таксонов. Среди ключевых таксонов обязательно присутствуют Ceramiales, Ceramiaceae, *Ulva*, а также Cladophoraceae, отличающаяся разнообразием родов. Заметное сходство видового разнообразия проявляют макроводоросли сопредельных верхней и средней частей бухты.

Различие проявляется в более выраженном превосходстве Rh по абсолютному и относительному числу видов в средней части. Не совпадает видовое соотношение отделов, разнообразие доминирующих семейств уменьшается, а разнообразие родов увеличивается в направлении от вершины к выходу из бухты. Изменчивость видового состава в вершинной части выше, чем на других участках. Максимум большинства показателей видовой и флористической структур приходится на вершинную и особенно среднюю части бухты.

**Встречаемость видов.** В составе фитоценоза на любом участке бухты присутствуют виды со 100%-й встречаемостью, а также представители постоянной и добавочной категорий. Различие выражается в отсутствии случайных видов на выходе из бухты, в увеличении разнообразия и доли участия видов с максимально высокой встречаемостью по мере удаления от вершины бухты. По-разному выглядит соотношение групп постоянства с учетом относительного числа видов в них: у вершины бухты преобладают случайные виды, в средней части – они же и добавочные, на выходе – постоянные. Возможно, это связано с тем, что условия обитания на открытых участках бух-

ты более однородны и постоянны, чем на участках, удаленных от выхода из нее.

**Экологическая структура.** На разных участках бухты экологическая структура проявляет больше сходства, чем различия. Независимо от локации фитоценоза в бухте его экоспектр всегда полночленный, с незначительным вкладом редких, сезонных, полисапробных видов и обязательным присутствием среди доминантов ведущей группы. Выявлены высокое постоянство и однородность экологического состава Och. Установлено, что для Ch характерно преимущественное развитие солоноватоводно-морских, ведущих и однолетних видов, а для Rh – морских, ведущих и однолетних.

Различие касается только сапробной части экоспектров Rh и Ch, когда на разных участках бухты доминируют свои сапробные группы.

**Фитомасса и доминанты.** В фитоценозе большей части обследованной акватории самым высоким вкладом в продукционный процесс обладают виды Ch. Массовое развитие получают малозначимые виды, а представители категории абсолютных доминантов отсутствуют. Для фитоценоза в любой части бухты характерно равное или близкое к нему число доминантных и содоминантных видов. При этом ключевым доминантом всегда остается *U. rigida*.

В каждой части бухты наряду с *Ulva rigida* синхронно доминирует еще один вид: *C. barbata* (у вершины), *C. laetevirens* (в средней части), *D. dichotomus* (на выходе из бухты). Качественное сходство содоминантных видов в фитоценозе вершинной части и выхода из бухты, средней части и выхода из бухты оценивается низким коэффициентом  $K_j$  (25%). Среди содоминантов в вершинной и средней частях общие виды вообще отсутствуют. Содоминантные виды вершинной части и на выходе из бухты относятся к поли- и мезосапробионтам, что свидетельствует об эвтрофировании морской среды на этих участках. В фитоценозе средней части присутствуют олигосапробионты.

Наличие *U. rigida* как обязательного элемента группы доминантов, ее показатели встречаемости, абсолютной и относительной фитомассы, уровень развития и участия зеленых водорослей в продукционном процессе позволяют причислить фитоценоз мелководной зоны бухты к ульвовой ассоциации, принадлежащей к группе формаций сообщества зеленых водорослей (Калугина-Гутник, 1975).

**Изменчивость видового состава.** На каждом участке бухты видовой состав Ch изменяется по

станциям в пределах одной и той же верхней нормы, среднее число видов отдела везде примерно одинаковое. Для видового разнообразия Och неизменно характерен повышенный уровень изменчивости. Среднее число видов Rh, в отличие от такового у других отделов, увеличивается от вершины до выхода из бухты. Изменчивость показателя в вершинной части по шкале Г.Н. Зайцева большая, а на остальных участках низкая ( $C_v = 11\%$ ).

Полученные в ходе исследований 2009 г. данные были сопоставлены с результатами фитобентосной съемки, проведенной летом 2005 г. вблизи выхода из бухты. Это позволило установить, что на глубине до 0,5 м в сравниваемые сроки число видов Ch было одним и тем же, хотя их качественное подобие составляло 57%. В 2009 г. число видов Och было меньше на два таксона, а их сходство касалось лишь половины состава. В этом же году было отмечено более высокое разнообразие Rh, сходство которого в сравниваемые сроки оценивалось на 57%. Эта же степень подобия характерна и для видового состава всего фитоценоза. Наличие такого числа общих видов, безусловно, свидетельствует о единстве происхождения флоры бухты, состав которой при этом подвержен межгодовой флуктуации. Однако такие флуктуации не затрагивают целый ряд таксономических пропорций, обеспечивая тем самым динамическую устойчивость прибрежных фитоценозов.

В разные годы идентичны такие пропорции:

Och

1 порядок : 1 семейство : 1 род : 1 вид,

Rh

1 порядок: 1 семейство : 3 рода : 4 вида,  
весь фитоценоз

1 порядок : 1 семейство : 2 рода : 3 вида.

Близки к совпадению и таксономические пропорции Ch.

### Заключение

1. Впервые составлен список видов макроводорослей прибрежной зоны бухты Карантинная. Всего в летний период зарегистрирован 41 вид, из которых 11 относятся к Chlorophyta, 5 – к Ochrophyta и 25 – к Rhodophyta. В систематической структуре первые ранговые места заняты *Ulva*, *Polysiphonia*, Rhodomelaceae и Ceramiales.

2. Выявлена высокая стабильность соотношения видов и систематических категорий высшего ранга (пропорции флоры), независимо от локализации фитоценоза в бухте.

3. Среди макроводорослей бухты обнаружены представители большинства экологических групп, известных для черноморского макрофитобентоса. Более половины видов относятся к морским, ведущим, однолетним и олигосапробным водорослям.

4. Для системы доминирования в фитоценозе бухты характерны весомость вклада малозначимых видов и отсутствие абсолютных доминантов.

5. Обязательный компонент группы доминантов – мезосапробная *U. rigida*, показатели встречаемости и фитомассы которой, уровень развития зеленых водорослей позволяют причислить фитоценоз прибрежной зоны бухты к ульвово-ассоциации.

6. Значения коэффициентов сапробности и E-TRIX свидетельствуют о наличии средней степени эвтрофирования бухты. Однако преобладание среди содоминантов мезо- и полисапробионтов, а также величина флористического коэффициента указывают на наметившуюся тенденцию усиления загрязнения морской среды. Для содоминантов вершины и выхода из бухты характерно преобладание (по фитомассе) индикаторов средней и высокой степени эвтрофирования, для средней – низкой.

Работа выполнена по теме госзадания ФГБУН ИМБИ РАН «Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса», номер госрегистрации АААА-А18-118021350003-6.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

#### [REFERENCES]

- Гринцов В.А., Евстигнеева И.К. Количественное развитие и видовое разнообразие макроводорослей на искусственном субстрате в Черном море // Экология моря. 2001. Вып. 55. С. 11–16 [Grintsov V.A., Evstigneeva I.K. Kolichestvennoe razvitiye i vidovoe raznoobrazie makrovodoroslei na iskusstvennom substrate v Chernom more // Ekologiya morya. 2001. Vyp. 55. S. 11–16].
- Губанов В.И., Стельмах Л.В., Клименко Н.П. Комплексные оценки качества вод Севастопольского взморья (Черное море) // Экология моря. 2002. Вып. 62. С. 76–80 [Gubanov V.I., Stel'makh L.V., Klimenko N.P. Kompleksnyye otsenki kachestva vod Sevastopol'skogo vzmor'ya (Chernoe more) // Ekologiya morya. 2002. Vyp. 62. S. 76–80].
- Долотов В.В., Иванов В.А. Повышение рекреационного потенциала Украины: кадастровая оценка пляжей Крыма // Морской гидрофизический институт НАН Украины. Севастополь, 2007. 194 с. [Dolotov V.V., Ivanov V.A. Povysheniye rekreatsionnogo potentsiala Ukrainy: kadastrovaya otsenka plyazhej Kryma // Morskoy gidrofizicheskii institut NAN Ukrainy. Sevastopol', 2007. 194 s.].
- Зайцев Г.Н. Математика в экспериментальной ботанике. М., 1990. 296 с. [Zaitsev G.N. Matematika v eksperimental'noi botanike. M., 1990. 296 s.].
- Зинова А.Д. Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР. М.; Л., 1967. 397 с. [Zinova A.D. Opredelitel' zelenykh, burykh i krasnykh vodoroslei yuzhnykh morej SSSR. M.; L., 1967. 397 s.].
- Евстигнеева И.К., Ковардаков С.А., Фирсов Ю.К., Танковская И.Н. Сезонная и батиметрическая динамика макробентоса бухты Карантинная // Системы контроля окружающей среды: Средства, информационные технологии и мониторинг: сб. науч. тр. 2009. С. 385–392. [Evstigneeva I.K., Kovardakov S.A., Firsov Yu.K., Tankovskaya I.N. Sezonnaya i batimetricheskaya dinamika makrobentosa bukhty Karantinnaya // Sistemy kontrolya okruzhayushchei sredy: Sredstva, informatsionnyye tekhnologii i monitoring: sb. nauch. tr. 2009. S. 385–392.].

