

БЮЛЛЕТЕНЬ МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

Основан в 1829 году

ОТДЕЛ БИОЛОГИЧЕСКИЙ

Том 125, вып. 1 **2020** Январь — Февраль
Выходит 6 раз в год

BULLETIN OF MOSCOW SOCIETY OF NATURALISTS

Published since 1829

BIOLOGICAL SERIES

Volume 125, part 1 **2020** January — February
There are six issues a year

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

С О Д Е Р Ж А Н И Е

Ердаков Л.Н., Переясловец В.М. Цикличность многолетней динамики численности соболя (<i>Martes zibellina</i> (L.))	3
Киселева Н.В., Захаров В.Д. Опыт использования камер-фотоловушек для изучения птиц	15
Полтаруха О.П. Материалы к фауне усонюгих ракообразных (Cirripedia, Thoracica) подводных гор северо-западной части Индийского океана	19
Жиренко Н.Г. <i>Ancylis mitterbacheriana</i> – новый вид листовертки для Теллермановского лесного массива	27
Евстигнеева И.К., Танковская И.Н. Общая характеристика сообществ макро-водорослей – колонизаторов искусственных сооружений в Черном море	36
Украинская У.А., Терентьева Е.И., Самигуллин Т.Х., Ключков Е.В. Таксономическая ревизия эндемичных видов рода <i>Semenovia</i> (Umbelliferae-Apioideae) из Северного Памиро-Алая по результатам морфологических и молекулярных данных	48
Варлыгина Т.И., Дегтярева Г.В., Ефимов С.В., Самигуллин Т.Х., Терентьева Е.И. Уточнение северной границы ареала <i>Dactylorhiza baltica</i> (Klinge) Orlova (Orchidaceae)	58
Ребриев Ю.А., Агеев Д.В., Кокаева Л.Ю., Ярославцева О.Н. Первая находка <i>Phallus ultraduplicatus</i> (Phallaceae, Basidiomycetes) в России	66

УДК 599.742.41

ЦИКЛИЧНОСТЬ МНОГОЛЕТНЕЙ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ СОБОЛЯ (*Martes zibellina* (L.))

Л.Н. Ердаков¹, В.М. Переясловец²

На основании статистической обработки многолетних данных показана динамика численности, а также ее цикличность в популяциях соболя трех государственных заповедников, находящихся в разных ландшафтно-географических районах: Печоро-Илычского, Юганского и Баргузинского. Несмотря на разные условия существования животных, во всех популяциях спектры ритмов численности соболя имеют общую компоненту в виде обязательных 5–8- и 2–3-летних циклов плотности. В некоторых районах обитания соболя имеют место и 30-летние циклы колебаний его численности. Синхронизаторами популяционных колебаний у соболя выступают внешние циклы. Прежде всего, это колебания важнейших для вида кормовых ресурсов: кедрового ореха, грызунов, различных ягод. В отдельных районах синхронизирующими могут быть погодные факторы – многолетняя цикличность температуры воздуха и количество осадков. Несходство спектров обусловлено различием в цикличности местных природных факторов, к которым любая популяция может подстраивать свои автогенные ритмы.

Ключевые слова: соболь, заповедник, многолетние колебания численности, хронограмма, синхронизатор.

Соболь (*Martes zibellina* (L., 1758)) – уникальный вид отечественной фауны охотничьих животных, ареал его практически полностью лежит в границах Российской Федерации. Территория, на которой встречается соболь, охватывает около 750 млн га, а лесная площадь, заселенная его популяциями, достигшими промысловой плотности, составляет около 550 млн га (Бакеев и др., 2003; Ломанова и др., 2010). Русский соболиный промысел в северных регионах длился около 90 лет, причем 60 из них он носил хищнический характер, когда уровень добычи многократно превышал уровень воспроизводства (Хлебников, 1977). И только к началу 1970-х годов ресурсы соболя в пределах страны были восстановлены до промысловой численности (Бакеев и др., 2003). Это удалось осуществить благодаря различным природоохранным мероприятиям и масштабным работам по восстановлению ареала соболя путем искусственного расселения на огромных территориях бывшего обитания вида.

Большую роль в деле восстановления популяции соболя сыграла организация сети крупных заповедников в разных частях его ареала, которые не только способствовали увеличению численности этих животных, но стали региональными

центрами по изучению экологии и биологии вида. Нам представлялось интересным сравнить цикличность динамики численности соболя на заповедных территориях, расположенных в пределах разных подзон тайги. Были выбраны три крупных заповедника, находящихся на большом расстоянии друг от друга: Печоро-Илычский, Баргузинский и Юганский.

Каждый из заповедников обладает большой площадью и находится в таежном регионе, характерном для соболя. Два заповедника расположены в горной местности – Печоро-Илычский (721 322 га) и Баргузинский (366 870 га). Между ними на равнине находится Юганский заповедник (648 636 га). В Печоро-Илычском заповеднике соболь обитает также в составе смешанной популяции – совместно с лесной куницей рода *Martes*.

Описания колебаний численности и построение спектров такой цикличности у соболя уже проводились (Бобрецов и др., 2000; Агафонов, Ердаков, 2014; Переясловец, Стариков, 2016). Как правило, эти расчеты осуществляют попутно с проведением широкого диапазона экологических исследований. Работ, ориентированных на изучение самой цикличности, а также на

¹ Ердаков Лев Николаевич – ст. науч. сотр. Института систематики и экологии животных СО РАН, докт. биол. наук (microtus@yandex.ru); ² Переясловец Владимир Михайлович – ст. науч. сотр. ФГБУ «Государственный природный заповедник «Юганский», канд. биол. наук (pvm16@yandex.ru).

установление спектров популяционных ритмов соболя в разных регионах и соотношения мощности их гармонических составляющих, в литературе не обнаружено. Не публикуется также материалов по изменчивости спектров, которую может вызывать синхронизация популяционных циклов с колебаниями местных климатических факторов. Представляется актуальным развивать это направление, увеличивая массив эмпирического материала о спектрах колебаний численности соболя и других животных. Эти сведения необходимы для развития хроноэкологии, а кроме того, они имеют прагматический смысл. На их основе можно строить модели для прогноза численности этого важного в хозяйственном отношении вида.

В Восточной Сибири для соболя описаны как малые (продолжительностью в 3–4 года), так и средние (6–10-летние) циклы численности (Бакеев, 1976). Для Камчатки приведен 11-летний ритм изменения численности соболя (Белов, 1976а, 1976б). Имеются сообщения и о больших (80- и 100-летних) циклах численности для этого зверька (Корытин, 1976; Дорофеев, Шибанов, 1980). Для Северного Урала приведены 4-летние колебания, а также отмечена 12-летняя цикличность в динамике численности соболя (Полузадов, 1976). Знаток баргузинского соболя Е.М. Черников не выделяет циклов у популяции этого вида, считая изменения численности векторными. Он показал несколько различных периодов (отрезков времени), в которые под действием внешних причин популяция меняла свою численность (Черников, 2006).

Цель нашей работы – определение степени цикличности сложной динамики численности соболя на большей части его ареала и выявление сходств и различий в этом процессе между несколькими региональными популяциями этого вида.

Материал и методика

Материалом для настоящей работы послужили табличные данные из книги Е.М. Черникова о биологии соболя в Баргузинском заповеднике, где приведены изменения его плотности населения за 29 лет, рассчитанной по результатам зимнего маршрутного учета, а также имеется оценка за этот же период урожайности кедр, брусники, черники, голубики и численности мелких грызунов (Черников, 2006).

Кроме того, использованы материалы многолетних наблюдений в Печоро-Илычском заповеднике (Бобрецов и др., 2000). Для расчетов

цикличности из этой сводки отобрали ряды многолетних исследований не только динамики плотности популяции соболя, но и его ближайших симпатрических родственников – лесной куницы и гибрида куницы с соболем (кидаса). Численность соболя определяли маршрутно-окладным методом. Кроме того, для расчетов использовали описанные в эти же сроки изменения важных для соболя пищевых ресурсов – осенней численности полевых и урожайности кедр. Для обнаружения цикличности были обработаны и сведения о климатическом фоне в годы наблюдений (количество осадков и значения температуры воздуха).

Полевые исследования в Юганском заповеднике проводили на протяжении 30 лет (1988–2017 гг.). Численность соболя определяли по результатам зимних маршрутных учетов, проводимых ежегодно (Кузякин, 1979). Общая протяженность учетных маршрутов составила 5975 км. Показатели плотности населения соболя получали, используя в расчетах региональный пересчетный коэффициент, рекомендованный Минприроды РФ (Методические рекомендации..., 2014). Ежегодно (в августе) проводили оценку осенней численности лесных полевых и урожайности кедр.

Материалы по численности соболя во всех указанных заповедниках собирали в одни и те же сроки (конец февраля – начало марта) по сходным методикам. В результате учетных работ получены показатели плотности населения соболя, выраженные в абсолютных единицах (число особей на 1000 га площади), что позволило оперировать этими данными в едином массиве при расчетах цикличности разных популяций. Оценка осенней численности мышевидных грызунов (число особей на 100 ловушко-суток), а также урожайности кедр и ягодных растений (в баллах) проводили в близкие сроки по единой методике.

Временные ряды а также их изучение с помощью спектральных оценок давно привлекают внимание исследователей (Torrence, 1998; Kivana et al., 2004; Jenouvrier et al., 2005). Циклы нередко возникают в результате взаимодействия животного с его кормовой базой (Turchin et al., 2000), но особенно интересны работы, сопоставляющие спектральные характеристики хода численности нескольких видов в кормовой цепочке. Так, анализ Фурье показал 3-летнюю цикличность в учетах обилия лемминга, первогодков черной казарки, а также доли молодых особей

у белолобого гуся (Blomqvist et al., 2002). На длинных рядах вычислены также низкочастотные (до 8 лет) компоненты спектров у грызунов (Saitoh et al., 1999).

Обработка данных многолетних наблюдений представляла собой разложение сложной кривой хода численности на составляющие ее простые гармоники, а также определение их величины и мощности. Для выявления скрытых колебаний в численности использовали программу спектрального анализа, находящуюся в собственности ИСиЭЖ СО РАН, а также программу «Harms», часто используемую для таких расчетов (Попова и др., 2016; Ермаков, Моролдоев, 2017). Спектральную плотность мощности (СПМ) оценивали методом Уэлча (Welch) (Марпл-мл., 1990). Все расчеты выполнены с привлечением свободной системы для математических вычислений GNU Octave, которая использует язык высокого уровня и представляет интерактивный командный интерфейс для решения различных линейных и нелинейных математических задач. Для оценки СПМ методом Уэлча (Welch) использовали функцию `pwelch` из пакета расширений Octave-Forge. В результате проведения каждого анализа многолетнего ряда данных по численности соболя получали распределение спектра мощности по периодам, которое затем выражали в процентах от максимального значения. Пики на полученном спектре мощности соответствуют главным значениям периодичности.

Для выявления трендов проверяли гипотезу об отличии коэффициентов от нуля и рассчитывали коэффициент детерминации R^2 . Полу-

ченные значения отражали в тексте только в том случае, когда нулевая гипотеза о равенстве обоих коэффициентов регрессии нулю отбрасывалась. В противном случае линейная регрессия исключалась из модели процесса. Тест на характер распределения используемых выборок показал заметные отклонения от нормального распределения, поэтому был применен ранговый коэффициент корреляции для расчетов хода численности с избранными факторами среды.

Для статистических расчетов использовали пакет программ Past.

Результаты и обсуждение

Анализ многолетней динамики численности соболя и влияния на нее биотических и абиотических переменных позволяет выявить ряд факторов, определяющих состояние популяций соболя из различных регионов. Все они имеют естественное происхождение, поскольку заповедный режим исключает воздействие антропогенного фактора. Каждая исследуемая популяция обладает характерными параметрами, не только отражающими ее текущее состояние, но и позволяющими прогнозировать изменения численности вида в долгосрочной перспективе. Некоторые статистические характеристики многолетних изменений плотности популяций соболя, обитающих в Печоро-Илычском, Юганском и Баргузинском заповедниках, отражены в табл. 1. Поскольку в Печоро-Илычском заповеднике соболь обитает совместно с лесной куницей, были дополнительно рассчитаны параметры суммарной плотности их популяций.

Т а б л и ц а 1

Статистическая характеристика многолетней динамики численности соболя в разных популяциях

Популяция \ Параметры	n , лет	Плотность, $M \pm m$, ос./1000 га,	σ	CV	Тренд
Печоро-Илычская	27	$0,99 \pm 0,269$	1,399	141,31	$0,715 + 0,007 t$; $\alpha > 0,05$
Печоро-Илычская (соболь, куница, кидас)	27	$2,06 \pm 0,465$	2,415	117,23	$1,239 - 0,000 t$; $\alpha > 0,05$
Юганская	30	$5,45 \pm 0,315$	1,724	31,62	$2,242 + 0,004 t$; $\alpha > 0,05$
Баргузинская	29	$12,0 \pm 0,211$	11,35	94,58	$23,90 - 0,85 t$; $R^2 = 0,405$; $\alpha \leq 0,01$

О б о з н а ч е н и я: M – среднее значение; m – ошибка средней; σ – среднее квадратичное отклонение; CV – коэффициент вариации.

Многолетние изменения плотности популяции соболя в заповедниках для сравнения изображены в виде хронограмм. Они позволяют видеть сложные изменения численности и визуально (по расстояниям между пиками) оценить возможные циклы, присутствующие в их динамике (рис. 1).

Спектральная характеристика цикличности в популяциях соболя представляет собой важный этап для проведения дальнейшего анализа. Чтобы получить представление о совокупности периодических составляющих в каждой из исследуемых популяций построены изображения спектров цикличности, характерных для каждого заповедника (рис. 2). Такие оценки позволяют визуально сравнивать как сами наборы перио-

дических составляющих в каждом из примеров динамики численности популяции, так и их изменения с продвижением с запада на восток. Для оценки колебаний, общих для динамики численности соболя, в каждой из популяций рассчитаны параметры популяционной цикличности. Результаты представлены в табл. 2.

В целях установления внешних факторов, синхронизирующих цикличность соболя, проведены вычисления спектров колебаний природных условий в местообитаниях этого зверька для каждого заповедника (табл. 3). Для Печоро-Илычского заповедника определяли температуру воздуха и количество осадков за весь период наблюдений (цикличность климатических

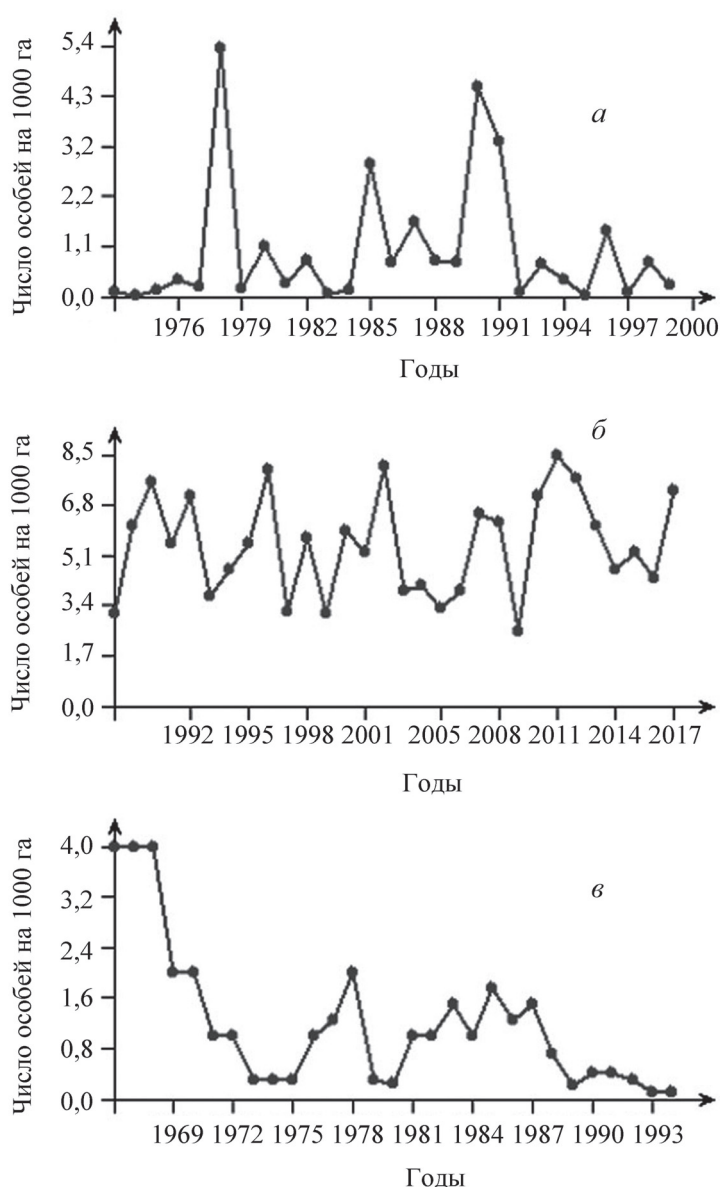


Рис. 1. Среднегодовая численность соболя в заповедниках: а – Печоро-Илычском, б – Юганском, в – Баргузинском

Т а б л и ц а 2

Соотношение величины и мощности периодических составляющих многолетней динамики соболя в разных популяциях

Популяция \ Период, лет	20–35	9–15	5,1–8	3–5	2,0–2,9
Печоро-Илычская	–	–	7,3 0,38	3,2 0,28	2,3 0,42
Юганская	33,0 0,37	9,9 0,35	5,9 0,37	3,0 0,27	–
Баргузинская	–	13,3 0,46	5,2 0,19	3,5 0,12	2,7 0,11

П р и м е ч а н и е: верхняя цифра – период (лет), нижняя цифра – мощность (амплитуда).

факторов), спектры цикличности динамики численности красной и темной полевых, а также урожайности кедровых орехов (Бобрецов и др., 2000). Для Баргузинского заповедника определяли цикличность суммарной численности мышевидных грызунов, а также урожайности кедр, брусники, черники и голубики (Черников, 2006). Для Юганского заповедника была установлена цикличность многолетней динамики численности белки, лесных полевых, урожайности кедр и климатических факторов (температуры воздуха и количества осадков).

Сравнение средних многолетних значений плотности популяций соболя указывает на существование определенной градации – показатели численности возрастают при продвижении с запада на восток (табл. 1), причем достоверность различий средних значений в разных заповедниках сохраняется на 1%-м уровне значимости ($t_{\text{эмп.}} = 10,3$). Можно предположить, что плотность популяции ограничена в первую очередь обеспеченностью пищевыми ресурсами (Турчин, 2018), а последняя у соболя растет при перемещении к востоку. В Печоро-Илычском заповеднике у соболя есть еще два пищевых конкурента (лесная куница и кидас), что также препятствует увеличению его численности. Однако сравнение суммарной плотности этих трех потребителей (табл. 1) с суммарной плотностью популяции в Юганском заповеднике показывает, что их различие остается высоко достоверным ($t_{\text{эмп.}} = 6,8$; $p \leq 0,01$).

Среднегодовая плотность популяции соболя во всех заповедниках подвержена значительным колебаниям. Сильнее всего она варьирует в печоро-илычской популяции. Изменчивость среднего числа особей в ней несколько снижает-

ся при оценке вариабельности по интегральной оценке численности. Плотность населения самого соболя здесь колеблется наиболее сильно. Снижение вариабельности суммарной оценки плотности популяции легко объяснить компенсирующим воздействием (Ердаков, Рябко, 1981), поскольку одним из механизмов стабилизации может быть перераспределение численности (т.е. при увеличении численности животных в одной популяции происходит ее уменьшение в другой). Эффективность механизмов стабилизации, оцениваемая таким способом, возрастает с увеличением числа видов.

Наименее вариабельна популяция соболя из Юганского заповедника. За весь срок наблюдений она оставалась довольно стабильной, не проявляя достоверного тренда. Самая большая средняя плотность популяции соболя наблюдалась в Баргузинском заповеднике. Вероятно, здесь для него имеются и наилучшая ресурсная база, и оптимальные местообитания в условиях горной тайги, подробно описанные Е.М. Черниковым. Однако за время наблюдений только у этой популяции зафиксированы не только ежегодные колебания численности, но и достоверное снижение последней (табл. 1).

На Северном Урале (в Печоро-Илычском заповеднике) среднегодовая численность соболя в отдельные годы резко возрастала по сравнению с обычно небольшой средней плотностью популяции (рис. 1, а). Такие подъемы могут фиксироваться как через 5–6 лет, так и через 10–12 лет. В Юганском заповеднике средний уровень плотности популяции несколько выше, чем на Урале, и чаще случаются ее заметные превышения (рис. 1, б). Здесь крупные всплески численности происходили, как правило, через 5–6

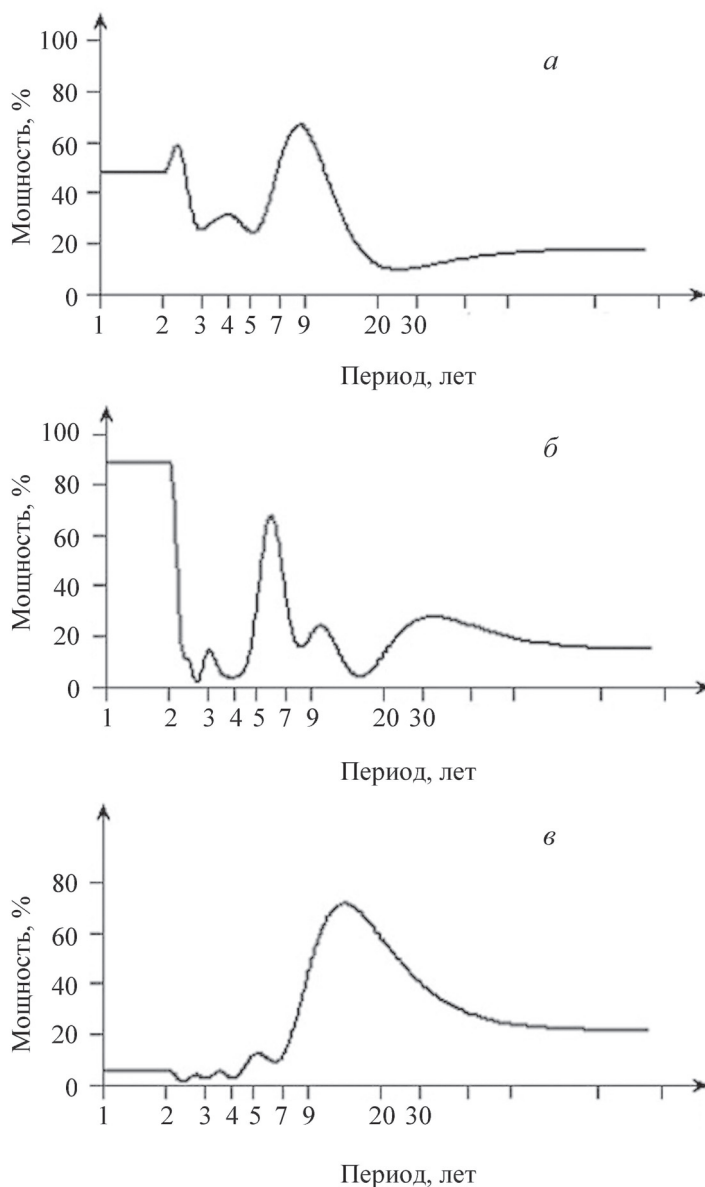


Рис. 2. Ход численности соболя в заповедниках: *a* – Печоро-Илычском, *b* – Юганском, *v* – Баргузинском

лет. Отличается ход численности (от описанных выше) и в Баргузинском заповеднике (рис. 1, *в*). Хронограмма изменений плотности популяции прибайкальского соболя за время наблюдений отражает как ее периодические подъемы через 9–10 лет, так и постепенное снижение плотности популяции. При расчетах колебаний численности здесь действительно выявлен достоверный отрицательный тренд (табл. 1). Однако срок наблюдений за соболем в этом заповеднике недостаточен, чтобы утверждать о снижении в нем численности вида. Обнаруженный тренд представляет собой, возможно, низкочастотное (вековое) колебание плотности местной популяции.

Мощность (амплитуда) колебаний плотности популяций соболя может быть как небольшой (что происходит чаще всего), так и значительной. Сложная хронограмма неправильной формы предполагает существование в динамике численности соболя некоторого числа присутствующих для нее простых циклических колебаний, суперпозиция которых и определяет вид результирующей кривой (многолетнего хода численности). Для выяснения всего набора таких колебаний численности соболя в каждом заповеднике можно представить их как спектры гармонических составляющих хода численности (рис. 2).

Т а б л и ц а 3

Соотношение величины и мощности гармонических составляющих кормовых и климатических факторов, характерных для разных популяций соболя

Период, лет Фактор	11–20	7–10	5,1–6,5	4,1–5	3–4	2,0–2,9	
Печоро-Илычский заповедник							
Численность красной полевки	11,9 2,15	–	6,2 2,08	4,7 3,68	3,2 1,97	2,9 1,75	2,3 1,39
Численность темной полевки	10,9 0,253	8,4 0,232	5,3 0,324	4,7 0,313	3,6 0,445	2,9 0,285	–
Урожайность кедра	–	8,3 3,30	–	4,6 5,90	4,0 8,97	2,6 3,37	2,2 8,69
Количество осадков	–	10,3 5,82	5,8 3,46	–	3,4 12,10	2,9 6,96	2,1 9,69
Температура воздуха	14,6 8,41	9,2 3,76	6,4 9,25	4,6 6,34	3,4 7,46	2,6 10,77	2,3 2,02
Юганский заповедник							
Численность белки	–	10,3 6,77	–	4,8 8,30	–	2,5 10,55	–
Численность лесных полевок	–	–	6,2 1,69	–	3,9 2,72	2,7 3,15	–
Урожайность кедра	–	8,8 0,32	–	4,5 0,42	3,5 0,38	2,6 0,47	–
Количество осадков	15,3 31,39	–	5,9 24,92	–	3,7 26,81	2,8 30,56	2,4 15,01
Температура воздуха	16,5 142		7,2 173	–	4,0 260	2,9 129	–
Баргузинский заповедник							
Численность грызунов	13,8 38	–	–	–	–	3,1 19	–
Урожайность кедра	13,1 1,08	–	5,2 1,22	–	3,5 3,58	2,8 2,34	2,2 0,40
Урожайность брусники	–	9,8 0,80	5,9 2,22	–	3,5 1,58	2,8 1,40	2,1 0,31
Урожайность черники	11,6 1,18	–	6,3 3,08	–	3,5 4,74	–	2,1 0,47
Урожайность голубики	12,4 0,27	–	6,8 1,07	4,6 0,92	–	2,8 0,77	2,1 0,05

П р и м е ч а н и е: верхняя цифра – период (лет), нижняя цифра – мощность (амплитуда).

Визуально спектры колебаний плотности соболя заметно различаются в каждом заповеднике. Такое различие определяется прежде всего несоответствием даже одинаковых по мощности гармоник. Так, в 3–4-летней полосе частот во всех заповедниках наблюдались колебания небольшой мощности, но пики их различались по величине. То же касается и 9–10-летнего цикла, он доминировал по мощности в Печоро-Илычском заповеднике (рис. 2, *а*). В Юганском заповеднике это колебание невелико (рис. 2, *б*), а в Баргузинском заповеднике оно значительно и сливается с самым низкочастотным циклом (рис. 2, *в*).

Еще одну гармоническую составляющую ритмов численности обнаружили в 5–8-летней полосе частот. Этот цикл доминировал на спектре динамики численности соболя в Юганском заповеднике (рис. 2, *б*) и замечен в Баргузинском (рис. 2, *в*). На спектре циклов численности в Печоро-Илычском заповеднике его невозможно обнаружить, здесь этот цикл включен либо в 4–5-летнюю, либо в 7–9-летнюю гармонические составляющие (рис. 2, *а*).

Более точно оценить сходство спектров цикличности соболя в разных районах можно, сравнивая их не визуально, а по рассчитанным параметрам ритмов (табл. 2). Такой подход позволил установить, что для любой из рассмотренных популяций соболя характерны 2–3-летние циклы численности, а также ее мощные 5–8-летние колебания. Другие периодические составляющие присутствуют в большей мере у баргузинской популяции. Там проявлены 9–15-летние ритмы, часто доминирующие по мощности. Низкочастотные колебания (30-летние) присутствуют в юганской популяции соболя (табл. 2).

Общей чертой динамики численности соболя для всех заповедников, несмотря на различие условий обитания, служит наличие в спектрах ритмов его численности общей компоненты в виде обязательных 2–3- и 5–8-летних колебаний. Однако в спектрах имеются определенные несходства, причиной которых могут быть различия в цикличности местных природных факторов (пищевых ресурсов и климата), к которым любая популяция обычно подстраивает свои многие автогенные ритмы, в том числе и колебания плотности (Колтунов, Ермаков, 2015). Это предположение можно проверить, сопоставив периоды колебаний численности соболя с цикличностью местных условий среды обитания (климатических параметров и обилия его кормовой базы) в каждом районе.

В Печоро-Илычском заповеднике в области высоких частот (2–3 года) обнаружена синхронизация с урожайностью кедра, численностью красной полевки и климатическими факторами. Кроме того, в полосе 3–4-летних частот обнаружена синхронизация с численностью темной полевки, урожайностью кедра и климатическими факторами, а в полосе средних частот (8–9 лет) – с численностью темной полевки и урожайностью кедра. В Печоро-Илычском заповеднике в полосе 3–4-летних частот у соболя наблюдается цикличность, соответствующая численности темной полевки (самый мощный ее ритм), а один из доминирующих циклов связан с урожайностью кедровых орехов (табл. 2). Оба этих ресурса наиболее важны для соболя.

В Юганском заповеднике в полосе высоких частот (2–3 года) обнаружена синхронизация с урожайностью кедра, численностью лесных и красно-серых полевок, а также с климатическими факторами. В средних частотах, в одной полосе (5–7 лет) обнаружена корреляция только с количеством осадков, а в другой (9–10 лет) – только с численностью белки. В полосе низких частот (15–20 лет) обнаружена связь только с ходом температуры воздуха. Важность для местного соболя кедровых орехов и мышевидных грызунов в качестве кормового ресурса подтверждает синхронизация с их обилием в высоких частотах. Хорошее и постоянное соответствие роста численности соболя и обилия этих ресурсов необходимо для стабильности популяции. Возможно, в местном суровом климате имеет значение и синхронность хода численности соболя с колебаниями температуры. Остается неясным, почему на территории Юганского заповедника 10-летний цикл соболя совпал с таким же циклом у белки. Синхронизация с ним сомнительна, поскольку роль белки в рационе соболя Юганского заповедника незначительна (Переясловец, Стариков, 2016).

В Баргузинском заповеднике в 2–3-летней полосе частот обнаружена синхронизация с урожайностью кедра, брусники и черники, а в соседней (5–6 лет) – с урожайностью кедра и брусники. В низких частотах (10–15 лет) обнаружена корреляция с численностью мышевидных грызунов и урожайностью кедра. Можно заметить, что в этом заповеднике наблюдается самая тесная связь цикличности соболя с колебаниями урожайности кедра, которая прослеживается во всех полосах частот их спектров. Три самых мощных цикла динамики урожайности кедра аналогичны

соответствующим циклам хода численности соболя, а кроме того, самый низкочастотный ритм урожайности также синхронизируется с колебаниями численности соболя. Это указывает на сильную связь динамики численности соболя с урожайностью кедрового ореха. Интересно, что точность подстройки цикличности динамики численности мышевидных грызунов, составляющих важную часть рациона соболя, к колебаниям урожайности кедра еще выше, чем у самого соболя. Особенно это заметно по самому низкочастотному ритму (табл. 3). Почти столь же точно подстроен ход численности соболя к урожайности ягодных растений, их спектры в большинстве своем несут близкие гармонические составляющие. Это подтверждает высказанное Е.М. Черниковым мнение о том, что зависимость соболя от этих ресурсов самая большая для этого района (Черников, 2006).

Даже это короткое сравнение позволяет заметить, что в каждом рассмотренном районе подстройка колебаний численности у соболя сугубо специфична и может различаться как значениями периодов, так и выбором объектов. Возможно, особенностями местообитания и обусловлены комплексы циклов, которые в данных условиях наиболее оптимальны для выживания соболя. Единственный фактор, который прослеживается во всех описаниях и всегда служит синхронизатором колебаний плотности популяции соболя – цикличность урожайности кедровых орехов. Правда, и этот важный объект питания меняет свою значимость. Если в Печоро-Илычском и Юганском заповедниках синхронизация с этим видом корма зафиксирована только в высоких частотах спектра ритмов соболя, то в Баргузинском заповеднике обнаружено полное совпадение ритмов урожайности орехов и колебаний плотности соболя во всех полосах частот на спектрах.

Заключение

Плотность популяции соболя ни в одном из рассмотренных районов не оставалась постоянной, везде она испытывала заметные колебания. Сравнение средних многолетних значений плотности популяций соболя показало существование определенной градации – показатели численности возрастали при продвижении с запада на восток. За все время наблюдений постепенное достоверное снижение среднегодовой численности соболя отметили только в баргузинской популяции, в остальных заповедниках этот показатель оставался стабильным.

Спектры ритмов численности соболя во всех заповедниках имели общую компоненту в виде обязательных 2–3- и 5–8-летних колебаний. Их можно считать обычными для динамики численности соболя. Кроме того, для популяций соболя характерны 10–20-, 5–6- и 3–4-летние циклы колебаний плотности.

Синхронизаторами популяционных колебаний у соболя выступали внешние циклы. Прежде всего, это колебания обилия важнейших для вида кормовых ресурсов – кедрового ореха, мышевидных грызунов, ягод. В отдельных районах синхронизирующими факторами могут быть климатические особенности – многолетняя цикличность температуры воздуха и количества осадков. Единственный общий синхронизатор для всех заповедников – урожайность кедрового ореха.

Причиной несходства в спектрах могут быть различия в цикличности местных природных факторов, к которым любая популяция может подстраивать свои автогенные ритмы.

Выявленные закономерности позволяют строить прогнозные модели динамики численности соболя в любом из упомянутых заповедников, а также применять их к региональным промышленным популяциям с поправкой на антропогенное воздействие.

Исследование поддержано Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 17-04-00269), а также Программой фундаментальных научных исследований государственных академий наук на 2013–2020 гг., проект № VI.51.1.9. (AAAA-A16-116121410119-4)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ [REFERENCES]

Агафонов Г.М., Ердаков Л.Н. Цикличность в популяционной динамике численности соболя в Забайкальском крае // Современные проблемы охотничьего хозяйства Казахстана и сопредельных

стран. Мат-лы Междунар. науч.-практ. конф., Алматы 11–12 марта 2014 г. С. 100–108 [Agafonov G.M., Erdakov L.N. Tsiklichnost' v populyatsionnoj dinamike chislennosti sobolya v Zabajkal'skom krae // Sovremen-

- nye problemy okhotnich'ego khozyajstva Kazakhstana i sopredel'nykh stran. Mat-ly Mezhdunar. nauch.-prakt. konf. Almaty 11–12 marta 2014 g. S. 100–108].
- Бакеев Н.Н. Динамика численности соболя и факторы, определяющие ее // Биологические основы и опыт прогнозирования изменений численности охотничьих животных. Киров, 1976. С. 32–33 [Bakeev N.N. Dinamika chislennosti sobolya i factory, opredelyayushchie ee // Biologicheskie osnovy i opyt prognozirovaniya izmenenij chislennosti okhotnich'ikh zhivotnykh. Kirov, 1976. S. 32–33].
- Бакеев Н.Н., Монахов Г.И., Синицын А.А. Соболя. Вятка, 2003. 336 с. [Bakeev N.N., Monakhov G.I., Sinit-syn A.A. Sobol'. Vyatka, 2003. 336 s.].
- Белов Г.А. Колебания солнечной активности и многолетние изменения кормовой базы соболя на Камчатке // Биологические основы и опыт прогнозирования изменений численности охотничьих животных. Киров, 1976а. С. 40–42 [Belov G.A. Kolebaniya solnechnoj aktivnosti i mnogoletnie izmeneniya kormovoj bazy sobolya na Kamchatke // Biologicheskie osnovy i opyt prognozirovaniya izmenenij chislennosti okhotnich'ikh zhivotnykh. Kirov, 1976a. S. 40–42].
- Белов Г.А. Солнечная активность и колебания интенсивности размножения в популяциях камчатского соболя // Биологические основы и опыт прогнозирования изменений численности охотничьих животных. Киров, 1976б. С. 42–43 [Belov G.A. Solnechnaya aktivnost' i kolebaniya intensivnosti razmnozheniya v populyatsiyakh kamchatskogo sobolya // Biologicheskie osnovy i opyt prognozirovaniya izmenenij chislennosti okhotnich'ikh zhivotnykh. Kirov, 1976b. S. 40–42].
- Бобрецов А.В., Бешкарев А.Б., Басов В.А., Васильев А.Г., Ефимов В.М., Кудрявцева Э.Н., Мегалинская И.З., Нейфельд Н.Д., Сокольский С.М., Теплов В.В., Теплова В.П. Закономерности полувековой динамики биоты девственной тайги Северного Предуралья. Сыктывкар, 2000. 206 с. [Bobretsov A.V., Beshkarev A.B., Basov V.A., Vasil'ev A.G., Efimov V.M., Kudryavtsev E.N., Megalinskaya I.Z., Neifel'd N.D., Sokol'skij S.M., Teplov V.V., Teplova V.P. Zakonomernosti poluvekovoj dinamiki bioty devstvennoj tajgi Severnogo Predural'ya. Syktyvkar, 2000. 206 s.].
- Дорофеев Ю.П., Шибанов В.В. Колебания численности соболя, необходимость биотехнических работ по его расширенному воспроизводству // Биотехния, теоретические основы и практические работы в Сибири. Новосибирск, 1980. С. 232–247 [Dorofeev Yu.P., Shibanov V.V. Kolebaniya chislennosti sobolya, neobkhodimost' biotekhnicheskikh rabot po ego rasshirennomu vosproizvodstvu // Biotekhnika, teoreticheskie osnovy i prakticheskie raboty v Sibiri. Novosibirsk, 1980. S. 232–247].
- Ердаков Л.Н., Моролдоев И.В. Изменчивость многолетней цикличности в динамике численности красной полевки (*Myodes rutilus* (Pallas, 1779)) // Принципы экологии. 2017. Т. 6. № 4. С. 26–36 [Erdakov L.N., Moroldoev I.V. Izmenchivost' mnogoletnej tsiklichnosti v dinamike chislennosti krasnoj polevki (*Myodes rutilus* (Pallas, 1779)) // Printsipy ekologii. 2017. T. 6. № 4. S. 26–36].
- Ердаков Л.Н., Рябко Б.Я. Количественная мера эффективности механизмов стабилизации сообщества // Журнал общей биологии. 1981. Т. 42. № 4. С. 512–516 [Erdakov L.N., Ryabko B.Ya. Kolichestvennaya mera effektivnosti mekhanismov stabilizatsii soobshchestva // Zhurnal obshchej biologii. 1981. T. 42. N 4. S. 512–516].
- Колтунов Е., Ердаков Л. Цикличность популяционной динамики лесных насекомых-филлофагов // Анализ цикличности всплеск массового размножения. Saarbrücken, 2015. 208 с. [Koltunov E., Erdakov L. Tsikli-chnost' populyatsionnoj dinamiki lesnykh nasekomykh-fillofagov // Analiz tsiklichnosti vspyshek massovogo razmnozheniya. Saarbrücken, 2015. 208 s.].
- Корытин С.А. Космическая информация и прогнозирование количественного и качественного состава популяций // Численность животных и ее прогнозирование. Киров, 1976. С. 132–135 [Korytin S.A. Kosmicheskaya informatsiya i prognozirovanie kolichestvennogo i kachestvennogo sostava populyatsij // Chislennost' zhivotnykh i ee prognozirovanie. Kirov, 1976. S. 132–135].
- Кузякин В.А. Охотничья таксация. М., 1979. 200 с. [Kuzyakin V.A. Okhotnich'ya taksatsiya. M., 1979. 200 s.].
- Ломанова Н.В., Борисов Б.П., Володина О.А., Губарь Ю.П., Ляпина М.Г., Комиссаров М.А., Мошова Т.С., Наумова А.А., Сидоров С.В., Царев С.А., Юдина Т.В., Фокин С.Ю., Блохин Ю.Ю., Зверев П.А., Козлова М.В., Межнев А.П., Романов Ю.М. Состояние охотничьих ресурсов в Российской Федерации в 2008–2010 гг. // Охотничьи животные России (биология, охрана, ресурсоведение, рациональное использование). М., 2010. Вып. 9. 219 с. [Lomanova N.V., Borisov B.P., Volodina O.A., Gubar' Yu.P., Lyapina M.G., Komissarov M.A., Mosheva T.S., Naumova A.A., Sidorov S.V., Tsarev S.A., Yudina T.V., Fokin S.Yu., Blokhin Yu.Yu., Zverev P.A., Kozlova M.V., Mezhev A.P., Romanov Yu.M. Sostoyanie okhotnich'ikh resursov v Rossijskoj Federatsii v 2008–2010 gg. // Okhotnich'i zhivotnye Rossii (biologiya, okhrana, resursovedenie, ratsional'noe ispolzovanie). M., 2010. Vyp. 9. 219 s.].
- Марпл-мл. С.Л. Цифровой спектральный анализ и его приложения. М., 1990. 584 с. [Marpl-ml. S.L. Tsifrovoy spektralnyj analiz i ego prilozheniya. M., 1990. 584 s.].
- Методические рекомендации по определению численности копытных, пушных животных и птиц методом зимнего маршрутного учета. М., 2014. 28 с. [Metodicheskie rekomendatsii po opredeleniyu chislennosti kopytnykh, pushnykh zhivotnykh i ptits metodom zimnego marshrutnogo ucheta. M., 2014. 28 s.].
- Переясловец В.М., Стариков В.П. Комплексный анализ многолетней динамики численности популяции соболя заповедника «Юганский» // Вестник КрасГАУ. Биологические науки. 2016. № 11. С. 130–136 [Pereyaslovets V.M., Starikov V.P. Kompleksnyj analiz

- mnogoletnej dinamiki chislennosti populyatsii sobolya zapovednika «Yuganskij» // Vestnik KrasGAU. Biologicheskie nauki. 2016. N 11. S. 130–136].
- Переясловец В.М., Стариков В.П. Кормовая база соболя Юганского заповедника и ее динамика в многолетнем аспекте // Использование и охрана природных ресурсов в России. 2016. № 3. С. 73–79 [Pereyaslovets V.M., Starikov V.P. Kormovaya baza sobolya Yuganskogo zapovednika i ee dinamika v mnogoletnem aspekte // Ispolzovanie i okhrana prirodnykh resursov v Rossii. 2016. N 3. S. 73–79].
- Полузадов Н.Б. К вопросу долгосрочного прогнозирования изменений численности соболя в урало-приобской части его ареала // Биологические основы и опыт прогнозирования изменений численности охотничьих животных. Киров, 1976. С. 204–206 [Poluzadov N.B. K voprosu dolgosrochnogo prognozirovaniya izmenenij chislennosti sobolya v uralo-priobskoy chasti ego areala // Biologicheskie osnovy i opyt prognozirovaniya izmenenij chislennosti okhotnich'ikh zhivotnykh. Kirov, 1976. S. 204–206].
- Попова О.Н., Харитонов А.Ю., Ердаков Л.Н. Цикличность многолетней динамики численности стрекоз рода *Coenagrion* (Odonata, Zygoptera) в бассейне озера Чаны // Экология. 2016. № 1. С. 62–70 [Popova O.N., Kharitonov A.Yu., Erdakov L.N. Tsiklichnost' mnogoletnej dinamiki chislennosti strekoz roda *Coenagrion* (Odonata, Zygoptera) v bassejne ozera Chany // Ekologiya. 2016. N 1. S. 62–70].
- Турчин П.В. Популяционная динамика. Лекция N 14 [Электронный ресурс] // Биологическое образование в МФТИ. 2012. URL: http://db4.sbras.ru/elbib/data/show_page.phtml?22+205 (дата обращения 10.04.2018) [Turchin P.V. Populyatsionnaya dinamika. Lektsiya N14 [Elektronnyj resurs]. // Biologicheskoe obrazovanie v MFTI. 2012. URL: http://db4.sbras.ru/elbib/data/show_page.phtml?22+205 (data orashcheniya 10.04.2018)].
- Хлебников А.И. Экология соболя Западного Саяна. Новосибирск, 1977. 125 с. [Khlebnikov A.I. Ekologiya sobolya Zapadnogo Sayana. Novosibirsk, 1977. 125 s.].
- Черников Е.М. Экология соболя (*Martes zibellina* Linneus, 1758) в Баргузинском заповеднике. Улан-Удэ, 2006. 266 с. [Chernikin E.M. Ekologiya sobolya (*Martes zibellina* Linneus, 1758) v Barguzinskom zapovednike. Ulan-Ude, 2006. 266 s.].
- Blomqvist S., Holmgren N., Åkesson S., Hedenström A., Pettersson J. Indirect effects of lemming cycles on sandpiper dynamics: 50 years of counts from southern Sweden. *Oecologia*. 2002. N 133. P. 146–158.
- Jenouvrier S., Weimerskirch H., Barbraud C., Park Y.H., Cazelles B. Evidence of a shift in the cyclicity of Antarctic seabirds dynamics linked to climate // *Proceedings of the Royal Society*. 2005. N 272. P. 887–895.
- Klvana I., Berteaux D., Cazelles B. Porcupine feeding scars and climatic data show ecosystem effects of the solar cycle // *The American Naturalist*. 2004. N 164. P. 283–297.
- Saitoh T., Bjørnstad O.N., Stenseth N.C. Density dependence in voles and mice: a comparative study // *Ecology*. 1999. N 80. P. 638–650.
- Torrence C., Compo G.P. A practical guide to wavelet analysis // *The Bulletin of the American Meteorological Society*. 1998. N 79. P. 61–78.
- Turchin P., Oksanen L., Ekerholm P., Oksanen T., Henttonen H. Are lemmings prey or predators? // *Nature*. 2000. N 405. P. 562–565.

Поступила в редакцию / Received 16.09.2019
Принята к публикации / Accepted 30.11.2019

LONG-TERM CYCLE OF THE SABLE (*MARTES ZIBELLINA* (L.)) POPULATION DYNAMICS

L.N. Erdakov¹, V.M. Pereyaslovets²

The sable (*Martes zibellina* (L., 1758)) is a unique mammal of the Russian fauna; it plays an important role in taiga ecosystems. Sable populations inhabiting conservation areas exist in the natural flow of environmental processes unexposed to human influences and therefore can serve as reference models. The study of the mechanisms of long-term dynamics of the sable and the factors affecting it extend our knowledge of the species' ecology and are instrumental in developing conservation and population management strategies. This work examines the degree of cyclity across the major part of its range and reveals similarities and differences in this process for several regional populations. Long-term data (27–30 years) on sable population numbers were accumulated from three nature reserves (zapovedniks) situated in geographically and ecologically different districts: the Pechoro-Ilychskij Nature Reserve, Yuganskij Nature

¹ Erdakov Lev Nikolaevich, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Senior Researcher, Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Frunze St. 11, Novosibirsk 630091, Russian Federation (microtus@yandex.ru); ² Pereyaslovets Vladimir Michailovich, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, State Nature Reserve «Yuganskij», Ugut, Surgut district, Tyumen region, 628458, Russian Federation (pvm16@yandex.ru).

Reserve and Barguzinskij Nature Reserve. Every year on the territory of these nature reserves at the same time carried out winter route accounting on a close method. As a result of this accounting have been received information about a population density of sable (individuals per 1000 hectares), which served as the basis for statistical analysis. In addition, every year studied a yield of the main components of the sable forage base. Data on the autumn abundance of small mouse-like rodent (individuals per 100 trap-days) and the yield of Siberian (stone) pine and several types of berry plants (in points) were collected. Processing of the data from long-term surveying consisted in the decomposition of the complex curve of population dynamics into simple component harmonics and calculating their size and power. The annual average population density of the sable in all three nature reserves was subject to significant fluctuations. It was the most variable in the Pechoro-Ilychskij population and the least variable in the Yuganskij population. The Barguzinskij population falls in between the other two (see Table 1). In some years, the average annual population numbers of the Pechoro-Ilychskij Nature Reserve sables increased dramatically compared with the normally low population density. These peaks occurred at intervals of 5–6 and 10–12 years. In the Yuganskij Nature Reserve, the average population density is substantially higher than that of the Pechoro-Ilychskij population, and peaks occurred more often – every 5–6 years (see Fig. 1b). Barguzinskij Nature Reserve has the highest annual average population values with peaks every 9–10 years. However, it is the only nature reserve where a verified decline of the population numbers has occurred in the course of the study period. In other nature reserves, this value has been stable. Comparison of average long-term values of sable population density showed the existence of a certain gradation – the species abundance increased when moving from West to East. It is likely that the population density is limited primarily by the availability of food resources, which sable grows to the East. In all three nature reserves, the spectral rhythms of the sable populations shared an invariant component of mandatory 5–8- and 2–3-year fluctuations. However, the territories differed in terms of the presence of fluctuations at other frequencies and their power. These differences may root in the cyclity of the local environmental factors (abundance of foods and climatic factors) acting as synchronizers to which the populations react adaptively by density fluctuations. The common synchronizing factor shared by all three nature reserves is the crop abundance of the Siberian stone pine seeds (*Pinus sibirica*); other synchronizers are relatively territory-specific and are defined by the contents of the local sable diet and certain climatic parameters of the habitat (air temperature and precipitation).

Key words: sable; nature reserve; long-term fluctuations population numbers, chronogram; synchronizing factor.

Acknowledgement: The study was supported by the Russian Foundation for Basic Research (№ 17-04-00269 A). The study was supported by The Federal Fundamental Scientific Research Programme for 2013–2020 (AAAA-A16-116121410119-4).

УДК 59.009–59.082

ОПЫТ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ФОТОЛОВУШЕК ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ПТИЦ

Н.В. Киселева¹, В.Д. Захаров²

Приведены сведения о регистрации птиц в горно-лесной зоне Южного Урала с помощью фотоловушек. Всего зарегистрирован 31 вид птиц, среди них черный дрозд (*Turdus merula* L.), который относительно редко встречается при традиционных маршрутных учетах. В обследованных районах черный дрозд отмечен в пяти местообитаниях из восьми. Полученные результаты показывают, что при съемках с помощью камер можно с высокой точностью и в больших количествах получать данные о видовом разнообразии и распределении видов. Это может внести существенный вклад в мониторинг биоразнообразия и региональную инвентаризацию птиц.

Ключевые слова: камеры-фотоловушки, орнитофауна, видовое разнообразие, Южный Урал.

Одна из наиболее актуальных проблем современности – сокращение биоразнообразия. Влияние антропогенных факторов на окружающую среду и деградация естественных мест обитания животных постоянно увеличиваются, поэтому возрастает необходимость в мониторинге процессов, происходящих в популяциях животных. В течение последних двух десятилетий при изучении дикой природы исследователи стали широко использовать камеры-фотоловушки (Kays, Slauson, 2008). Это хороший инструмент при наблюдениях в дикой природе – они не заметны в лесу и позволяют получать информацию, не вмешиваясь в жизненный цикл животных, а также дают возможность расширить наблюдения во времени и пространстве, постоянно записывая происходящее. Особенно важно то, что их можно устанавливать в труднодоступных местах и накапливать с их помощью массивы данных на обширных территориях при относительно небольших усилиях (Qianwen et al., 2017). Сделанные с помощью фотокамер снимки позволяют идентифицировать большинство животных до вида. Таким образом выявляется обитание того или иного вида в определенных месте и времени.

Камеры-фотоловушки чаще всего используют при изучении млекопитающих (Киселева, Сорокин, 2013; González-Esteban et al., 2004; Neilbrun et al., 2006; Gil-Sánchez et al., 2011), для наблюдения за птицами они используются намного реже. При этом считается, что фотокамеры больше подходят для наблюдений за наземными пти-

цами (O'Brien et al., 2008; Sollmann et al., 2013). Используют фотокамеры для регистрации редких или скрытных видов, что очень важно при оценке биоразнообразия (Martyr, 1997; Dinata et al., 2008). Кроме того, камеры используют для записи поведения птиц в гнездах, а также при изучении защиты гнезд родителями от хищников (Jeganathan et al., 2002; Bradley et al. 2003; Pietz et al., 2005). В последнее время камеры-фотоловушки стали использовать для построения картины сообществ видов птиц и для рассмотрения взаимодействия видов во времени (Bolton et al., 2007). При анализе данных, полученных с помощью фотоловушек, часто применяют такой показатель, как количество фотографий основных видов за день работы камеры, который часто называют индексом относительной численности (O'Brien et al., 2011), хотя многие исследователи оспаривают правомочность его использования (Pollock et al., 2002).

При изучении нами мелких хищников на лесных реках в горах Южного Урала в фокус камер очень часто попадали птицы. Анализ разнообразия и встречаемости этой авифауны приведены в настоящей работе.

Исследования проводили в 2005–2010 гг. в горно-лесной зоне Челябинской обл. с июня по сентябрь. Для регистрации животных использовали четыре цифровые инфракрасные фотокамеры «Reconyx RapidFire™ RC60 Covert Color IR Game Camera» и две камеры слежения «Acorn Ltl-5310». Наблюдения проводили по берегам

¹ Киселева Наталья Владимировна – ст. науч. сотр. Ильменского госзаповедника ЮУ ФНЦ МиГ УрО РАН, канд. биол. наук (natakis17@gmail.com); ² Захаров Валерий Давидович – ст. науч. сотр. Ильменского госзаповедника ЮУ ФНЦ МиГ УрО РАН, канд. биол. наук (zakharov50@mail.ru).

двух озер (Б. Агардяш и Б. Таткуль), в верховьях р. Уфа, на девяти лесных реках с шириной русла менее 3 м, а также на частично пересохшем торфяном канале. Как правило, камеры устанавливали в скрытых местах на расстоянии 1–2 м от уреза воды, около лежащих стволов деревьев не выше 20–40 см от поверхности земли с учетом рабочих параметров каждого типа камер. Длительность экспозиции камеры в одной точке составляла от 6 до 12 суток, затем ее переставляли на другое место. На торфяном канале осуществлен наиболее длительный мониторинг – 12 суток (с 13.07 по 24.07.2012). Всего фотоловушками отработано около 5000 ловушко-суток, сделано около 20 000 результативных фотоснимков, отмечен 31 вид птиц. Все названия видов приведены по Л.С. Степаняну (1990).

ОТРЯД АИСТООБРАЗНЫЕ (CICONIIFORMES)

Семейство Цаплевые (Ardeidae)

Серая цапля (*Ardea cinerea* L.)

ОТРЯД ГУСЕОБРАЗНЫЕ (ANSERIFORMES)

Семейство Утиные (Anatidae)

Кряква (*Anas platyrhynchos* L.)

Серая утка (*Anas strepera* L.)

Шилохвость (*Anas acuta* L.)

ОТРЯД СОКОЛООБРАЗНЫЕ (FALCONIFORMES)

Семейство Ястребиные (Accipitridae)

Перепелятник (*Accipiter nisus* (L.))

ОТРЯД КУРООБРАЗНЫЕ (GALLIFORMES)

Семейство Тетеревиные (Tetraonidae)

Глухарь (*Tetrao urogallus* L.)

Рябчик (*Tetrastes bonasia* (L.))

ОТРЯД ЖУРАВЛЕОБРАЗНЫЕ (GRUIFORMES)

Семейство Пастушковые (Rallidae)

Погоныш (*Porzana porzana* (L.))

ОТРЯД РЖАНКООБРАЗНЫЕ (CHARADRIIFORMES)

Семейство Бекасовые (Scolopacidae)

Черныш (*Tringa ochropus* L.)

Перевозчик (*Actitis hypoleucos* (L.))

Вальдшнеп (*Scolopax rusticola* L.)

ОТРЯД ДЯТЛООБРАЗНЫЕ (PICIFORMES)

Семейство Дятловые (Picidae)

Белоспинный дятел

(*Dendrocopos leucotos* (Bechs.))

ОТРЯД ГОЛУБЕОБРАЗНЫЕ (COLUMBIFORMES)

Семейство Голубиные (Columbidae)

Вяхирь (*Columba palumbus* L.)

Клентух (*Columba oenas* L.)

ОТРЯД ВОРОБЬИНООБРАЗНЫЕ (PASSERIFORMES)

Семейство Трясогузковые (Motacillidae)

Горная трясогузка (*Motacilla cinerea* Tunst.)

Семейство Врановые (Corvidae)

Сойка (*Garrulus glandarius* (L.))

Ворон (*Corvus corax* L.)

Семейство Славковые (Sylviidae)

Черноголовая славка (*Sylvia atricapilla* (L.))

Семейство Мухоловковые (Muscicapidae)

Серая мухоловка (*Muscicapa striata* (Pall.))

Обыкновенная горихвостка

(*Phoenicurus phoenicurus* (L.))

Зарянка (*Erithacus rubecula* (L.))

Рябинник (*Turdus pilaris* L.)

Черный дрозд (*Turdus merula* L.)

Белобровик (*Turdus iliacus* L.)

Певчий дрозд (*Turdus philomelos* Brehm)

Семейство Синицевые (Paridae)

Буроголовая гаичка (*Parus montanus* Bald.)

Обыкновенная лазоревка (*Parus caeruleus* L.)

Большая синица (*Parus major* L.)

Семейство Вьюрковые (Fringillidae)

Зяблик (*Fringilla coelebs* L.)

Обыкновенный снегирь (*Pyrrhula pyrrhula* (L.))

Обыкновенный дубонос

(*Coccothraustes coccothraustes* (L.))

Привлекательность водоемов для птиц обусловлена, в первую очередь, наличием корма по берегам. Кроме того, некоторые виды, такие как серая цапля и погоныш, относятся к околоводным обитателям. Голубям (вахирю и клентуху) вода необходима для переваривания пищи. Некоторые виды, в частности перепелятник, купаются в воде.

Наибольшее число посещений зарегистрировано на торфяном канале, где около небольшой калужины (недалеко от русла р. Атлян) отмечены

17 видов птиц. Всего это место посетили 192 особи разных видов птиц. Наиболее часто удавалось зарегистрировать зарянку (около 42,5% от всех птиц). Часто отмечали черного дрозда (17%), певчего дрозда (17%), рябинника (8%) и белобровика (5%). Интенсивность посещения этими видами мест, где были размещены фотоловушки, очевидно, связана с тем, что птицы гнездились неподалеку, так как на снимках отмечены взрослые и молодые птицы. Единично наблюдались перепелятник, рябчик, вальдшнеп, белоспинный дятел, зяблик, обыкновенный снегирь и т.д. Сле-

дует отметить ситуацию с черным дроздом. Вид считается относительно редким в обследованных районах. Тем не менее, он отмечен в пяти местобитаниях из восьми.

Таким образом, применение фотоловушек позволяет уточнять видовой состав птиц и оценивать относительное обилие видов. Эти результаты показывают, что при съемке с помощью камер можно с высокой точностью и в больших количествах получать данные о распределении птиц, что может внести существенный вклад в мониторинг биоразнообразия и региональную инвентаризацию птиц.

Исследование выполнено в соответствии с темой НИР «Динамика биоразнообразия под воздействием природных и антропогенных факторов» (АААА-А19-119101490003-1)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ [REFERENCES]

- Киселева Н.В., Сорокин П.А. Изучение распространения куных на Южном Урале с помощью неинвазивных методов // Сиб. экол. журн. 2013. № 3. С. 391–398 (DOI 10.1134/S1995425513030098) [Kiseleva N.V., Sorokin P.A. Izuchenie rasprostraneniya kun'ikh na Yuzhnom Urale s pomoshch'yu neinvazivnykh metodov // Sib. ekol. zhurn. 2013. № 3. S. 391–398 (DOI 10.1134/S1995425513030098)].
- Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны СССР. М., 1990. 728 с. [Stepanyan L.S. Konspekt ornitologicheskoy fauny SSSR. M., 1990. 728 s.].
- Kays R.W., Slauson K.M. Remote cameras // Noninvasive Survey Methods for Carnivores. Washington, 2008. P. 110–140.
- Qianwen Z., Yuening G., Xiangjin S., Xincan W., Changteng Y., Zufei S., Fasheng Z. Comparing the effectiveness of camera trapping to traditional methods for biodiversity surveys of forest birds // Biodiversity Science. 2017. Vol. 25. N 10. P. 1114–1122 (DOI 10.17520/biods.2017057).
- González-Esteban J., Villate I., Irizar I. Assessing camera traps for surveying the European mink, *Mustela lutreola* (Linnaeus, 1761), distribution // Eur. J. Wildl. Res. 2004. Vol. 50. P. 33–36 (DOI 10.1007/s10344-003-0031-y).
- Heilbrun R.D., Silvy N.J., Peterson M.J., Tewes M.E. Estimating bobcat abundance using automatically triggered cameras // Wildl. Soc. Bull. 2006. Vol. 34. N 1. P. 69–73.
- Gil-Sánchez J.M., Moral M., Bueno J., Rodríguez-Siles J., Lillo S., Pérez J., Martín J.M., Valenzuela G., Garrote G., Torralba B., Simón-Mat M.A. The use of camera trapping for estimating Iberian lynx (*Lynx pardinus*) home ranges // Eur. J. Wildl. Res. 2011. Vol. 57. N 6. P. 1203–1211 (DOI 10.1007/s10344-011-0533-y).
- O'Brien T.G., Kinnaird M.F. A picture is worth a thousand words: the application of camera trapping to the study of birds // Bird Conserv. Inter. 2008. Vol. 18. P. 144–162 (DOI 10.1017/S0959270908000348).
- Sollmann R., Mohamed A., Samejima H., Wilting A. Risky business or simple solution – Relative abundance indices from camera-trapping // Biol. Conserv. 2013. Vol. 159. P. 405–412.
- Martyr D. Important findings by FFI team in Kerinci Seblat, Sumatra, Indonesia // Oryx, 1997. Vol. 31. P. 80–82.
- Dinata Y., Nugroho A., Haidir A., Linkie I. M. Camera trapping rare and threatened avifauna in west central Sumatra // Bird Conserv. Inter. 2008. Vol. 18. P. 30–37.
- Bradley J.E., Marzluff J.M. Rodents as nest predators: Influences on predatory behavior and consequences to nesting birds // Auk. 2003. Vol. 120. P. 1180–1187.
- Pietz P.J., Granfors D.A. Parental nest defense on videotape: More reality than “myth” // Auk. 2005. Vol. 122. P. 701–705.
- Jeganathan P., Green R.E., Bowden C.G.R., Pain D., Rahmani A. Use of tracking strips and automatic cameras for detecting critically endangered Jerdon's couriers *Rhinoptilus bitorquatus* in scrub jungle in Andhra Pradesh, India // Oryx. 2002. Vol. 36. P. 182–188.
- Bolton M., Butcher N., Sharpe F., Stevens D., Fisher G. Remote monitoring of nests using digital camera technology // J. Field Ornithol. 2007. Vol. 78. P. 213–220.
- O'Brien T.G., Kinnaird M.F. Density estimation of sympatric carnivores using spatially explicit capture-recapture methods and standard trapping grid // Ecol. Appl. 2011. Vol. 21. N 8. P. 2908–2916.
- Pollock K.H., Nichols J.D., Simons T.R., Farnsworth G.L., Bailey L.L., Sauer J.R. Large scale wildlife monitoring studies: statistical methods for design and analysis // Environmetrics. 2002. Vol. 13. N 2. P. 105–119 (doi.org/10.1002/env.514).

THE EXPERIENCE OF USING CAMERA TRAPPING TO STUDY BIRDS

N.V. Kiseleva¹, V.D. Zakharov²

Camera traps were used for to register avifauna in the mountain forests of the Southern Urals. Thirty one bird species were registered, among them blackbird (*Turdus merula* L.), which is relatively rare register in traditional route accounting methods. In the surveyed areas, blackbird was recorded in five out of eight habitats. The obtained results show that camera trapping surveys can provide high-fidelity and high-volume data on species diversity and distribution, which can make a significant contribution to biodiversity monitoring and regional bird inventories.

Key words: camera trapping, avifauna, species diversity, Southern Urals.

Acknowledgement. The study was carried out in accordance with the research topic “Dynamics of biodiversity under the influence of natural and anthropogenic factors” (AAAA-A19-119101490003-1).

¹ Kiseleva Natal'ya Vladimirovna, Ilmeny State Reserve SU FRC MG UB RAS, Miass, Chelyabinsk region, Russia, 456317 (natakis17@gmail.com); ² Zakharov Valerij Davidovich, Ilmeny State Reserve SU FRC MG UB RAS, Miass, Chelyabinsk region, Russia, 456317 (zakharov50@mail.ru).

УДК 595.351.6

МАТЕРИАЛЫ К ФАУНЕ УСОНОГИХ РАКООБРАЗНЫХ (CIRRIPEDIA, THORACICA) ПОДВОДНЫХ ГОР СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ИНДИЙСКОГО ОКЕАНА

О.П. Полтаруха¹

Исследованы усонogie ракообразные (Cirripedia Thoracica), собранные в районе подводных гор северо-западной части Индийского океана (горы Экватор и прилежащие акватории) в ходе 2-го рейса НИС «Рифт», 33-го и 34-го рейсов НИС «Одиссей». В исследованных пробах определены следующие виды: *Megalasma lanceata*, *M. minus*, *Metaverruca recta*, *Brochiverruca* cf. *margulisae*, *Brochiverruca* sp. В статье приведены рисунки и описания этих видов в сравнении с литературными данными. Полученные результаты расширяют ареал ряда видов и дополняют сведения по их морфологии.

Ключевые слова: усонogie ракообразные, глубоководная фауна, северо-западная часть Индийского океана, подводные горы Экватор, Pedunculata, Verrucidae.

Данная статья написана на основе исследования не определенных ранее сборов усоногих ракообразных из района подводных гор Экватор в северо-западной части Индийского океана. Несмотря на то, что опубликовано большое число работ по фауне Cirripedia Thoracica для северо-западной части Индийского океана, глубоководная фауна этой группы исследована значительно слабее. Из важнейших публикаций, где встречаются сведения об усоногих раках батили и абиссали обсуждаемого региона, следует отметить статьи по фауне Cirripedia Thoracica прибрежных вод Мадагаскара и прилегающих акваторий западной и центральной частей Индийского океана (Ren, 1989; Foster, 1995), в том числе опубликованные отечественными исследователями (Зевина, 1992; Шрейдер, 1994; Полтаруха, 2012). Некоторые работы более общей тематики, посвященные усоногим ракообразным, также содержат сведения по глубоководной фауне этой группы северо-западной части Индийского океана (Stubbings, 1936; Зевина, 1973a; 1973b; 1981; 1982; 1993; Newman, 1980; Buckeridge, 1997; Young, 2007 и др.).