- Sredstva, informatsionnye tekhnologii i monitoring: sb. nauch. tr. 2009. S. 385–392].
- Евстигнеева И.К., Танковская И.Н.* Макрофитобентос прибрежья эоцентра «Айя – Сарычский» (Черное море, Крым) // Заповідна справа України. Т. 16. Вып. 2. 2010. С. 23–29 [Evstigneeva I.K., Tankovskaya I.N. Makrofitobentos pribrezh'ya ekotsentra «Aiya – Sarychskii» (Chernoe more, Krym) // Zapovidna sprava Ukraini. T. 16. Vyp. 2. 2010. S. 23–29].
- Евстигнеева И.К., Танковская И.Н.* Альгоценозы искусственного и естественного субстратов прибрежной зоны Феодосийского залива (Черное море) // 100 лет Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского: сб. науч. тр. Симферополь, 2015. С. 493–506 [Evstigneeva I.K., Tankovskaya I.N. Al'gotsenozy iskusstvennogo i estestvennogo substratov pribrezhnoi zony Feodosiiskogo zaliva (Chernoe more) // 100 let Karadagskoi nauchnoi stantsii im. T.I. Vyazemskogo: sb. nauch. tr. Simferopol', 2015. S. 493–506].
- Евстигнеева И.К., Танковская И.Н.* Видовой состав, экологическая структура и количественная характеристика макроводорослей бухты Голландия (Черное море) // Вопросы современной альгологии. 2017. № 1 (13) [URL: <http://algology.ru/1127>] [Evstigneeva I.K., Tankovskaya I.N. Vidovoi sostav, ekologicheskaya struktura i kolichestvennaya kharakteristika makrovodoroslei bukhty Gollandiya (Chernoe more) // Voprosy sovremennoj al'gologii. 2017. № 1 (13) [URL: <http://algology.ru/1127>].
- Йоганзен Б.Г., Файзова Л.В.* Об определении показателей встречаемости, обилия, биомассы и их соотношения у некоторых гидробионтов // Тр. ВГБО, 1978. Т. 22. С. 215–225 [Ioganzhen B.G., Faizova L.V. Ob opredelenii pokazatelei vstrechaemosti, obiliya, biomassy i ikh sootnosheniya u nekotorykh gidrobiontov // Tr. VGBO, 1978. T. 22. S. 215–225].
- Калугина-Гутник А.А.* Фитобентос Черного моря. Киев, 1975. 245 с. [Kalugina-Gutnik A.A. Fitobentos Chernogo morya. Kiev, 1975. 245 s.].
- Ковальчук Н.А.* Видовой состав и биомасса макроэпифитов цистозир из акватории нескольких крымских пляжей // Альгология. 1992. Т. 2. № 2. С. 48–52 [Koval'chuk N.A. Vidovoi sostav i biomassa makroepifitov tsistoziry iz akvatorii neskol'kikh krymskikh plyazhei // Al'gologiya. 1992. T. 2. № 2. S. 48–52].
- Кузьминова Н.С., Чеснокова И.И.* Динамика разнообразия доминирующих представителей ихтиофауны в бухтах города Севастополя, отличающихся экологическими условиями // Экосистемы. 2016. Вып. 7. С. 26–35 [Kuz'minova N.S., Chesnokova I.I. Dinamika raznoobraziya dominiruyushchikh predstavitelei ikhtiofauny v bukhtakh goroda Sevastopolya, otlichayushchikhsya ekologicheskimi usloviyami // Ekosistemy. 2016. Vyp. 7. S. 26–35].
- Куфтаркова Е.А., Немировский М.С., Родионова Н.Ю.* Гидрохимический режим района экспериментальной мидиевой фермы (рейд Севастополя, Черное море) // Экология моря. 2002. Вып. 59. С. 61–65 [Kuftarkova E.A., Nemirovskii M.S., Rodionova N.Yu. Gidrokhimicheskiy rezhim rajona eksperimental'noi midievoi fermi (reid Sevastopolya, Chernoe more) // Ekologiya morya. 2002. Vyp. 59. S. 61–65].
- Куфтаркова Е.А., Губанов В.И., Ковригина Н.П., Еремин И.Ю., Сеничева М.И.* // Морський екологічний журнал, Т. V. № 1. 2006. С. 72–91 [Kuftarkova E.A., Gubanov V.I., Kovrigina N.P., Eremin I.YU., Senicheva M.I. // Mors'kii ekologichnii zhurnal, T. V. № 1. 2006. S. 72–91].
- Миронов О.Г., Кирюхина Л.Н., Алемов С.В.* Санитарно-биологические аспекты экологии севастопольских бухт в XX веке. Севастополь, 2003. 185 с. [Mironov O.G., Kiryukhina L.N., Alemov S.V. Sanitarno-biologicheskie aspekty ekologii sevastopol'skikh bukht v KHKH veke. Sevastopol', 2003. 185 s.].
- Овсяный Е.И., Романов А.С., Маньковская Р.Я.* Основные источники загрязнения морской среды Севастопольского региона // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа: Сб. науч. тр. НАН Украины, МГИ, ОФ ИнБЮМ. Севастополь, 2001. Вып. 2. С. 138–152 [Ovsyanyi E.I., Romanov A.S., Man'kovskaya R.Ya. Osnovnye istochniki zagryazneniya morskoi sredy Sevastopol'skogo regiona // Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoi i shel'fovoi zon i kompleksnoe ispol'zovanie resursov shel'fa: Sb. nauch. tr. NAN Ukrainy, MGI, OF InBYUM. Sevastopol', 2001. Vyp. 2. S. 138–152].
- Орлова М.С.* Морские берега Крыма как ресурс рекреации (на примере берегов Западного Крыма) / Автореф. дис. ... канд. географ. наук. М., 2010. 26 с. [URL: <http://www.geogr.msu.ru/science/diss/oby/Orlova.pdf>] [Orlova M.S. Morskie berega Kryma kak resurs rekreatsii (na primere beregov Zapadnogo Kryma) / Avtoreferat dissertatsii na soiskanie uchenoi stepeni kandidata geograficheskikh nauk. M., 2010. 26 s. [URL: <http://www.geogr.msu.ru/science/diss/oby/Orlova.pdf>].
- Семкин Б.И., Горшков М.В., Варченко Л.И.* О схемно-целевом подходе к проблеме сравнительного анализа таксономических спектров. // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии – XII Международная научно-практическая конференция. 1978. С. 167–174 [Semkin B.I., Gorshkov M.V., Varchenko L.I. O skhemno-tselevom podkhode k probleme sravnitel'nogo analiza taksonomicheskikh spektrov. // Problemy botaniki YUzhnoi Sibiri i Mongolii – KHII Mezhdunarodnaya nauchno-prakticheskaya konferentsiya. 1978. S. 167–174].
- Толмачев А.И.* Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза / Новосибирск, Сибирское отделение. 1986. 192 с. [Tolmachev A.I. Metody sravnitel'noi floristiki i problemy florogeneza / Novosibirsk, 1986. 192 s.].
- Шмидт В.М.* Статистические методы в сравнительной флористике. Л., 1980. 176 с. [Shmidt V.M. Statisticheskie metody v sravnitel'noi floristike. L., 1980. 176 s.].
- Розенберг Г.С.* Количественные методы экологии и гидробиологии / Сб. науч. трудов, посвященный

- памяти А.И. Баканова. Тольятти, 2005. 404 с. [Rozenberg G.S. Kolichestvennye metody ekologii i gidrobiologii / Сб. nauchn. trudov, posvyashchennyi pamyati A.I. Bakanova. Tol'yatti, 2005. 404 s.].
- Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; searched on Date Month 2018.
- Wilhm J.L. Use of biomass units in shannon's formula // Ecology. 1968. Vol. 49. N 1. P. 153–156.
- Cheney D.T. R + C/P anew and improved ratio for comparing seaweed floras // Journal Phycology. 1977. Vol. 13. N 2 (Suppl.). P. 12.
- Dresscher T.G., Mark H. Experience with a simple method for the biological evaluation of surface water quality // Hydrobiologia. 1980. Vol. 71. N 1–2. P. 169–173.

Поступила в редакцию / Received 10.06.2018  
Принята к публикации / Accepted 30.10.2018

## BENTHOS FLORA OF KARANTINNAYA BAY UNDER CONDITIONS OF ANTHROPOGENIC ACTION (SEVASTOPOL REGION, BLACK SEA)

I.K. Evstigneeva<sup>1</sup>, I.N. Tankovskaya<sup>2</sup>

The list of macroalgae of the seashore region of the Karantinnaya bay was created for the first time. In total 41 species were identified within the summer period, among them 11 were related to Chlorophyta, 5 to Ochrophyta and 25 to Rhodophyta. The leading ranking positions in taxonomic structure were engaged by Ulva, Polysiphonia, Rhodomelaceae and Ceramiales. The high stability of flora proportions was found. More than half of macroalgae species found in the bay were related to sea, leading, one-year and oligosaprobe types. A mandatory component of the group of dominants was found to be a mesosaprobe *U. rigida*, further characterized by the occurrence and phytomass parameters, as well as the level of Chlorophyta evolution, and enabled to assign the phytocenosis of the seashore regions of the bay specifically to ulva associations. The magnitudes of the coefficients of saprobity and trophic index E-TRIX evidenced the existence of the average degree of bay eutrophication. The similarities and differences in the composition and structure of phytocenosis in different areas of the bay were determined. It was found that spatial variability of the species' composition of Ochrophyta is more pronounced as compared to other groups, which were characterized by standard variability expected for biological objects.

**Key words:** Black sea, Crimea, Карантинная bay, macrophytobenthos, occurrence, ecology-taxonomic structure, phytomass, dominants, spatial and temporal variability.

**Acknowledgement.** The work has been accomplished within the framework of state budget project 'Study of the mechanisms of management of the production processes in biotechnological complexes with an aim of development scientific basis for obtaining biologically active compounds and technical products of marine origin', reg. num. AAAA-A18-118021350003-6.

<sup>1</sup> Evstigneeva Irina Konstantinovna, Biotechnology and Phytoresources of the Institute of Marine Biological Research RAS; <sup>2</sup> Tankovskaya Irina Nikolaevna, Biotechnology and Phytoresources of the Institute of Marine Biological Research RAS.

УДК 633:58.01(571.63)

## ОНТОМОРФОГЕНЕЗ РЕДКОГО ВИДА *MELILOTOIDES SCHISCHKINII* (VASSILCZ.) SOJÁK НА ЮГЕ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

В.А. Калинкина<sup>1</sup>, М.Н. Колдаева<sup>2</sup>

Изучено становление жизненной формы дальневосточного эндемика *Melilotoides schischkinii* (Vassilcz.) Soják (мелилотоидес Шишкина), сем. Fabaceae Lindl. в онтогенезе. Установлено, что виргинильное и молодое генеративное возрастные состояния являются узловыми в преобразовании морфологических структур особи в онтогенезе. Обнаружено, что для генеративных растений *M. schischkinii* характерны модификации в строении соцветий, происходящие на базе открытой рацемозной кисти.

**Ключевые слова:** *Melilotoides schischkinii*, *Medicago*, *Trigonella*, мелилотоидес Шишкина, люцерна, пажитник, онтогенез, жизненная форма, систематика, признаки.

Изучение особенностей индивидуального развития и процессов становления жизненной формы у многолетних растений тесно связано с вопросами их морфологической изменчивости в ходе онтогенеза (Работнов, 1950; Гуленкова, 1968; Валуйских, Тетерюк, 2013; Усманова, 2016; и др.). Материал, иллюстрирующий изменение морфологического строения растения от прорастания семени до полного развития особи и последующего ее старения и отмирания, в комплексе с другими сведениями позволяет подойти к решению таксономических вопросов и выяснению филогенетических отношений между растениями разных жизненных форм (Гуленкова, 1968; Изотова, 1968; Kalinkina, 2017; и др.). Это особенно актуально при проведении сравнительного анализа близкородственных видов или видов с неясным таксономическим положением. Кроме того, научные данные об особенностях индивидуального развития растений – залог успешной интродукции редких видов и разработки эффективных мер охраны *in situ* и *ex situ*.

В трибе *Trifolieae* (Bronn) Endl. (сем. Fabaceae Lindl.) особый интерес вызывают виды, близкие к родам *Medicago* L. и *Trigonella* L. и образующие совместно комплекс *Medicago–Trigonella* (по: Т.И. Васильченко, 1979). Примером может служить род *Melilotoides* Heist. ex Fabr., выделенный немецким ботаником Ф.К. Фабрициусом (Fabricii, 1763) в качестве самостоятельного из рода *Trigonella* L. Систематическое положение

видов, отнесенных к роду *Melilotoides*, не раз претерпевало изменения (Trautvetter, 1841; Гроссгейм, 1945; Васильченко, 1953, 1979; Лачашвили, 1958; Ворошилов, 1966). Его представителей относили к родам *Trigonella*, *Medicago*, *Pocockia* Ser., *Melissitus* Medik., *Turukhania* Vassilcz. Основанием для критического анализа рода служат морфологические особенности плодов и строение цветков. С развитием методов молекулярной филогении вновь произошел пересмотр границ родов. В работе К.Р. Steelle et al. (2010) проведены филогенетические анализы 73 видов рода *Medicago* и близких к нему родов *Trigonella* и *Melilotus* Mill. Полученные результаты не поддерживают обособление рода *Melilotoides* из рода *Medicago*. Включение видов рода *Melilotoides* в род *Medicago* имеет как сторонников (Wei, Vincent, 2010; Chang, Kim, Chang, 2014), так и противников (Васильченко, 1987; Павлова, 2006; Крицкая, Новосад, 2014).