Исследованы усонogie ракообразные, собранные с глубин 800–1235 м в районе подводных гор северо-западной части Индийского океана (горы Экватор и прилежащие акватории) в ходе 2-го рейса НИС «Рифт», 33-го и 34-го рейсов НИС «Одиссей». Материал хранится в Зоологическом музее МГУ.

Ниже приведены данные о станциях отбора проб и описания обнаруженных на них усоногих ракообразных. Систематическое положение обсуждаемых видов дается в соответствии с работой Ньюмана (Newman, 1996).

НИС «Одиссей», 34-й рейс, драга, проба 40, 07.04.1985, 0°02'0 с.ш. 55°41'0 в.д., 1235 м, *Brochiverruca* cf. *margulisae* Zevina, 1993 – 1 экз. (пустой домик без мягких частей и оперкулярных табличек)

НИС «Одиссей», 33-й рейс, трал Сигсби, 05.06.1984, 01°04'1 с.ш. 56°31'3 в.д., 900–960 м, *Megalasma minus* (Annandale, 1906) – 12 экз., *Metaverruca recta* (Aurivillius, 1898) – 1 экз.

НИС «Рифт» 2-й рейс, станция 2, 16.03.1983, трал, 800–840 м, *Megalasma lanceata* Zevina et Schreider, 1992 – 2 взрослых и 5 ювенильных экземпляров, *Brochiverruca* sp. – 8 экз.

Надотряд Thoracica Darwin, 1854

Отряд Pedunculata Lamarck, 1818

Подотряд Lepadomorpha Pilsbry, 1916

Семейство Pencilasmatidae Annandale, 1909

Род *Megalasma* Hoek, 1883

***Megalasma lanceata* Zevina et Schreider, 1992 (рис. 1)**

Megalasma (*Megalasma*) *lanceata* Зевина, 1992: 42, рис. 2.

Megalasma lanceata Полтаруха, 2012: 31, рис. 3.

Внешнее строение. Головка ланцетовидная,

¹ Полтаруха Олег Павлович – ст. науч. сотр. ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, канд. биол. наук (poltarukha@rambler.ru).

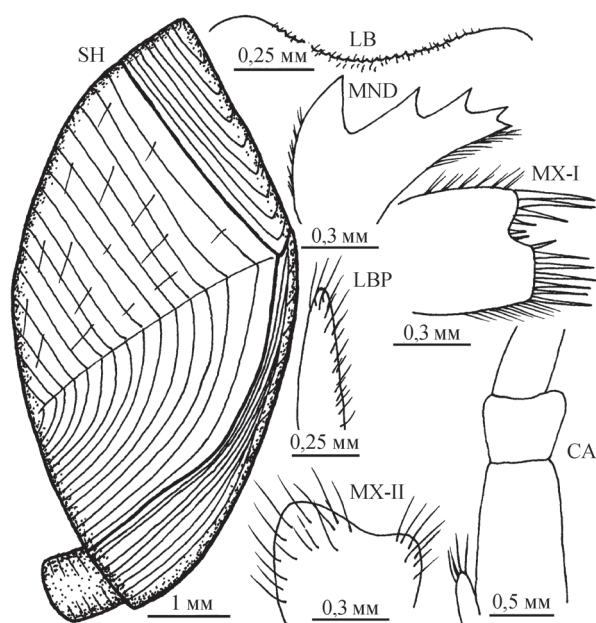


Рис. 1. *Megalasma lanceata* Zevina et Schreider, 1992 (SH – внешний вид животного сбоку, SH-CR – вид со стороны подвижных скутума и тергума, SH-ST – вид со стороны неподвижных скутума и тергума, С – нижняя часть карины сбоку, SC-IN – скутум изнутри, T-IN – тергум изнутри, SC-EX – скутум снаружи, T-EX – тергум снаружи, LB – лабрум, LBP – лабиальный щупик, MND – мандибула, MX-I – максилла I, MX-II – максилла II, CA – каудальный придаток)

вытянутая, с острой верхушкой и нижней частью, покрыта тонкой гладкой кутикулой. Все таблички с отчетливыми линиями роста и тонкой радиальной исчерченностью в верхней части скутума. Скутум крупный, выше пупка выпуклый, а ниже пупка резко изогнут книзу. От пупка к терго-каринальному углу идет хорошо заметный выступающий гребень. С внутренней стороны скутум с крупным пупковым зубом, ниже которого скутум сильно сужается и заканчивается острой треугольной вершиной. Тергум по форме близок к клиновидному, от вершины к нижнему краю каринальной стороны идет гребень. Карина с отчетливо выраженным килем, равномерно изогнута и очень сильно расширяется книзу. Стебелек короткий, голый, морщинистый.

Ротовые органы. Лабрум несет в большом количестве мелкие треугольные зубцы и тонкие короткие щетинки. Лабиальные щупики заостренные на конце, покрыты щетинками. Мандибула с четырьмя крупными зубами и коротким нижним углом, лишенным каких-либо дополнительных зубцов. Максилла I с отчетливой выемкой, отделяющей узкую верхнюю часть, несущую три крупных и несколько мелких зубов.

Несколько мелких зубов расположены также в выемке. Нижняя часть прямая, несет зубы среднего размера. Максилла II разделена широкой, но неглубокой выемкой на две доли, покрытые щетинками.

Ниже первой пары усомножек имеется пара нитевидных придатков.

Число члеников усомножек:

I	II	III	IV	V	VI
12/11	17/16	18/17	19/19	19/18	19/19

Каудальные придатки короткие, одночленистые, на верхушке несут пучок коротких щетинок.

Распространение. *M. lanceata* была описана из района с координатами 12°31' ю.ш., 48° 05' в.д. – 12°25' ю.ш., 48°08' в.д. с глубины 700 м (Зевина, 1992). В дальнейшем была обнаружена автором в сборах из районов с координатами приблизительно 10° с.ш., 56° в.д. и 25° ю.ш., 35° в.д. с глубин 410–420 и 660–680 м соответственно (Полтаруха, 2012). Отмеченное в настоящей работе нахождение свидетельствует в пользу распространенности данного вида в северо-западной части Индийского океана, а также увеличивает максимально известную глубину его обитания до 840 м.

Обсуждение. Морфология исследованных в настоящей работе экземпляров сходна с предыдущими описаниями (Зевина, 1992; Полтаруха, 2012).

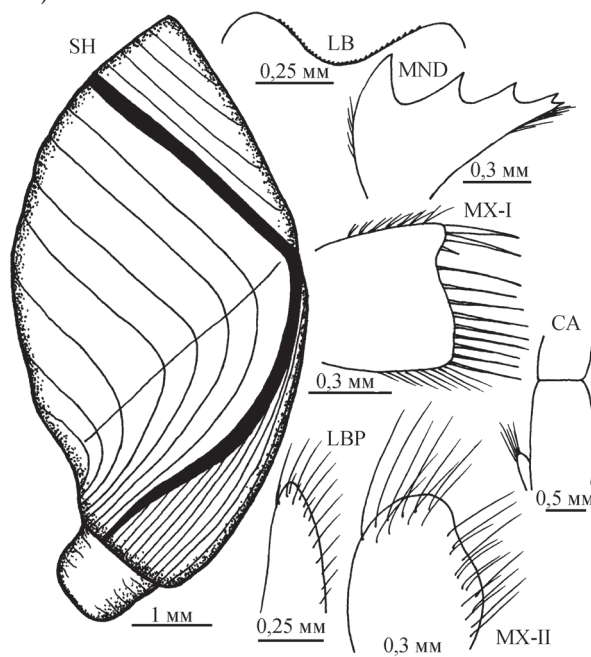


Рис. 2. *Megalasma minus* (Annandale, 1906). Обозначения см. в подписи к рис. 1

***Megalasma minus* (Annandale, 1906) (рис. 2)**

Megalasma striatum minus Annandale, 1906: 399.
Синонимы см. *Megalasma minus* Jones et al., 2000: 239.

Megalasma minus Chan et al., 2009: 37, figs. 28–30; Полтаруха, 2010: 18, рис. 2.

Внешнее строение. Головка по форме близка к ланцетовидной. На всех табличках хорошо различимы тонкие линии роста. Скутум крупный, с практически прямым тергальным краем, выпуклым в верхней части и прямым в нижней каринальным краем, а также выпуклым в верхней и отчетливо вогнутым в нижней части сочленовным краем. От пупка к терго-каринальному углу проходит небольшой гребень. Изнутри каждый скутум с хорошо выраженным пупковым зубом. Тергум треугольный, с внутренней стороны на скутальном крае расположен небольшой зуб. Карина узкая в верхней части, сильно расширяется книзу, хорошо развит киль. Нижние 40% длины карины заняты септой с сочленовными зубами с каждой стороны. Стебелек короткий.

Ротовые органы. Лабрум лишен щетинок, несет многочисленные мелкие треугольные зубцы. Лабialsные щупики цилиндрической формы, слегка заостренные на конце, покрыты щетинками. Мандибула четырехзубая с укороченным нижним углом из-за чего кажется трехзубой. Максилла I с широкой, но неглубокой выемкой, отделяющей верхнюю часть, несущую 2 крупных зуба. Еще один небольшой зуб расположен в выемке, ниже которой находится выпуклая нижняя часть максиллы I, несущая группу зубов среднего размера. Максилла II округлой формы с неотчетливой выемкой, покрыта волосками.

Число члеников усов: жук:

I	II	III	IV	V	VI
8/9	13/12	15/14	16/17	17/18	18/18

Каудальные придатки короткие, одночленистые, на вершине несут группу щетинок.

Распространение. *M. minus* указывается для тропических вод Индовестпацифики (Малайский архипелаг, Филиппины, южная Япония, прибрежные воды восточной Африки – Занзибар) и Атлантики (Jones et al., 2000), в дальнейшем был обнаружен также у берегов Тайваня (Chan et al., 2009) и Вьетнама (Полтаруха, 2010). Обитает на глубинах 295–2050 м (Jones et al., 2000). Отмеченное в настоящей работе нахождение расположено в границах ранее известного ареала данного вида.

Обсуждение. Исследованные нами особи данного вида в целом соответствовали описанным в литературе. При этом в отличие от ряда экземпляров из Тихого океана (Rosell, 1981; Chan et al., 2009; Полтаруха, 2010), наши экземпляры не имели радиальной исчерченности на скутуме, чем напоминали описания в некоторых других публикациях (Broch, 1922; Зевина, 1993). Также для исследованных нами животных не характерна зазубренность верхней части карины, хорошо заметная у некоторых особей из Тихого океана (Rosell, 1981; Chan et al., 2009; Полтаруха, 2010).

Отряд Sessilia Lamarck, 1818

Подотряд Verrucomorpha Pilsbry, 1916

Семейство Verrucidae Darwin, 1854

Род *Metaverruca* Pilsbry, 1916

***Metaverruca recta* (Aurivillius, 1898) (рис. 3)**

Verruca recta Aurivillius, 1898: 195.

Синонимы см. *Metaverruca recta* Young, 1998a:

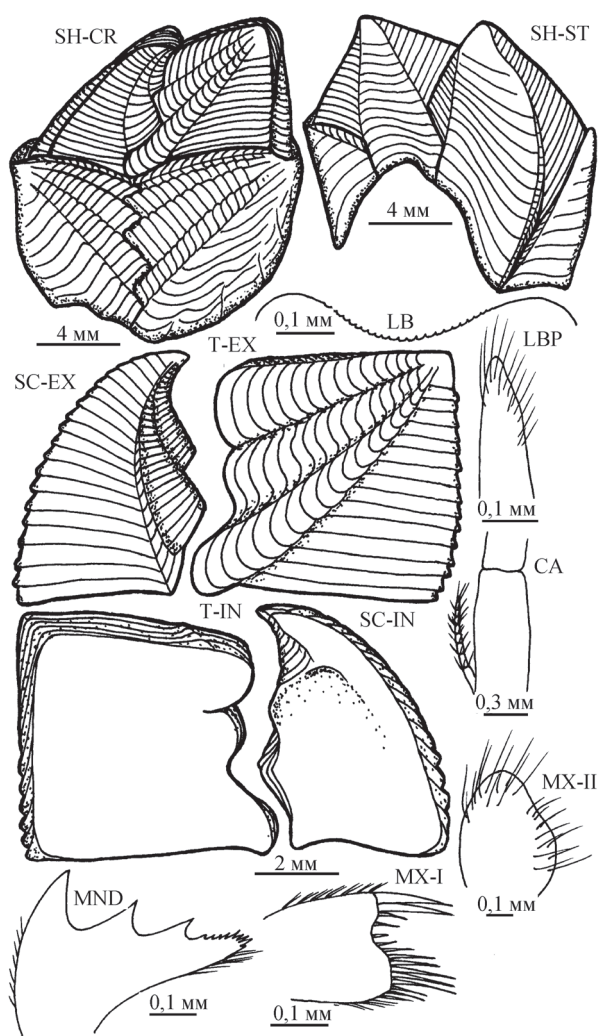


Рис. 3. *Metaverruca recta* (Aurivillius, 1898)
Обозначения см. в подписи к рис. 1

52–54; 1998b: 35–38, fig. 23–25; Chan, 2009: 71, figs. 2E, 20.

Metaverruca recta Poltarukha, Zevina, 2006a: 158–159, fig. 8; Poltarukha, Zevina, 2006b: 174; Chan et al., 2009: 277–278, figs. 242–244; Chan et al., 2010: 36, figs. 2G, 25, 26; Полтапуха, 2013: 42, рис. 6; 2014: 32, рис. 5.

Описание. Домик белый, гладкий, сравнительно невысокий. Таблички покрыты тонкими, но отчетливыми линиями роста. Оперкулярные таблички находятся практически параллельно основанию домика. Подвижный тергум почти квадратный, существенно крупнее подвижного скутума. Имеются три широких сочленовных гребня на внешней стороне таблички. Внутренняя сторона плоская. Подвижный скутум треугольной формы, с острой клювовидно загнутой верхушкой. С внешней стороны заметны три сочленовных гребня, с внутренней стороны в верхней части таблички выделяется крупная ямка аддуктора. Неподвижный тергум несколько меньше неподвижного скутума. Неподвижный скутум треугольной формы, с крупным, хорошо развитым миофором. Карина и роstrum примерно одинаковых размеров, с прямыми краями в верхней части табличек.

Ротовые органы. Лабрум вогнутый, режущий край с многочисленными небольшими треугольными зубцами. Лабиальные щупики небольшие, покрыты щетинками. Мандибула с тремя отчетливо выраженными крупными зубами. Нижний угол мандибулы пильчатый. Максилла I разделена широкой вырезкой на две части. Несколько более узкая верхняя часть несет пару крупных и несколько мелких зубцов, часть из которых располагается в выемке, отделяющей верхнюю часть максиллы I. Нижняя часть несколько выдается вперед в виде округлого выступа и несет группу зубов среднего размера. Максилла II округлой формы, разделена небольшой выемкой на две доли, каждая из которых несет щетинки.

Число члеников усоножек:

I	II	III	IV	V	VI
9/11	10/12	16/19	25/28	27/30	30/32

Каудальные придатки незначительно короче протоподита VI пары усоножек, у исследованной в настоящей статье особи состоят из 8 члеников.

Распространение. Обсуждаемый вид относится к числу широко распространенных в Мировом океане, где обитает в диапазоне глубин 160–2110 м (Buckeridge, 1994). Известен в Атлантике

от южного побережья Исландии до 20° ю.ш., в том числе обнаружен в Карибском море. В Индийском океане найден у Мадагаскара. В Тихом океане известен от Гавайских островов до Филиппин и от Южной Японии до Новой Зеландии (Young, 1998b; 1999; Poltarukha, Zevina, 2006a). Отмеченные в данной работе находения *M. recta* незначительно расширяют ареал этого вида в Индийском океане.

Обсуждение. Поскольку данный вид имеет обширный ареал, охватывающий три океана, он часто описывался под разными названиями, которые впоследствии были сведены в синонимы – *Verruca sculpta* Aurivillius, 1898; *V. linearis* Gruvel, 1900; *V. magna* Gruvel, 1901; *V. halotheca* Pilsbry, 1907; *V. capsula* Hoek, 1913; *V. coraliophila* Pilsbry, 1916; *V. cookei* Rosell, 1989 (Buckeridge, 1994; Young, 1998b; 1999). Не исключено, однако, что последующие исследования докажут обоснованность выделения ряда видов, считающихся в настоящее время синонимами *M. recta*. Морфология исследованных в настоящей статье экземпляров сходна с таковой для экземпляров *M. recta* из других частей ареала (Buckeridge, 1994; 1997; Young, 1998b; 1999; Poltarukha, Zevina, 2006a; Chan, 2009; Chan et al., 2009; 2010; Полтапуха, 2013; 2014).

Род *Brochiverruca* Zevina, 1993

Brochiverruca cf. *margulisiae* Zevina, 1993 (рис. 4)

Brochiverruca cf. *margulisiae* Зевина, 1993: 10, рисунок.

Внешний вид. Домик с хорошо заметными многочисленными тонкими гребнями, а также линиями роста. Пупки роstrума и карины располагаются ниже верхнего края табличек, выступая на их боковую поверхность. Крылышки и радиусы на табличках домика не выражены. Неподвижный скутум четырехугольной формы, сравнительно крупный. Неподвижный тергум узкий, ромбовидной формы. Карина и роstrum ромбовидной формы.

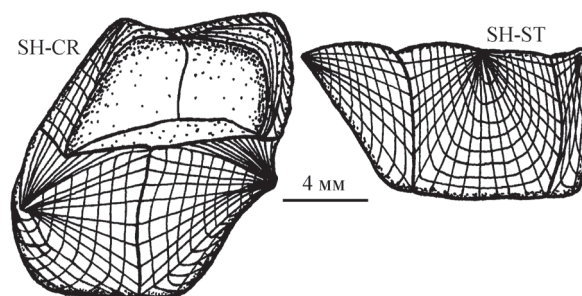


Рис. 4. *Brochiverruca* cf. *margulisiae* Zevina, 1993. Обозначения см. в подписи к рис. 1

Распространение. Исследованный вид был обнаружен на глубине 935–950 м, в районе 22°22' ю.ш., 42°59' в.д. (Зевина, 1993). Отмеченное в данной работе нахождение расположено на несколько большей глубине и значительно севернее.

Обсуждение. Как отмечается в первоописании (Зевина, 1993), *B. margulisiae* сходна с *B. dens* (Broch, 1932), отличаясь от нее более низкими неподвижными скутумом и тергумом, формой мандибулы и максиллы I, а также числом каудальных придатков. Поскольку в исследованных пробах был обнаружен только один экземпляр без оперкулярных табличек и мягких тканей, единственным признаком, позволяющим идентифицировать его как *B. margulisiae* была высота неподвижного скутума и тергума. Хотя данный признак и соответствовал описанию *B. margulisiae*, это представляется недостаточным для уверенной идентификации исследованного экземпляра.

Brochiverruca sp. (рис. 5)

Диагноз. Домик белый, таблички покрыты тонкими линиями роста, часто с очень слабой

радиальной исчерченностью. Пупки карины и рострума прямые, отстоят от верхнего края табличек на расстояние, не превышающее 1/3 расстояния до их базального края. Каудальные придатки немного длиннее протоподита VI пары усов.

Внешний вид. Домик белый, за исключением оперкулярных табличек, весь оброс кораллом. Таблички гладкие, покрыты тонкими, но отчетливыми линиями роста, иногда заметна очень тонкая радиальная исчерченность. Крылышки и радиусы на табличках домика не выражены. Пупки рострума и карины прямые, располагаются немного ниже верхнего края табличек, выступая на их боковую поверхность. Оперкулярные таблички расположены под небольшим углом к основанию домика. Подвижный тергум неправильно квадратной формы с широкой прямой верхушкой. Базискутальный гребень невысокий. Помимо этого гребня от верхушки к скутальной стороне отходит еще один крупный гребень, ниже которого скутальный край образует хорошо различимую выемку. Изнутри подвижный тергум плоский. Подвижный скутум довольно широкий, треугольной формы, с закругленной, клювовидно загнутой верхушкой. Тергальный край с одним широким сглаженным сочленовным гребнем. С внутренней стороны заметна крупная ямка аддуктора. Неподвижный тергум широкий, почти достигает размера неподвижного скутума, четырехугольный. Неподвижный скутум неправильно четырехугольной формы. Миофор отсутствует. Карина и рострум примерно одинаковы по размеру.

Ротовые органы. Лабрум вогнутый, режущий край с многочисленными небольшими треугольными зубцами. Лабиальные щупики узкие, несут щетинки. Мандибула трехзубая с длинным нижним углом. Нижний угол мандибулы неравномерно пильчатый. Максилла I с далеко выступающей вперед нижней частью. Верхняя часть несет пару крупных и несколько мелких зубцов. Нижняя часть несет группу длинных, но более тонких зубов, чем два верхних зуба. Максилла II округлой формы, неотчетливо разделена небольшой выемкой на две доли, каждая покрыта щетинками.

Число члеников усов:

I	II	III	IV	V	VI
10/12	10/12	14/20	23/25	25/27	27/27

Каудальные придатки немного длиннее протоподита VI пары усов, у исследованной в настоящей статье особи состоят из 8 члеников.

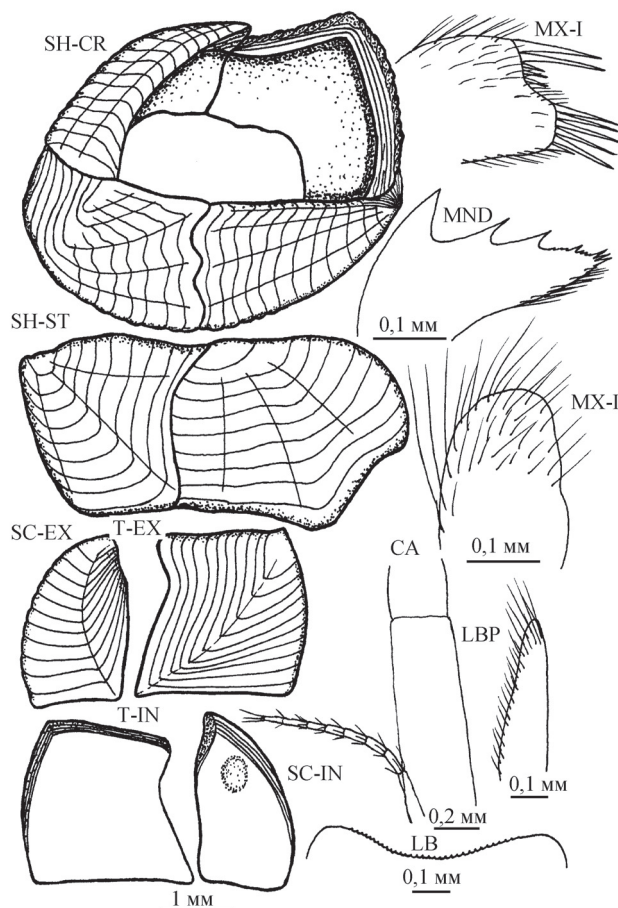


Рис. 5. *Brochiverruca* sp. nov. Обозначения см. в подписи к рис. 1

Распространение. К сожалению, найти координаты исследованного местонахождения нового вида не удалось.

Обсуждение. Своими небольшими размерами, а также гладкой поверхностью табличек с редуцированными до тонкой радиальной исчерченности гребнями исследованные экземпляры напоминают *B. crosnieri* (Buckeridge, 1997). Вместе с тем эти экземпляры отличаются от *B. crosnieri* не столь далеко отстоящими от верхнего края табличек и не загнутыми кверху пупками карины и рострума, более длинными и многочленистыми каудальными придатками, а также рядом других признаков. Кроме того, обсуждаемые экземпляры были обнаружены на мадрепоровом коралле, а не на антипатарии, как *B. crosnieri*. Вероятно, исследованные особи *Brochiverruca* sp. относятся к новому, не описанному ранее виду этого рода. К сожалению, отсутствие координат местонахождения заставляет пока воздержаться от официального описания исследованных особей в качестве нового вида рода *Brochiverruca*.

Заключение

Проведенное исследование позволило обнаружить в изучаемых пробах 5 видов усоногих ракообразных: *Megalasma lanceata*, *M. minus*, *Metaverruca recta*, *Brochiverruca* cf. *marguliseae*, *Brochiverruca* sp. nov. Второй и третий виды из этого списка достаточно широко распространены

ны в Индовестпацифике, а *Metaverruca recta* (во всяком случае, в нынешнем понимании объема данного вида) вообще известен практически во всех тропических областях Мирового океана. Таким образом, обнаружение этих видов в районе подводных гор Экватор не представляет чем-то принципиально новым. Что касается *Megalasma lanceata*, наша работа позволила расширить известный ареал и глубину обитания данного вида, свидетельствуя в пользу его более широкого, чем представлялось ранее, распространения в северо-западной части Индийского океана. Наиболее интересными представляются результаты, полученные по представителям рода *Brochiverruca*. Морфология нового вида хорошо соответствует таковой ранее известных видов *Brochiverruca*, позволяя рассматривать этот род как группу, объединяющую верруцид, специализированных к симбиозу с коралловыми полипами, главным образом с мадрепоровыми кораллами, и объединенных целым рядом особенностей внешнего строения. В пределах рода наблюдается вариабельность наружного рельефа оперкулярных и париетальных табличек от отчетливо выраженной ребристости, сформированной поперечно исчерченными линиями роста продольными гребнями, до почти гладкой поверхности с тонкими линиями роста и слабо различимой радиальной исчерченностью. Ниже приведена таблица для идентификации видов *Brochiverruca*.

Определительная таблица для идентификации видов *Brochiverruca*

- 1 (2). Внешняя поверхность домика, включая оперкулярные таблички, отчетливо ребристая 3
- 2 (1). Внешняя поверхность домика гладкая с тонкой радиальной исчерченностью и линиями роста 7
- 3 (4). Миофор имеется *B. polystriata* Buckeridge, 1994
- 4 (3). Миофор отсутствует 5
- 5 (6). Мандибула трехзубая с округлым нижним углом, выемка максиллы I неглубокая, ее нижняя часть слабо выступает вперед, каудальные придатки состоят примерно из 15 члеников *B. marguliseae* Zevina, 1993
- 6 (5). Мандибула четырехзубая с прямым нижним углом, выемка максиллы I очень глубокая, ее нижняя часть сильно выступает вперед, каудальные придатки состоят примерно из 25 члеников *B. dens* Broch, 1932
- 7 (8). Пупки карины и рострума загнуты кверху, отстоят от верхнего края табличек на расстояние, превышающее 1/3 расстояния до их базального края. Каудальные придатки доходят примерно до середины протоподита усоножек VI пары *B. crosnieri* Buckeridge, 1997

8 (7). Пупки карины и роstrума прямые, отстоят от верхнего края табличек на расстояние, составляющее менее 1/3 от расстояния до их базального края. Каудальные придатки немного длиннее протоподита усоножек VI пары *Brochiverruca* sp. nov.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Зевина Г.Б. Усоногие раки подотряда Lepadomorpha Мирового океана. Ч. I. Семейство Scalpellidae. Л., 1981. 407 с. [Zevina G.B. Usonogie raki podotryada Lepadomorpha Mirovogo okeana. Chast' I. Semejstvo Scalpellidae. L., 1981. 407 s.].
- Зевина Г.Б. Усоногие раки подотряда Lepadomorpha Мирового океана. Ч. II. Л., 1982. 223 с. [Zevina G.B. Usonogie raki podotryada Lepadomorpha Mirovogo okeana. Ch. II. L., 1982. 223 s.].
- Зевина Г.Б. Scalpellidae (Cirripedia) Индийского океана. 1. Виды подродов *Scalpellum* и *Arcoscalpellum* рода *Scalpellum* // Зоологический журнал. 1973а. Т. 52. № 6. С. 842–848 [Zevina G.B. Scalpellidae (Cirripedia) Indijskogo okeana. 1. Vidy podrodov *Scalpellum* и *Arcoscalpellum* roda *Scalpellum* // Zoologicheskij zhurnal. 1973a. T. 52. N 6. S. 842–848].
- Зевина Г.Б. Scalpellidae (Cirripedia) Индийского океана. 2. Виды подродов *Annandaleum*, *Mesoscalpellum* и *Neoscalpellum* рода *Scalpellum* // Зоол. журн. 1973б. Т. 52. № 7. С. 1000–1007 [Zevina G.B. Scalpellidae (Cirripedia) Indijskogo okeana. 2. Vidy podrodov *Annandaleum*, *Mesoscalpellum* i *Neoscalpellum* roda *Scalpellum* // Zoologicheskij zhurnal. 1973b. T. 72. N 7. S. 1000–1007].
- Зевина Г.Б. Новый род и вид *Verrucomorpha* (Cirripedia) // Зоол. журн. 1993. Т. 72. № 7. С. 9–12 [Zevina G.B. Novyj rod i vid *Verrucomorpha* (Cirripedia) // Zool. zhurn. 1993. T. 72. N 7. S. 9–12].
- Зевина Г.Б., Шрейдер М.Ю. Новые виды усоногих раков (Cirripedia) Индийского океана // Зоол. журн. 1992. Т. 71. № 10. С. 39–46 [Zevina G.B., Shrejder M.Yu. Novye vidy usonogikh rakov (Cirripedia) Indijskogo okeana // Zool. zhurn. 1992. T. 71. N 10. S. 39–46].
- Полтаруха О.П. Глубоководные усонogie раки (Cirripedia, Thoracica) южного Вьетнама // Биология моря. 2010. Т. 36. № 1. С. 17–25 [Poltarukha O.P. Glubokovodnye usonogie raki (Cirripedia, Thoracica) yuzhnogo Vietnama // Biologiya morya. 2010. T. 36. N 1. S. 37–43].
- Полтаруха О.П. К глубоководной фауне усоногих раков (Cirripedia, Thoracica) западной части Индийского океана // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2012. Т. 117. № 2. С. 29–42 [Poltarukha O.P. K glubokovodnoj faune usonogikh rakov (Cirripedia, Thoracica) zapadnoj chasti Indijskogo okeana // Bul. MOIP. Otd. Biol. 2012. T. 117. N 2. S. 29–42].
- Полтаруха О.П. Усоногие раки (Cirripedia Thoracica), собранные в ходе 9-го рейса НИС «Академик Мстислав Келдыш» в экваториальной зоне Восточной Пацифики // Биология моря. 2013. Т. 39. № 1. С. 37–43 [Poltarukha O.P. Usonogie raki (Cirripedia Thoracica), sobrannye v khode 9-go rejsa NIS "Akademik Mstislav Keldysh" v ekvatorialnoj zone Vostochnoj Patsifiki // Biologiya morya. 2013. T. 39. N 1. S. 37–43].
- Полтаруха О.П. К фауне глубоководных усоногих раков (Cirripedia, Thoracica) южной части Тихого океана // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2014. Т. 119. № 5. С. 28–35 [Poltarukha O.P. K faune glubokovodnykh usonogikh rakov (Cirripedia, Thoracica) yuzhnoj chasti Tikhogo okeana // Bul. MOIP. Otd. Biol. 2014. T. 119. N 5. S. 28–35].
- Шрейдер М.Ю. Донные морские уточки (Lepadomorpha) западной части Индийского океана // Тр. Института океанологии. 1994. Т. 129. С. 156–164 [Shrejder M.Yu. Donnye morskije utochki (Lepadomorpha) zapadnoj chasti Indijskogo okeana // Tr. Instituta okeanologii. 1994. T. 129. S. 156–164].
- Annandale N. Natural histoire notes from the R.I.M.S. ship "Investigator", Capt. I.H. Heming, R.N. commanding. Ser. III. № 12. Preliminary report on the Indian stalked barnacles // Annals and Magazine of Natural Histoire. 1906. Ser. 7. Vol. 17. P. 389–400.
- Aurivillius C.W.S. Cirripèdes nouveaux provenant des Campagnes Scientifiques de S.A.S. le Prince de Monaco // Bulletin de la Société zoologique de France. 1898. Vol. 23. P. 189–198.
- Broch H. Studies on Pacific Cirripedes. Papers from Dr. Th. Mortensen's Pacific Expedition 1914–1916. Vol. 10 // Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening. 1922. Vol. 73. P. 215–358.
- Buckeridge J.S. Cirripedia Thoracica: Verrucomorpha of New Caledonia, Indonesia, Wallis and Futuna Islands. Resultats des Campagnes Musorstom. Vol. 12 // Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle. Paris. 1994. V. 161. P. 87–125.
- Buckeridge J.S. Cirripedia Thoracica: New ranges and species of Verrucomorpha from the Indian and Southwest Pacific Ocean. Resultats des Campagnes Musorstom. Vol. 18 // Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle. Paris, 1997. Vol. 176. P. 125–149.
- Chan B.K.K. Shallow water and deep-sea barnacles (Crustacea: Cirripedia: Thoracica) collected during the

- Philippine Pangalo 2005 Expedition, with description of two new species // *Raffles Bulletin of Zoology*. 2009. Suppl. 20. P. 47–82.
- Chan B.K.K., Prabowo R.E., Lee K.-S. Crustacean fauna of Taiwan: barnacles, volume I – Cirripedia: Thoracica excluding the Pyrgomatidae and Acastinae. Taiwan, 2009. 298 p.
- Chan B.K.K., Prabowo R.E., Lee K.-S. North West Pacific deep-sea barnacles (Cirripedia, Thoracica) collected by the Taiwan expeditions, with descriptions of two new species // *Zootaxa*. 2010. Vol. 2405. P. 1–47.
- Foster B.A., Buckeridge J.S. Barnacles (Cirripedia: Thoracica) of seas of Reunion Island and East Indies // *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Paris. 1995. Ser. 4. Vol. 16. P. 345–382.
- Jones D.S., Melissa A.H., Sampley A. A checklist of the Cirripedia of the South China Sea // *Raffles Bull. Zool*. 2000. Vol. 8. P. 233–309.
- Newman W.A. A review of extant *Scillaelepas* (Cirripedia: Scalpellidae) including recognition of new species from the North Atlantic, Western Indian Ocean and New Zealand // *Tethys*. 1980. Vol. 9. N 4. P. 379–398.
- Newman W.A. Sous-Classes des Cirripèdes (Cirripedia Burmeister, 1834) Superordres des Thoraciques et des Acrothoraciques (Thoracica Darwin, 1954 – Acrothoracica Gruvel, 1905) // *Traité de Zoologie, Anatomie, Systématique, Biologie*. Vol. 7. Crustacés, Fasc. 2 Généralités (suite) et Systématique Paris, 1996. P. 453–540.
- Poltarukha O.P., Zevina G.B. Barnacles (Cirripedia, Thoracica) of the Reykjanes Ridge // *Biogeography of the North Atlantic seamounts*. M., 2006a. P. 152–161.
- Poltarukha O.P., Zevina G.B. Barnacles (Cirripedia, Thoracica) of the north-eastern Atlantic // *Biogeography of the North Atlantic seamounts*. M., 2006b. P. 162–176.
- Ren X. On a collection of Cirripedia Thoracica from Madagascar and adjacent waters // *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Paris. 1989. Ser. 4. Sect. A. N 2. P. 431–468.
- Rosell N.C. Crustacea: Cirripedia // *Résultats des Campagnes MUSORSTOM 1, Philippines 18–28 mars 1976*. V. 1 (12) // *Mémoires ORSTOM*. 1981. Vol. 91. P. 277–307.
- Stubbings H.G. Cirripedia. The John Murray Expedition 1933–34 // *Scientific Reports of the British Museum (Natural History)*. 1936. Vol. 41. N 1. P. 1–70.
- Young P.S. Cirripedia (Crustacea) from the “Campagne Bi-açores” in the Azores region, including a generic revision of Verrucidae // *Zoosystema*. 1998a. Vol. 20. N 1. P. 31–90.
- Young P.S. The Cirripedia (Crustacea) collected by the “Fisheries Steamer Meteor” in the Eastern Atlantic // *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro*. 1998b. Vol. 46. P. 1–53.
- Young P.S. Cirripeds (Crustacea) collected by the RV Marion Dufresne along Vitória-Trinidad seamounts (Brazil) // *Zoosystema*. 1999. Vol. 21. N 4. P. 607–624.
- Young P.S. The Scalpelloomorpha (Crustacea, Cirripedia), with a list of extant species (except the Calanticidae) // *Galathea Reports* 2007. Vol. 21. P. 7–73.