В настоящей работе, принимая во внимание консервативность и таксономическую значимость генеративных признаков, мы следуем мнению ученых, относящих изучаемую нами группу растений к роду *Melilotoides*, при его неоспоримой близости к роду *Medicago*.

*Melilotoides schischkinii* (Vassilcz.) Soják – эндемик южного Сихотэ-Алиня, приуроченный к его восточному макросклону (Павлова, 1989, 2006), факультативный кальцефит, включенный в список видов, нуждающихся в охране (Крас-

<sup>1</sup> Калинкина Валентина Андреевна – ст. науч. сотр. лаборатории флоры Ботанического сада-института ДВО РАН, доцент кафедры биоразнообразия и морских биоресурсов Школы естественных наук ДВФУ, канд. биол. наук (conf-1f@yandex.ru);

<sup>2</sup> Колдаева Марина Николаевна – ст. науч. сотр. лаборатории флоры Ботанического сада-института ДВО РАН, канд. биол. наук (mnkoldaeva@mail.ru).

ная книга..., 2008). В литературных источниках (Гроссгейм, 1945; Павлова, 1989; Безделев, Безделева, 2006) отсутствует описание онтогенеза вида и формирования жизненной формы в ходе онтогенетического развития, которые можно было бы использовать при проведении селекционных испытаний, интродукционных и природоохранных работ, а также для решения таксономических вопросов.

Цель работы заключалась в изучении на территории юга Дальнего Востока России онтоморфогенеза редкого эндемичного представителя рода *Melilotoides* – *M. schischkinii*.

### Материал и методы

Индивидуальное развитие *M. schischkinii* изучали преимущественно на живых растениях. Материал для исследований (семена, живые и гербарные образцы) был собран в 2012 г. на территории национального парка «Зов тигра» (Ольгинский р-н, Приморский край) в естественных условиях обитания.

Дополнительные сведения получены в ходе анализа гербарных материалов из фондов Гербария Ботанического сада-института (БСИ) ДВО РАН (VBGI) (<http://botsad.ru/herbarium/>) и Гербария сосудистых растений (VLA) ЦКП «Биоресурсная коллекция» Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН.

Начальные этапы развития изучали в лабораторных условиях. Для эксперимента использовали семена, хранившиеся в течение 2,5 лет в бумажных пакетах. Предпосевную обработку для снятия твердосемянности проводили с помощью скарификации концентрированной серной кислотой в течение 30 мин. После промывания в проточной воде семена высевали в чашки Петри на влажную фильтровальную бумагу. Параллельно проводили проращивание нескарифицированных семян в условиях доступного света (контроль) и в темноте. Во всех вариантах опыта семена проращивали в трехкратной повторности по 50 шт. Проращивание проводили в климатической камере «LGC-4201G» («DAIHAN Labtech») при  $T = 22,0$  °C, продолжительности фотопериода 16,5 ч на базе ЦКП «Техническая лаборатория экологии и экофизиологии» БСИ ДВО РАН.

Семя считали проросшим при формировании корешка, равного по длине семени. Подсчет проросших семян проводили ежедневно. Проросшие семена высаживали в контейнеры с почвой, а в дальнейшем сеянцы переносили в открытый грунт.

Измерение семян, исследование этапов их прорастания, а также начальных периодов развития растений проводили на оборудовании ЦКП «Микротехническая лаборатория» БСИ ДВО РАН. Графические рисунки выполнены в программе Microsoft Office Excel.

Выявление структурно-морфологических особенностей и описание жизненных форм выполняли по методике И.Г. Серебрякова (1962, 1964), Т.И. Серебряковой (1972) и их учеников (Гатцук, 1974; Савиных, 2000). При описаниях использована общепринятая терминология (Жмылев и др., 2005). В ходе изучения индивидуального развития особей выделяли онтогенетические (возрастные) состояния (Работнов, 1950).

### Результаты и их обсуждение

#### Побегообразование и структура побега *M. schischkinii*

*M. schischkinii* – травянистое летнезеленое поликарпическое растение, основной структурной единицей надземной части которого служит разветвленный, удлинённый вегетативно-генеративный моноциклический монокарпический побег открытого типа (рис. 1). Побег развивается из почек возобновления, заложенных на многолетних побеговых частях растения – главе каудекса или корневище. В зависимости от возраста особи, места заложения почек возобновления и экологических условий местообитания *M. schischkinii* формируют два типа побегов: ортотропный (рис. 1, Б) и анизотропный (рис. 1, В, Г), при этом верхушка побега в обоих случаях наклоненная. Побеги слабо опушены длинными прижатыми волосками.

В соответствии с зональным делением монокарпических побегов многолетних трав сезонного климата (Troll, 1964; Борисова, Попова, 1990) в строении побега *M. schischkinii* нами выделены три структурно-функциональные зоны (рис. 1, А). Размерные и морфологические особенности этих зон зависят от возрастного состояния и экологических условий произрастания особи.

**Зона возобновления** – базальный участок побега, состоящий из 2–3 укороченных междоузлий. За счет контрактильной деятельности гипокотыля и главного корня этот участок побега с возрастом погружается в субстрат. Расположенные в пазухах катафиллов почки возобновления весной дают начало годичным побегам. В случае незначительного погружения зоны возобновления в субстрат развивающийся годичный побег сразу переходит к ортотропному росту (рис. 1, Б). При



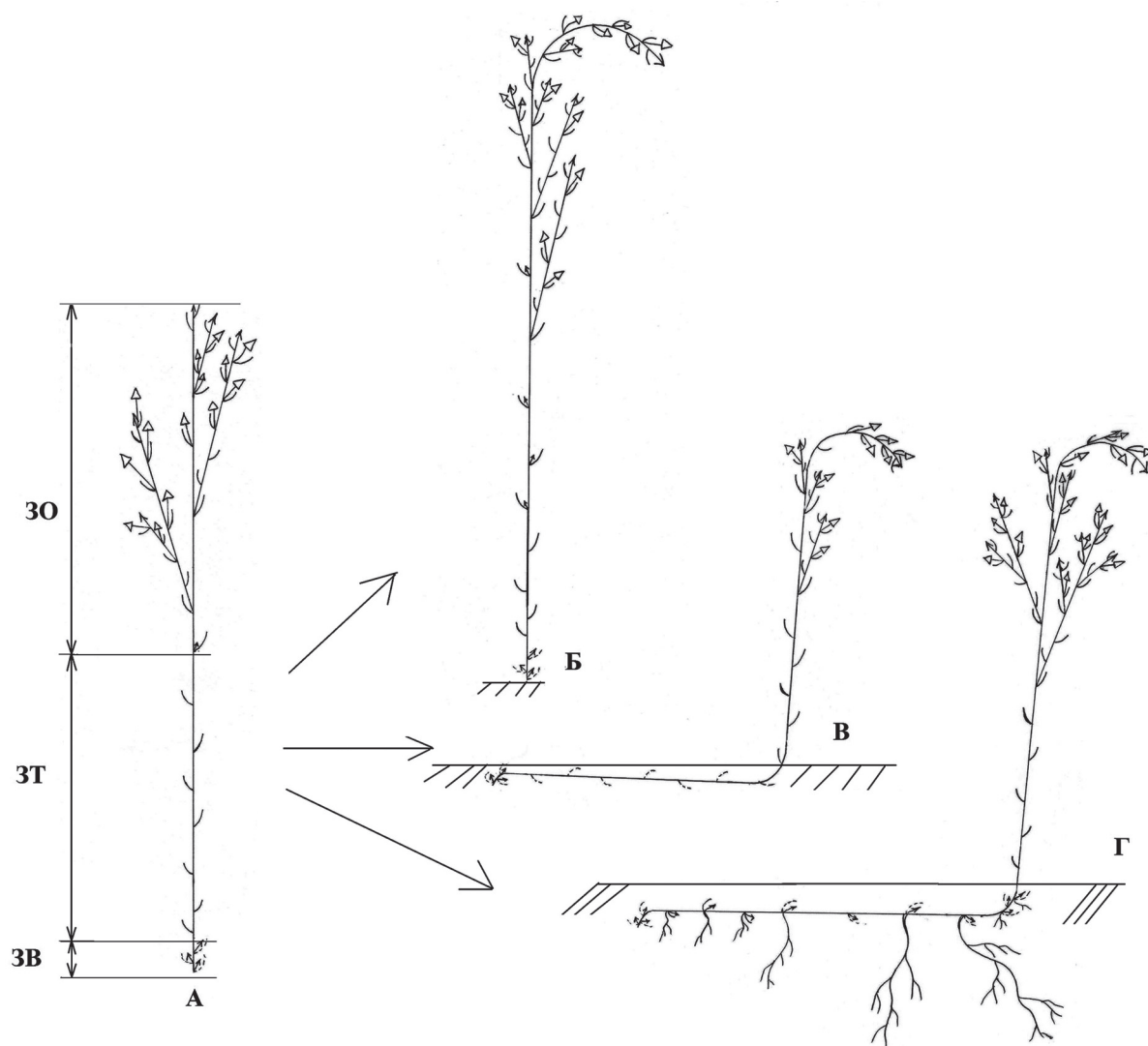


Рис. 1. Схема структурно-функциональных зон побега и типов побега *M. schischkinii*: А – структурно-функциональные зоны побега; Б – ортотропный тип побега без развитых придаточных корней, В – анизотропный тип побега без придаточных корней на ГПУП; Г – анизотропный тип побега с развитыми придаточными корнями на ГПУП (обозначения: ЗВ – зона возобновления; ЗТ – зона торможения; ЗО – зона обогащения)

погружении в субстрат более чем на 1 см годовые побеги сначала растут плагиотропно под землей, а затем переходят к ортотропному росту и выходят на дневную поверхность (рис. 1, В, Г). Этап подземного плагиотропного роста побега характерен и для некоторых других представителей сем. Fabaceae (Калинкина, 2016), в том числе входящих в комплекс *Medicago-Trigonella* (Изотова, 1968). Анализ показал, что у особей *M. schischkinii* гипогеогенный плагиотропный участок побега (ГПУП) и анизотропный годичный побег могут развиваться двумя путями.

1. ГПУП при выходе на дневную поверхность продолжает свое развитие как фотофильный, несущий ассимилирующие листья и соцветия. Почка возобновления закладывается в основном в базальной части плагиотропного участка побега.

Придаточные корни на всем протяжении ГПУП не формируются. После завершения вегетации годичный побег, включая ортотропную и плагиотропную части, отмирает до зоны возобновления (рис. 1, В).

2. В пазухах катафиллов по всей длине ГПУП закладываются почки возобновления, в их основании развиваются сильно ветвящиеся придаточные корни, таким образом, ГПУП укореняется. Достигнув поверхности, верхушечная почка ГПУП формирует ассимилирующий побег. В месте выхода побега на поверхность наблюдаются сближение узлов и заложение в пазухах катафиллов почек возобновления. Придаточные корни по мере развития втягивают подземный участок побега глубже в почву. Осенью надземные части побегов полностью отмирают, а подземные участки

сохраняются и участвуют в формировании корневища. У взрослых особей длина ГПУП равна  $1/3-1/4$  общей длины годичного побега, и достигает 15–26 см при длине и диаметре междоузлий соответственно 0,3–5,5 см и 0,5–1 мм, а зона возобновления побега может состоять из 10–16 междоузлий (рис. 1, Г).

Анализ показал, что в пазухах чешуевидных листьев у *M. schischkinii* закладываются одиночные почки возобновления, для которых характерно внутриветочное ветвление. В пазухах 1-й и 2-й наружных почечных чешуй формируется по одной боковой почке, быстро достигающей размера основной. Данный тип ветвления обеспечивает биологически выгодное растению увеличение числа зачатков новых побегов обогащения и возобновления, а также дальнейшее интенсивное развитие растения.

В **зоне торможения** находятся 5–10 междоузлий с развитыми в узлах ассимилирующими листьями. Листья тройчатосложные, с листочками от продолговато-эллиптических до широко-обратнояйцевидных. Терминальный листочек имеет более длинный черешочек, чем боковые. Длина листочка  $1,5 \pm 0,5$  см, ширина  $0,9 \pm 0,3$  см. Прилистники до 10 мм длиной, ланцетно-шиловидные, по краю мелкозубчатые.

**Зона обогащения** в зависимости от возраста особи может включать от 1 до 25 междоузлий и быть представлена одним главным побегом (возрастные состояния G1, G3) или разветвленной системой главного и боковых побегов (возрастное состояние G2). Цветки *M. schischkinii* мотылькового типа с двойным околоцветником. Чашечка ширококолокольчатая, мелковолосистая, с крупными шиловидными зубцами. Венчик живых растений желтый, в гербарии цвет может изменяться на оранжево-желтый. Верховые кроющие листья (брактей) шиловидные, белопленчатые, равны по длине цветоножке (или немного короче).

Цветки *M. schischkinii* собраны в малоцветковые (по 3–16 шт.) рыхлые пазушные соцветия. В большинстве случаев для *M. schischkinii* характерна рацемозная простая кисть, в которой часто наблюдается пучковатое расположение цветоножек на оси соцветия. Наряду с простой кистью в пределах одной особи нами отмечены случаи крайнего сокращения длины междоузлий оси соцветия – кисть преобразуется в малоцветковый открытый простой зонтик (терминология по: Кузнецова и др., 1992) (рис. 2).

В строении венчика *M. schischkinii* есть ряд особенностей, сближающих род *Melilotoides* с родом *Medicago*. У обоих родов на крыльях венчика имеются специальные зубцы, которые смыкаются с лепестками лодочки в замок. Благодаря замку лодочка удерживается в сомкнутом состоянии, и раскрытие цветка возможно только во время проникновения насекомого в глубь цветка.

Плодоношение у особей *M. schischkinii* наблюдается в августе-сентябре. Плод – боб. У представителей рода *Melilotoides*, в том числе и у *M. schischkinii*, в отличие от видов рода *Medicago*, боб прямой, эллиптический, плоскосжатый, с коротким крючковатым носиком, повислый. На одной особи завязывается от 2–3 до 60 плодов. Число семязачатков в плоде 5–7. Число развитых семян варьирует от 1 до 5 (обычно 3–4).

#### Становление жизненной формы *M. schischkinii*

Становление жизненной формы *M. schischkinii* прослежено в онтогенезе, на протяжении которого растения проходят 4 онтогенетических периода и 7 возрастных состояний (рис. 3).

**Латентный период (se).** Зрелые семена оливково-коричневого цвета, яйцевидные (реже овальные), расширенные к микропилярному концу, уплощенные с боков (длина  $2,72 \pm 0,11$  мм, ширина  $2,19 \pm 0,12$  мм, толщина  $1,12 \pm 0,13$  мм, вес



Рис. 2. Варианты соцветия у особей *M. schischkinii*

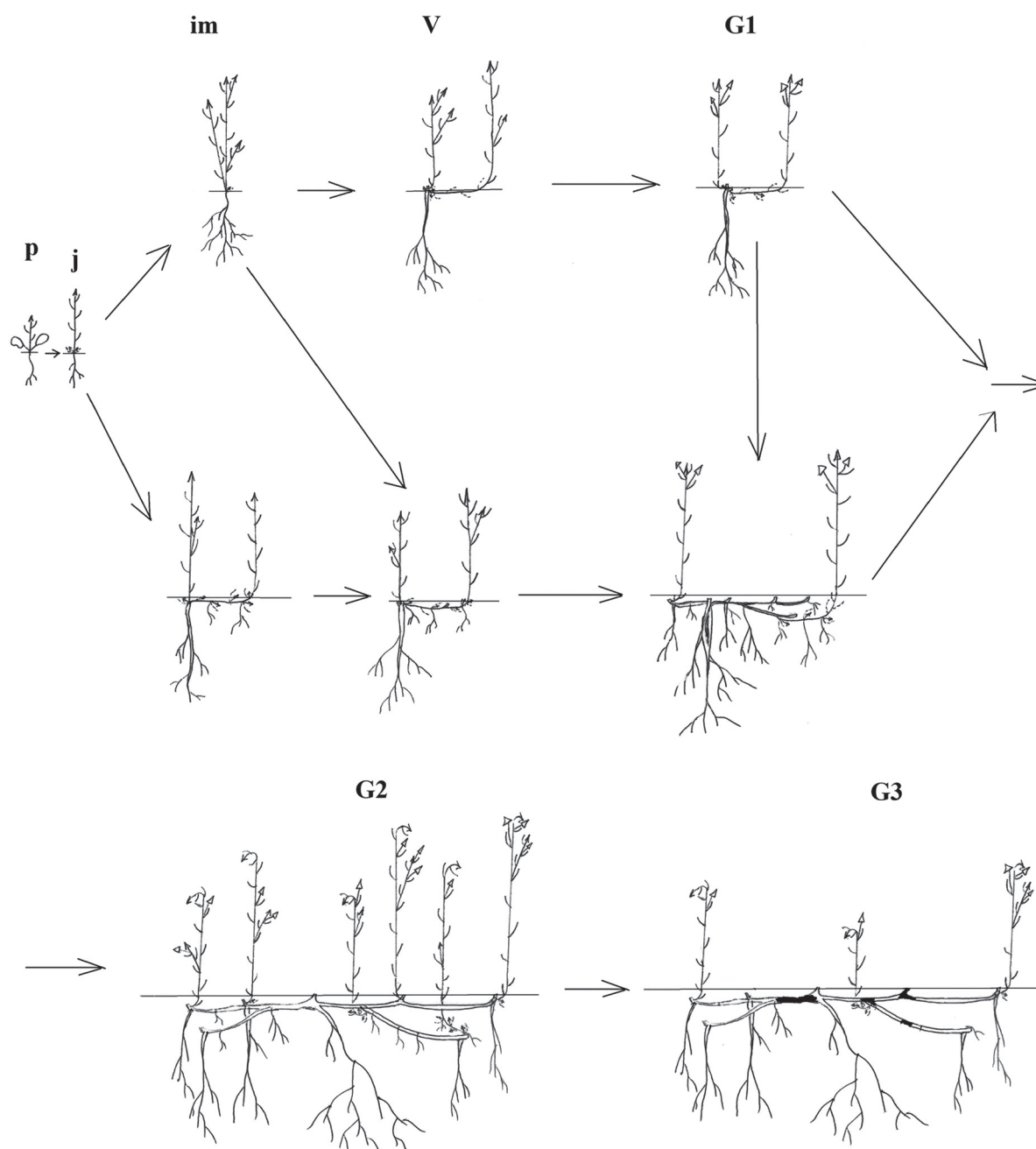


Рис. 3. Онтогенез *M. schischkinii*. Стрелкой (→) обозначен переход из одного возрастного состояния (p, im, V, G) в другое и варианты перехода

1000 шт. составляет 4,64 г). Для *M. schischkinii* характерна твердосемянность – особый тип экзогенного покоя, снимаемый при нарушении целостности (скарификации) покровов семени (Николаева и др., 1985). Нескарифицированные семена *M. schischkinii* в лабораторных условиях начинают единично прорастать на свету через 6 месяцев, в темноте – через 11 месяцев. Прорастание скарифицированных семян начинается на вторые сутки после посева. Массовые всходы отмечаются на пятые сутки. Все жизнеспособные скарифицированные семена прорастали

за 8 дней. Всхожесть семян в опыте составила  $86,5 \pm 0,5\%$ .

#### Виргинильный (прегенеративный) период

**Проросток (p).** Прорастание семян *M. schischkinii* надземное, гипокотиллярное. После появления главного корня, через 1–2 дня развиваются голые, зеленые, мясистые семядольные листья. Семядольные листья продолговатые, редко слегка бобовидные, верхушка листовой пластинки округлая, основание низбегающее на широкий черешок, край листа гадкий.

Анализ морфологических особенностей семядольных листьев *M. schischkinii* и некоторых других представителей комплекса *Medicago-Trigonella* (Васильченко, 1937; Baum, 1968) показал, что форма их варьирует от эллиптической до продолговатой, при этом для родов *Medicago* и *Melilotoides* характерно постепенное сужение пластинки на широкий черешок (табл. 1). Наличие или отсутствие сочленения между семядольным листом и черешком – важный систематический признак для представителей комплекса *Medicago-Trigonella*. Т.И. Васильченко (1937) отмечает наличие сочленения в виде поперечных линий у представителей рода *Melilotus* и в виде «перехвата» или внезапного сужения места крепления пластинки к черешку у представителей рода *Trigonella*. При опадении семядольных листьев их черешок сохраняется на побеге. Кроме этого В.Р. Ваум указывает (Baum, 1968) на наличие утолщения или вздутий в основании черешков семядольных листьев представителей рода *Trigonella* и отсутствие таковых у видов рода *Medicago*.

Наши исследования показали, что у проростков *M. schischkinii* сочленение, а также утолщение между черешком и пластинкой семядольного листа отсутствуют. При переходе особи *M. schischkinii* в ювенильное возрастное состояние семядольные листья отделяются от стебля вместе с черешком.

Первичный побег у проростков *M. schischkinii* ортотропный, развитие его идет интенсивно. Через 2–3 дня после разворачивания семядольных листьев появляется первый настоящий лист. В отличие от листьев взрослых особей он является сложным однолисточковым с одним развитым терминальным листочком. Пластинка терминального листочка обратносердцевидная (ширина и длина соответственно около 7,5 и 10 мм), на верхушке с зубцом – продолжением средней жилки. Второй и третий листья тройчатосложные, с листочками обратнойцевидной формы, выемчатыми на верхушке. Появление первого тройчатосложного листа совпадает со временем начала развития боковых корней.