Поступила в редакцию / Received 24.10.19

Принято к публикации / Accepted 14.12.19

MATERIALS TO THE BARNACLE (CIRRIPEDIA, THORACICA) FAUNA OF SEAMOUNTS OF THE NORTH-WESTERN PART OF THE INDIAN OCEAN

O.P. Poltarukha¹

The barnacles (Cirripedia Thoracica) taken near seamounts of the North-Western part of the Indian Ocean (the Equator seamount area and the adjacent waters) during 2 voyage of R/V “Rift”, 33, and 34 voyages of R/V “Odyssey”, are investigated. In studied samples the following species were found: *Megalasma lanceata*, *M. minus*, *Metaverruca recta*, *Brochiverruca* cf. *margulisiae*, *Brochiverruca* sp. The individuals of the species studied were described, illustrated and compared to those from the publications. The data obtained extend the previously known areas of distribution of some species, supplement data on their morphology.

Key words: barnacles, deep-water fauna, North-Western part of the Indian Ocean, Equator seamounts, Pedunculata, Verrucidae.

¹ Poltarukha Oleg Pavlovich, A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Science (poltarukha@rambler.ru).

УДК 57.08; 595.7

ANCYLIS MITTERBACHERIANA – НОВЫЙ ВИД ЛИСТОВЕРТКИ ДЛЯ ТЕЛЛЕРМАНОВСКОГО ЛЕСНОГО МАССИВА

Н.Г. Жиренко¹

С 2007 г. в Теллермановском лесном массиве (Воронежская обл.) впервые отмечается листовертка серпокрыльница дубовая *Ancylis mitterbacheriana* (Denis et Schiffermüller, 1775). Для определения вида насекомого в искусственных условиях выводили имаго. Выявлены некоторые закономерности жизнедеятельности насекомого. Учет численности серпокрыльницы дубовой проводили посредством подсчета характерных для нее свернутых листьев в листовом опаде. Проведен анализ динамики численности этих листьев и ее ассоциации с различными параметрами листового опада и погодными условиями. Показано, что на данном этапе наблюдений насекомое не проявляет какой-либо существенной вредоносности. Представленные в работе выводы основаны на проведенных нами натурных наблюдениях и статистических методах.

Ключевые слова: дубрава, опад, лист, личинка, куколка, имаго, серпокрыльница дубовая, погодные условия, Теллермановский лесхоз, Воронежская область.

Наиболее типичные и вредоносные насекомые-филлофаги дуба черешчатого – представители отряда чешуекрылых (Lepidoptera). В дубравах число видов этих насекомых может составлять до 176, при этом наибольшее их число относится к отряду листоверток (Tortricidae) (Сетракова, 2014).

Для дубрав лесостепной зоны наиболее характерный вид – зеленая дубовая листовертка (*Tortrix viridana* L.). Часто отмечается боярышниковая листовертка (*Archips crataeganus* Hb.). Гораздо реже исследователи отмечают другие виды листоверток: дубовую палевую (*Aleimma loefflingiana* (L.)), рябиновую (*Choristoneura hebenstreitella* (Müll.) = *sorbiana* Hb.), пестро-золотистую (*Archips xylosteanus* (L.)), розанную (*Archips rosanus* (L.)), зейраферу исертану (*Zeiraphera isertana* (F.)), смородинную кривоусую (*Pandemis cerasana* (Hb.) = *ribeana* Hb.), свинцовополосую (*Ptycholoma lecheana* (L.)), черемуховую (*Eudemis profundana* (Den. et Schiff.)), разнородную (*Choristoneura diversana* (Hb.)) (Лямцев, 2008).

Тем не менее, если обратиться к достаточно обширному объему публикаций, посвященных листоверткам, обитающим в Теллермановском лесном массиве, можно выявить закономерность, которая заключается в следующем: прак-

тически все работы связаны с зеленой дубовой листоверткой (Рубцов и др., 1989; Харченко, Царалунга, 1983; Лямцев, 2011 и т.д.). Однако, по нашим наблюдениям, в Теллермановском лесном массиве зеленая дубовая листовертка в период с 2003 по 2014 г. не обнаруживалась. Это подтверждается также данными (Рубцов, Уткина, 2010), согласно которым популяция зеленой дубовой листовертки в период 1996–2010 гг. находилась в стадии глубокой депрессии. Исключение составляет период 2015–2018 гг., когда в листовом опаде стали попадаться листья с типичными для этого насекомого повреждениями.

Работы, посвященные серпокрыльнице дубовой (*Ancylis mitterbacheriana* (Denis et Schiffermüller, 1775)), обитающей как в Теллермановском лесном массиве, так и в дубравах юго-восточной лесостепи, автор настоящей статьи не обнаружил. Не отмечен данный вид насекомого и в кадастре беспозвоночных животных Воронежской обл. (Водянов и др., 2005). Кроме того, проведенный обзор источников информации позволил нам сделать вывод о том, что данный вид листоверток изучен недостаточно.

Проводимые нами исследования, связанные с изучением вредоносных для леса насекомых

¹ Жиренко Николай Георгиевич – науч. сотр. Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт лесоведения (ИЛАНРАН), Борисоглебский филиал федерального государственного образовательного учреждения высшего образования «Воронежский государственный университет» (БФ ФГБОУ ВО ВГУ), канд. биол. наук (nzhirenko@mail.ru).

(Жиренко, 2010, 2014, 2017а, 2019), в частности листоверток, позволяют дополнить имеющийся ряд работ этого направления.

Материал и методы

Объектом исследований служила нагорная дубрава искусственного семенного происхождения, произрастающая в Теллермановском лесном массиве (ТЛМ) (Воронежская обл., 51,349°N; 41,977°E, 160 м над ур. моря). Первый ярус дубравы состоит из дуба черешчатого позднораспускающейся фенологической формы (*Quercus robur* L. var. *praecox* Czern.) (ПРФ) (I бонитет, возраст 86 лет) с примесью ясеня (*Fraxinus excelsior* L.) и липы (*Tilia cordata* Mill.) – 10Д+Я+Л. Второй ярус представлен кленом остролистным (*Acer platanoides* L.) и ильмом (*Ulmus pumila* L. (= *parvifolia*)) – 7Кло3В (Каплина, Жиренко, 2012).

Приблизительно до 2010 г. в третьем ярусе насаждения отмечалась лещина (*Corylus avellana* L.), в дальнейшем она произрастала только по периферии квартала. С 2004 г. здесь больше не наблюдается также и клен полевой (*Acer campestre* L.). Следует отметить, что в начале наших исследований тип дубравы характеризовался как снытево-осоковый. Однако к 2007 г. осока в данном экотопе полностью выпала, в результате чего тип дубравы трансформировался в снытевый. В настоящее время осока здесь стала вновь появляться.

Наблюдения проводили на одной из постоянных пробных площадок, заложенных в 1954 г. при постановке опыта по влиянию рубок ухода на продуктивность дубрав. Выбранная пробная площадка в полной мере отображала состояние произрастающей здесь дубравы. Рубки ухода на ней не проводились.

Сбор материала осуществляли с помощью листового опада. Опад собирали в период 2003–2018 гг. с помощью 10 опадоуловителей, размещенных на пробной площади случайным образом. В качестве опадоуловителей использовали деревянные рамки размером 0,7×1,0 м. Для отвода дождевой и талой воды, а также для удобства сбора опада основания рамок закрывали паропроницаемой мембраной. Рамки располагались непосредственно на поверхности почвы.

Первый сбор опада (суммарный опад за весенне-летний период) проводили перед началом листопада. Сбор опада с начала листопада до его окончания, т.е. с начала сентября по декабрь

или до периода выпадения устойчивого снежного покрова, проводили с периодичностью 7–10 дней. Перед началом следующего вегетационного периода (после схода снежного покрова) проводили последний учет – суммарный опад за зиму. Таким образом, собранный опад отображал листовую массу насаждения, сформированную в течение текущего вегетационного периода.

Собранный опад разбирали по морфологическим фракциям, одной из составляющих которых были свернутые кулечком листья дуба, где находились личинки – гусеницы исследуемого насекомого. Эти листья поштучно подсчитывали, а затем их число пересчитывали на гектар (тыс. шт.·га⁻¹). Листья дуба высушивали до абсолютно сухого веса (АСВ), взвешивали с точностью до 0,1 г, а их вес (*P*) также пересчитывали на гектар (т·га⁻¹).

Для определения видовой принадлежности насекомого в лабораторных условиях выводили его имаго. Для этого свернутые листья помещали в террариум, где были созданы условия, приближенные к естественным.

В данной работе использован коэффициент *K*, который имеет размерность г·м⁻² и отображает удельный АСВ листьев дуба по отношению к единице площади их поверхности. Методика определения этого коэффициента заключается в следующем.

Из отсортированных фракций листьев дуба случайным образом («вслепую») отбирали образцы, состоящие из некоторого числа листьев. В случае коробления этих листьев, например в результате естественной сушки или механической деформации, их заливали на 1–2 ч кипятком, а затем на 8–12 ч помещали между листами бумаги под пресс. После этого листья сканировали, высушивали до АСВ и взвешивали с точностью до 0,005 г. По полученным изображениям листьев определяли площадь их поверхности. Коэффициент *K* рассчитывали как отношение АСВ листьев образца к их площади.

Коэффициент *K* отображает и количественную оценку средней толщины листьев. Иными словами, чем больше этот коэффициент, тем толще или плотнее лист. По нашим данным, листья, характеризующиеся меньшими значениями коэффициента *K*, располагаются в нижних частях кроны дерева, т.е. являются тенистыми. Листья с наибольшими значениями *K* располагаются в верхней (внешней) части кроны и являются световыми.

Использование значений P и K позволяет рассчитать LAI – индекс листовой поверхности:

$$LAI = P/K.$$

В дополнение к вышеприведенным исследованиям с 2012 г. проводили анализ опада, собранного в других типах дубрав (данные по опад в период 2012–2016 гг. предоставлены Н.Ф. Каплиной). В настоящей работе использован также сформированный нами массив метеорологических данных, полученных непосредственно в зоне проведения исследований (Жиренко, 2017б).

Анализ полученных результатов проводили с помощью математических методов статистики, используя среду MS Excel.

Результаты и их обсуждение

При обработке листового опада, начиная с 2007 г. (Жиренко, 2010), мы стали закономерно

наблюдать наличие в нем своеобразных, свернутых в кулечек и запечатанных листьев дуба, рис. 1. При вскрытии таких листьев мы обнаружили там зеленоватую гусеницу длиной около 10 мм. В более поздний (осенний) период в таких листьях наблюдалась куколка, а также экскременты, оставленные гусеницей, рис. 2.

Проведенный нами анализ в целях сопоставления морфологических признаков свернутости листа, личинки, гусеницы и куколки, а также их описания с данными, имеющимися в источниках информации, не позволил нам однозначно выявить принадлежность этого насекомого к определенному виду.

Чтобы определить вид этого насекомого, мы вывели его имаго. Фотографии выведенного имаго представлены на рис. 3. С помощью определителя (Загуляев и др., 1978) было установлено, что данное насекомое является серпокрыльницей дубовой *Ancylis mitterbacheriana*



Рис. 1. Свернутые листья, наблюдаемые в опаде

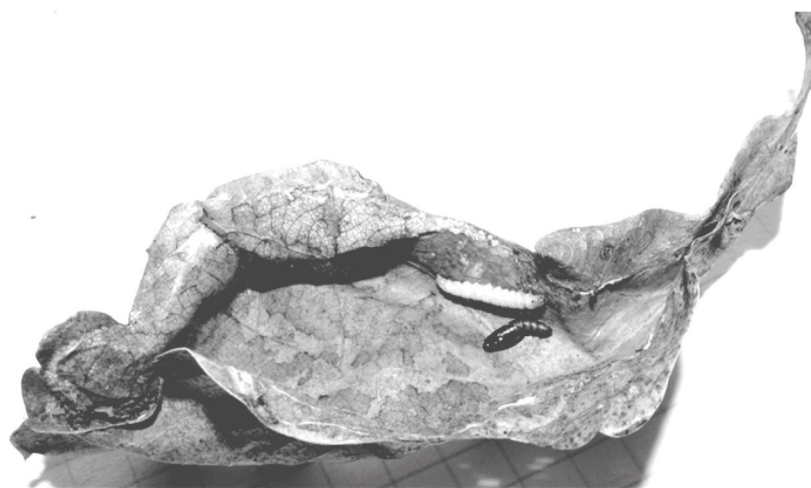


Рис. 2. Наблюдаемые в свернутых листьях гусеница, ее экскременты и куколка



Рис. 3. Имаго изучаемого насекомого (ширина клетки 5 мм)

(Denis et Schiffermüller, 1775), принадлежащей к семейству Tortricidae (листовертки).

Проведенные нами в период 2012–2016 гг. дополнительные исследования, а также исследования, выполненные в более поздний период, которые были связаны с изучением листового опада, собранного в других типах дубрав, позволили выявить следующее. Характерные для этого насекомого свернутые листья не были обнаружены в опаде пойменных дубрав с произрастающим на них дубом (ПРФ) и ранораспускающейся фенологической формой (*Quercus robur* L. var. *praecox*) (РРФ). Не были обнаружены такие листья и на солонцовой дубраве с произрастающим здесь дубом РРФ V бонитета. Однако такие листья закономерно обнаруживались в нагорных дубравах.

Таким образом, у серпокрыльницы дубовой в зиму уходили ее личинки. Личинки зимовали в опаде, в своеобразных, свернутых в кулечек листьях дуба. Минимальная длина таких листьев составляла 35 мм, максимальная – 135 мм (среднее выборки 78, медиана 75, мода 70, дисперсия 309, счет 116). Наибольшее число листьев имело длину от 66 до 75 мм. На их долю приходилось 29%. Доля листьев длиной до 100 мм составляла 94%. Такой типоразмер листьев дуба соответствовал световым. Следовательно, для зимовки серпокрыльница дубовая использовала световые листья дуба. Возможно, что одна из причин такого поведения личинок этого насекомого связана с осенним похолоданием, вследствие которого личинки поднимались в верхние, более прогреваемые солнцем части крон и там использовали для зимовки листья. Другая предполагаемая причина заключается в выборе (на генетическом уровне) личинками для зимовки более толстых, плотных и, следовательно, более прочных листьев, которыми и являются световые. Возможно, что в данном случае играет роль

и сравнительно небольшой поперечный размер этих листьев – их легче сворачивать. Можно допустить и то, что перечисленные предположения могут перекрываться.

Очевидно, что подсчет свернутых листьев серпокрыльницы дубовой, в полной мере отражает общую численность ее личинок. По сравнению с подсчетом имаго или яйцекладок, это очень хороший показатель, позволяющий проводить оценку вредоносности насекомого. Действительно, на численность имаго любого насекомого может влиять множество факторов – от погодных условий до наличия врагов. Поэтому численность имаго в разное время года может существенно различаться. Кроме того, сам подсчет имаго достаточно приблизителен. Аналогичная ситуация наблюдается и при подсчете яйцекладок. Следует учитывать, что провести достоверный подсчет яйцекладок серпокрыльницы дубовой на взрослых деревьях дуба высотой более 10 м очень проблематично.

Динамика числа свернутых листьев серпокрыльницы дубовой в период с 2007 по 2018 г. представлена в виде графической зависимости на рис. 4. На этой зависимости выделяются два главных экстремума численности свернутых листьев – в 2010 и 2018 гг. При сопоставлении этих дат с хронологией ведения натурных наблюдений, проводимых нами в Теллермановском лесном массиве, было выявлено, что в эти годы ТЛМ отличался хорошей урожайностью желудей, но это относилось в основном к РРФ. На объекте исследований в эти годы дуб практически не плодоносил.

Дать этому явлению однозначное объяснение на данном этапе исследований не представляется возможным. Можно принять во внимание тот факт, что обильное плодоношение растений часто связано с преддверием неблагоприятных условий их произрастания. Как правило, листо-

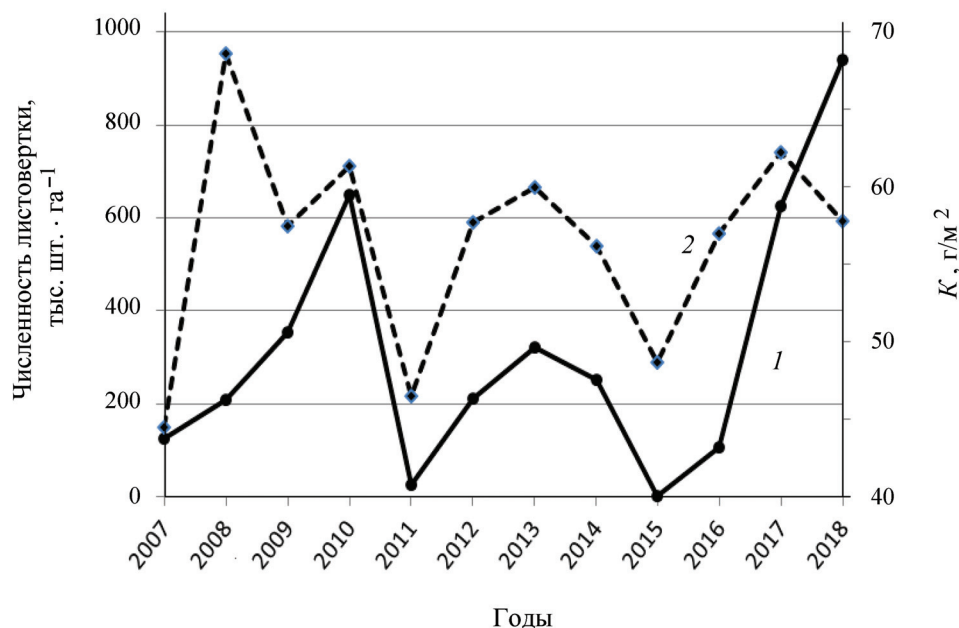


Рис. 4. Динамика численности свернутых листьев серпокрыльницы дубовой (1) и коэффициента K (2) в период 2007–2018 гг.

грызущие насекомые в первую очередь повреждают ослабленные растения. Поэтому массовое ослабление растений провоцирует увеличение их численности. Действительно, 2010 г., как и предшествующий ему 2009 г., были аномально засушливыми (Жиренко, 2017б). Такие погодные условия способствовали ослаблению деревьев, что могло вызвать увеличение численности серпокрыльницы дубовой. Однако 2018 г., как и предшествующий ему 2017 г., не отличался какими-либо аномальными погодными условиями. Поэтому с позиции ослабленности деревьев мы не можем дать объяснение существенному увеличению численности серпокрыльницы дубовой в 2018 г.

Кроме динамики численности свернутых листьев на рис. 4 представлена динамика изменения коэффициента K . Как видно, представленные на рисунке графические зависимости этих параметров взаимосвязаны. Коэффициент корреляции между ними $r = 0,5$. Коэффициент корреляции, рассчитанный для периода 2009–2017 гг., составляет 0,9.

На основании приведенных данных можно сделать следующие предположения.

1. Обнаруженная нами в 2007 г. в ТЛМ серпокрыльница дубовая начала оказывать заметное влияние на состояние листового аппарата дуба, начиная с 2009 г. (в период 2009–2017 гг., $r = 0,9$).

2. При численности свернутых листьев в опаде, составляющей около 649 тыс. шт. · га⁻¹, серпокрыльница повреждает в основном более тонкие и, соответственно, менее плотные листья дуба. Это следует из графических зависимостей, представленных на рис. 4, которые показывают, что с увеличением численности серпокрыльницы коэффициент K также возрастает. Приведенные результаты свидетельствуют о том, что в опаде увеличивается доля более толстых (световых) листьев. И напротив, с уменьшением численности насекомого естественное соотношение световых и теневых листьев в опаде восстанавливается.

Таким образом, при умеренной численности серпокрыльницы дубовой она повреждает, как правило, в основном более тонкие (теневые) листья. Это вполне объяснимо, если рассматривать листья с точки зрения кормовой базы для этого насекомого.

3. В 2018 г. при численности свернутых листьев в опаде, составляющей более 649 тыс. шт. · га⁻¹ серпокрыльница дубовая начала повреждать и световые листья дуба – коэффициент K в этом случае несколько уменьшился (рис. 4).

Вышеизложенное позволяет сделать следующие выводы. Серпокрыльница дубовая при своей умеренной численности повреждает в основном теневые листья дуба. Следовательно, в этом случае она не наносит дубу такого вреда, кото-

рый может существенно отразиться на его состоянии. При дальнейшем увеличении численности вредоносность *Ancylis mitterbacheriana* начинает проявляться в большей степени и по этому показателю серпокрыльница дубовая становится сходной с другими изученными видами листоверток.

О несущественной вредоносности серпокрыльницы дубовой в ТЛМ в рассматриваемый нами период наблюдений можно судить и по ее влиянию на массу листового опада. Так, коэффициент корреляции r между численностью свернутых листьев и листовым опадом составляет 0,04, т.е. серпокрыльница практически не оказывает влияния на листовую массу дуба. Поскольку листовая масса дуба очень тесно коррелирует с LAI ($r = 0,9$), она не оказывает влияния и на этот параметр.

Стоит обратить внимание на характер повреждения листьев этой листоверткой. Как правило, она повреждает только одну половину листа, не заходя за его главную жилку (рис. 5). Если такие повреждения листового аппарата у дуба черешчатого составляют менее 30% от общей поверхности листа, они, согласно нашим данным, не вызывают у растения существенного уменьшения такого показателя, как транспирация. Это обусловлено тем, что величина транспирации не находится в прямо пропорциональной зависимости от неповрежденной площади поверхности листа. Это показано в одной из наших методических работ, где мы изучали водопотребление деревьев дуба

черешчатого с разной степенью дефолиации крон (Жиренко, 2003).

Проведенный анализ влияния погодных условий на динамику численности свернутых листьев не позволил нам выявить достоверных критериев. Так, корреляционный анализ связи между численностью этих листьев и осадками, выпадавшими в течение вегетационных периодов, показал низкий коэффициент корреляции ($r = -0,1$). Однако зависимость численности таких листьев от осадков, выпадавших в июне, была намного сильнее ($r = -0,5$). Таким образом, можно допустить, что июньские осадки оказывали существенное влияние на численность имаго насекомого – увеличение количества осадков приводило к уменьшению численности имаго. Поскольку в течение вегетационного периода динамика выпадения осадков находится в противофазе с динамикой температуры воздуха, ($r = -0,6$) (Жиренко, 2017б), можно заключить, что наблюдаемая в это время температура воздуха не оказывает влияния на численность насекомого. Лишь в июне увеличение среднемесячной температуры могло привести к увеличению численности насекомого. Очевидно, что для получения более значимых степеней ассоциации необходимы более продолжительные исследования.

В заключение следует заметить, что на повреждение листьев дуба серпокрыльницей дубовой накладываются повреждения, нанесенные другими видами насекомых-филлофагов. Так, дубравы ТЛМ регулярно повреждает широкоминирующая дубовая моль (*Acrocercops*



Рис. 5. Листья, поврежденные серпокрыльницей дубовой

brongniardella (F.) (Gracillariidae)). Однако на объекте исследований повреждение листы этим насекомым было незначительным. По визуальным оценкам, в разные годы такие повреждения составляли 3–7%. С 2015 г. в листовом опаде стали попадаться скрученные листья, типичные для зеленой дубовой листовертки (*Tortrix viridana* L.). Однако число таких листьев было в сотни раз меньше свернутых листьев с личинками серпокрыльницы дубовой. Поэтому, на наш взгляд, повреждения, нанесенные этими насекомыми не могли привести к существенным просчетам в наших исследованиях. Исключение составляет лишь 2012 г., когда в результате вспышки численности нумизматической (*Neuroterus numismalis* (Fourc., 1785)) и лепешковидной (*Neuroterus albipes* (Schenck, 1863)) орехотворок (Жиренко, 2014) масса листового опада дуба резко уменьшилась – от среднего значения 2,23 за исследуемый период до 1,36 т·га⁻².

Выводы

1. С 2007 г. в Теллермановском лесном массиве (Воронежская обл.) впервые отмечается серпокрыльница дубовая (*Ancylis mitterbacheriana* (Denis et Schiffermüller, 1775)).

2. Серпокрыльница дубовая обнаруживалась только в нагорных дубравах с произрастающим в них дубом черешчатым поздно распускающейся фенологической формы.

3. У серпокрыльницы дубовой в зиму уходили ее личинки, которые зимовали в лесной подстилке в своеобразных свернутых кулечком листьях дуба. Для зимовки насекомое в основном использовало световые листья дуба.

4. В рассматриваемый период наблюдений серпокрыльница дубовая не проявляла какой-либо существенной вредоносности. Степень ее вредоносности сходна с таковой для других видов листоверток.

5. При умеренной численности серпокрыльница дубовая поражает в основном теневые листья, выгрызая при этом, как правило, только одну из половин листа, не заходя за его главную жилку.

6. В Теллермановском лесном массиве серпокрыльница дубовая начала оказывать заметное влияние на состояние листового аппарата дуба, начиная с 2009 г.

7. Наблюдаемые в Теллермановском лесном массиве погодные условия не оказывали существенного влияния на численность серпокрыльницы дубовой. В наибольшей степени влияние на ее численность оказывали погодные условия, наблюдаемые в июне. В первую очередь они сказывались на численности имаго насекомого – при увеличении количества выпадающих в июне осадков и, соответственно, понижении температуры воздуха численность насекомого уменьшалась, а при уменьшении количества осадков и росте температуры, наоборот, увеличивалась.

Автор выражает благодарность старшему научному сотруднику Н.Ф. Каплиной (Институт лесоведения РАН) за предоставление дополнительных данных по листовому опаду.

Автор признает ошибку, связанную с ранее опубликованным предположением (Жиренко, 2010), что описанные в указанной работе листья принадлежат зеленой дубовой листовертке.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ [REFERENCES]

- Водянов К.Ю., Дубровский Д.В., Негроров О.П., Рябчинская Т.А., Селиванова О.Е. Отряд Lepidoptera // Кадастр беспозвоночных животных Воронежской области / Под. ред. О.П. Негророва. Воронеж, 2005. С. 328–400 [Vodyanov K.Yu., Dubrovskij D.V., Negrov O.P., Ryabchinskaya T.A., Selivanova O.E. Otryad Lepidoptera // Kadastr bespozvonochnykh zhivotnykh Voronezhskoj oblasti / Pod red. O.P. Negrobova. Voronezh, 2005. P. 328–400].
- Жиренко Н.Г. Вспышка численности *Neuroterus numismalis* Fourc. и *Neuroterus albipes* Schenck в Теллермановском лесном массиве // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2014. Т. 119. Вып. 5. С. 13–19 [Zhirenko N.G. Vspyshka chislennosti *Neuroterus numismalis* Fourc. i *Neuroterus albipes* Schenck v Tellermanovskom lesnom massive // Byul. MOIP. Otd. biol. 2014. T. 119. Vyp. 5. S. 13–19].
- Жиренко Н.Г. Использование листового опада при изучении серпокрыльницы дубовой *Ancylis mitterbacheriana* (Denis & Schiffermüller 1775) // Глобальные экологические проблемы: локальное решение: Мат-лы II междунар. науч. конф. Борисоглебск, 16–17 мая 2019 г. М., 2019. С. 24–27 [Zhirenko N.G. Ispol'zovanie listovogo opada pri izuchenii serpokryl'nitsy dubovoj *Ancylis mitterbacheriana* (Denis & Schiffermüller 1775) // Global'nye ekologicheskie problemy: lokal'noe reshenie: Mat-ly II mezhdunar. nauch. konf. Borisoglebsk, 16–17 maya 2019 g. M., 2019. S. 24–27].