Для проростков *M. schischkinii* характерно наличие рассеянного опушения стебля и черешков настоящих листьев, представленное белыми, направленными вверх, длинными кроющими трихомами. Анализ литературных источников (Васильченко, 1937; Baum, 1968) показал, что опушение проростков в группе *Medicago-Trigonella* присутствует в каждом из родов, но отмечается не в каждой секции.

Таким образом, проросток *M. schischkinii* к концу возрастного состояния имеет развитый ортотропный побег длиной 2,5–3 см с одним сложным однолисточковым и одним-двумя тройчатосложными листьями. В подземной сфере функционирует система главного корня.

Длительность возрастного состояния проростка (р) составляет 15–19 дней.

**Ювенильное возрастное состояние (j)** у особей начинается с момента отмирания семядольных листьев и длится 5–7 дней. Положение побега в пространстве сохраняется. В надземной сфере в пазухах семядольных и одного-двух настоящих листьев происходит закладка почек возобновления, неветвящихся или с внутриветочечным ветвлением. Развиваются еще один-два тройчатосложных листа. Главный корень увеличивается на 2–3 мм.

Проростки и ювенильные особи характеризуются исключительно ортотропным типом побега.

**Имматурное возрастное состояние (im).** Переход особей *M. schischkinii* в это состояние сопряжен с рядом морфологических новообразований. В этот период в надземной сфере трогаются в рост более крупные (верхушечные) зачатки побегов в ветвящихся почках возобновления, заложенных в пазухах как семядольных, так и настоящих листьев. Часть почек остается в спящем состоянии, представляя собой резерв для следующего года. В дальнейшем благодаря контрактной деятельности главного корня и гипокотили почки возобновления, заложенные в пазухах семядольных листьев, оказываются втянутыми в почву на глубину 2–3 см. Развитие боковых побегов из этих почек возможно как по 1-му, так и по 2-му пути. В последнем случае длина подземного участка побега составляет от 3 до 11 см (4–6 междоузлий по 0,5–3 см длиной). Размер надземной части побега достигает 10–15 см.

Боковые побеги, начинающие свое развитие в наземно-воздушной среде, растут сначала как ортотропные. В дальнейшем происходит полегание побега и развитие его как анизотропного. В пазухах всех тройчатосложных листьев главного и боковых побегов 1-го порядка закладываются почки обогащения, которые дают начало новым боковым побегам. Зона торможения у побегов имматурных особей либо полностью отсутствует, либо представлена несколькими короткими метамерами. Общая длина главного побега достигает 30 см.

Листья имматурных особей тройчатосложные, характерной для вида формы, однако размеры их

**Морфологические особенности семядольных листьев комплекса *Medicago-Trigonella***

Род	Вид	Характеристика семядольных листьев		
		форма	основание листа	листоприсоединение / наличие сочленения с черешком
<i>Medicago</i> <sup>1</sup>	<i>M. lupulina</i> L. <i>M. falcata</i> L. <i>M. coerulea</i> Less. <i>M. orbicularis</i> (L.) All <i>M. deniculata</i> Willd. <i>M. meyeri</i> Grun. <i>M. moinima</i> Bart.	1) эллиптическая, редко слегка волнистая 2) эллиптическая несколько бобовидная (редко) 3) обратнойцевидная 4) продолговато-обратнойцевидная постепенно сужающаяся в широкий черешок	1) округлое 2) широко-клиновидное	черешковое / нет
<i>Melilotus</i> <sup>2</sup>	<i>M. officinalis</i> Desr. <i>M. albus</i> Desr.	эллиптическая	округлое	черешковое / есть
<i>Melilotoides</i> <sup>3</sup>	<i>M. shishkinii</i>	продолговатая, редко несколько бобовидная с основанием, постепенно сужающимся в широкий черешок	клиновидное (широко- или узко-клиновидное)	черешковое / нет
<i>Trigonella</i> <sup>2</sup>	<i>T. cretica</i> (L.) Boiss <i>T. corniculata</i> L. <i>T. grandiflora</i> Bge. <i>T. coerulea</i> Ser. <i>T. foenum gracum</i> L. <i>T. gradiata</i> Stev.	1) эллиптическая 2) продолговатая	округлое	черешковое, реже сидячее, полустебле-объемлющее / есть

Примечание: <sup>1</sup> данные Т.И. Васильченко (1937) и В.Р.Ваум (1968); <sup>2</sup> данные Т.И. Васильченко (1937); <sup>3</sup> оригинальные данные.

в несколько раз меньше (длина листа до 0,7 см, ширина до 0,6 см).

В подземной сфере сохраняется система главного корня, наблюдается активное ветвление как главного, так и боковых корней.

Особь *M. schischkinii* в естественных условиях обитания находится в иматурном возрастном состоянии до конца вегетационного периода.

**Вегетативное возрастное состояние (V).** Переход растений в это состояние связан с изменением моноподиального типа нарастания особи на симподиальный. При сохранении системы главного корня у особей в этом возрастном состоянии наблюдается активное формирование гипогеегенных корневищ до 8–10 см длиной при толщине 0,5 мм. Особи *M. schischkinii* в зависимости от условий произрастания пребывают в вегетативном возрастном состоянии в течение одного или нескольких лет. С этого возрастного состояния точный возраст особей определить не

представляется возможным в связи с ежегодным развитием и отмиранием корневищ.

**Генеративный период (G).** В молодом генеративном возрастном состоянии (G1) наблюдается активное увеличение как общей биомассы особи, так и ее фитогенного поля и влияния на окружающие растения. Особенность возрастного состояния G1 заключается в обособлении парциальных кустов, вследствие чего происходит потеря связи с материнским кустом. Одновременно с этим разрушается главный корень, и к взрослому генеративному возрастному состоянию (G2) жизненная форма особи из тонко-длиннокорневищно-стрелнекорневой переходит в тонко-длиннокорневищную. Развивающиеся корневища слабо ветвятся. Формирующиеся дочерние особи через несколько лет отделяются от материнской и живут самостоятельной жизнью. Длина корневищ у взрослых особей *M. schischkinii* может достигать 30 см при толщине 1 мм, длина придаточных кор-

ней 20–25 см. Таким образом, одна генеративная особь в подземной сфере может распространяться на площадь от 0,5×0,5 до 2×2 м, при этом в надземной сфере может быть развито 2–6 побегов. Благодаря интенсивному ветвлению надземных побегов происходит увеличение общей биомассы особи.

В старом генеративном возрастном состоянии (G3) уменьшается степень ветвления побега и его морфометрические параметры (длина и число междоузлий, размеры листовых пластинок). Побеги формируются из почек, заложенных на главах каудекса, в структуре побегов отсутствует или слабо выражен подземный плагиотропный участок.

**Сенильные особи (s)** найдены не были.

### Заключение

Исследования показали, что *M. schischkinii* относится к корневищным геофитам с весен-

не-летне-зеленым ритмом развития (Борисова, 1972). Анализ онтогенеза *M. schischkinii* выявил смену моноподиального способа нарастания на симподиальный, раннее разрушение главного корня, интенсивное формирование тонких гипогенных плагиотропных корневищ, вследствие чего происходит изменение типа биоморфы с моноцентрического, отмечаемого на начальных этапах развития, на явнополицентрический, свойственный особи на протяжении большей части жизни. Подземные побеги, ежегодно формирующиеся, начиная с вегетативного возрастного состояния, многолетние и впоследствии входят в состав гипогенного корневища. Типичные подземные столоны – специализированные одно-двулетние побеги, которые служат для размножения и расселения, отмечены у данного вида некоторыми исследователями (Павлова, 1989; Безделев, Безделева, 2006), но нами не обнаружены.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

#### [REFERENCES]

- Безделев А.Б., Безделева Т.А. Жизненные формы семенных растений российского Дальнего Востока / Под ред. Н.П. Савиных. Владивосток, 2006. 296 с. [Bezdelev A.B., Bezdeleva T.A. Life forms of seed plants of the Russian Far East. Vladivostok, 2006. 296 s.].
- Борисова И.В. Сезонная динамика растительного сообщества // Полевая геоботаника. Л., 1972. Т. 4. С. 5–95 [Borisova I.V. Sezonnaya dinamika rastitel'nogo soobshchestva // Polevaya geobotanika. L., 1972. T. 4. S. 5–95].
- Борисова И.В., Попова Г.А. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Бот. журн., 1990. Т. 75. № 10. С. 1420–1426 [Borisova I.V., Popova G.A. Raznoobrazie funktsional'no-zonal'noi struktury pobegov mnogoletnikh trav // Bot. zhurn. 1990. T. 75. № 10. S. 1420–1426].
- Васильченко И.Т. Морфология прорастания Бобовых (Leguminosae) в связи с их систематикой и филогенией // Тр. БИН АН СССР. 1937. Сер. 1. Т. 4. С. 347–425 [Vasil'chenko I.T. Morfologiya prorstaniya Bobovykh (Leguminosae) v svyazi s ikh sistematikey i filogeniey // Tr. BIN AN SSSR. 1937. Ser. 1. T. 4. S. 347–425].
- Васильченко И.Т. Обзор видов рода *Trigonella* L. // Труды Ботанического ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. Флора и систематика высших растений. Вып. 10. М.; Л., 1953. С. 124–269 [Vasil'chenko I.T. Obzor vidov roda *Trigonella* L. // Trudy Botanicheskogo in-ta im. V.L. Komarova AN SSSR. Flora i sistematika vysshikh rastenii. Vyp. 10. M.; L., 1953. S. 124–269].
- Васильченко Т.И. О систематическом положении родов *Medicago* L. и *Trigonella* L. // Новости систематики высших растений. 1979. Т. 16. С. 130–136 [Vasil'chenko T.I. O sistematicheskom polozhenii rodov *Medicago* L. i *Trigonella* L. // Novosti sistematiki vysshikh rastenii. 1979. T. 16. S. 130–136].
- Васильченко Т.И. Род Турухания – *Turukhania* Vass. // Флора европейской части СССР. 1987. Т. 6. С. 187 [Vasil'chenko T.I. Rod Turukhaniya – *Turukhania* Vass. // Flora Evropeiskoi chasti SSSR. 1987. T. 6. S. 187].
- Ворошилов В.Н. Флора советского Дальнего Востока. М., 1966. 477 с. [Voroshilov V.N. Flora sovetskogo Dal'nego Vostoka. M., 1966. 477 s.].
- Гатуцк Л.Е. К методам описания и определения жизненных форм в сезонном климате // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79. Вып. 3. С. 84–100 [Gatsuk L.E. K metodam opisaniya i opredeleniya zhiznennykh form v sezonnom klimate // Byull. MOIP. Otd. biol. 1974. T. 79. Vyp. 3. S. 84–100].
- Гроссгейм А.А. Род *Trigonella* // Флора СССР. М.; Л., 1945. Т. 11. С. 110–135 [Grosssgeim A.A. Rod *Trigonella* // Flora SSSR. M.; L., 1945. T. 11. S. 110–135].
- Гуленкова М.А. Становление жизненной формы в процессе онтогенеза у чины гороховой (*Lathyrus pisiformis* L.) // Морфология высших растений. М., 1968. С. 128–141 [Gulenkova M.A. Stanovlenie zhiznennoi formy v protsesse ontogeneza u chiny gorokhovoii (*Lathyrus pisiformis* L.) // Morfologiya vysshikh rastenii. M.: Nauka, 1968. S. 128–141].
- Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. Учебное пособие. М., 2005. 256 с. [Zhmylev P.Yu., Alekseev Yu.E., Karpukhina E.A., Balandin S.A. Biomorfologiya rastenii: illiustrirovannyi slovar'. Uchebnoe posobie. M., 2005. 256 s.].