- Жиренко Н.Г. Использование параметров листового опада в исследованиях, связанных с вредоносностью некоторых листогрызущих чешуекрылых (Lepidoptera) // Актуальные вопросы современной энтомологии и экологии насекомых: Мат-лы междунар. науч. конф., посвященной памяти А.И. Фомичева. Борисоглебск, 3–4 декабря 2009 г. Борисоглебск, 2010. С. 126–127 [Zhirenko N.G. Ispol'zovanie parametrov listovogo opada v issledovaniyakh, svyazannykh s vredonosnost'yu nekotorykh listogryzushchikh cheshuekrylykh (Lepidoptera) // Aktual'nye voprosy sovremennoj entomologii i ekologii nasekomykh: Mat-ly mezhdunar. konf., posvyashchennoj pamyati A.I. Fomicheva. Borisoglebsk, 2010. S. 126–127].
- Жиренко Н.Г. Погодно-климатические особенности вегетационных периодов на территории Теллермановского лесного массива // Вестн. Воронежского государственного ун-та. Сер. География. Геоэкология. 2017б. № 4. С. 87–94 [Zhirenko N.G. Pogodno-klimaticheskie osobennosti vegetatsionnykh periodov na territorii Tellermanovskogo lesnogo massiva // Vestn. Voronezhskogo gosudarstvennogo un-ta. Ser. Geografiya. Geokologiya. 2017b. № 4. S. 87–94].
- Жиренко Н.Г. Последствия массового поражения дубрав нумизматической и лепешковидной орехотворками в Теллермановском лесном массиве // Лесоведение. 2017а. № 4. С. 303–310 [Zhirenko N.G. Posledstviya massovogo porazheniya dubrav numizmaticheskoy i lepeshkovidnoj orekhotvorkami v Tellermanovskom lesnom massive // Lesovedenie. 2017a. № 4. S. 303–310].
- Загуляев А.К., Кузнецов В.И., Стекольников А.А., Сухарева И.Л., Фалькович М.И. Определитель насекомых европейской части СССР. Т. IV. Чешуекрылые. Первая часть. Л., 1978. 712 с. [Zagulyaev A.K., Kuznetsov V.I., Stekol'nikov A.A., Sukhareva I.L., Fal'kovich M.I. Opredelitel' nasekomykh evropejskoj chasti SSSR. T. IV. Cheshuekrylye. Pervaya chast'. L., 1978. 712 s.].
- Каплина Н.Ф., Жиренко Н.Г. Динамика фитомассы листьев, состояния и развития крон деревьев нагорной дубравы юго-восточной лесостепи в неблагоприятных условиях последнего десятилетия // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Сер. Лес. Экология. Природопользование. 2012. № 2. С. 3–11 [Kaplina N.F., Zhirenko N.G. Dinamika fitomassy list'ev, sostoyaniya i razvitiya kron derev'ev nagornoj dubravy yugo-vostochnoj lesostepi v neblagopriyatnykh usloviyakh poslednego desyatiletia // Vestnik Povolzhskogo gosudarstvennogo tekhnologicheskogo universiteta. Ser. Les. Ekologiya. Prirodopol'zovanie. 2012. № 2. S. 3–11].
- Лямцев Н.И. Динамика численности массовых и редких видов листоверток в дубравах лесостепи // Изв. Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2008. № 182. С. 181–189 [Lyamtsev N.I. Dinamika chislennosti massovykh i redkikh vidov listovortok v dubravakh lesostepi // Izvestiya Sankt-Peterburgskoj lesotekhnicheskoy akademii. 2008. № 182. S. 181–189].
- Лямцев Н.И. Многолетняя динамика численности зеленой дубовой листовертки в Европейской России // Лесоведение. 2011. № 6. С. 79–85 [Lyamtsev N.I. Mnogoletnyaya dinamika chislennosti zelenoj dubovoj listovortki v Evropejskoj Rossii // Lesovedenie. 2011. № 6. S. 79–85].
- Рубцов В.В., Рубцова Н.Н., Уткина И.А. Динамика численности зеленой дубовой листовертки в Теллермановской дубраве // Лесоведение. 1989. № 6. С. 48–56 [Rubtsov V.V., Rubtsova N.N., Utkina I.A. Dinamika chislennosti zelenoj dubovoj listovortki v Tellermanovskoj dubrave // Lesovedenie. 1989. № 6. S. 48–56].
- Рубцов В.В., Уткина И.А. Филлофаги лесных экосистем в условиях изменяющегося климата // Вестн. Мариинского государственного технического университета. Сер. Лес. Экология. Природопользование. 2010. № 3. С. 3–15 [Rubtsov V.V., Utkina I.A. Fillofagi lesnykh ekosistem v usloviyakh izmenyayushchegosya klimata // Vestn. Marijskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta. Ser. Les. Ekologiya. Prirodopol'zovanie. 2010. № 3. S. 3–15].
- Сетракова Е.М. Современное состояние изученности таксономического состава насекомых-филлофагов дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в Беларуси // Тр. БГУ. 2014. Т. 9. Ч. 2. С. 236–245 [Setrakova E.M. Sovremennoe sostoyanie izuchennosti taksonomicheskogo sostava nasekomykh-fillofagov duba chershchatogo (*Quercus robur* L.) v Belarusi // Tr. BGU. 2014. T. 9. Ch. 2. S. 236–245].
- Харченко Н.А., Царалунга В.В. Роль зеленой дубовой листовертки в процессе отмирания Воронежских дубрав // Экология и защита леса: межвузовский сборник научных трудов. Л., 1983. С. 39–42 [Kharchenko N.A., Tsaralunga V.V. Rol' zelenoj dubovoj listovortki v protsesse otmiraniya Voronezhskikh dubrav // Ekologiya i zashchita lesa: mezhvuzovskij sbornik nauchnykh trudov. L., 1983. S. 39–42].
- Zhirenko N.G. Autonomous system for measuring water consumption in plants // Russian Journal of Plant Physiology. 2003. Vol. 50. № 5. P. 701–703.

**ANCYLIS MITTERBACHERIANA IS A NEW SPECIES OF TORTRICIDAE
FOR TELLERMANOVSKY FOREST AREA**

*N.G. Zhirenko*¹

Since 2007, *Ancylis mitterbacheriana* (Denis et Schiffermüller, 1775) has been firstly mentioned in the Tellermanovsky Forest (Voronezh Region). To identificate the species of insect in artificial conditions, its imago was incubated. Some patterns of insect activity have been identificate. *Ancylis mitterbacheriana* number was produced by the means of counting the folded leaves in leaf fallings typical for it. Analyses of the dynamics of the number of these leaves and its association with various parameters of leaf falling and weather conditions have been carried out. It is shown that at this stage of observation, the insect did not have any significant harm. The conclusions presented in the paper are based on our natural observations and statistical methods.

Keywords: oak, falling, leaf, larva, doll, imago, *Ancylis mitterbacheriana*, weather conditions, Tellermanovsky forest, Voronezh Region.

¹ Zhirenko Nikolaj Georgievich, Institut lesovedeniya RAN, Voronezh state University (nzhirenko@mail.ru).

УДК 582. 275. 54 581.55

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СООБЩЕСТВ МАКРОВОДОРОСЛЕЙ – КОЛОНИЗАТОРОВ ИСКУССТВЕННЫХ СООРУЖЕНИЙ В ЧЕРНОМ МОРЕ

И.К. Евстигнеева¹, И.Н. Танковская²

Макрофлора береговых сооружений в Черном море и степень устойчивости ее функционирования под действием внешних абиотических факторов остаются малоизученными. В связи с этим были проведены *in situ* исследования структурно-функциональной организации макроальгообрастания искусственных сооружений вдоль всего крымского побережья Черного моря методом учетных площадок, принятого в гидробиологии. Морские исследования позволили впервые дать эколого-систематическую характеристику макроводорослей-обрастателей и описать особенности их встречаемости в 31 районе северо-западного, западного, юго-западного, южного и юго-восточного побережья Крыма. Сообщество обрастания включает 99 видов 54 родов, 30 семейств, 21 порядка отделов Chlorophyta, Ochrophyta и Rhodophyta. Видовое соотношение отделов свидетельствует о преимущественном вкладе красных водорослей. Флористический коэффициент Фельдмана показывает, что исследованный фитоценоз по составу близок к субтропической флоре. Пропорции соподчиненных таксонов в фитоценозе, у Chlorophyta и Rhodophyta свидетельствуют об их высокой насыщенности видами. Большая доля родов и семейств, представленных соответственно одним видом и одним родом свидетельствует о пестроте таксономического состава. Распределение видов по группам постоянства отличается неравномерностью, при которой вклад случайных видов в несколько раз больше, чем добавочных и постоянных. Экологический анализ выявил доминирование ведущей, однолетней, олигосапробной и морской групп. В составе обрастания обнаружены 8 видов, обладающих природоохранным статусом и включенных в Красную Книгу Крыма.

Ключевые слова: Черное море, Крым, гидротехническое сооружение, фитообрастание, эколого-таксономический состав, встречаемость.

Работы по исследованию обрастания рифов имеют не только теоретический, но и практический смысл, поскольку их результаты, с одной стороны, могут стать основой для разработки способов борьбы (или профилактики) с оседанием пропагул, ростом и развитием из них организмов-обрастателей, а с другой стороны, позволят оценить возможность использования искусственных поверхностей для размещения видов, которые могут способствовать очищению моря и применяться в хозяйственной деятельности человека (Кашин и др., 2003; Капков и др., 2016; Левенец, Гордеева, 2017; Levenets, 2007). К важнейшим компонентам сообществ обрастания относятся макрофиты. Исследований, посвященных макрофитоперифитону (МФП) в Черном море, весьма мало (Евстигнеева, Танковская, 2010а; 2010б;

2014; 2015), и к настоящему времени такие сообщества большинства участков крымского побережья остаются неизученными. Степень устойчивости функционирования макрофлоры обрастания под действием внешних абиотических факторов также мало изучена (Звягинцев, 2007). Для решения этой проблемы на первом этапе были проведены *in situ* исследования состава и организации макрофитоперифитона защитных гидротехнических сооружений (ГТС) вдоль всего крымского побережья Черного моря.

Цель работы – дать общую характеристику видового состава, встречаемости видов и эколого-таксономической структуры в сообществе обрастания береговых ГТС в разных районах Черного моря. Полученные данные могут служить основой для оценки пространственной изменчивости

¹ 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), ² Танковская Ирина Николаевна – мл. науч. сотр. отдела биотехнологий и фиторесурсов ФГБУН Института морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН, (Logrianin@nm.ru).

различных параметров МФП при проведении второго этапа исследований.

Материал и методы

Объектом исследования стали макроводоросли, обитающие на искусственных гидротехнических сооружениях (бунах) в 31 районе северо-западного, западного, юго-западного, южного и юго-восточного берегов Крыма (рис. 1). Летом, в период массовой вегетации многих черноморских макроводорослей, пробы отбирали с бун (в их центральной части) на одной и той же боковой грани и на равном расстоянии от поверхности воды (до 0,2 м). Пробы отбирали в четырехкратной повторности с применением учетных площадок размером 25×25 см (Калугина, 1969). При камеральной обработке проб определяли видовой состав макроводорослей с учетом последних номенклатурных изменений (Зинова, 1967; Guiry, Guiry, 2018). Для описания видовой структуры рассчитывали коэффициент встречаемости видов (R , %), индексы гомотонности ($J_{1,2}$), флористический коэффициент Фельдмана (Feldman, 1937; Розенберг, 2005), а для описания экологической структуры применяли шкалу А.А. Калугиной-Гутник, учитывающую сроки вегетации водорослей, встречаемость в Черном море, галобность и сапробность (Калугина-Гутник, 1975). На основании значений коэффициента R виды делили

на постоянные, добавочные и случайные (Дажо, 1975), выявляли особенности их распределения между классами встречаемости (А, В, С, D, Е) и соответствие этого распределения закону $A > B > C > D > E$ (Грейг-Смит, 1967).

Результаты и обсуждение

Исследования показали, что в состав макрофлоры обрастания береговых ГТС, расположенных вдоль крымских берегов Черного моря, входят 99 видов водорослей 54 родов, 30 семейств, 21 порядка отделов Chlorophyta (Ch), Ochrophyta (Och), Rhodophyta (Rh) (табл. 1). Среди них обнаружены 8 видов, обладающих природоохранным статусом и включенных в Красную Книгу (КК) Крыма и КК РФ (Красная книга Крыма, 2015; Красная книга РФ, 2008). К ним относятся *Ulva maeotica*, *Cladophora siwachensis*, *Cystoseira crinita*, *Cystoseira barbata*, *Dictyota spiralis*, *Halopteris scoparia*, *Osmundea truncata*, *Laurencia coronopus*, *Dermocorynus dichotoma*. Видовое соотношение отделов (2Ch : 1Och : 3Rh) свидетельствует о некотором преимуществе красных водорослей и малом вкладе бурых в общую видовую структуру. Подобное распределение видов между отделами во многом соответствует таковому в сообществах обрастания естественных твердых субстратов всего Черного моря и на его отдельных участках. Количественная пропорция



Рис. 1. Картограмма районов исследования: 1 – пос. Портовое, 2 – пос. Межводное, 3 – Евпаторийский залив, 4 – пос. Новофедоровка, 5 – пос. Песчаное, 6 – пос. Орловка, 7 – пос. Любимовка, 8 – бухта Голландия, 9 – Килен-бухта, 10 – Аполлонова бухта, 11 – мыс Николаевский, 12 – бухта Мартынова, 13 – бухта Карантинная, 14 – бухта Песочная, 15 – бухта Круглая, 16 – бухта Камышовая, 17 – Золотой пляж, 18 – бухта Ласпи, 19 – пос. Форос, 20 – пос. Кацивели, 21 – пос. Мисхор, 22 – мыс Мартыян, 23 – мыс Плака, 24 – пос. Малый Маяк, 25 – Профессорский уголок, 26 – Алуштинский залив, 27 – пос. Малореченское, 28 – Карадагская бухта, 29 – пос. Орджоникидзе, 30 – Феодосийский залив, 31 – пос. Приморский

Т а б л и ц а 1

**Список видов и их встречаемость (*R*) в составе макрофлоры обрастания ГТС
в Черном море**

Порядковый номер	Таксон	<i>R</i> , %
Chlorophyta		
Ulvophyceae		
Ulvales		
Ulvaceae		
1	<i>Ulva flexuosa</i> Wulfen	16
2	<i>U. intestinalis</i> L.	74
3	<i>U. linza</i> L.	58
4	<i>U. rigida</i> C. Agardh	71
5	<i>U. torta</i> (Mertens) Trevisan	35
6	<i>U. prolifera</i> O.F. Mu	13
7	<i>U. maeotica</i> (Proshkina-Lavrenko) P.M. Tsarenko	3
8	<i>U. compressa</i> L.	3
Ulvellaceae		
9	<i>Ulvella viridis</i> (Reinke) R. Nielsen, O'Kelly & R. Wysor	3
Bryopsidales		
Bryopsidaceae		
10	<i>Bryopsis plumosa</i> (Hudson) C. Agardh	19
11	<i>B. corymbosa</i> J. Agardh	19
12	<i>B. cupressina</i> J.V. Lamouroux	6
13	<i>B. hypnoides</i> J.V. Lamouroux	6
Cladophorales		
Boodleaceae		
14	<i>Cladophoropsis membranacea</i> (H. Bang ex C. Agardh) Børgesen	39
Cladophoraceae		
15	<i>Chaetomorpha aërea</i> (Dillwyn) Kütz.	32
16	<i>Ch. linum</i> (O.F. Müll.) Kütz.	48
17	<i>Ch. ligustica</i> (Kütz.) Kütz.	10
18	<i>Cladophora albida</i> (Nees) Kütz.	87
19	<i>Cl. laetevirens</i> (Dillwyn) Kütz.	61
20	<i>Cl. sericea</i> (Hudson) Kütz.	68
21	<i>Cl. vadorum</i> (Aresch.) Kütz.	23
22	<i>Cl. liniformis</i> Kütz.	13
23	<i>Cl. coelothrix</i> Kütz.	6
24	<i>Cl. siwashensis</i> C.J. Meyer	3

Продолжение табл. 1

Порядковый номер	Таксон	R, %
25	<i>Rhizoclonium tortuosum</i> (Dillwyn) Kütz.	10
26	<i>R. riparium</i> (Roth) Harv.	6
Ulotrichales		
Ulotrichaceae		
27	<i>Ulothrix tenuissima</i> Kütz.	10
28	<i>Spongomorpha aeruginosa</i> (L.) C. Hoek	3
29	<i>Urospora penicilliformis</i> (Roth) Aresch.	3
30	<i>Acrosiphonia arcta</i> (Dillwyn) Gain	3
Ochrophyta		
Phaeophyceae		
Sphacelariales		
Cladostephaceae		
31	<i>Cladostephus spongiosum</i> (Huds.) C. Agardh	42
Sphacelariaceae		
32	<i>Sphacelaria cirrosa</i> (Roth) C. Agardh	58
33	<i>Sphacelorbis nanus</i> (Nageli ex Kützing) Draisma, Prud'homme & H. Kawai	3
Stypocaulaceae		
34	<i>Halopteris scoparia</i> (L.) Sauv.	3
Fucales		
Sargassaceae		
35	<i>Cystoseira crinita</i> Duby	61
36	<i>C. barbata</i> (Stackh.) C. Agardh	29
Ectocarpales		
Ectocarpaceae		
37	<i>Ectocarpus siliculosus</i> (Dillwyn) Lyngb.	13
Acinetosporaceae		
38	<i>Feldmannia irregularis</i> (Kütz.) Hamel	6
39	<i>F. lebelii</i> (Areschoug ex P. Crouan & H. Crouan) Hamel	3
Chordariaceae		
40	<i>Corynophlaea umbellata</i> (C. Agardh) (Kütz.)	10
41	<i>Myriactula rivularia</i> (Suhr ex Aresch.) Feldmann	3
42	<i>Punctaria latifolia</i> Greville	10
43	<i>P. tenuissima</i> (C. Agardh) Grev.	10
Scytosiphonaceae		
44	<i>Scytosiphon lomentaria</i> (Lyngb.) Link	6

Продолжение табл. 1

Порядковый номер	Таксон	R, %
Dictyotales		
Dictyotaceae		
45	<i>Padina pavonica</i> (L.) Thivy	19
46	<i>Dictyota spiralis</i> Mont.	6
47	<i>D. fasciola</i> (Roth) J.V. Lamour.	32
Tilopteridales		
Cutleriaceae		
48	<i>Zanardinia typus</i> (Nardo) P.C. Silva	3
Rhodophyta		
Florideophyceae		
Acrochaetiales		
Acrochaetiaceae		
49	<i>Rhodochorton purpureum</i> (Lightf.) Rosenv.	3
50	<i>Acrochaetium secundatum</i> (Lyngb.) Nägeli	29
Nemaliales		
Nemaliaceae		
51	<i>Nemalion elminthoides</i> (Vellay) Batters	3
Colaconematales		
Colaconemataceae		
52	<i>Colaconema savianum</i> (Menegh.) R. Nielsen	3
Ceramiales		
Wrangeliaceae		
53	<i>Spermothamnion strictum</i> (C. Agardh) Ardissoni	26
Ceramiaceae		
54	<i>Callithamnion corymbosum</i> (Sm.) Lyngb.	77
55	<i>C. granulatum</i> (Ducluz.) C. Agardh	21
56	<i>Ceramium virgatum</i> Roth	71
57	<i>C. diaphanum</i> (Lightf.) Roth	61
58	<i>C. ciliatum</i> (J. Ellis) Ducluz.	45
59	<i>C. deslongchampsii</i> Chauv. ex Duby	13
60	<i>C. siliquosum</i> var. <i>elegans</i> (Roth) G. Furnari	3
61	<i>C. echionotum</i> J. Agardh	3
62	<i>Antithamnion cruciatum</i> (C. Agardh) Nägeli	13
63	<i>A. tenuissimum</i> (Hauck) Schiffner	10
64	<i>Pterothamnion plumula</i> (J. Ellis) Nägeli	10

Продолжение табл. 1

Порядковый номер	Таксон	R, %
Delesseriaceae		
65	<i>Apoglossum ruscifolium</i> (Turner) J. Agardh	19
Dasyaceae		
66	<i>Dasya baillouviana</i> (S.G. Gmel.) Mont.	6
67	<i>D. hutchinsiae</i> Harvey	6
Rhodomelaceae		
68	<i>Polysiphonia fibrillosa</i> (Dillwyn) Spreng.	3
69	<i>P. stricta</i> (Mertens ex Dillwyn) Greville	6
70	<i>P. denudata</i> (Dillwyn) Grev. ex Harv.	45
71	<i>P. opaca</i> (C. Agardh) Moris & De Not.	39
72	<i>Leptosiphonia brodiei</i> (Dillwyn) A.M. Savoie & G.W.Saunders	10
73	<i>P. elongata</i> (Huds.) Spreng.	26
74	<i>P. sanguinea</i> (C. Agardh) Zanardini	6
75	<i>Vertebrata byssoides</i> (Goodenough & Woodward) Kuntze	3
76	<i>V. subulifera</i> (C. Agardh) Kuntze	55
77	<i>V. fucoides</i> (Hudson) Kuntze	26
78	<i>Palisada perforata</i> (Bory) K.W. Nam	32
79	<i>Osmundea truncata</i> (Kützinger) K.W. Nam & Maggs	10
80	<i>Laurencia coronopus</i> J. Agardh	48
81	<i>L. obtusa</i> (Hudson) J.V.	32
82	<i>Chondria capillaris</i> (Huds.) M.J. Wynne	19
83	<i>C. dasyphylla</i> (Woodw.) C. Agardh	13
84	<i>Xiphosiphonia pennata</i> (C. Agardh) Savoie & G.W. Saunders	6
85	<i>Lophosiphonia obscura</i> (C. Agardh) Falkenberg	10
Gelidiales		
Gelidiaceae		
86	<i>Gelidium crinale</i> (Hare ex Turner) Gaillon	52
87	<i>G. spinosum</i> (S.G. Gmel.) P.C. Silva	32
Corallinales		
Corallinaceae		
88	<i>Jania virgata</i> (Zanardini) Mont.	3
89	<i>J. rubens</i> (L.) J.V. Lamour.	10
90	<i>Ellisolandia elongata</i> (J. Ellis & Sol.) K.R. Hind & G.W. Saunders	55
91	<i>Corallina officinalis</i> L.	23
Lithothamniaceae		
92	<i>Phymatolithon lenormandii</i> (Areschoug) W.H. Adey	16

Окончание табл. 1

Порядковый номер	Таксон	R, %
Hydrolithaceae		
93	<i>Pneophyllum confervicola</i> (Kütz.) Y.M. Chamberlain	3
94	<i>Hydrolithon farinosum</i> (J.V. Lamour.) Penrose & Y.M. Chamberlain	26
Gigartinales		
Phyllophoraceae		
95	<i>Phyllophora crispa</i> (Huds.) P.S. Dixon	13
Halymeniales		
Halymeniaceae		
96	<i>Dermocorynus dichotomus</i> (J. Agardh) Gargiulo, Morabito & Manghisi	19
Rhodymeniales		
Lomentariaceae		
97	<i>Lomentaria clavellosa</i> (Lightf. ex Turner) Gaillon	26
Compsopogonophyceae		
Erythropeltales		
Erythrotrichiaceae		
98	<i>Erythrotrichia carnea</i> (Dillwyn) J. Agardh	32
Bangiophyceae		
Bangiales		
Bangiaceae		
99	<i>Pyropia leucosticta</i> (Thur.) Neefus & J. Brodie	13

видов Rh и Och (флористический коэффициент Фельдмана) показывает, что исследованный фитоценоз по составу близок к субтропической флоре (2,8). Ведущие надвидовые таксоны принадлежат только отделам Ch и Rh, объединяя в родах и семействах соответственно 29 и 60% идентифицированных видов. Первые ранговые места во флористическом спектре занимают *Ulva*, Rhodomelaceae и Ceramiales, вторые – *Polysiphonia*, *Ceramium*, *Cladophora*, Cladophoraceae и Cladophorales (табл. 2).

Каждой флоре свойственна своя систематическая структура, показателем которой служат различные таксономические спектры или распределение видов по родам, семействам и т.д. (Толмачев, 1986). Пропорции соподчиненных таксонов в ценозе обрастания у каждого отдела и таксономические спектры флоры представлены в табл. 3.

Пропорции соподчиненных таксонов в фитоценозе, у Ch и Rh свидетельствуют о высокой насыщенности видами таксонов более высокого ранга. В свою очередь, пропорция таксонов в ценозе полностью соответствует таковой у доминирующего среди отделов Rh. У других отделов надвидовые таксоны соотносятся друг с другом одинаково. Для всех отделов и фитоценоза в целом характерно соотношение порядков и семейств, равное 1:1.

Высокая доля родов и семейств (по 67%), представленных соответственно одним видом и одним родом, свидетельствует о пестроте таксономического состава. Подтверждением этому служат небольшие значения соотношения видов и семейств, родов и семейств, а также насыщенности родов видами.

Показатели разнообразия, обилия и т.д. существенно дополняют встречаемость видов (Девят-

Т а б л и ц а 2

Флористический спектр ведущих (по числу видов N) надвидовых таксонов в макрофлоре обрастания гидротехнических сооружений

Таксон								
род	N, ед.	ранг	семейство	N, ед.	ранг	порядок	N, ед.	ранг
<i>Ulva</i>	8	1	Rhodomelaceae	18	1	Ceramiales	34	1
<i>Polysiphonia</i>	7	2	Cladophoraceae	14	2	Cladophorales	13	2
<i>Cladophora</i>	7	2	Ceramiaceae	12	3	Ulvales	9	3
<i>Ceramium</i>	7	2	Ulvaceae	9	4	всего 56 видов		
Всего 29 видов			Corallinaceae	7	5			
			всего 60 видов					

Т а б л и ц а 3

Пропорции таксонов и таксономические спектры макрофлоры обрастания гидротехнических сооружений

Пропорции таксонов (порядок : семейство : род : вид)		Таксономические спектры	
Фитоценоз	1 : 1 : 3 : 5	вид/род	1,8
Chlorophyta	1 : 1 : 2 : 7	вид/семейство	3,3
Ochrophyta	1 : 1 : 2 : 2	вид/порядок	4,7
Rhodophyta	1 : 1 : 3 : 5	род/семейство	1,8

Т а б л и ц а 4

Встречаемость видов макрофлоры обрастания и их распределение между группами постоянства

Группы постоянства								
постоянная			добавочная			случайная		
Ch	Och	Rh	Ch	Och	Rh	Ch	Och	Rh
6/43	2/14	5/43	4/18	3/14	14/68	20/31	13/20	32/49

П р и м е ч а н и е: перед чертой представлено абсолютное число видов, после черты – процентное содержание видов в группе.

кин, Митропольская, 1994). Использование этого параметра позволяет устранить ложные выводы о роли различных групп водорослей в формировании биологического разнообразия. Встречаемость видов, входящих в состав макрофлоры обрастания ГТС, варьирует в широких границах, достигая в среднем 25, 23 и 17% у видов Ch, Rh и Och соответственно. Таким разбросом значений коэффициента R обусловлена небольшая средняя встречаемость видов всего фитоценоза (23%). Для обрастания ГТС наиболее характерны виды, у которых значение R превышает 50%. К этой группе относится каждый десятый вид, среди них виды родов *Ulva*, *Cladophora*, *Ceramium*, *Callithamnion*, *Gelidium*, *Ellisolandia* и *Vertebrata*.

Виды с максимально высокой встречаемостью (100%) не обнаружены.

Распределение видов по группам постоянства в зависимости от показателя R отличается неравномерностью. Так, вклад случайных видов ($R < 25\%$) в несколько раз больше, чем добавочных ($50\% > R > 25\%$) и постоянных ($R > 50\%$) (табл. 4).

Каждая группа постоянства включает виды трех отделов. В любом отделе по абсолютному числу видов преобладает случайная группа. Весомость ее вклада в общую структуру и величина индексов гомотонности ($J_{1,2}$) свидетельствуют о высокой степени гетеротонности фитоценоза обрастания ($J_1 = 0,2$; $J_2 = 0,9$). С учетом

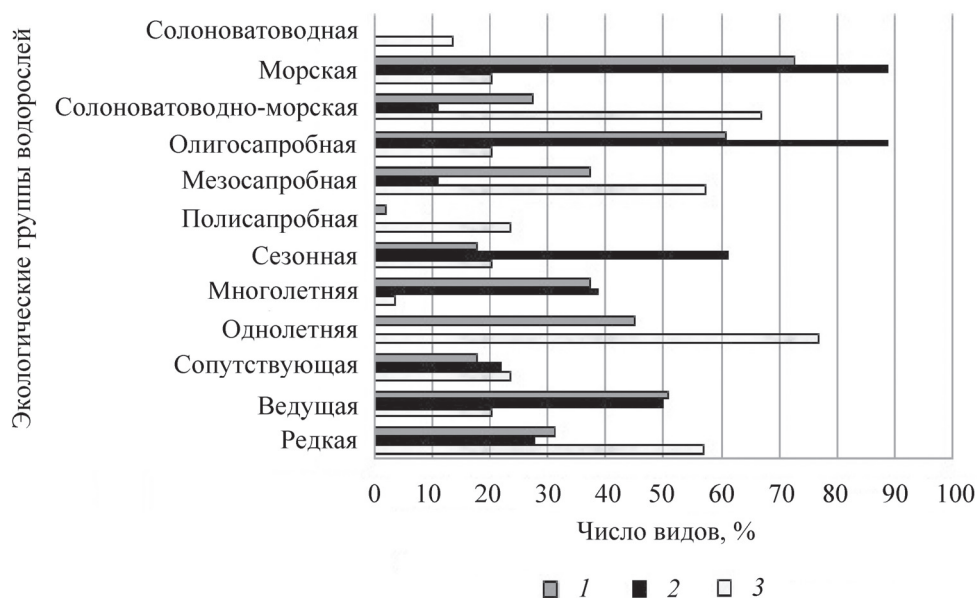


Рис. 2. Экологический состав макрофитоперифитона гидротехнических сооружений в Черном море (1 – Rh, 2 – Och, 3 – Ch)

относительного числа видов среди Ch больше представителей постоянной категории (43%), среди Och – случайной (20%), а среди Rh – добавочной (68%).

Распределение видов по классам встречаемости большей частью соответствуют закону (табл. 5):

$$A > B > C >, =, < D < E$$

Его некоторое нарушение проявляется на уровне соотношения классов D и E. Необходимо отметить, что среди таких отделов, как Och и Rh представители класса E отсутствуют вовсе, а класс D включает только один вид из Ch.

Идентифицированные виды-обрастатели относятся к 12 экологическим группам из 13 известных для макрофитобентоса Черного моря (рис. 2). Здесь отсутствуют представители пресноводно-солонатоводной группы. Наибольший вклад в общую структуру вносят такие

группы, как ведущая, однолетняя, олигосапробная и морская, т.е. именно те группы, которые известны как ключевые для прибрежных фитоценозов на естественном субстрате. На их долю приходится от 41 до 59% общего видового состава. При этом роль ведущих, морских и олигосапробных видов не столь велика, поскольку более трети видов приходится на долю редкой, мезосапробной и солонатоводно-морской групп, которые занимают в общем составе вторую позицию.

Спектры отделов отличаются друг от друга степенью полнотности и комбинациями базовых экогрупп. Экологические спектры всего фитоценона и входящего в него Ch относятся к полнотным, тогда как у других отделов спектры неполнотные вследствие отсутствия у Och однолетних, полисапробных и солонатоводных видов, а у Rh – солонатоводных (рис. 2).

Каждый отдел обладает своей комбинацией экологических групп с высоким видовым разнообразием, что показано в табл. 6. У Ch – это редкая, однолетняя, мезосапробная, солонатоводно-морская группы (57–77 %), у Och – ведущая, сезонная, олигосапробная, морская (50–89 %), у Rh – ведущая, однолетняя, олигосапробная и морская (45–73 %). Наибольшим качественным своеобразием отличается отдел Ch – это единственный отдел, участвующий в обрастании ГТС, который содержит представителей солонатоводной группы. У двух других отделов перечень ключевых экогрупп совпадает, за исключением того, что среди Och много сезонных видов,

Т а б л и ц а 5

Число видов в различных классах встречаемости в макрофитоперифитоне

Класс	R, %	Число видов
A	0–20	61
B	21–40	19
D	41–60	10
C	61–80	8
E	81–100	1

Т а б л и ц а 6

Флористический состав экологических групп макрофитоперифитона

Группа	Chlorophyta		Ochrophyta		Rhodophyta	
	ед.	% *	ед.	%*	ед.	%*
Редкая	17	57	5	28	16	31
Ведущая	6	20	9	50	26	51
Сопутствующая	7	23	4	22	9	18
Однолетняя	23	77	—	—	23	45
Многолетняя	1	3	7	39	19	37
Сезонная	6	20	11	61	9	18
Полисапробная	7	23	—	—	1	2
Мезосапробная	17	57	2	11	20	37
Олигосапробная	6	20	16	89	30	61
Солоноватоводно-морская	20	67	2	11	14	27
Морская	6	20	16	89	37	73
Солоноватоводная	4	13	—	—	—	—

* Процентное содержание общего числа видов в отделе.

а среди Rh – однолетников. В целом, экологические спектры трех отделов во многом соответствуют таковым в сообществах на естественных субстратах.

Заключение

Впервые дана эколого-систематическая характеристика макроводорослей искусственных сооружений в разных районах северо-западного, западного, юго-западного, южного и юго-восточного побережья Крыма. Макрофлора обрастания включает 99 видов, 54 рода, 30 семейств, 21 порядок, отделы Chlorophyta, Ochrophyta, Rhodophyta. Экологический анализ выявил доминирование ведущей, однолетней, олигосапробной и морской групп.

Видовое соотношение отделов свидетельствует о преимущественном вкладе красных водорослей. Флористический коэффициент Фельдмана показывает, что исследованный фитоценоз по составу близок к субтропической флоре.

Пропорции соподчиненных таксонов в фитоценозе, у Chlorophyta и Rhodophyta свидетельствуют об их высокой насыщенности видами. Большая доля родов и семейств, представленных соответственно одним видом и одним родом, свидетельствует о пестроте таксономического состава.

Распределение видов по группам постоянства отличается неравномерностью, при которой вклад случайных видов в несколько раз больше, чем добавочных и постоянных.