- Balandin S.A.* Biomorfologiya rastenii: illyustrirovaniyi slovar'. Uchebnoe posobie. M., 2005. 256 s.].
- Изотова А.Н.* Структурно-морфологические особенности двух представителей секции *Ellipticae* Boiss. рода *Trigonella* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. LXXIII. № 6. 1968. С. 82–96 [*Izotova A.N.* Strukturno-morfologicheskie osobennosti dvukh predstavitelei sektsii *Ellipticae* Boiss. roda *Trigonella* L. // Byul. MOIP. Otd. biol. T. LXXIII. № 6. 1968. S. 82–96].
- Калинкина В.А.* Становление жизненной формы клевера отменного *Trifolium eximium* Steph. ex DC) в онтогенезе // Бюл. МОИП. Отдел биол. 2016. Т. 121. Вып. 2. С. 66–72 [*Kalinkina V.A.* Stanovlenie zhiznennoi formy klevera otmennogo *Trifolium eximium* Steph. ex DC) v ontogeneze // Byul. MOIP. Otdel biol. 2016. T. 121. Vyp. 2. S. 66–72].
- Красная книга Приморского края: Растения. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. Владивосток, 2008. 688 с. [*Krasnaya kniga Primorskogo kraia: Rasteniya. Redkie i nahodyashchiesya pod ugrozoi ischeznoveniya vidy rastenij i gribov.* Vladivostok, 2008. 688 p.].
- Крицькая Л.І., Новосад В.В.* Роди *Trigonella*, *Melilotoides* I *Cremea* (Fabaceae) У флорі України // Український ботанічний журнал, 2014. Т. 71. № 2. С. 173–181 [*Krytska L.I., Novosad V.V.* Rodi *Trigonella*, *Melilotoides* I *Cremea* (Fabaceae) U flori Ukraїni // Ukrainskii botanicheskii zhurnal. 2014. T. 71. N 2. P. 173–181].
- Лачашвили И.Я.* Об одном забытом роде (*Melissitus* Meik.) // Тр. Тбилисского ботанического института, 1958. Вып. 19. С. 3–29 [*Lachashvili I.Ya.* Ob odnom zabytom rode (*Melissitus* Meik.) // Tr. Tbilisskogo botanicheskogo instituta, 1958. Vyp. 19. S. 3–29].
- Николаева М. Г., Разумова М. В., Гладкова В. Н.* Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л., 1985. 358 с. [*Nikolaeva M.G., Razumova M.V., Gladkova V.N.* Spravochnik po prorashchivaniyu pokoyashchikhsya semyan. L., 1985. 358 s.].
- Павлова Н.С.* Сем. Бобовые – *Fabaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 4. Л., 1989. С. 319 [*Pavlova N.S.* Sem. Bobovye – *Fabaceae* // Sosudistye rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka. T. 4. L., 1989. S. 319].
- Павлова Н.С.* Сем. Бобовые – *Fabaceae* // Флора российского Дальнего Востока: Дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока». Т. 1–8 (1985–1996). Владивосток, 2006. С. 175 [*Pavlova N.S.* Sem. Bobovye – *Fabaceae* // Flora rossiiskogo Dal'nego Vostoka: Dopolneniya i izmeneniya k izdaniyu «Sosudistye rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka». T. 1–8 (1985–1996). Vladivostok, 2006. S. 175].
- Перечень объектов растительного и животного мира занесенных в Красную книгу Приморского края (официальное издание). Владивосток, 2002. [*Perechen' ob'ektov rastitel'nogo i zhiivotnogo mira zanesennykh v Krasnuyu knigu Primorskogo kraia* (ofitsial'noe izdanie). Vladivostok, 2002].
- Работнов Т.А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3, Геоботаника. М.; Л., 1950. Вып. 6. С. 7–204. [*Rabotnov T.A.* Life cycle of perennial herbaceous plants in the meadow cenoses // In Tr. BIN AN SSSR. Ser. 3. Geobotanika. M.; L., 1950. Vol. 6. P. 7–204].
- Савиных Н.П.* Биоморфология вероник России и сопредельных государств. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2000. 32 с. [*Savinykh N.P.* Biomorfologiya veronik Rossii i sopredel'nykh gosudarstv. Avtoref. dis. ... doct. biol. nauk. M., 2000. 32 s.].
- Серебряков И.Г.* Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М., 1962. 378 с. [*Serebryakov I.G.* Ekologicheskaya morfologiya rastenii: Zhiznennyye formy pokrytosemennyykh i khvoinyykh. M., 1962. 378 s.].
- Серебряков И.Г.* Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника / Под ред. А.А. Корчагина, Е.М. Лавренко. М.; Л., 1964. Т. 3. С. 146 – 205 [*Serebryakov I.G.* Zhiznennyye formy vysshikh rastenii i ikh izuchenie // Polevaya geobotanika / Pod red. A.A. Korchagina, E.M. Lavrenko. M.; L., 1964. T. 3. S. 146 – 205].
- Серебрякова Т.И.* Учение о жизненных формах растений на современном этапе // М., 1972. Т. 1. С. 84–169 [*Serebryakova T.I.* Uchenie o zhiznennykh formakh rastenii na sovremennom etape // M., 1972. T. 1. S. 84–169].
- Baum B.R.* A clarification of the genera limits of *Trigonella* and *Medicago* // Can. J. Bot. Vol. 46. 1968. P. 741–749.
- Fabricii Ph.C.* Enumeratio methodica plantarum. Horti Medici Helmstadiensis. Editio secunda. 1763. P. 304.
- Kalinkina V.A.* Onthogenetic Polyvariety in the Representatives of *Trifolium* L. Genus *Lupinaster* (Fabr.) Ser. Section // Russian Journal of Developmental Biology, 2017. Vol. 48. N 2. P. 150–157].
- Soják J.* Einige Bemerkungen zur Flora der UdSSR (1) // Sborn. Národn. Muz. v Praze, Rada B. 1982. Vol. 38. N 1–2. P. 101–109.
- Small E., Jomphe M.* A synopsis of genus *Medicago* (Leguminosae) // Canadian Journal of Botany. 1989. Vol. 67. P. 3260–3294.
- Steele K.P., Ickert-Bond S.M., Zarre S., Wojciechowski M.F.* Phylogeny and character evolution in *Medicago* (Leguminosae): Evidence from analyses of plastid *trnK/matK* and nuclear *GA3ox1* sequences // American Journal of Botany. 2010. Vol. 97. N 7. P. 1142–1155.
- Chin-Sung Chng, Hui Kim, Kae Sun Chang.* Provisional checklist of vascular plants for the Korea peninsula Flora (KPF) // Designpost. 2014. P. 397.
- Trautvetter E.R.* Ueber die mit *Trifolium* verwandten Pflanzengattungen. Bull. Sci. Acad. Imp. Petersb. Vol. 8. 1841. P. 267–272.
- Troll W.* Die Infloreszenzen. 1964. Bd I. Jena. 615 p.
- Wei Z., Vincent M.A.* Tribe *Trifolieae* // Flora of China. 2010. Vol. 10. P. 547–559.

**ONTOMORFOGENESIS OF THE RARE SPECIES FABACEAE'S  
FAMILY – MELILOTOIDES SCHISCHKINII (VASSILCZ.) SOJÁK  
IN THE SOUTH OF THE FAR EAST OF RUSSIA**

*V.A. Kalinkina<sup>1</sup>, M.N. Koldaeva<sup>2</sup>*

The paper deals with the making of a life form in ontogenesis of far eastern rare plant, endemic – *Melilotoides schischkinii* (Vassilcz.) Soják (Fabaceae Lindl.). The life form of *M. schischkinii* changes in the process of development. It has been established that in the transformation of the morphological structures of the individual in ontogenesis the basal age states are virgin and young generative age states. It was found that the generative plants of *M. schischkinii* are characterized by modifications in the structure of the inflorescences occurring on the basis of an open racemose. Key words: *Melilotoides schischkinii*, *Medicago*, *Trigonella*, alfalfa, fenugreek, ontogenesis, life form, taxonomy, signs.

**Key words:** *Melilotoides schischkinii*, *Medicago*, *Trigonella*, мелилотоидес Шишкина, люцерна, пажитник, онтогенез, жизненная форма, систематика, признаки.

<sup>1</sup> Kalinkina Valentina Andreevna, Laboratory of Flora of Botanical Garden-Institute Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences; Far Eastern Federal University (FEFU) (e-mail: conf-1f@yandex.ru); <sup>2</sup> Koldaeva Marina Nikolaevna, Laboratory of Flora of Botanical Garden-Institute Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, (e-mail: mnkoldaeva@mail.ru).



К ИСТОРИИ НАУКИ  
TO THE HISTORY OF SCIENCE

УДК 016:908

## ПЕРЕПИСКА А.Ф. КОТСА И В.А. ВАРСАНОФЬЕВОЙ

*В.И. Силин<sup>1</sup>*

В статье приведены письма основателя Дарвинского музея А.Ф. Котса к своей ученице и другу по научной работе В.А. Варсанофьевой. Ученых связывала многолетняя дружба, основанная на общности научных и жизненных интересов, что доказывает их переписка.

**Ключевые слова:** история географии, А.Ф. Котс, В.А. Варсанофьева, Дарвиновский музей.

Когда географ едет в столицу, ему обязательно советуют побывать в великолепном музейном комплексе – Дарвиновском музее, можно сказать, что этот музей представляет собой одну из визитных карточек Москвы. При осмотре залов, коллекций, показывающих эволюционный путь живого на нашей планете, невозможно поверить, что все это информационное поле обязано своим созданием в первую очередь семейной паре Александру Федоровичу Котсу (07(19).04.1880 – 07.10.1964) и Надежде Николаевне Ладыгиной-Котс (06(18).05 – 03.09.1963).

В начале прошлого века этих двух молодых людей объединило провидение в одном пространстве – на Московских высших женских курсах (МВЖК), куда в 1907 г. для практических занятий по анатомии животных, а потом и для чтения лекций по дарвинизму был приглашен Александр Федорович, туда же переехал и тогда еще маленький музей). В 1908 г. на физико-математическое отделение курсов поступила юная девятнадцатилетняя Надежда Николаевна Ладыгина. В 1911 г. молодые люди соединили свои судьбы и посвятили жизнь своему общему делу – служению биологии и созданию музея.

Надо отметить, что на Московских высших женских курсах в начале XX в. работали ярчайшие представители естественных наук: В.И. Вернадский, М.А. Мензбир, Н.К. Кольцов, Н.Д. Зелинский, А.А. Чернов и многие другие. Здесь собиралась активная молодежь, в будущем составившая цвет нашей науки. В 1907 г. поступила на физико-

математическое отделение Вера Александровна Варсанофьева и стала специализироваться по геологии. В 1911 г. она совершила свое первое путешествие на Урал под руководством молодого профессора Александра Александровича Чернова. В 1915 г. Варсанофьева сдала государственные экзамены в первой Государственной испытательной комиссии при Московских высших женских курсах и была оставлена на кафедре геологии для подготовки к профессорскому званию.

В эти же годы под руководством А.А. Чернова на МВЖК стала формироваться знаменитая на весь мир, а может быть единственная в мире «женская» Черновская научная школа, куда вошли Елизавета Дмитриевна Сошкина, Татьяна Алексеевна Добролюбова, Мария Ивановна Шульга-Нестеренко и Дагмара Максимилиановна Раузер-Черноусова. Все девушки стали известными учеными-геологами, но наиболее известной и яркой представительницей школы Чернова и его последовательницей стала Вера Александровна Варсанофьева (1890–1976) – первая из женщин, получившая ученую степень доктора геолого-минералогических наук, почетный член МОИП, орденносец. Учась на курсах, Вера Александровна подружилась с Надеждой Николаевной Ладыгиной и ее мужем А.Ф. Котсом.

С 1954 г. В.А. Варсанофьева, последовав за своим учителем А.А. Черновым, проживала в Сыктывкаре, работая в Институте геологии Коми филиала АН ССР. В Научном архиве

<sup>1</sup> Силин Владимир Иванович – глав. науч. сотр. сектора историко-демографических и историко-географических исследований Российского Севера, докт. географ. наук (silinv@rambler.ru).



А.Ф. Котс с женой Н.Н. Ладыгиной-Котс

Коми научного центра УрО РАН находится персональный фонд В.А. Варсанюфьевой, в котором хранятся три письма к ней А.Ф. Котса и фотография с дарственной надписью (Ф.10. Оп.1. Д. 77). Понимая важность любой новой информации об этих великих ученых, мы публикуем эти письма, может быть, биографы и историки найдут в них новую информацию. Подчеркивания в тексте письма и выделение прописными буквами даны по первоисточнику.

### Письмо 1

Глубокоуважаемая и дорогая Вера Александровна!

Прилагая при сем беглые, эскизные заметки, посвященные нашему Обществу (*имеется в виду МОИП, почетными членом которого были А.А.Чернов и В.А.Варсанюфьева, к тому же Вера Александровна была еще вице-президентом общества. – В.С.*), я прошу Вас рассматривать их только как посильную и скромную попытку отклик-

нуться на циркулярное его обращение по поводу предстоящего осенью Юбилея (*Московское общество испытателей природы учреждено в 1805 г. при Московском императорском университете – В.С.*).

Никакой реальной ценности мои скудные воспоминания не имеют, и если все же я решился Вам направить их, то только потому, что здоровье мое все же далеко не прежнее чему удивляться не приходится не только во внимание к моему возрасту (20 апреля мне исполнится 75 лет!), но и ввиду сверхчеловеческих усилий и хлопот, мною затраченных за последние полтора года, связанных с проектированием здания для ДАРВИНОВСКОГО МУЗЕЯ (*Только в 1995 г. открылись двери музея – В.С.*).

Вопрос этот сейчас отчасти, правда, разрешен, хотя в объеме только половинном, по сравнению с минимально требуемым, и то лишь благодаря поддержке МОССОВЕТА и главного архитектора Москвы А.В. ВЛАСОВА.



В. Варсановьева, курсистка, 1914 г.

Это намеченное к проектированию в текущем полугодии музейное здание осуществлением своим немало обязано энергичной и авторитетной поддержке нашего ОБЩЕСТВА, в свое время полученной за подписью незабвенного Николая Дмитриевича ЗЕЛИНСКОГО, дорогого В.А. ДЕЙНЕГИ и Вашей.

Разрешите в связи с этим выразить в Вашем лице глубочайшую благодарность нашему ОБЩЕСТВУ за его всегдашнее отзывчивое отношение ко мне как одному из старейших его членов (с 1913 года!) и мое сожаление, что полвека безраздельно посвятив все свои силы ДАРВИНОВСКОМУ МУЗЕЮ, я не смог уделять ОБЩЕСТВУ должного времени и участия в его работах.

Пользуюсь случаем обратиться к Вам с просьбой: не отказать в распоряжении Вашему секретариату о выдачи мне официальной справки (выписки из протокола?) о состоявшемся премировании ОБЩЕСТВОМ моей работы «О ПРОБЛЕМЕ ВИДА», поскольку при выдаче мне вашим бух-

галтером-кассиром присужденной мне денежной премии это премирование меня сопровождалось только рукопожатием кассира без каких-либо официальных документаций, подтверждающих оценку НАУЧНУЮ моего труда ОБЩЕСТВОМ, что со стороны идейной мне всего дороже!

С самым теплым чувством и светлыми пожеланиями Ваш неизменно сердечно преданно преданный ВАМ А. Котс.

25.03.55 г.»

## Письмо 2

В.А. Варсановьевой. Москва. Г-21. Зубовский бульвар, д. 16, кв. 121.

Искренне уважаемая и дорогая Вера Александровна!

Нелегко сказать, которое из трех Вами подписанных посланий меня более всего взволновало: Ваше ли милое письмо от 8.04., чудесный ли АДРЕС ОБЩЕСТВА ко дню моего рождения или Ваше личное письменное поздравление от 18 апреля.

Старческие слезы радости стоят в моих глазах, когда я перечитываю Ваши дружеские строки.

Говоря об АДРЕСЕ, должен сказать, что из всех когда-либо мне поднесенных от различных Учреждений, Вами посланный – есть лучший (ибо абсолютно неофициальный, неформальный!), и поэтому мне самый дорогой. Чудесный и по внешнему оформлению он бесконечно меня тронул тем проникновенным, теплым чувством, что водило составителей и всего прежде, несомненно, Вашей дружеской, отзывчивой рукой.

Хотя, как и обычно, в «адресах» такого рода и значения заслуги «юбиляра» неизбежно завываются, я все же принимаю это «завышение», поскольку оно помогло мне примириться с тем, что этот скромный юбилейный день был так всецело обойден вниманием там, где моя шестидесятилетняя музейная и пятидесятилетняя просветрарбота могли быть всего прежде более учтены.

Не менее тронуло меня Ваше последнее письмо с воспоминаниями о моих первых выступлениях как лектора-преподавателя былых МОСКОВСКИХ ВЫСШИХ ЖЕНСКИХ КУРСОВ.

В трех отношениях они были глубоко решающими в моей жизни: дав впервые «стены» моему Музею, внешние возможности его развития и роста, чуткую женскую молодую аудиторию, помогающую мне овладеть идейно и формально опытом лектора, ученого и музееолога.

В Ваших глубоко тронувших меня воспоминаниях о первых выступлениях моих на ЖЕНСКИХ КУРСАХ мне особо дорого упоминание о моих лекциях по дарвинизму.

Разрешите же и мне напомнить Вам два Ваших обращения ко мне с той давней, но незабываемой поры, когда читал я еще в помещении Зоологической Лаборатории КУРСОВ перед длинными составленными в ряд столами, сплошь уставленными первыми объектами будущего ДАРВИНОВСКОГО МУЗЕЯ.

Помнится, как при показывании Вами фотографии с собачкой (Фокс-Терьера, влезшего на дерево за яблоками) оба мы, Вы, юная студентка, я – юный лектор, не подозревали, что обоим нам придется в жизни видеть еще более парадоксальные и неоправданные посягательства в мире «ученых» и в людском быту.

Припоминаю и другой момент. Ваш обращенный ко мне в той же аудитории вопрос: «Как объяснить так называемые «Пророческие» типы в Палеонтологии?».

Не помню мой ответ. С тем большим правом можем мы сказать, что подлинно «пророческим»

для нас обоих оказался наш тогдашний юный энтузиазм! ...

Еще раз сердечно Вас благодаря за Ваш «тройной» привет, за Ваше чуткое и дружеское отношение ко мне и моему Музею, столько раз так актуально проявлявшееся в дни тревоги и сомнений, горячо-приветно жму Вашу отзывчивую руку...

С искренним, сердечным приветом от моей Надежды Николаевны, Ваш горячо Вам преданный и любящий Вас А. Котс.

27.04.1955 г.

### Письмо 3

Большая просьба: Одолжить недели на ТРИ лучшие имеющиеся фотопортреты нашего общего незабвенного учителя Алексея Петровича Павлова для использования его нашим художником для портрета маслом в дополнение к крупнейшим ученым-дарвинистам нашей Родины. Написаны уже портреты РУЛЬЕ, старшего Северцева Н.А. (разумеется, не его сына!!), Усова, Мензбира, Сушкина, Кольцова, обоих КОВАЛЕВСКИХ, МЕЧНИКОВА, остается Алексея Петровича.

Все портреты предназначены для одного из трех залов, посвященных Истории Дарвинизма в нашей стране.

Будьте добры распорядиться, чтобы мне позвонили по телефону (Г-6-64-70), КОГДА и КУДА прислать за портретами, желательно тех годов, когда мы учились у Алексея Петровича, т.е. разгара его творчества. Хотелось бы в «трудокаре» и на глянцева бумага, возможно с меньшей ретушью. Сохранность – гарантирую. Как Ваше здоровье и самочувствие? Сам я немного прихварываю и редко выезжаю из Музея. Проектирование здания двигается, но несозвучно моему темпераменту.

На этом вынужден кончать. Крепко-крепко с любовью жму Вам руку и приветствую от всей души, от всего сердца. Неизменно глубоко Вам преданный и благодарный А. Котс. От жены сердечный привет.

03.04.57 г.

Приведенные выше три письма А.Ф. Котса к В.А. Варсановьевой говорят о нежной человеческой дружбе и взаимоподдержке двух великих ученых XX в. Их биографии и их труды, в том числе описания жизни своих учителей Мензбира, Павлова, Зелинского, Чернова и др. говорят о том, как важна среда, в которой формируется ученый еще в юности и в начале научной деятельности.

---

**CORRESPONDENCE OF A.F. KOTS AND V.A. VARSANOF'YEVA**

*V.I. Silin*<sup>1</sup>

To the article the letters of founder of the Darwin museum A.F. Kots to the student and friend on the advanced study of V.A. Varsanof'yeva. Scientists were linked by the long-term friendship based it is proved on community of scientific and vital interests and letter.

**Key words:** history of geography, A.F. Kots, V.A. Varsanof'yeva, Darwin museum.

<sup>1</sup> Silin Vladimir Ivanovich, Institute of language, literatures and histories of Komi of the Scientific center of the Ural separation of Russian Academy of sciences (silinv@rambler.ru).