Показано, что по ряду качественных и количественных параметров экологическая и таксономическая структуры макрофлоры обрастания искусственных сооружений подобны структуре макрофитобентоса прибрежной зоны Черного моря, что можно трактовать как существенное подтверждение биопозитивности искусственных конструкций, особенно там, где нет надлежащих условий для прикрепления и вегетирования морских водорослей.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Грейг-Смит П. Количественная экология растений. М., 1967. 358 с. [Greig-Smit P. Kolichestvennaya ekologiya rastenii. M., 1967. 358 s.].
- Дажо Р. Основы экологии. М., 1975. 245 с. [Dazho R. Osnovy ekologii. M., 1975. 245 s.].
- Десяткин В.Г., Митропольская И.В. Встречаемость видов водорослей как показатель биологического разнообразия альгоценозов // Динамика разнообразия гидробионтов во внутренних водоемах России. Ярославль, 2002. С. 5–22 [Devyatkin V.G., Mitropol'skaya I.V. Vstrechaemost' vidov vodoroslei kak pokazatel' biologicheskogo raznoobraziya al'gotsenozov // Dinamika raznoobraziya gidrobiontov vo vnutrennikh vodoemakh Rossii. Yaroslavl', 2002. S. 5–22].
- Звягинцев А.Ю. Изучение морского обрастания в Институте биологии моря ДВО РАН (1968–2006 гг.) // Вестн. ДВО РАН. 2007. № 4. С. 3–16 [Zvyagintsev A.Yu. Izuchenie morskogo obrastaniya v Institute biologii morya DVO RAN (1968–2006 gg.) // Vestn. DVO RAN. 2007. № 4. S. 3–16].
- 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 morei SSSR. M.; L., 1967 397 s.].
- Евстигнеева И.К., Танковская И.Н. Макроводоросли перифитона и бентоса побережья бухты Ласпи (Крым, Чёрное море) // Экология моря. 2010а. Спец. вып. 81. Биотехнология водорослей. С. 40–49 [Evstigneeva I.K., Tankovskaya I.N. Makrovodorosli perifitona i bentosa pribrezh'ya bukhty Laspi (Krym, Chernoe more) // Ekologiya morya. 2010a. Spets. vyp. 81. Biotekhnologiya vodoroslei. S. 40–49].
- Евстигнеева И.К., Танковская И.Н. Макрофитобентос и макрофитоперифитон заповедника «Лебяжий острова» (Чёрное море, Украина) // Альгология. 2010б. Т. 20. № 2. С. 176–191 [Evstigneeva I.K., Tankovskaya I.N. Makrofitobentos i makrofitoperifiton zapovednika «Lebyazh'i ostrova» (Chernoe more, Ukraina) // Al'gologiya. 2010b. T. 20. № 2. S. 176–191].
- Евстигнеева И.К., Танковская И.Н. Макроводоросли биологического литоконтур акватории Карадагского природного заповедника (Крым) // Альгология. 2014. Т. 24. № 3. С. 388–393 [Evstigneeva I.K., Tankovskaya I.N. Makrovodorosli biologicheskogo litokontura akvatorii Karadagskogo prirodnogo zapovednika (Krym) // Al'gologiya. 2014. T. 24. № 3. S. 388–393].
- Евстигнеева И.К., Танковская И.Н. Альгоценозы искусственного и естественного субстратов прибрежной зоны Феодосийского залива (Чёрное 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].
- Калугина А.А. Исследование донной растительности Чёрного моря с применением легководолазной техники / Морские подводные исследования. 1969. М., С. 105–113 [Kalugina A.A. Issledovanie donnoi rastitel'nosti Chernogo morya s primeneniem legkovodolaznoi tekhniki / Morskie podvodnye issledovaniya. 1969. M., S. 105–113].
- Калугина-Гутник А.А. Фитобентос Чёрного моря. Киев, 1975. 245 с. [Kalugina-Gutnik A.A. Fitobentos Chernogo morya. Kiev, 1975. 245 s.].
- Капков В.И., Шошина Е.В., Беленикина О.А. Биоремедиация морских прибрежных экосистем: использование искусственных рифов // Вестн. МГТУ. 2016. Т. 19. № 1/2. С. 286–295 [Kapkov V.I., Shoshina E.V., Belenikina O.A. Bioremediatsiya morskikh pribrezhnykh ekosistem: ispol'zovanie iskusstvennykh rifov // Vestn. MGTU. 2016. T. 19. № 1/2. S. 286–295].
- Кашин И.А., Багавеева Э.В., Чаплыгина С.Ф. Сообщества обрастания гидротехнических сооружений в заливе Находка (Японское море) // Биол. моря. 2003. Т. 29. № 5. С. 307–319 [Kashin I.A., Bagaveeva E.V., Chaplygina S.F. Soobshchestva obrastaniya gidrotekhnicheskikh sooruzhenii v zalive Nakhodka (Yaponskoe more) // Biol. morya. 2003. T. 29. № 5. S. 307–319].
- Красная книга Республики Крым. Растения, водоросли и грибы / Под ред. докт. биол. наук, проф. А.В. Ена, канд. биол. наук А.В. Фатерыга. Симферополь, 2015. 480 с. https://bst-sev.ru/sites/default/files/Krasnaya_kniga_Respubliki_Krym_2015.pdf [Krasnaya kniga Respubliki Krym. Rasteniya, vodorosli i griby / Pod red. dokt. biol. nauk, prof. A.V. Ena, kand. biol. nauk A.V. Fateryga. Simferopol', 2015. 480 s. https://bst-sev.ru/sites/default/files/Krasnaya_kniga_Respubliki_Krym_2015.pdf].
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М., 2008. 885 с. [Krasnaya kniga Rossiiskoi Federatsii (rasteniya i griby). M., 2008. 885 s.].
- Левенец И.Р., Гордеева З.В. Состав макроводорослей обрастания причалов и судов в северо-западной части Японского и южной части Охотского моря // Вестн. Красноярского ГАУ. 2017. № 11. С. 197–202 [Levenets I.R., Gordeeva Z.V. Sostav makrovodoroslei obrastaniya prichalov i sudov v severo-zapadnoi chasti Yaponskogo i yuzhnoi chasti Okhotskogo morya // Vestn. Krasnoyarskogo GAU. 2017. № 11. S. 197–202].
- Розенберг Г.С. Количественные методы экологии и гидробиологии // Сб. науч. тр., посвящ. памяти А.И. Баканова (Отв. ред. чл.-корр. РАН Г.С. Розенберг). Тольятти, 2005. 404 с. [Rozenberg G.S. Kolichestvennyye metody ekologii i gidrobiologii // Sb. nauch. tr., posvyashch. pamyati A.I. Bakanova (Otv. red. chl.-korr. RAN G.S. Rozenberg). Tol'yatti, 2005. 404 s.].
- Толмачев А.И. Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза / Новосибирск, 1986. 192 с. [Tolmachev A.I. Metody sravnitel'noi floristiki i problemy florogeneza / Novosibirsk, 1986. 192 s.].
- Levenets I.R. Macroflora of natural and anthropogenic substrates of Peter the Great Bay, Sea of Japan // Biodiversity of the marginal seas of the Northwestern Pacific Ocean:

Proceedings of the Workshop, Institute of Oceanology CAS, Qingdao, China, November 21–23, 2007. Qingdao, 2007. P. 51–56.
Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway.

<http://www.algaebase.org>; searched on Date Month February 2019.

Feldman J. Recherches sur la végétation mariner de la Méditerranée. La côte des Alberes // Rev. algol. 1937. Vol. 10. P. 1–339.

Поступила в редакцию / Received 15.05.2019
Принята к публикации / Accepted 13.10.2019

GENERAL CHARACTERISTICS OF MACROALGAE COMMUNITIES AS COLONIZERS OF ARTIFICIAL CONSTRUCTIONS IN THE BLACK SEA

I.K. Evstigneeva¹, I.N. Tankovskaya²

Macroflora of seashore constructions in Black sea and degree of their sustainability against action of external abiotic factors remains less investigated. In order to get insight into this problem we accomplished in situ studies of structure-functional organization of macroalga-fouling of such installations along the Crimean coastal zone of Black sea by the method of accounting areas accepted in hydrobotanics. Marine studies enabled for the first time to give ecology-systematic characteristics of macroalgae of artificial constructions, and to describe peculiarities of their occurrence in 31 regions of north-western, western, south-western, southern and south-eastern coast of Crimea. The fouling community comprises 99 species, 54 types, 30 families, 21 divisions of Chlorophyta, Ochrophyta, Rhodophyta. Species' interrelation of divisions evidences predominant contribution of red algae. Feldman floristic coefficient shows that the investigated phytocenon is very similar to subtropical flora by composition. Proportions of subordinated taxons in phytocenon for Chlorophyta and Rhodophyta point out on their high saturation by species. The largest fraction of divisions and families, represented by one species and one type, respectively, evidences diversity of taxonomic composition. Distribution of species by groups of constant features differs by irregularity, for which the contribution from incidental species appears to be few times higher than from the added and constant ones. Ecology analysis established the predominance of leading one-year oligosaprobe and marine groups. In the composition of fouling community 8 species were found, featuring environmental status and included into the Red Book of Crimea.

Key words: the Black sea, Crimea, hydraulic structure, phytoperiphyton, ecology-taxonomic structure, occurrence.

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.

¹ Evstigneeva Irina Konstantinovna, Ph.D., senior researcher at the Dept. of Biotechnology and Phytoresources of the Institute of Marine Biological Research RAS, 2 Nakhimov ave., Sevastopol 299011, Russia (ikevstigneeva@gmail.com); ² Tankovskaya Irina Nikolaevna, junior researcher at the Dept. of Biotechnology and Phytoresources of the Institute of Marine Biological Research RAS, 2 Nakhimov ave., Sevastopol 299011, Russia (Logrianin@nm.ru).

УДК 582.893, 581.961, 577.212.3

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ РЕВИЗИЯ ЭНДЕМИЧНЫХ ВИДОВ РОДА *SEMENOVIA* (UMBELLIFERAE-ARIOIDEAE) ИЗ СЕВЕРНОГО ПАМИРО-АЛАЯ ПО РЕЗУЛЬТАТАМ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ И МОЛЕКУЛЯРНЫХ ДАННЫХ

У.А. Украинская¹, Е.И. Терентьева², Т.Х. Самигуллин³, Е.В. Ключиков⁴

На основе результатов анализа морфолого-анатомических и молекулярно-филогенетических данных проведена таксономическая ревизия критических эндемичных видов рода *Semenovia* в Северном Памиро-Алае (*S. alaica*, *S. vaginata* и *S. zaprjagaevii*). Составлен конспект видов *Semenovia* для этого региона, обсуждены их диагностические признаки, создан ключ для определения и уточнено распространение. По молекулярным данным выявлена одна хорошо обособленная группа образцов неясного таксономического ранга. Для вида *S. vaginata* найдено второе местообитание на Зеравшанском хребте на территории Таджикистана. *Seseli tragoides* отнесена в синонимы *Semenovia bucharica*.

Ключевые слова: ITS, филогения, *Semenovia*, Umbelliferae, Apioideae, Северный Памиро-Алай.

Semenovia Regel & Herder – один из сложных в систематическом отношении родов трибы Tordylieae семейства Apiaceae. Род *Semenovia* был описан Е. Regel et F. Herder (1866) по сборам П.П. Семенова-Тянь-Шанского как монотипный род с единственным видом *S. transiliensis* Regl & Herder. Род длительное время не признавался, и многие его виды были отнесены к другим родам (*Heracleum* L., *Malabaila* Hoffm., *Neoplatytaenia* Geldykh., *Pastinaca* L., *Peucedanum* L., *Platytaenia* Nevski et Vved., *Trachydium* Lindl., *Zosima* Hoffm.) (Pimenov, Leonov, 1993). В качестве самостоятельного таксона род *Semenovia* был восстановлен И.П. Манденовой (1959) в критической ревизии таксонов трибы Tordylieae.

Виды рода *Semenovia* – многолетние поликарпические, реже двулетние монокарпические травянистые растения со стержневым корнем. Листья перисто-рассеченные. Цветки обоеполые, в сложных зонтиках. Лепестки белые, розовые или светло-желтые, снаружи опушенные. Часто у наружных цветков в соцветии лепестки могут быть увеличенными. Плоды опушенные, сжатые со спинки мерикарпиев, плоские. Спинные ребра нитевидные или слегка килевидные, краевые рас-

ширенные. Секреторные каналы в ложбинках одиночные, доходящие или до самого основания плода, или по крайней мере до его трети. Карпофор свободный, двураздельный.

Согласно опубликованным материалам по систематике *Semenovia* в региональных флористических обработках (Коровин, 1973; Коровин и др., 1984; Пименов, 1983, 2008; Пименов, Ключиков, 2002; Alava, 1987; Pu Fading et al., 2005; Лазьков, 2007; Лазьков, Султанова, 2011; Украинская, 2011; Ukrainskaja et al., 2013; Pimenov, 2017), этот род включает около 30 видов преимущественно среднегорных и высокогорных растений. Род *Semenovia* распространен в Средней Азии, Передней Азии от Ирана до Пакистана, Северной Индии и Китая. Центр видовой разнообразия рода – горные системы Тянь-Шаня, Памиро-Алая, Памира, Северо-Западного Китая (западные районы провинции Синьцзян), Джунгарский Алатау. Здесь встречаются 15 видов рода.

Наибольший интерес представляют 3 критических эндемичных вида из Северного Памиро-Алая с неясными ареалами (*S. alaica* Lazkov, *S. vaginata* Pimenov и *S. zaprjagaevii* Korovin). Эти

¹ Украинская Ульяна Алексеевна – мл. науч. сотр. Ботанического сада Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (ulja_ukr@mail.ru); ² Терентьева Елена Игоревна – ст. науч. сотр. Ботанического сада Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, канд. биол. наук (el.terenteva@mail.ru); ³ Самигуллин Тагир Халафович – ст. науч. сотр. НИИ физико-химической биологии имени А.Н. Белозерского, канд. биол. наук (tagrai@mail.ru); ⁴ Ключиков Евгений Васильевич – вед. науч. сотр. Ботанического сада Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, канд. биол. наук (kljuykov@gmail.com).

виды очень сходны по ряду морфологических признаков (габитус растения, характер рассечения листьев, окраска цветков и др.), что часто затрудняет, а порою делает невозможным определение видовой принадлежности отдельных растений. Трудности определения гербарных образцов эндемичных видов связаны также с недостаточностью или неполнотой существующего гербарного материала. Типовой образец *S. zaprjagaevii* утерян. Для *S. vaginata* существует единственный сбор из типового местонахождения, собранный в начале цветения (Приложение).

Цель нашего исследования – таксономическая ревизия эндемичных видов рода *Semenovia* в Северном Памиро-Алае, выявление их диагностических признаков и уточнение их распространения с использованием морфолого-анатомических данных и современных молекулярно-филогенетических методов.

Материалы и методы

Проведены сравнительные анатомо-морфологические и молекулярно-филогенетические исследования критических видов рода *Semenovia* (*S. alaica*, *S. vaginata* и *S. zaprjagaevii*). В анализ были включены все 15 видов рода *Semenovia*, распространенных в Горной Средней Азии (Приложение). Материалом для исследования послужили гербарные образцы, хранящиеся в гербариях LE, MW, MHA, TAD, FRU, и образцы, собранные нами в природе в ходе экспедиций 2010–2015 гг. по Средней Азии.

Морфологию плодов изучали с помощью стереомикроскопа «Olympus SZ61». Срезы плодов для анатомических исследований делали вручную, окрашивали раствором основного фуксина и изучали на микроскопе «Olympus BX41».

В качестве молекулярного маркера были выбраны внутренние транскрибируемые спейсеры (ITS1 и ITS2) участка 18S–26S ядерной рибосомной ДНК. Согласно литературным данным (Baldwin, 1992; Valiejo-Roman et al., 2002, 2006; Downie et al., 2010; Yu et al., 2011; Liu et al. 2014; Xiao et al., 2017), ITS относится к наиболее часто используемым в молекулярно-филогенетических исследованиях маркерам при изучении сложных видовых комплексов. Выделение ДНК, амплификация и секвенирование участка ITS проводили согласно методике, описанной в работе Valiejo-Roman et al. (2006).

В молекулярно-филогенетический анализ были впервые включены ITS-последовательности 30 образцов видов рода *Semenovia*.

Из базы данных GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/>) в анализ были дополнительно привлечены ITS-последовательности 9 видов *Semenovia*, а также последовательности таксонов из триб Tordylieae, Selineae и Cachrys клады. Нуклеотидные последовательности ITS-участка анализируемых видов выравнивали в программе MUSCLE (Edgar, 2004). Просмотр результатов выравнивания нуклеотидных последовательностей и последующую ручную доработку выполняли в программе BioEdit version 5.0.9. (Hall, 1999). Набор из 62 выровненных последовательностей (ITS1 и ITS2) содержит 732 позиции, из которых 427 – консервативные 166 – парсимонно-информативные и 139 – парсимонно-неинформативные. По результатам анализа ITS-последовательностей были построены молекулярно-филогенетические деревья двумя способами: байесовским методом в программе Mr. Bayes 3.1 (Ronquist, Huelsenbeck, 2003) и методом максимальной экономии в программе RAUP* 4.0b8 (Swofford, 2003). При оценке устойчивости топологии деревьев использовали непараметрический бутстреп-анализ (Felsenstein, 1985) (100 повторностей бутстреп-а). В качестве внешней группы был использован *Carum carvi* L., выбранный на основании более ранних исследований (Ajani, et al., 2008). Топологии деревьев, полученные этими методами, не идентичны, но конгруэнтны в основных узлах. В статье представлено консенсусное молекулярно-филогенетическое дерево, построенное байесовым методом (рис. 1).

Результаты и обсуждения

Полученные данные показали, что образцы всех проанализированных видов рода *Semenovia* объединяются в единую кладу **I** в группе Tordylieae, которая имеет высокую поддержку на молекулярном уровне (рис. 1). В кладе **I** образцы разных видов *Semenovia* формируют три хорошо поддержанные субклады (**A**, **B** и **C**). Проанализированные критические виды разделились на две субклады (**A** и **C**). Образцы *S. alaica* и *S. vaginata* входят в состав субклады **A**, а образцы *S. zaprjagaevii* формируют субкладу **C**. В субкладе **A** образцы *S. alaica* и *S. vaginata* формируют отдельные высоко поддержанные группы **2** и **4** в кластерах (**a**) и (**b**) соответственно. В субкладе **C** образцы *S. zaprjagaevii* объединились в хорошо поддержанную группу **5**. Полученные результаты позволяют сделать предположение о

естественности видов *S. alaica*, *S. vaginata* и *S. zaprjagaevii*.

В кластер **a** входят образцы *S. alaica* (98 изотип) и семь неидентифицированных образцов *Semenovia* sp. (49*, 63*, 96*, 99*, 101*, 179*, 180*). Образцы *Semenovia* sp. (49*, 99*, 101*, 179*, 180*) сформировали самостоятельную хорошо поддержанную группу **1**. При сравнении ITS-последовательностей образцов этой группы были отмечены синапоморфные замены, которые согласуются с положением этих образцов на филогенетическом дереве и маркируют их от образцов сестринской группы (2) в кластере **a** (рис. 1). Согласно результатам молекулярно-филогенетического анализа, образцы группы **1** требуют дополнительных анатомо-морфологических исследований для определения их таксономического статуса. Образцы *Semenovia* sp. (96*, 63*) вместе с изотипом *S. alaica* (98) образовали самостоятельную группу **2**. Все три образца имеют аналогичные ITS-последовательности, а также идентичные морфологические характеристики (каудекс маловетвящийся; влагалища стеблевых листьев ланцетные или треугольные, не расширенные, зеленые; зонтики 3–5-лучевые; лепестки со спинки густо опушенные, наружные увеличенные). На основании вышеизложенного мы можем отнести образцы *Semenovia* sp. 63* и 96* к виду *S. alaica*.

В кластер **b** входят образец *S. vaginata* (97 тип), три образца *S. bucharica* (B. Fedtsch. ex Schischk.) Manden. (72, 105, 107); образец (108*), определенный как *S. pimpinelloides* (Nevski) Manden., и два образца *Seseli tragioides* Pimenov (822 тип и 845*). Оба образца *Seseli tragioides* удалены от группы «*Selineae*», в частности от кластера «*Seseli*». Образец, определенный как *Seseli tragioides* (845*) (собранный в Таджикистане на южном склоне Зеравшанского хребта, в бассейне р. Сарбог) и образец *S. vaginata* (97) – тип, собранный в Киргизии на северном склоне Туркестанского хребта, в урочище Сары-Яз, объединились в отдельную группу **4** с высокой поддержкой. Эти образцы имеют идентичные ITS-последовательности. Результаты сравнительного молекулярно-филогенетического анализа хорошо согласуются с морфологическими данными (широколанцетные перепончатые влагалища стеблевых листьев; 8–12-лучевые зонтики; краевые лепестки в зонтичках расширенные, со спинки опушенные). Таким образом, в настоящий момент известны два места произрастания вида *S. vaginata* (рис. 2).

Другой образец *Seseli tragioides* (822) – тип, собранный в Таджикистане на Каратегинском хребте, в долинах рек Комароу и Пагамдара, и три образца *S. bucharica* (72, 105, 107), один из которых (107) собран в типовом местобитании *Seseli tragioides*, сформировали вместе самостоятельную хорошо поддержанную группу **3** в кластере **b**, имеющую характерные морфологические признаки (влагалища стеблевых листьев короткие, ланцетные, травянистые; зонтики (8) 10–22-лучевые; зубцы чашечки короткие; лепестки одинаковые, со спинки опушенные). Кроме того, с данными видами объединяется образец, определенный как *S. pimpinelloides* (108*), из бассейна реки Тупо-ланг. Образец (108*) мы относим к *S. bucharica*, так как он не является родственным образцам *S. pimpinelloides*, образующим отдельную группу в отдаленной субкладе **B**. На основании полученных данных мы можем сделать предположение, что в кластер (b) входят два самостоятельных вида – *S. vaginata* и *S. bucharica*. Полученные результаты ставят под сомнение факт существования *Seseli tragioides* в качестве отдельного вида (рис. 1).

Пять образцов *S. zaprjagaevii* (93, 94, 95, GB, 183*), взятые из разных мест сборов, объединились вместе и образовали самостоятельную группу **5** в субкладе **C**. Образец *S. zaprjagaevii* (183*), (собранный в Таджикистане на Туркестанском хребте в междуречье Исфана-Ляйляк, урочище Кырк-Булак) оказался сестринским по отношению к другим образцам *S. zaprjagaevii*. Такое положение образца *S. zaprjagaevii* (183*) определяется наличием видоспецифических замен, которые маркируют данный образец в группе **5**. Необходимо провести дополнительные морфологические исследования для установления таксономического статуса образца из Кырк-Булака.

Ниже для эндемичных видов *Semenovia* Северного Памиро-Алая приведены ключ для определения, конспект, списки таксономических признаков, а также сделаны точечные карты ареалов.

Таксономия

Ключ для определения видов

В ключе приведен также вид *S. bucharica*, оказавшийся на молекулярном дереве в одной большой кладе с *S. alaica* и произрастающей в том же горном узле.

1. Влагалища стеблевых листьев расширенные, яйцевидные или ланцетные перепончатые 2

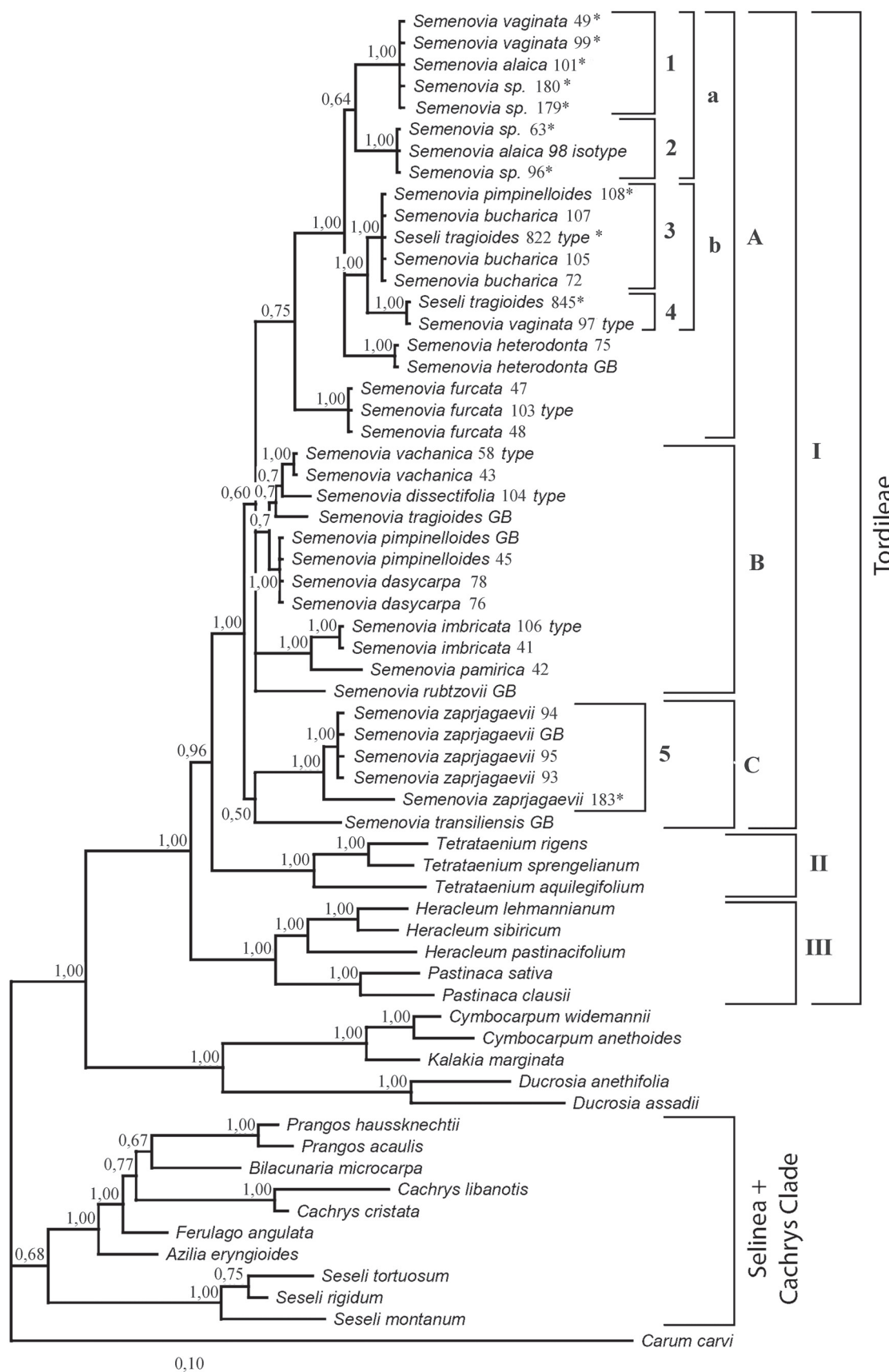


Рис. 1. Консенсусное дерево, полученное по результатам анализа последовательностей участка ITS ядерной рибосомной ДНК 62 видов с помощью метода Mr. Bayes 3.1 на основании 550000 деревьев. Числа около узлов представляют значения апостериорной вероятности. Узлы с поддержкой менее 0,50 не показаны. На молекулярном дереве и далее в тексте звездочками отмечены образцы, взятые с неполно собранных гербарных листов или неопределенные. Точная видовая принадлежность таких образцов установлена с учетом полученных морфологических и молекулярных данных

+ Влагалища стеблевых листьев не расширенные ланцетные или треугольные, зеленые 3

2. Каудекс маловетвистый; стебли одиночные; лепестки голые; ложбиночные секреторные каналы резко неравные, доходят до четверти или немного ниже середины плода *S. zaprjagaevii*

+ Каудекс сильно ветвистый; стебли многочисленные; лепестки со спинной стороны войлочны опушенные; ложбиночные секреторные каналы равные, длинные, доходят до 3/4 длины плода *S. vaginata*

3. Краевые лепестки не увеличенные; каудекс с укороченными веточками, компактный *S. bucharica*

+ Краевые лепестки обычно заметно увеличенные; веточки каудекса короткие или длинные *S. alaica*

Конспект эндемичных видов

Semenovia alaica Lazkov, 2007, Bot. Zhurn. 92, 6: 913. – Семеновия алайская.

Типус. Kirghizia: “Jugum Alaicum, declivum generale boreale ad occidentem ab lacum Kurban-Kul, 15.06.2006, G.A. Lazkov” (holotype: LE!; isotypes: FRU!, MW! MW0594097).

Распространение. Киргизия, Таджикистан: северные склоны Алайского и Туркестанского хребтов; южный склон Алайского хребта –

вид ранее для этой части хребта не приводился (рис. 2).

Таксономические признаки. Стебли плотные; каудекс маловетвящийся; влагалища стеблевых листьев ланцетные или треугольные, не расширенные, зеленые; зонтики 3–5-лучевые; зубцы чашечки короткие; лепестки со спинки густо опушенные, наружные увеличенные; секреторные каналы равные, доходят почти до основания плода.

Semenovia bucharica (Schischk.) Manden. 1959, Trudy Tbilis. Bot. Inst. 20: 22. Пименов в Опр. раст. Средней Азии 7: 320 (1983). – *Platytaenia bucharica* Schischk. во Фл. СССР 17: 356, 271 (1951). – **Типус:** Tadzhikistan: “Asia Media, Tadzhikistania, Jakkabag, 19.06.1891, Lipsky” (holotype LE!). = *Seseli tragioides* Pimenov, 2008, Novosti Sist. Vyssh. Rast. 40 : 190. – **Типус:** Tadzhikistan: Tadzhikistania, jugum Karateginum, declivum septentrinale montibus Kabud-Krym, in systemate fluminis Komarou, in vicinitate pagi Dara-i Tanchak, vallis torrentem Pandara (Pagandara), 39°09' N, 70°24' E, 03.07.1988, Pimenov, Vasilieva, Lavrova 244” (holotype MW0593889! isotype LE! MW0593888!).

Распространение. Таджикистан, Узбекистан. Гиссарский, Каратегинский и Зеравшанский хребты. С включением *Seseli tragioides* ареал

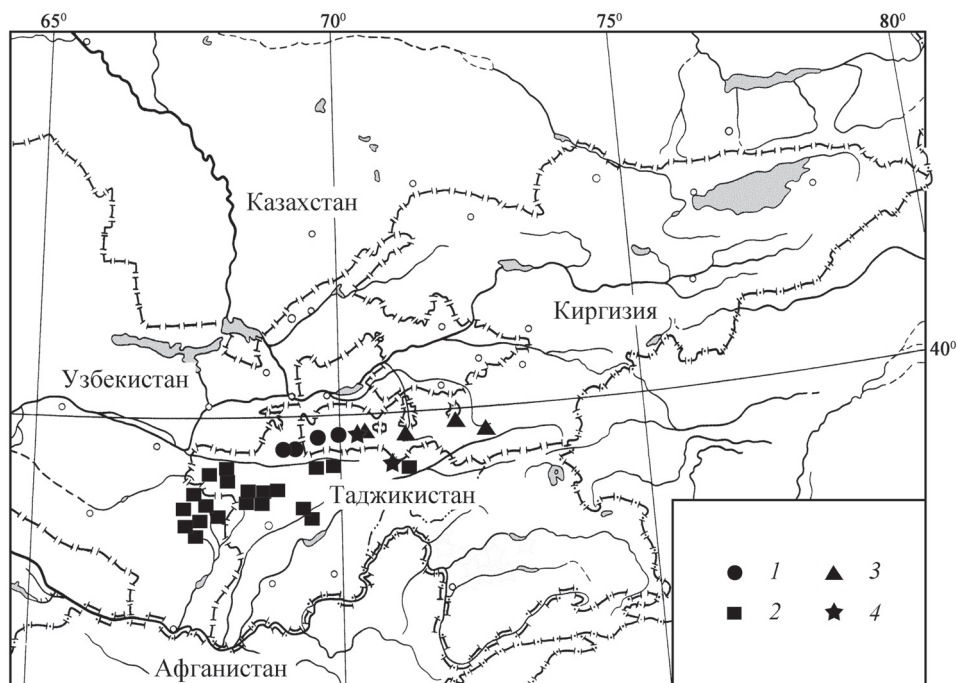


Рис. 2 Карта местонахождений критических видов рода *Semenovia* на территории Северного Памиро-Алая: 1 – *S. zaprjagaevii*, 2 – *S. bucharica*, 3 – *S. alaica*, 4 – *S. vaginata*

вида *S. bucharica* расширился на северо-восток (рис. 2).

Таксономические признаки. Стебли полые, в числе нескольких, опушенные; каудекс укороченный, плотный, ветвящийся; влагалища стеблевых листьев короткие, ланцетные, травянистые; зонтики (8) 10–22-лучевые; зубцы чашечки короткие; лепестки одинаковые, со спинки опушенные; секреторные каналцы широкие, немного уже ложбинок, доходят до основания плода.

Semenovia vaginata Pimenov, 2008, Novosti Sist. Vyssh. Rast. 40: 192. – **Typus.** Kirghizia: “Kirghizia, provincia Osch, declivum septentrionale jugi Turkestanici, in vicinitate pagi Andigen, locus

Sary-jaz, 39°49' N, 70°30' E, 15.07.1969, M.G. Pimenov, K.I. Borjaev, B.A. Trusov, R.I. Saprunova 1254” (holotype MW0594104! isotype LE!).

Распространение. Киргизия: северный склон Туркестанского хребта. Таджикистан: южный склон Зеравшанского хребта. Вид впервые указан для Таджикистана. К настоящему времени вид достоверно известен только из двух местонахождений (рис. 2).

Таксономические признаки. Стебли плотные; каудекс сильно ветвящийся; влагалища стеблевых листьев широколанцетные, перепончатые; зонтики 8–12-лучевые; зубцы чашечки незаметные; лепестки со спинки густо опушенные,



Рис. 3. Неотип *Semenovia zaprjagaevii* Korovin

наружные увеличенные; секреторные каналы равные, доходят почти до основания плода.

Semenovia zaprjagaevii Korovin, 1973, Izv. Akad. Nauk Tadzhiksk. SSR Otd. Estest. Nauk 2(51): 12; Пименов в Опр. раст. Средней Азии 7: 320 (1983); Korovin & al., 1984, Флора Тадж. ССР, 7: 213, tab. 35, fig. 5; Pimenov & Kljuikov, 2002, Зонтичные Киргизии: 215, tab. XXX,v, map XXII,v. – **Типус:** Kirghizia: “Jugum Turkestanicum, pars septentrionalis, in angustis Orgli, 2100 m s.m., 07.07.1954, Zaprjagaeva”. В настоящее время тип потерян. Предлагаем неотип: “Таджикистан, Туркестанский хребет, ущелье р. Чакры-Газы, на каменистых склонах, $h = 2200$ м, 11.07.1966, М.Г. Попов “(neotype TAD!) (рис. 3).