**Biological series**  
**Volume 124. Part 1**  
**2019**

C O N T E N T S

<i>Danishevskaya A.Y., Filatova O.A.</i> Combination of Genetically and Culturally Inherited Traits in Killer Whale Dialects . . . . .	3
<i>Shubina Yu.E., Lykov E.L., Federjakina I.A.</i> Size, Weight and Building Material of the Song-thrush's Nests from Lipetskaya Oblast and Kaliningradskaya Oblast . . . . .	12
<b>Toskina I.N.</b> <i>Astichticus</i> , a new Genus, and new Species of Boring-Beetles of South and Central America (Coleoptera: Ptinidae) . . . . .	19
<i>Agabalayev F.A.</i> Main Habitats for Ornithofauna Altiagach National Park . . . . .	28
<i>Dudova R.V., Atyballyev G.G., Akhmetzhanova A.A., Gulov D.M., Dudov S.V., Elumeeva T.G., Klink G., Logvinenko O.A., Semenova R.B., Onipchenko V.G.</i> Plant Height as a Functional Trait of Alpine Plants . . . . .	33
<i>Evstigneeva I.K., Tankovskaya I.N.</i> Benthos Flora of Karantinnaya Bay under Conditions of Anthropogenic Action (Sevastopol Region, Black Sea) . . . . .	47
<i>Kalinkina V.A., Koldaeva M.N.</i> Ontomorfogenesis of the Rare Species Fabaceae's Family – <i>Melilotoides schischkinii</i> (Vassilcz.) Soják in the South of the Far East of Russia . . . . .	63
<i>To the history of science</i>	
<i>Silin V.I.</i> Correspondence of A.F. Kots and V.A. Varsanof'yeva . . . . .	73

**ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ ЖУРНАЛА  
«БЮЛЛЕТЕНЬ МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ.  
ОТДЕЛ БИОЛОГИЧЕСКИЙ»**

Журнал «Бюллетень МОИП. Отдел биологический» публикует статьи по зоологии, ботанике, общим вопросам охраны природы и истории биологии, а также рецензии на новые биологические публикации, заметки о научных событиях в разделе «Хроника», биографические материалы в разделах «Юбилеи» и «Потери науки». К публикации принимаются преимущественно материалы членов Московского общества испытателей природы. Никаких специальных направлений, актов экспертизы, отзывов и рекомендаций к рукописям статей не требуется.

Статьи проходят обязательное рецензирование. Решение о публикации принимается редакционной коллегией после рецензирования, с учетом научной значимости и актуальности представленных материалов.

Рукописи по зоологии следует направлять Свиридову Андрею Валентиновичу по электронной почте на адрес: [sviridov@zmmu.msu.ru](mailto:sviridov@zmmu.msu.ru).

Рукописи по ботанике следует направлять Ниловой Майе Владимировне по электронной почте на адрес: [moir\\_secretary@mail.ru](mailto:moir_secretary@mail.ru). Печатный вариант рукописи отправлять не нужно.

Контактные телефоны: (495)939-27-21 (Нилова, ботаника); (495)629-48-73 (Свиридов, зоология). Редакция оставляет за собой право не рассматривать рукописи, превышающие установленный объем или оформленные не по правилам.

**Правила оформления рукописи**

1. Рукописи, включая список литературы, таблицы, иллюстрации и резюме, не должны превышать 15 страниц для сообщений, 22 страницы для статей обобщающего характера и излагающих существенные научные данные, 5 страниц для рецензий и хроникальных заметок. В работе обязательно должен быть указан УДК. Подписи к рисункам, список литературы и резюме следует начинать с отдельных страниц. Страницы должны быть пронумерованы. В научной номенклатуре и при таксономических процедурах необходимо строго следовать последнему изданию Международного кодекса зоологической или ботанической номенклатуры. Это относится и к приведению авторов названий таксонов, употреблению при этом скобок, использованию сокращений типа «sp. n.» и т.д. В заголовке работы следует указать на таксономическую принадлежность объекта(ов) исследования. Например: (Aves, Sylviidae). Латинские названия родового и более низкого ранга следует давать курсивом, более высокого ранга — прямым шрифтом. Названия синтаксонов всех рангов следует выделять курсивом. Фамилии авторов названий таксонов и синтаксонов, а также слова, указывающие на ранг названий («*subsp.*», «*subgen.*» и т.п.) даются прямым шрифтом. Названия вновь описываемых таксонов, а также новые имена, возникающие при комбинациях и переименованиях, выделяются полужирным шрифтом.

2. При оформлении рукописи применяется двойной межстрочный интервал, шрифт Times New Roman, кегль 12, выравнивание по обоим краям. Размер полей страницы – обычный (2 см сверху-снизу, 3 см – слева, 1,5 см – справа). Все страницы, включая список литературы и подписи к рисункам, должны иметь сплошную нумерацию в нижнем правом углу. Файлы подаются в формате MS Word с расширением .doc, docx или .rtf.

4. В ссылках на литературу в тексте работы приводится фамилия автора с инициалами и год публикации в круглых скобках, например: «как сообщает А.А. Иванова (1981)». Если автор публикации в тексте не указывается, ссылка должна иметь следующий вид: «ранее сообщалось (Иванова, 1981), что...». Если авторов литературного источника три и более, ссылка дается на первую фамилию: «(Иванова и др., 1982)». Ссылки на публикации одного и того же автора, относящиеся к одному году, обозначаются буквенными индексами: «(Матвеев, 1990а, 1990б, 1991)». В списке литературы работы не нумеруются. Каждая работа должна занимать отдельный абзац. Кроме фамилии и инициалов автора(ов) (перечисляются все авторы), года издания и точного названия работы, в списке литературы обязательно нужно указать место издания (если это книга), название журнала или сборника, его том, номер, страницы (если это статья). Для книг указывается общее число страниц. Примеры оформления библиографической записи в списке литературы:

*Бобров Е.Г.* Лесообразующие хвойные СССР. Л., 1978. 189 с.

Конспект флоры Рязанской Мещеры / Под ред. В.Н.Тихомирова. М., 1975. 328 с. [или С. 15–25, 10–123].

*Нечаева Т.И.* Конспект флоры заповедника Кедровая Падь // Флора и растительность заповедника Кедровая падь. Владивосток, 1972. С. 43—88 (Тр. Биол.-почв. ин-та Дальневост. центра АН СССР. Нов. сер. Т. 8. Вып. 3).

*Юдин К.А.* Птицы // Животный мир СССР. Т. 4. М.; Л., 1953. С. 127–203.

*Толмачев А.И.* Материалы для флоры европейских арктических островов // Журнал Русского ботанического общества. 1931. Т. 16. Вып. 5–6. С. 459–472.

*Randolph L.F., Mitra J.* Karyotypes of *Iris pumila* and related species // Am. J. of Botany. 1959. Vol. 46. N 2. P. 93–103.

Кроме обычного списка литературы необходим транслитерированный список литературы (References). Приводится отдельным списком, с учетом всех позиций основного списка литературы. Русскоязычные работы указываются в латинской транслитерации; при наличии переводной версии можно указать ее библиографическое описание вместо транслитерированного. Библиографические описания прочих источников приводятся на языке оригинала. Работы в списке приводятся по алфавиту. Для составления списка рекомендуется использование программы транслитерации на сайте <http://translit.net/ru/?account=bsi>

5. Иллюстрации представляются отдельными файлами с расширением .tiff (.tif) или .jpg с разрешением 300 (для фотоиллюстраций), 600 (для графических рисунков). Иллюстрации не должны превышать размера 17×26 см. В статье не должно быть более трех плат иллюстраций (включая и рисунки, и фотографии). Цветные иллюстрации не принимаются.

6. Название работы, фамилии и инициалы авторов, резюме, ключевые слова, ссылки на источники финансирования даются на английском и русском языках. Редакция не будет возражать против пространного резюме (до 1,5 страниц), если оно будет написано на хорошем научном английском языке. Для рецензий и заметок следует привести только перевод заглавия и английское написание фамилий авторов.

7. В рукописи должны быть указаны для всех авторов: фамилия, имя, отчество, место работы, должность, звание, ученая степень, служебный адрес (с почтовым индексом), номер служебного телефона, адрес электронной почты и номер факса (если Вы располагаете этими средствами связи).

8. Материалы по флористике, содержащие только сообщения о находках растений в тех или иных регионах, публикуются в виде заметок в разделе «Флористические находки». Заметки должны быть представлены куратору в электронном и распечатанном виде. Электронная версия в форматах \*.doc или \*.rtf, полностью идентичная распечаткам, отправляется по электронной почте прикрепленным файлом на адрес [allium@hotmail.ru](mailto:allium@hotmail.ru) или предоставляется на дискете или CD-диске. Два экземпляра распечаток отправляются почтой по адресу: 119992, Москва, Ленинские горы, МГУ, биологический факультет, Гербарий, Сергеину Алексею Петровичу или предоставляются в Гербарий МГУ лично (ком. 401 биолого-почвенного корпуса). Для растений, собранных в Европе, следует указывать точные географические координаты. В качестве образца для оформления подобных заметок следует использовать публикации в вып. 3 или 6 за 2006 г. «Флористические заметки» выходят в свет два раза в год в третьем и шестом выпусках каждого тома. Комплектование третьего номера куратором заканчивается 1 декабря, шестого – 15 апреля. Во «Флористических заметках» публикуются оригинальные данные, основанные на достоверных гербарных материалах. Представленные данные о находках в виде цитирования гербарных этикеток не должны дублироваться авторами в других периодических изданиях, сборниках статей, тезисах и материалах конференций. Ответственность за отбор материала для публикации полностью лежит на авторе. Изложение находок в заметке должно быть по возможности кратким. Не допускаются обширная вводная часть, излишне длинное обсуждение находок и перегруженный список литературы. Роды располагаются по системе Энглера, виды внутри родов – по алфавиту. Предоставляемая рукопись должна быть тщательно проверена и не содержать сомнительных данных. Оформление рукописей должно максимально соответствовать опубликованным «Флористическим заметкам» в последнем номере журнала. Размер одной заметки не должен превышать 27 500 знаков (включая пробелы). Таблицы, карты, рисунки не допускаются. Большие по объему рукописи или рукописи, содержащие нетекстовые материалы, могут быть приняты в журнал «Бюллетень МОИП. Отдел биологический» в качестве статьи на общих основаниях. Редакция оставляет за собой право сокращения текста заметки или отклонения рукописи целиком. В редакторе MS WORD любой версии рукопись должна быть набрана шрифтом Times New Roman (12 пунктов) через два интервала и оформлена таким же образом, как в последних опубликованных выпусках «Флористических заметок». Это касается объема вступительной части, порядка следования данных при цитировании этикеток, обсуждения важности находок, благодарностей, правила оформления литературы (только важные источники!). Дополнительные данные (фитоценотические, диагностические, номенклатурные, систематические) публикуются в исключительных случаях, когда найденный вид является новым для какого-либо обширного региона (России в целом, европейской части, Кавказа и т.п.) или данные о нем в доступных русскоязычных источниках представляются неполными или ошибочными.

9. Рецензии на книги, вышедшие тиражом менее 100 экз., препринты, рефераты, работы, опубликованные более двух лет назад, не принимаются. Рецензии, как правило, не следует давать названия: ее заголовком служит название рецензируемой книги. Обязательно нужно приводить полные выходные данные рецензируемой работы: фамилии и инициалы всех авторов, точное название (без сокращений, каким бы длинным оно ни было), подзаголовки, место издания, название издательства, год публикации, число страниц (обязательно), тираж (желательно).