Распространение. Киргизия, Таджикистан: Северные склоны Алайского и Туркестанского хребтов (рис. 3).

Таксономические признаки. Стебли полые; каудекс маловетвящийся; влагалища стеблевых листьев яйцевидные, белоперепончатые; зонтики 5–11-лучевые; зубцы чашечки короткие или незаметные; лепестки со спинки почти голые, наружные увеличенные; секре-

торные каналы короткие, доходят до середины плода, неравные.

Закключение

Результаты сравнительного молекулярно-филогенетического анализа и морфолого-анатомические данные позволили идентифицировать видовую принадлежность неполно собранных или неопределенных (sp.) гербарных образцов и уточнить границы и распространение критических эндемичных видов рода *Semenovia* в Северном Памиро-Алае. Выявлены три группы образцов, соответствующих известным видам – *S. alatica*, *S. vaginata* и *S. zaprjagaevii*. Обнаружена хорошо поддерживаемая на молекулярном уровне группа образцов (49*, 99*, 101*, 179* и 180*). Для выяснения таксономического статуса этой группы необходимо провести дополнительные анатомо-морфологические исследования. Для вида *S. vaginata*, известного только с территории Киргизии, найдено второе местонахождение на южном склоне Зеравшанского хребта на территории Таджикистана. Вид *Seseli tragioides* отнесен в синонимы *Semenovia bucharica*.

Работа проведена в рамках госзадания МГУ им. М. В. Ломоносова № АААА-А16-116021660046-9, при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 15-29-02748) выполнен молекулярно-филогенетический анализ материала.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Список видов, ITS-последовательности которых использованы при построении молекулярно-филогенетического дерева

Semenovia alatica* 63 Киргизия, южный склон Алайского хребта, долина р. Кызыл-Эшме, бассейн р. Кызыл-Су, 12.08.1981, Иконников, Ладыгина (MW0897154), MN128269; ***Semenovia alatica* 96*** Киргизия, Ошская обл., северный склон Туркестанского хребта, урочище Сары-яз, 15.07.1969, М.Г. Пименов и др., № 1183 (MW0897153), MN128270; ***Semenovia alatica* 98** (Isotypus), Киргизия, северный склон Алайского хребта, западнее оз. Курбан-Куль, 15.06.2006, Лазьков (MW0594097), MN128271; ***Semenovia bucharica* 72** Таджикистан, бассейн р. Варзоб, долина р. Майхуры в 5 км от устья, 11.06.1971, М.Г. Пименов и др., № 644 (MW0864873), MN128272; ***Semenovia bucharica* 105** Таджикистан, северный склон хребта Кабудкрым, р. Каморооб, левый приток Дарай-Тангак, на влажных скалах, единично в трещине скалы, 03.08.2012, М.Г. Пименов, Е.В. Ключиков, У.А. Украинская, № 9 (MW0897157), MN128273;

Semenovia bucharica* 107** Таджикистан, северный склон хребта Кабудкрым, р. Каморооб, приток Пагамдара, 04.08.2012, М.Г. Пименов, Е.В. Ключиков, У.А. Украинская, № 14 (MW0897155, 0897156), MN128274; ***Semenovia bucharica* 108 Таджикистан, р. Туполанг, 16.07.1947, Сумневич (TAD) MN128275; ***Semenovia bucharica* 822*** (Holotypus *Seseli tragioides*), Таджикистан, Каратегинский хребет, северный склон хребта Кабуд-Крым, бассейн р. Комароу, окрестности кишлака Дарай-Тангак, долина ручья Пагамдара, 03.07.1988, М.Г. Пименов, М.Г. Васильева, Т.В. Лаврова, № 244 (MW0593889), MN128276; ***Semenovia dasycarpa* 76** Киргизская ССР, северный склон Алайского хребта, пос. Кызылбулак, ниже пос. Акбосого, 06.08.1989, М.Г. Пименов, Е.В. Ключиков, № 148 (MW0864875), MN128277; ***Semenovia dasycarpa* 78** Таджикистан, южный склон Алайского и Зеравшанского хребтов (их стык), верховья р. Ярхыч, 07.08.2012, М.Г. Пименов, Е.В. Ключиков, У.А. Украинская, № 23 (MW0897150-0897152), MN128278; ***Semenovia***

dissectifolia* 104** (Holotypus) Таджикистан, ГБАО, Шугнанский р-н, восточные отроги Рушанского хребта, перевал Кой-Тезек, 02.08.2011, Е.В. Ключиков, У.А. Украинская, Е.А. Захарова, № 20 (MW0594098), MN128279; ***Semenovia furcata* 48** Таджикистан, южный склон Заалайского хребта, ущелье Саук-Сай, 27.07.1968, Кочкарева, № 6970 (TAD), MN128280; ***Semenovia furcata* 103** (Neotypus) Таджикистан, ГБАО, бассейн р. Билянд-Киик, близ истоков р. Сельдара, $h = 3100$ м, 18.08.1958, Сидоров, № 8152 (TAD), MN128281; ***Semenovia heterodonta* 75** Таджикистан, Варзобский р-н, перевал Анзоб, среди выступов скал, $h = 3386$ м, 31.07.2012, М.Г. Пименов, Е.В. Ключиков, У.А. Украинская, № 2 (MW0897143-0897148), MN128282; ***Semenovia imbricata* 41** Таджикистан, Памир, Шугнан, скалы над р. Гунт, 31.07.1931, Липшиц, № 671 (LE), MN128283; ***Semenovia imbricata* 106** (Holotypus) Таджикистан, ГБАО, Шугнанский р-н, северный склон Шугнанского хребта, левый берег р. Гунт, устье р. Дузахдара, левый берег при впадении в р. Тогузбулок, 01.08.2011, Е.В. Ключиков, У.А. Украинская, Е.А. Захарова, № 13 (MW0594100), MN128284; ***Semenovia pamirica* 42** Таджикистан, Памир, сухой склон берега оз. Чукур-Куль у перевала Хоргуш, 21.07.1956, Иконников, № 27 (LE), MN128285; ***Semenovia pimpinelloides* 45** Узбекистан, Кашкадарьинская обл., бассейн р. Кызыл-Дарья, западный склон Гиссарского хребта, 14.08.2010, М.Г. Пименов, Е.В. Ключиков, № 8 (MW0864993), MN128286; ***Semenovia vachanica* 43** Таджикистан, западный Памир, южный склон Ваханского хребта, ущелье Баршор, 29.08.1962, Курбанбеков, № 736 (TAD), MN128287; ***Semenovia vachanica* 58** (Holotypus) Таджикистан, ГБАО, Ишкашимский р-н, западный склон Ишкашимского хребта, левый берег р. Даргаухеуз, правого. притока р. Богушдара, выше кишлака Боло на 6 км, 05.08.2011, Е.В. Ключиков, У.А. Украинская, Е.А. Захарова, № 28 (MW0594102), MN128288; ***Semenovia vaginata* 97** (Holotypus) Киргизия, Ошская обл., северный склон Туркестанского хребта, урочище Сарыяз, 15.07.1969, М.Г. Пименов и др., № 1254 (MW0594104), MN128289; ***Semenovia vaginata* 845 Таджикистан, юж. склон Зеравшанского хребта, бассейн р. Сорбог (система Сурхоба), урочище Газни, $h = 3600$ м, 22.08.1966, Стрижова, № 4129 (TAD), MN128290; ***Semenovia zaprjagaevii* 93** Таджикистан, Туркестанский хребет, ущелье р. Чакры-Газы, на каменистых склонах, $h = 2200$ м, 11.07.1966, Попов, (TAD), MN128291; ***Semenovia zaprjagaevii* 94** Киргизия, Туркестанский хре-

бет, урочище Шардалак, арчевник, 28.07.1956, Айдарова (MW0897142), MN128292; ***Semenovia zaprjagaevii* 95** Киргизия, северный склон Туркестанского хребта, урочище Тео-Джайляу, р. Карабука, арчевник, 11.07.1981, М.Г. Пименов, М.Г. Васильева, Л.П. Томкович, № 170 (MW0865056), MN128293; ***Semenovia zaprjagaevii* 183*** Киргизия, Туркестанский хребет, междуречье Исфаны и Ляйляк, урочище Кирк-Булок, 19.07.2007, Ганыбаева (FRU), MN128294; ***Semenovia* sp. 101*** Киргизия, северный склон Туркестанского хребта, долина р. Андыген, урочище Сары-Джаз, $h = 2826$ м, 07.09.2015, Е.В. Ключиков, У.А. Украинская № 1 (МНА), MN128295; ***Semenovia* sp. 49*** Киргизия, Туркестанский хребет, 70 км западнее села Ляйляк, скалы, $h = 2500$ м, 25.09.2011, Лазьков (FRU), MN128296; ***Semenovia* sp. 99*** Киргизия, северный склон Туркестанского хребта, долина р. Андыген в среднем течении, урочище Сары-Джаз, в трещинах скал, $h = 2767$ м, 08.09.2015, Е.В. Ключиков, У.А. Украинская, № 5 (МНА), MN128297; ***Semenovia* sp. 179*** Таджикистан, северный склон Туркестанского хребта, ущелье Ворух, на известковых скалах, $h = 2300$ м, 03.07.1969, Коннов, № 2930 (TAD), MN128298; ***Semenovia* sp. 180*** Таджикистан, северный склон Туркестанского хребта, ущелье Ворух, на скалах и щебнистых склонах, $h = 2500$ м, 03.07.1969, Коннов, № 2946 (TAD), MN128299.

Таксоны, ITS-последовательности которых взяты из базы GenBank

Azilia eryngioides (Pau) Hedge & Lamond, AF008620, AF009099; *Bilacunaria microcarpa* (M.Bieb.) Pimenov & V.N.Tikhom., KJ700298; *Cachrys cristata* DC., KX452218; *Cachrys libanotis* L., KJ395460; *Carum carvi* L., KF454471; *Cymbocarpum anethoides* DC., GU190156; *Cymbocarpum wiedemannii* Boiss., GU291352; *Ducrosia anethifolia* (DC.) Boiss., AY941268, AY941296; *Ducrosia assadii* Alava, DQ427043; *Ferulago angulata* Boiss., AY941272, AY941300; *Heracleum lehmannianum* Bunge, DQ427048; *Heracleum pastinacifolium* K. Koch, EF043022; *Heracleum sibiricum* L., EF043030; *Kalakia marginata* (Boiss.) Alava, FJ861172, FJ828989; *Pastinaca clausii* (Ledeb.) Calest., DQ996579; *Pastinaca sativa* L., FJ861173, FJ829023; *Prangos acaulis* (DC.) Bornm., KX452221; *Prangos haussknechtii* Boiss., KX982517; *Semenovia alaica* Lazkov, FJ861176, FJ828992; *Semenovia furcata* Korovin, FJ861179, FJ828995; *Semenovia heterodonta* (Korovin) Manden, FJ861181, FJ828997; *Semenovia pamirica* (Lipsky) Manden.,

FJ861184, FJ829000; *Semenovia pimpinelloides* (Nevski) Manden., FJ861185, FJ829001; *Semenovia rubtzovii* (Schischk.) Manden., FJ861186, FJ829002; *Semenovia tragioides* AY941288, AY941316; *Semenovia transiliensis* Regel & Herder, EU526113, EU526114; *Semenovia zaprjagaevii* Korovin, FJ861206, FJ829007; *Seseli montanum* Pall. ex

Ledeb., MG697141; *Seseli rigidum* Waldst. & Kit., MG697140; *Seseli tortuosum* Sm., AY179031; *Tetrataenium aquilegifolium* (C.B.Clarke) Manden., FJ861192, FJ829021; *Tetrataenium rigens* (DC.) Manden., FJ861200, FJ829015; *Tetrataenium sprengelianum* (Wight & Arn.) Manden., FJ861195, FJ829010.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Коровин Е.П. Новые таксоны семейства Зонтичных из Памиро-Алая // Изв. АН Тадж. ССР. Отделение биологических наук. 1973. Т. 2. № 51. С. 9–12 [Korovin E.P. Novye taksony semeistva Zontichnykh iz Pamiro-Alaya // Izv. AN Tadjh. SSR. Otdelenie biologicheskikh nauk. 1973. T. 2. № 51. S. 9–12].
- Коровин Е.П., Пименов М.Г., Кинзикаева Г.К. Umbelliferae Moris. // Флора Таджикистана. Т. 7. Л., 1984. С. 19–214. [Korovin E.P., Pimenov M.G., Kinzikaeva G.K. Umbelliferae Moris. // Flora Tadjhikistana. T. 7. L., 1984. S. 19–214].
- Лазьков Г.А. Новый вид рода *Semenovia* (Umbelliferae) из Киргизии // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 2. С. 912–915 [Laz'kov G.A. Novyi vid roda *Semenovia* (Umbelliferae) iz Kirgizii // Bot. zhurn. 2007. T. 92. № 2. S. 912–915].
- Лазьков Г.А., Султанова Б.А. Кадастр флоры Кыргызстана. Сосудистые растения // Morrlinea. 2011. Vol. 24. P. 1–166 [Laz'kov G.A., Sultanova B.A. Kadastr flory Kyrgyzstana. Sosudistye rasteniya // Morrlinea. 2011. Vol. 24. P. 1–166].
- Манденова И.П. Материалы по систематике трибы Pastinaceae K.-Pol. emend. Manden. (Umbelliferae – Apiaceae) // Тр. Тбилисского Ботанического Института. 1959. Т. 20. С. 3–57 [Mandanova I.P. Materialy po sistematike triby Pastinaceae K.-Pol. emend. Manden. (Umbelliferae – Apiaceae) // Tr. Tbilisskogo Botanicheskogo Instituta. 1959. T. 20. S. 3–57].
- Пименов М.Г. Сем. Umbelliferae – Зонтичные // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1983. Т. 7. С. 167–322 [Pimenov M.G. Sem. Umbelliferae – Zontichnye // Opredelitel' rastenii Srednei Azii. Tashkent, 1983. T. 7. S. 167–322].
- Пименов М.Г. Два новых вида семейства Umbelliferae Juss. из Памиро-Алая // Новости систематики высших растений. БИН РАН. 2008. Т. 40. С. 190–196 [Pimenov M.G. Dva novykh vida semeistva Umbelliferae Juss. iz Pamiro-Alaya // Novosti sistematiki vysshikh rastenii. BIN RAN. 2008. T. 40. S. 190–196].
- Пименов М.Г., Ключков Е.В. Зонтичные Киргизии. М., 2002. 288 с. [Pimenov M.G., Klyukov E.V. Zontichnye Kirgizii. M., 2002. 288 s.].
- Украинская У.А. Распространение видов рода *Semenovia* (Umbelliferae) в Средней Азии // Бот. журн. 2011. Т. 96. № 6. С. 784–793 [Ukrainskaya U.A. Rasprostraneniye vidov roda *Semenovia* (Umbelliferae) v Srednei Azii // Bot. zhurn. 2011. T. 96. № 6. S. 784–793].
- Ajani Y., Ajani A., Cordes J.M., Watson M.F., Downie S.R. Phylogenetic analysis of nrDNA ITS sequences reveals relationships within five groups of Iranian Apiaceae subfamily Apioideae // Taxon. 2008. Vol. 57. P. 383–401.
- Alava R. *Semenovia* // Flora Iranica. T. 162. Graz. 1987. P. 479–490.
- Baldwin B.G. Phylogenetic utility of the internal transcribed spacers of nuclear ribosomal DNA in plants: an example from the Compositae // Molecular Phylogenetics and Evolution. 1992. Vol. 1. P. 84–256.
- Downie S.R., Spalik K., Katz-Downie D.S., Reduron J.-P. Major clades within Apiaceae subfamily Apioideae as inferred by phylogenetic analysis of nrDNA ITS sequences // Plant Diversity and Evolution. 2010. Vol. 128. N 1–2. P. 111–136.
- Edgar R.C. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput // Nucleic Acids Research. 2004. Vol. 32. P. 1792–1797.
- Felsenstein J. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap // Evolution. 1985. Vol. 39. P. 783–791.
- Hall T.A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // Nucleic Acids Symposium Series. 1999. N 41. P. 95–98.
- Liu J., Shi L., Han J., Li G., Lu H., Hou J., Zhou X., Meng F., Downie S.R. Identification of species in the angiosperm family Apiaceae using DNA barcodes // Molecular Ecology Resources. 2014. N 14. P. 1231–1238.
- Pimenov M.G. Updated checklist of Chinese Umbelliferae: nomenclature, synonymy, typification, distribution // Turczaninowia. 2017. Vol. N 2. P. 106–239.
- Pimenov M.G., Leonov M.V. The Genera of the Umbelliferae. A Nomenclator. London. 1993. 164 p.
- Pu Fading, Watson M.F. *Semenovia* Regel et Herd. // Flora of China. (Apiaceae through Ericaceae). Beijing et St. Louis, 2005. Vol. 14. P. 202–203.
- Regel E., Herder F. Enumeratio Plantarum in regionibus cis – et Transiliensibus a cl. Semenovio anno 1857 collectarum. // Bulletin de la Societe Imperiale des Naturalistes. Moscou. 1866. Vol. 39. N 3. P. 79.
- Ronquist F.R., Huelsenbeck J.P. Mr BAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models // Bioinformatics. 2003. N 19. P. 1572–1574.
- Swofford, D.L. PAUP*. Phylogenetic analysis using parsimony (and Other Methods), version 4.0. - Sunderland: Massachusetts, Inc. Publishers, 2003. Sinauer Associates.
- Ukrainskaja U.A., Pimenov M.G., Klyukov E.V. *Semenovia pulvinata*, *S. dissectifolia*, *S. imbricata* and *S. vachanica* spp. nov. from Tajikistan and other nomenclatural combinations in *Semenovia* (Apiaceae) // Nordic Journal of Botany. 2013. Vol. 31. N 6. P. 648–665.
- Valiejo-Roman C.M., Terentieva E.I., Samigullin T.H., Pimenov M.G. Relationships among genera in Sanicu-

- loideae (Umbelliferae) and connected taxa inferred from ITS sequences of nuclear ribosomal DNA // *Taxon*. 2002. Vol. 51. P. 91–101.
- Valiejo-Roman C.M., Terentieva E.I., Samigullin T.H., Pimenov M.G., Ghahremani-Nejad F., Mozaffarian V. Molecular data (nrITS-sequencing) reveal relationships among Iranian endemic taxa of the Umbelliferae // *Feddes Repertorium*. 2006. Vol. 117. P. 367–388.
- Xiao Q-Y., Hu H-Y., Tong F., Li M-J., He X-J. *Semenovia torilifolia* is conspecific with *S. malcolmii* (Apiaceae) based on morphology and molecular data // *Phytotaxa*. 2017. Vol. 321. N 3. P. 225–237.
- Yu Y., Downie S.R., He X., Deng X., Yan L. Phylogeny and biogeography of Chinese *Heracleum* (Apiaceae tribe Tordylieae) with comments on their fruit morphology // *Plant Systematics and Evolution*. 2011. N 296. P. 179–203.

Поступила в редакцию / Received 04.07.2019

Принята к публикации / Accepted 20.01.2020

TAXONOMIC REVISION OF ENDEMIC SPECIES OF THE GENUS *SEMENOVIA* (UMBELLIFERAE-APIOIDEAE) DISTRIBUTED IN NORTHERN PAMIR-ALAY BASED ON ANALYSIS OF MORPHOLOGICAL AND MOLECULAR DATA

U.A. Ukrainskaja¹, E.I. Terentieva², T.H. Samigullin³, E.V. Kljuykov⁴

Based on the results of morphological-anatomical and molecular-phylogenetic data analysis, taxonomic revision of critical endemic species of *Semenovia* genus in the Northern Pamir-Alay (*S. alaica*, *S. vaginata* и *S. zaprjagaevii*) has been performed. According to the received results, a conspect of *Semenovia* species for this region is elaborated, key for their determination has been created and diagnostic characters have been specified. The complex approach to investigation of critical species has allowed carrying out their diagnostics and clarifying distribution of endemic species *S. vaginata* and *S. alaica*. The performed analysis of morphological characteristics along with molecular data has permitted us to relate *Seseli tragioides* to synonyms of *Semenovia bucharica*.

Key words: ITS, phylogeny, *Semenovia*, Umbelliferae, Apioideae, Northern Pamir-Alay.

Acknowledgements. The work has been implemented within the frames of the government business for M.V. Lomonosov MSU № AAAA-A16-116021660046-9, at financial support of RFFR grant 15-29-02748.

¹ Ukrainskaya Uljana Alekseevna, Botanical Garden, Moscow State University (ulja_ukr@mail.ru); ² Terentieva Elena Igorevna, Botanical Garden, Moscow State University (el.terentieva@mail.ru); ³ Samigullin Tagir Chalafovich, Belozersky Institute of Physico-Chemical Biology, Moscow State University (tagrai@mail.ru); ⁴ Kljuykov Evgenii Vasilevich, Botanical Garden, Moscow State University (kljuykov@gmail.com).

УДК 582.594.2, 581.[95+91], 577.212.3

УТОЧНЕНИЕ СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЫ АРЕАЛА *DACTYLORHIZA BALTICA* (KLINGE) ORLOVA (ORCHIDACEAE)

Т.И. Варлыгина¹, Г.В. Дегтярева², С.В. Ефимов³, Т.Х. Самигуллин⁴,
Е.И. Терентьева⁵

В г. Мурманск в 2016 г. были найдены и обследованы локальные популяции *Dactylorhiza baltica* и *D. maculata*. Поскольку *D. baltica* относится к сложным гибридогенным видам и никогда ранее для Мурманской обл. не указывалась, то для подтверждения находки традиционное определение вида по морфологическим признакам использовано нами в сочетании с молекулярным анализом внутренних транстрибуемых спейсеров (ITS 1,2) участка 18S – 26S ядерной рибосомной ДНК. В построенных молекулярно-филогенетических деревьях образцы *D. baltica* формируют отдельный высоко поддерживанный кластер. Полученные с помощью молекулярных методов результаты подтвердили, что в г. Мурманск нами обнаружено самое северное для европейской части России местонахождение *D. baltica*.

Ключевые слова: *Dactylorhiza*, Orchidaceae, Мурманская область, филогения, ITS.

В настоящее время в роде *Dactylorhiza* Neck. ex Nevski (сем. Orchidaceae) идут процессы активного видообразования (Аверьянов, 1979; Pillon et al., 2006; Devos et al., 2006; Shipunov, Efimov, 2015; Филиппов, Андропова, 2017) с выраженной экологической и географической изменчивостью. Род насчитывает около 50–70 видов, распространенных в странах с умеренным и бореальным климатом. Центром биоразнообразия рода *Dactylorhiza* является Западная Европа, и по мере продвижения на восток число видов этого рода сокращается. Большинство видов общепризнаны (Невский, 1935; Аверьянов, 2000; Vermeulen и др., 1947), однако их объем не всегда одинаков в понимании разных авторов, а определение порой вызывает значительные трудности из-за наличия растений, имеющих промежуточные морфологические признаки.

Виды рода *Dactylorhiza* из секции *Dactylorhiza* часто скрещиваются между собой, образуя многочисленные гибриды. Считают, что *Dactylorhiza baltica* (Klinge) Orlova представляет собой стабилизированный гибридогенный вид. Одни авторы полагают, что *D. baltica* происходит от гибриди-

зации *D. fuchsii* (Druce) Soó × *D. majalis* (Rchb.) Rauschert (Цвелёв, 2000), другие исследователи на основе изучения генетического полиморфизма (Ефимов, 2012) или использования молекулярных методов (Shipunov et al., 2005) отмечают гибридогенное происхождение *D. baltica* от другой пары видов *D. fuchsii* × *D. incarnata* (L.) Soó.

Ареал *D. baltica* на территории России состоит из двух частей, расположенных в Европейской России (Смолянинова, 1976) и в Сибири (Иванова, 1987), хотя есть мнение, что в Сибири этот вид отсутствует (Куликов, Филиппов, 1999). В любом случае азиатская часть ареала нуждается в проверке (Вахрамеева и др., 2014). В Европейской России вид распространен преимущественно в лесной зоне от самых западных регионов до Южного Урала. Северная граница ареала вида в европейской части проходит по Ленинградской, Вологодской и Архангельской областям (Вахрамеева и др., 2014). Для Мурманской обл. вид ранее не указывался (Флора Мурманской области, 1954; Красная книга Мурманской области, 2014). Найденное нами местонахождение *D. baltica* расположено значительно севернее основного ареала вида, за полярным

¹ Варлыгина Татьяна Ивановна – ст. науч. сотр. Ботанического сада Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (tat-varlygina@yandex.ru); ² Дегтярева Галина Викторовна – вед. науч. сотр. Ботанического сада Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (degavi@mail.ru); ³ Ефимов Сергей Владимирович – ст. науч. сотр. Ботанического сада Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (efimov-msu@yandex.ru); ⁴ Самигуллин Тагир Халафович – ст. науч. сотр. НИИ физико-химической биологии имени А.Н. Белозерского (tagrai@mail.ru); ⁵ Терентьева Елена Игоревна – ст. науч. сотр. Ботанического сада Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (el.terenteva@mail.ru).

кругом. *D. baltica* занесена в Красную книгу РФ (2008).

В данной работе для уточнения таксономического статуса видов рода *Dactylorhiza*, найденных в ходе экспедиции по Мурманской обл. (2016 г.), был использован традиционный анализ морфологических признаков в сочетании с молекулярными методами.

Материалы и методы

Растительный материал *D. baltica* собран летом 2016 г. в г. Мурманск.

В исследуемой популяции были взяты фрагменты вегетативных и генеративных частей растений для молекулярных исследований в целях уточнения их таксономического статуса. В анализ были также включены гербарные образцы, хранящиеся в гербариях MW и МНА (Приложение). Для молекулярно-филогенетического анализа нами были определены ядерные последовательности межгенного участка (ITS1-5,8S-ITS2) транскрибируемого рибосомного оперона, так как уровень его эволюционной изменчивости попадает в рамки, подходящие для идентификации таксонов и установления родственных отношений на уровне родов и видов (Baldwin et al., 1995; Cheng et al., 2016). Выделение ДНК, амплификация и секвенирование участка (ITS1-5,8S-ITS2) проводили согласно методике, описанной в работе Valiejo-Roman et al. (2002). Полученные амплификаты были просеквенированы с двух цепей. При просмотре хроматограмм участка (ITS1-5,8S-ITS2) в программе (Chromas Lite 2.3) у анализируемых видов не было отмечено двойных пиков и расхождений при прочтении нуклеотидных последовательностей, просеквенированных с прямого и обратного праймеров.

Вновь полученные нуклеотидные последовательности видов рода *Dactylorhiza* аннотированы в GenBank (Приложение).

Все ITS-последовательности анализируемых видов выравнивали в программе MUSCLE (Edgar, 2004). Просмотр результатов выравнивания нуклеотидных последовательностей и последующую ручную доработку выполняли в программе BioEdit version 5.0.9. (Hall, 1999). Набор из 42 выравненных нуклеотидных последовательностей ITS 1,2 ярдНК содержит 642 позиции, из которых 576 – консервативные, 36 – парсимонно-информативные и 30 – парсимонно-неинформативные. Молекулярно-филогенетические деревья были построены по ITS-последовательностям двумя способами – методом Mr. Bayes 3.1 (Ronquist, Huelsenbeck, 2003) и методом максимальной экономии PAUP* 4.0b8 (Swofford, 2003). Полученные

топологии деревьев не идентичны, но конгруэнтны в основных узлах. В статье мы приводим строгое консенсусное молекулярно-филогенетическое дерево, построенное методом максимальной экономии (рис. 1).

Результаты и обсуждение

Летом 2016 г. в рамках проекта «Ковчег» сотрудниками ботанического сада и биологического факультета МГУ проведена экспедиция по изучению редких видов растений Мурманской обл. (сем. Orchidaceae). В г. Мурманск 7 июля на склоне холма от Спасо-Преображенского собора в сторону Семёновского озера на сыром злаково-разнотравном лугу были найдены и обследованы локальные популяции двух видов: *Dactylorhiza baltica*, которая впервые обнаружена в Мурманской обл. (7.VII 2016, Варлыгина Т.И., Дегтярева Г.В., Ефимов С.В., Терентьева Е.И.) (рис. 2), а также *D. maculata* (L.) Soó. Ближайшие находки пальчатокоренника балтийского отмечены значительно южнее – в Ленинградской, Вологодской и Архангельской областях (Вахрамеева и др., 2014). В последнее десятилетие отмечено расширение ареала этого вида в европейской части России, в том числе и в северных регионах – находки в Архангельской обл. и на юге Республики Карелия (Ефимов, 2018). На севере Мурманской обл. встречается только один из родительских видов (*D. fuchsii*), а *D. incarnata* отсутствует, поэтому образование здесь спонтанного гибрида представляется маловероятным. Поскольку семена орхидных очень мелкие, пылевидные, то более вероятен, по нашему мнению, занос семян ветром или на оперении перелетных птиц.

Фрагмент популяции *D. baltica*, обнаруженный нами на холме, насчитывал 10 особей (8 генеративных в фазе цветения и две имматурные). Растения встречались рассеянно по 1–3 экз. Молодые особи располагались вблизи генеративных. Основная часть популяции этого вида была обнаружена на сыром разнотравном лугу вдоль ручья, протекающего у подножья холма, на котором стоит храм. Обследовать ее нам не представилось возможным.

Растения были определены нами по морфологическим признакам, в том числе по тем признакам, которые не учтены в работе (Shipunov и др., 2005) – наличие полого стебля, форма губы цветка и форма пятен на листьях. У найденных нами генеративных особей высота растений достигала 200–470 мм. Они имели длину соцветия 50–80 мм, длину листа 140–175 мм, ширину листа 35–40 мм, длину шпорца 6–7 мм, длину губы 6–9 мм и ширину губы 7,5–12 мм, что соответствует данным,

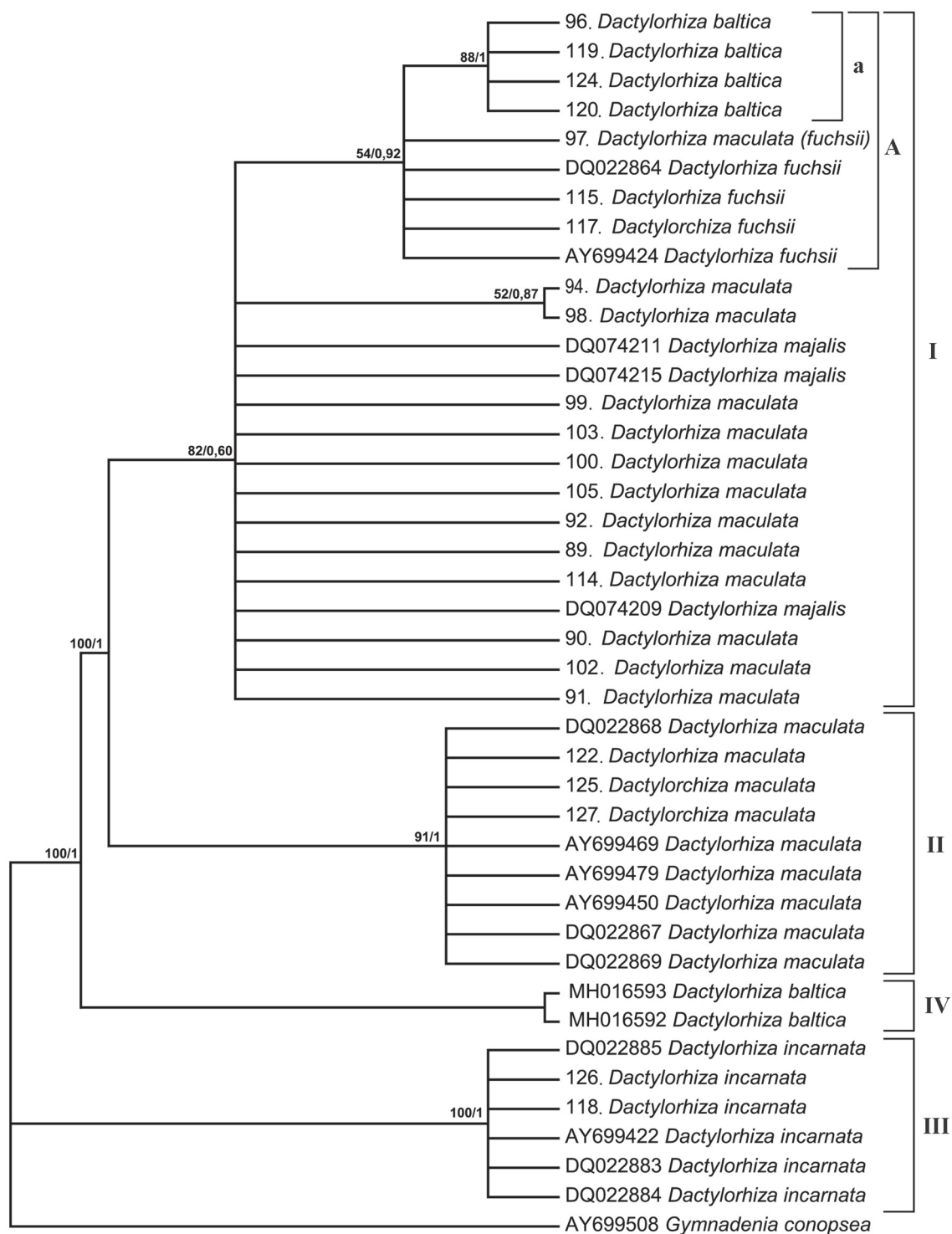


Рис. 1. Строгое консенсусное дерево, полученное из 51 равнооптимального дерева, построенного методом максимальной экономии. Цифрами указаны значения поддержки ветвей (булстреп-поддержка для максимальной экономии и постериорные вероятности для байесовского анализа соответственно)



Рис. 1. *Dactylorhiza baltica* (Klinge) Orlova в черте г. Мурманск

приведенным в таблице статьи по *D. baltica* в Европейской России (Shipunov и др., 2005).

Для более точной оценки видовой принадлежности найденных растений в анализ были включены образцы *D. maculata*, собранные в этом же месте, а также образцы *Dactylorhiza* из 6 популяций, найденных в других районах Мурманской обл. (п-ов Рыбачий, Турий мыс, окрестности пос. Варзуга). Кроме того, для молекулярно-филогенетического анализа из базы данных GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/>) были дополнительно взяты 15 нуклеотидных последовательностей (ITS 1, 2) четырех видов рода *Dactylorhiza* (*D. maculata*, *D. majalis*, *D. fuchsii*, *D. incarnata*) (Приложение). Выборку таксонов для молекулярного анализа осуществляли, опираясь на предыдущие работы (Цвелёв, 2000; Ефимов, 2012; Shipunov et al., 2005). В качестве внешней группы был использован вид *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. – таксон, близкий к роду *Dactylorhiza*.

В построенном нами филогенетическом дереве виды рода *Dactylorhiza* формируют 4 хорошо поддержанные клады (I, II, III и IV), что подтверж-

дает их естественность (рис. 2). В состав клады I входят все образцы, собранные на территории Мурманской обл., гербарные образцы (114, 115, 117, 120, 121, 124) и 5 образцов из базы данных GenBank. В клады II и III входят образцы из европейских популяций (данные GenBank) и гербарные образцы, собранные в европейской части России (Приложение).

Клада II представлена образцами *D. maculata*, а в состав клады III входят образцы *D. incarnata*. (рис. 1).

При сравнении ITS-последовательностей всех анализируемых таксонов рода *Dactylorhiza* для образцов клады I были выявлены синапоморфные замены, которые отличают их от таксонов клады II, III и IV.

В кладе I образцы видов *D. baltica* и *D. fuchsii* формируют субкладу A. Все проанализированные образцы *D. baltica* (96, 119, 120, 124) сгруппировались вместе и образовали высоко поддерживанный компактный кластер а в субкладе A (рис. 1). Нуклеотидные последовательности (ITS) этих образцов идентичны и имеют замены, которые маркируют положение образцов *D. baltica* в

этом кластере. Образцы *D. fuchsii* (115, 117, DQ 022864, AY699424) занимают сестринскую позицию к группе образцов *D. baltica*, это указывает на их близкородственные отношения и хорошо согласуется с морфологическими данными. Образец 97, найденный на п-ове Рыбачий, на правом берегу р. Скорбеевка в сырой западине среди кустарничковой тундры был определен в природе как *D. maculata*, но по результатам анализа ITS последовательностей данный образец вошел в группу к *D. fuchsii*. Полученный результат требует дальнейших морфологических исследований.

Все образцы *D. maculata*, собранные на территории Мурманской обл., гербарный образец 114 (собранный в Архангельской обл., Устьянский р-н) и образцы *D. majalis* (данные GB) входят в кладу I и занимают базальное положение к образцам субклады A.

Таким образом, результаты морфологического и сравнительного молекулярно-филогенетического

го анализа подтвердили принадлежность собранных образцов к виду *D. baltica*.

Обнаруженную нами в результате исследований в г. Мурманск локальную популяцию в настоящее время можно считать самым северным местонахождением вида в европейской части России.

Между кладами II и III, которые сформированы образцами *D. maculata* и *D. incarnata*, два образца *D. baltica* из базы данных GenBank сгруппированы вместе и образуют самостоятельную, высоко поддержанную кладу IV. Это подтверждает предположение группы авторов (Кириллова и др., 2018), что данные образцы не относятся к *D. baltica*, которая представляет собой стабилизированный гибридогенный вид, возникший при гибридизации *D. fuchsii* × *D. majalis* (Цвелёв, 2000) или *D. fuchsii* × *D. incarnata* (Ефимов, 2012; Shipunov et al., 2005). На основании вышеизложенного можно заключить, что образцы из клады IV требуют дальнейшего изучения.

Работа выполнена в рамках госзадания МГУ им. М. В. Ломоносова № АААА-А16-116021660049-0: сбор материала на территории Мурманской области; при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 14-50-00029): анализ материала морфологическими методами, молекулярно-филогенетический анализ.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Список видов, ITS-последовательности которых использованы при построении молекулярно-филогенетического дерева

***D. baltica* (96)** г. Мурманск, склон холма от Спасо-Преображенского собора в сторону Семёновского озера, на разнотравно-злаковом лугу, 7.07.2016, Т.И. Варлыгина и др., (MW0568629), MN135946; ***D. baltica* (119)** Калужская обл., Козельский р-н, Национальный парк «Угра», 27.06.2003, Я.В. Косенко, М.Д. Логачева и др., (MW0295297), MN135947; ***D. baltica* (120)** Московская обл., Национальный парк «Лосинный остров», заболоченный молодой березняк, 18.06.2012, С. Майоров, (MW0295308), MN135948; ***D. baltica* (124)** Московская обл., Талдомский р-н, дер. Дмитровка, 7.07.2008, А.В. Щербаков, (MW0295306), MN135949; ***D. fuchsii* (115)** Владимирская область, Вязниковский р-н, близ дер. Юрышкино, 26.06.1971, В.Н. Тихомиров, № 5210, (MW0295415), MN135955; ***D. fuchsii* (117)** Владимирская обл., Вязниковский р-н, окрестности дер. Илевники 13.06.1971, В.Н. Тихомиров, № 5156, (MW0295417), MN135956; ***D. incarnata* (118)**

Владимирская обл., Собинский р-н, дер. Коростылево, 20.06.1971, В.С. Новиков, № 6162, (MW0295733), MN135957; ***D. incarnata* (126)** Владимирская обл., дер. Дубенки, 4.06.1972, В.Н. Тихомиров, № 10272, (MW0295737), MN135958; ***D. maculata* (89)** Мурманская обл., Терский р-н, Соловецкий остров на р. Варзуга в окрестности пос. Варзуга, на разнотравно-злаковом лугу по берегу реки, 1.07.2016, Т.И. Варлыгина и др., образец 4, (MW0568638), MN135959; ***D. maculata* (90)** Мурманская обл., Терский р-н, Соловецкий остров на р. Варзуга в окрестности пос. Варзуга, на разнотравно-злаковом лугу по берегу реки, 1.07.2016, Т.И. Варлыгина и др., образец 7, (MW0568637), MN135960; ***D. maculata* (91)** Мурманская обл., Терский р-н, Соловецкий остров на р. Варзуга в окрестности пос. Варзуга, на разнотравно-злаковом лугу по берегу реки, 1.07.2016, Т.И. Варлыгина и др., образец 2, (MW0568636), MN135950; ***D. maculata* (92)** Мурманская обл., Терский р-н, Соловецкий остров на р. Варзуга в окрестности пос. Варзуга, на разнотравно-злаковом лугу по берегу реки, 1.07.2016, Т.И. Варлыгина и

др., образец 5, (MW0568638), MN135961; ***D. maculata* (94)** Мурманская обл., окрестности пос. Варзуга, дорога к Святому источнику, 2.07.2016, Т.И. Варлыгина и др., образец 11, (MW0568635), MN135962; ***D. maculata* (98)** г. Мурманск, вдоль шоссе по ул. Челюскинцев, по берегу ручья около дренажного желоба, в ивняке, 7.07.2017, Т.И. Варлыгина и др., образец 17, (MW0568631), MN135963; ***D. maculata* (99)** г. Мурманск, вдоль шоссе по ул. Челюскинцев, по берегу ручья около дренажного желоба, в ивняке, 7.07.2016, Т.И. Варлыгина и др., образец 15, (MW0568631), MN135952; ***D. maculata* (100)** Мурманская обл., Печенегский р-н, п-ов Рыбачий, по берегу ручья, впадающего в р. Скорбеевка, 9.07.2017, Т.И. Варлыгина и др., образец 18, (MW0568632), MN135964; ***D. maculata* (102)** Мурманская обл., Терский р-н, Кандалакшский государственный природный заповедник, у кордона Турий мыс, по краю леса, возле ручья, 5.07.2017, Т.И. Варлыгина и др., образец 14, (MW0568634), MN135953; ***D. maculata* (103)** Мурманская обл., Терский р-н, окрестности пос. Варзуга, дорога к Святому источнику, 2.07.2016, Т.И. Варлыгина и др., образец 12, (MW0568635), MN135954; ***D. maculata* (105)** Мурманская обл., Печенегский р-н, п-ов Рыбачий, правый берег р. Скорбеевка, возле водопада, 9.07.2016, Т.И. Варлыгина

и др., образец 22, (MW0568633), MN135965; ***D. maculata* (114)** Архангельская обл., Устьянский р-н, 21.07.1996, В.В. Неронов, (MW0296106), MN135966; ***D. maculata* (122)** Владимирская обл., Гусь-Хрустальный, 1.07.1972, В.Н. Тихомиров, Т.В. Лаврова, № 13700 (MW0296243), MN135967; ***D. maculata* (125)** Рязанская обл., Касимовский р-н, 3 км западнее с. Лубяники, 15.07.1977, № 13699, (MW0296247), MN135968, В. Тихомиров, Н. Никонорова; ***D. maculata* (127)** Московская обл., Талдомский р-н, 16.07.2011, Е.Л. Железная, № 283 [МНА], MN135969; ***D. maculata (fuchsii)* (97)** Мурманская обл., Печенегский р-н, п-ов Рыбачий, правый берег р. Скорбеевка, возле водопада, 9.07.2016, Т.И. Варлыгина и др., образец 21, (MW0568633), MN135951.

Образцы из базы данных GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/>).

D. baltica MH016592; ***D. baltica*** MH016593; ***D. fuchsii*** AY699424; ***D. fuchsii*** DQ022864; ***D. majalis*** DQ074211; ***D. majalis*** DQ074209; ***D. majalis*** DQ074215; ***D. maculata*** DQ022867; ***D. maculata*** DQ022868; ***D. maculata*** DQ022869; ***D. maculata*** AY699460; ***D. maculata*** AY699469; ***D. maculata*** AY699479; ***D. incarnata*** DQ022885; ***D. incarnata*** DQ022883; ***D. incarnata*** DQ022884; ***D. incarnata*** AY699422; ***Gymnadenia conopsea*** AY699508.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ [REFERENCES]

- Аверьянов Л.В. О внутривидовой структуре таксона *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó. s.l. сем. Orchidaceae // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 4. С. 572–582 [Aver'yanov L.V. O vnutrividovoi strukture taksona *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó. s.l. sem. Orchidaceae // Bot. zhurn. 1979. T. 64. № 4. S. 572–582].
- Аверьянов Л.В. Орхидные (Orchidaceae) Средней России // Turczaninowia, 2000. Т. 1. № 1. С. 30–53 [Aver'yanov L.V. Orkhidnye (Orchidaceae) Srednei Rossii // Turczaninowia, 2000. T. 1. № 1. S. 30–53].
- Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В. Орхидные России (биология, экология и охрана). М., 2014. 437 с. [Vakhrameeva M.G., Varlygina T.I., Tatarenko I.V. Orkhidnye Rossii (biologiya, ekologiya i okhrana). M., 2014. 437 s.].
- Ефимов П.Г. Исследования генетического полиморфизма *Dactylorhiza baltica*, *D. fuchsii* и *D. incarnata* (Orchidaceae) из северо-запада Европейской части России методом ISSR // Бот. журн. 2012. Т. 97, № 6. С. 751–760 [Efimov P.G. Issledovaniya geneticheskogo polimorfizma *Dactylorhiza baltica*, *D. fuchsii* i *D. incarnata* (Orchidaceae) iz severo-zapada Evropeiskoi chasti Rossii metodom ISSR // Bot. zhurn. 2012. T. 97, № 6. S. 751–760].
- Ефимов П.Г. Пальчатокоренник балтийский / Красная книга Ленинградской области: Объекты растительного мира / Под ред. Д.В. Гельтман. СПб., 2018. С. 751–752 [Efimov P.G. Pal'chatokorennik baltiiskii / Krasnaya kniga Leningradskoi oblasti: Ob'ekty rastitel'nogo mira / Pod red. D.V. Gel'tman. Spb., 2018. S. 751–752].
- Иванова Е.В. Семейство Orchidaceae // Флора Сибири. Новосибирск, 1987. С. 125–147 [Ivanova E.V. Semeistvo Orchidaceae // Flora Sibiri. Novosibirsk, 1987. S. 125–147].
- Кириллова И.А., Кириллов Д.В., Шадрин Д.М. Морфологический и молекулярно-генетический подходы к изучению рода *Dactylorhiza* в Республике Коми // Вестн. Томского государственного университета. Биология. 2018. № 43. С. 44–65 [Kirillova I.A., Kirillov D.V., Shadrin D.M. Morfologicheskii i

- molekulyarno-geneticheskii podkhody k izucheniyu roda *Dactylorhiza* v Respublike Komi // Vestn. Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya. 2018. № 43. S. 44–65].
- Красная книга Мурманской области. Изд. 2-е, перераб. и доп. / Отв. ред. Н.А. Константинова, А.С. Корякин, О.А. Макарова, В.В. Бианки. Кемерово, 2014. 584 с. [Krasnaya kniga Murmanskoi oblasti. Izd. 2-e, pererab. i dop. / Otv. red. N.A. Konstantinova, A.S. Koryakin, O.A. Makarova, V.V. Bianki. Kemerovo, 2014. 584 s.].
- Красная книга Российской Федерации. В 2 кн. / гл. ред. Ю. П. Трутнев. Кн. 2. Растения и грибы / Под ред. Р.В. Камелин, В.С. Новиков. М., 2008. 855 с. [Krasnaya kniga Rossiiskoi Federatsii. V 2 kn. / gl. red. Yu. P. Trutnev. Kn. 2. Rasteniya i griby / Pod red. R.V. Kamelin, V.S. Novikov. M., 2008. 855 s.].
- Куликов П.В., Филиппов Е.Г. О наличии *Dactylorhiza baltica* (Klinge) Orlova во флорах Урала и Западной Сибири // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1999. Т. 104. Вып. 2. С. 29–33 [Kulikov P.V., Filippov E.G. O nalichii *Dactylorhiza baltica* (Klinge) Orlova vo florakh Urala i Zapadnoi Sibiri // Byul. MOIP. Otd. biol. 1999. T. 104. Vyp. 2. S. 29–33].
- Невский С.А. Семейство Ятрышниковые – Orchidaceae // Флора СССР. Л., 1935. Т. 4. С. 589–730 [Nevskii S.A. Semeistvo Yatryshnikovye – Orchidaceae // Flora SSSR. L., 1935. T. 4. S. 589–730].
- Смольянинова Л.А. Семейство Orchidaceae – Ятрышниковые // Флора Европейской части СССР. Т. 2. С. 10–59 [Smol'yaninova L.A. Semeistvo Orchidaceae – Yatryshnikovye // Flora Evropeiskoi chasti SSSR. T. 2. S. 10–59].
- Филиппов Е.Г., Андропова Е.В. Генетическая структура популяций и естественная гибридизация *Dactylorhiza salina* и *D. incarnata* (Orchidaceae) // Генетика, 2017. Т. 53. № 3. С. 310–323 [Filippov E.G., Andronova E.V. Geneticheskaya struktura populyatsii i estestvennaya gibridizatsiya *Dactylorhiza salina* i *D. incarnata* (Orchidaceae) // Genetika, 2017. T. 53. № 3. S. 310–323].
- Флора Мурманской области. 1954. М.-Л., Т. 2. 288 с. [Flora Murmanskoi oblasti. 1954. M.-L., T. 2. 288 s.].
- Цвелёв Н.Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб., 2000. 781 с. [Tsvelev N.N. Opredelitel' sosudistyx rastenii Severo-Zapadnoi Rossii (Leningradskaya, Pskovskaya i Novgorodskaya oblasti). SPb., 2000. 781 s.].
- Baldwin B.G., Sanderson M.J., Porter J.M., Wojciechowski M.F., Campbell C.S., Donoghue M.J. The ITS region of nuclear ribosomal DNA – a valuable source of evidence on angiosperm phylogeny // Annals of the Missouri Botanical Garden. 1995. Vol. 82. P. 247–277.
- Cheng T., Xu C., Lei L., Li C., Zhang Y., Zhou S. Barcoding the kingdom Plantae: new PCR primers for ITS regions of plants with improved universality and specificity phylogeny // Molecular Ecology Resources. 2016. Vol. 16. P. 138–149.
- Devos N., Raspe O., Oh Sang-Hun, Tytoca D., Jacquemart A.L. The evolution of *Dactylorhiza* (Orchidaceae) allotetraploid complex: Insights from nrDNA sequences and cpDNA PCR-RFLP data // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2006. Vol. 38. P. 767–778.
- Edgar R.C. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput // Nucleic Acids Research. 2004. Vol. 32. P. 1792–1797.
- Hall T.A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. Nucleic Acids Symposium. 1999. Ser. 41. P. 95–98.
- Pillon Y., Fay M.F., Shipunov A.B., Chase M.W. Species diversity versus phylogenetic diversity: A practical study in the taxonomically difficult genus *Dactylorhiza* (Orchidaceae) // Biological conservation. 2006. Vol. 129. P. 4–13.
- Ronquist F.R., Huelsenbeck J.P. Mr BAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models // Bioinformatics. 2003. N 19. P. 1572–1574.
- Shipunov A.B., Fay M.F., Chase M.W. Evolution of *Dactylorhiza baltica* (Orchidaceae) in European Russia: evidence from molecular markers and morphology // Botanical Journal of the Linnean Society. 2005. P. 147–164.
- Shipunov A.B., Efimov P.G. “Northern tetraploids” clarified: A study of dactylorchids (*Dactylorhiza*, Orchidaceae) from North European Russia // Flora – Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants. 2015. Vol. 215. P. 40–45.
- Swofford D.L. PAUP* version 4.0. Sunderland, Massachusetts: Inc. Publishers, Sinauer Associates, 2003.
- Valiejo-Roman C.M., Terentieva E.I., Samigullin T.H., Pimenov M.G. Relationships among genera in *Saniculoideae* (Umbelliferae) and connected taxa inferred from ITS sequences of nuclear ribosomal DNA // Taxon. 2002. Vol. 51. P. 91–101.
- Vermeulen P. Studies on *Dactylorchis*: F. Schoturius and Jens. Utrecht, 1947. 180 s.

Поступила в редакцию / Received 15.07.2019

Принята к публикации / Accepted 19.01.2020

**UPDATE OF THE NORTHERN BORDER OF AREAL *DACTYLORHIZA*
BALTICA (KLINGE) ORLOVA (ORCHIDACEAE)**

T.I. Varlygina¹, G.V. Degtjareva², S.V. Efimov³, T.H. Samigullin⁴, E.I. Terentieva⁵

During investigation of vegetation in the Murmansk, small local populations of *Dactylorhiza baltica* and *D. maculata* have been found and examined. As species of genus *Dactylorhiza* cannot be easily distinguished using morphological methods due to high intraspecific variability of morphological traits, for more precise assessment of species authenticity of the found plants, the traditional analysis of morphological features has been used in combination with the molecular-genetic analysis (ITS 1,2) of 18S – 26S nuclear ribosomal DNA. In plotted dendrograms, samples of *D. baltica* form a separate, highly supported cluster, which also agrees with morphological traits. The obtained results suggest that the small local population revealed in the Murmansk corresponds to the northernmost point of *D. baltica* area distribution.

Keywords: *Dactylorhiza*, Orchidaceae, Murmansk region, phylogeny, ITS.

Acknowledgements. The work has been implemented within the frames of the government business for M.V. Lomonosov MSU № AAAA-A16-116021660049-0: the material has been collected in the territory of Murmansk Region; at financial support of RSF grant № 14-50-00029: material has been analyzed using morphological methods, molecular-phylogenetic analysis has been performed.

¹ Varlygina Tatyana Ivanovna, Botanical Garden, Moscow State University (tat-varlygina@yandex.ru); ² Degtjareva Galina Viktorovna, Botanical Garden, Moscow State University (degavi@mail.ru); ³ Efimov Sergey Vladimirovich, Botanical Garden, Moscow State University (efimov-msu@yandex.ru); ⁴ Samigullin Tagir Chalafovich, Belozersky Institute of Physico-Chemical Biology, Moscow State University (tagrai@mail.ru); ⁵ Terentieva Elena Igorevna, Botanical Garden, Moscow State University (el.terentieva@mail.ru).

УДК 582.287

ПЕРВАЯ НАХОДКА *PHALLUS ULTRADUPLICATUS* (PHALLACEAE, BASIDIOMYCETES) В РОССИИ

Ю.А. Ребриев¹, Д.В. Агеев², Л.Ю. Кокаева³, О.Н. Ярославцева⁴

Статья посвящена первой находке гастероидного базидиомицета *Phallus ultraduplicatus* в России. Рассмотрены вопросы таксономического статуса веселки с индузием в Европе и в России. Приведены краткое описание *Phallus ultraduplicatus* и его основные отличия от морфологически близких видов. Найденный таксон предположительно широко распространен в азиатской части России. Вид морфологически очень сходен с описанным в 1936 г. *Dictyophora sibirica* и может оказаться синонимом последнего. Для прояснения таксономического статуса *Phallus ultraduplicatus* и распространения таксона в России необходимы дальнейшие исследования с применением молекулярно-генетических методов.

Ключевые слова: *Dictyophora*, *Phallaceae*, гастеромицеты, геноидентификация, новые находки.

Род *Phallus* Junius ex L., или Веселка – широко распространенный род базидиальных грибов. Необычная форма плодовых тел стала причиной выбора родового названия. Максимальное видовое разнообразие отмечается в Китае и Юго-Восточной Азии. Форма и характер поверхности шляпки, цвет шляпки, ножки, вольвы и мицелиальных тяжей – важные признаки, использующиеся во внутриродовой таксономии и видовой идентификации (Kreisel, 1996). Наличие сеточки, или индузии, считалось ранее отличительным признаком близкого рода *Dictyophora* Desv. (Cunningham, 1944). Однако были описаны и внутривидовые таксоны с рудиментарным индузием в роде *Phallus*, например *P. impudicus* f. *subindusiatus* Pilat (Flora ČSR, 1958). В конце XX в. было предложено включить виды рода *Dictyophora* в состав *Phallus sensu lato* (Kreisel, 1996), при этом виды с индузием были помещены в подроды *Endophallus* (индузий рудиментарный) и *Phallus* (индузий есть, но может отсутствовать).

Наиболее полный определительный ключ содержится в работе «A tentative key to identify the species of *Phallus*» (Calonge, 2005). После 2005 г. были описаны еще несколько новых для науки видов. Всего известны более 30 видов этого примечательного рода.

Видовое разнообразие рода *Phallus* в Европе невелико. Здесь отмечены 2 вида, не имеющие индузии: *P. impudicus* и *P. hadriani*. Достаточно редкая форма *P. impudicus* f. *subindusiatus* с очень коротким (не более 2 см) индузием описана в Чехии (Flora ČSR, 1958). Изредка отмечаются экземпляры с достаточно длинным (до 4–5 см) индузием. Такие экземпляры поначалу определялись либо как *P. duplicatus* ($\equiv$ *Dictyophora duplicata*) (Ulbrich, 1932; Flora ČSR, 1958; Перова, Горбунова, 2001; Дудка и др., 2004), либо как *P. impudicus* var. *togatus* (Pegler et al., 1995). Эта позиция нашла отражение и в Красной книге Российской Федерации, где *P. duplicatus* указан как редкий, но достаточно распространенный на территории РФ вид (Ребриев, 2008).

Подробное морфологическое исследование европейских образцов позволило выявить их явные отличия от *P. duplicatus* и описать новую вариацию *P. impudicus* var. *pseudoduplicatus* (Andersson, 1989). По мнению Крайзеля, данная вариация распространена не только в Европе, но также в Африке и предположительно в Азии (Kreisel, Hausknecht, 2009). Полагаясь на эту информацию, восприняв ее некритично, мы предварительно определяли образцы с коротким индузием из разных регионов России как *P. impudicus* var. *pseudoduplicatus*. Од-

¹ Ребриев Юрий Александрович – вед. науч. сотр. Южного научного центра РАН, канд. биол. наук (rebriev@yandex.ru); ² Агеев Дмитрий Викторович – ст. специалист технической поддержки ООО «Сигнатек» (dim@diamondsteel.ru); ³ Кокаева Людмила Юрьевна – науч. сотр. кафедры микологии и альгологии биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова (kokaeva@gmail.com); ⁴ Ярославцева Ольга Николаевна – сотр. Института Систематики и Экологии Животных (ИСиЭЖ СО РАН) (yarosl@inbox.ru).

нако, учитывая значительное таксономическое разнообразие рода *Phallus* в Азии, в том числе наличие нескольких видов с индуизмом, мы сделали заключение о необходимости ревизии материала (Светашева и др., 2017). Этот вывод подкреплялся тем, что существуют некоторые незначительные морфологические отличия у плодовых тел азиатских образцов (в частности, их размеры немного меньше в ряде случаев). Открытым остается вопрос и об истинном таксономическом статусе *Dictyophora sibirica* Lavrov, описанном из окрестностей Томска, Республики Алтай (Лавров, 1936) и отнесенном в синонимы *P. duplicatus* (Васильков, 1954). В оригинальном описании Н.Н. Лавровым не указаны голотип и местонахождение изученных образцов. В Микологическом гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН хранится образец LE 1582, информация на этикетке которого идентична одной из двух указанных Н.Н. Лавровым находок. Этот образец, собранный в окрестностях Томска в 1933 г., выбран нами в качестве лектотипа. Представляется необходимым дальнейшее изучение материала с применением молекулярно-генетических методов.

Сложность достоверной идентификации образцов *Phallus* заключается в том, что зрелые плодовые тела очень недолговечны. После того, как спороносная часть (глеба) обнажается, она за очень короткое время (обычно менее суток) частично съедается привлеченными специфическим запахом насекомыми, частично прилипает к их телам и разносится в разных направлениях. Оставшееся плодовое тело быстро разрушается беспозвоночными и загнивает. Даже собранное в хорошем состоянии плодовое тело при гербаризации сильно меняет форму и окраску, в связи с чем желательнее провести фотофиксацию плодового тела в естественных условиях. Взятие образца для ДНК-анализа при таких условиях затруднено. Для анализа пригодны только такие части, как глеба и мицелиальные тяжи, но в обоих случаях крайне велик риск контаминации чужеродной ДНК. В этих целях удобнее использовать нераскрытые базидиомы, но при их гербаризации мы не можем получить практически никакой информации о морфологии. Поэтому для достоверного определения видовой принадлежности образцов *Phallus* требуется наличие нескольких базидиом разной степени зрелости и их фотофиксация.

В 2017 г. в Новосибирске было найдено несколько плодовых тел *Phallus* sp. с коротким ин-

дуизмом (рисунок). Поскольку раскрытые плодовые тела были уже на разной стадии загнивания и спороносная часть (глеба) отсутствовала, осуществить гербаризацию не удалось, проведена только их фотофиксация. Нераскрытые тела были собраны для дальнейшего изучения.

Материалы и методы

Морфология

Сушку нераскрытых плодовых тел проводили при комнатной температуре. Морфологические признаки раскрытых плодовых тел (цвет, форма, размеры) изучали по фотоснимкам. Образец хранится в личной коллекции Ю.А. Ребриева (YuR). Споры брали из гербаризованного нераскрытого плодового тела. Их изучали в 5%-м водном растворе КОН с помощью светового микроскопа «Микмед-6».

Выделение ДНК, ПЦР, секвенирование

Небольшой фрагмент мицелия растирали в пробирке с шариками оксида циркония в ротационном гомогенизаторе «Precellys Evolution». Выделение ДНК проводили с использованием СТАВ-буфера [0,5 M NaCl, 10 mM Tris-HCl (pH 7,5), 10 mM EDTA, 2% (w/v) СТАВ] по стандартному протоколу экстракции (Griffith, Shaw, 1998). Для амплификации рДНК, включающей фрагмент гена 18S, внутренний транскрибируемый спейсер ITS1, ген 5.8S, внутренний транскрибируемый спейсер ITS2 и фрагмент гена 28S, были использованы универсальные праймеры ITS1 и ITS4 (TCCGTAGGTGAACCTGCGG/TCCTCCGCTTATTGATATGC) с применением стандартных ПЦР-протоколов (White et al, 1990).

ПЦР проводили, используя готовые наборы «PCR core» компании «Изоген». Режим амплификации: 96 °C – 3 мин, 30 циклов: 1) 94 °C – 30 с; 2) 55 °C – 30 с; 3) 72 °C – 30 с; 72 °C – 3 мин. Хранение осуществляли при +4 °C. Разделение фрагментов ДНК, полученных в результате амплификации, проводили стандартным электрофорезом в 1,5%-м агарозном геле с добавлением EtBr. В качестве буферной системы использовали Tris-борат-ЭДТА-буфер (TBE). После электрофореза гели анализировали в УФ-свете. Ампликон экстрагировали из геля с помощью набора «CleanUp» компании «Евроген». Секвенирование последовательностей проводила компания «Евроген». ДНК секвенировали с помощью набора реактивов «BigDye® Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit» («Applied Biosystems», США) на автомати-

Плодовое тело *Phallus ultraduplicatus* YuR 3374

ческом секвенаторе «Applied Biosystems 3730 xl» («Applied Biosystems», США). Полученные последовательности нуклеотидов применяли для поиска соответствия в GenBank для видового определения с использованием программы BLASTn.

Результаты

В 2018 г. была проведена молекулярно-генетическая идентификация образца, собранного в Новосибирске и хранящегося в личной коллекции Ю.А. Ребриева (YuR). Результаты секвенирования участка ITS1-5.8S-ITS2 р-ДНК показали практически полную идентичность нашего образца *Phallus ultraduplicatus* (рисунок). Последний вид, недавно описанный в Китае из провинции Ляонин (Adamcik et al., 2015), морфологически сходен с *P.*

impudicus var. *pseudoduplicatus*. Ниже приведено краткое описание *P. ultraduplicatus*, сделанное по данным типового описания.

Phallus ultraduplicatus X-D Yu, Wei Lv, Shu-Xia Lv, Xu-Hui Chen, Qin Wang, Crypt. Mycol. 36(2): 146, 2015.

Нераскрытые базидиомы яйцевидные до субшаровидных, их размер составляет (7–8) × (8–9) см, часто покрыты прижатыми войлочными красноватыми чешуйками, с беловатым ветвящимся ризоморфом (диаметр 2–3 мм).

Раскрытые базидиомы имеют высоту 19–25 см. Ножка цилиндрическая, белая, полая, ячеистая. Головка коническая, 4–5 см высотой, с перфорированным диском диаметром 3–5 мм в верхней части, глубоко сетчато-ячеистая,

Сравнение таксономически значимых признаков обсуждаемых видов

	Длина индузия, мм	Ячеи индузия	Перидий	Споры, мкм
<i>P. ultraduplicatus</i>	20–40	ячеи уменьшаются в диаметре по направлению к нижнему краю	часто покрыт прижатыми красноватыми чешуйками, от беловато-кремового до красноватого	(4,0–5,0) × (1,5–2,0)
<i>P. impudicus</i> var. <i>pseudoduplicatus</i>	40–50	широкие многоугольные	белый до светло-кремового, гладкий	(4,0–5,6) × (1,8–2,8)
<i>D. sibirica</i>	15–20 (соединен с ножкой более рыхлой тканью)	неправильные, округлые, у края 0,5–1,0 мм, в середине вытянутые вертикально, 2,5–3 мм	белый	(3,0–4,0) × 2,0

белая под глебой. Глеба коричневато-оливковая до темно-зеленовато-оливковой, слизистая. Запах сильный, неприятный. Индузий 2–4 см длиной, хрупкий, с многоугольными ячейками, постепенно уменьшающимися в размерах книзу. Вольва желатинозная, от беловато-кремовой до красноватой.

Базидиоспоры имеют размер (4,0–5,0) × (1,5–2,0) мкм, эллипсоидные, гладкие, тонкостенные, гиалиновые.

Изученный материал. 54°83' с.ш., 83°12' в.д., Новосибирская обл., Новосибирск, ЦСБС СО РАН, дубовая посадка, на почве. 29.VII 2017 Д.В. Агеев. YuR 3374, GenBank MK965097.

Обсуждение

Идентичность нуклеотидных последовательностей маркерных участков nrITS1-5.8S-ITS2 свидетельствует в пользу принадлежности нашего образца виду *P. ultraduplicatus*. Небольшое отличие заключается в наличии упоминаемых в описании красноватых чешуек на перидии и иногда красновато окрашивающейся вольвы. Изученный

нами образец морфологически очень сходен с *P. ultraduplicatus*, а отмеченные различия могут быть результатом внутривидовой изменчивости. В то же время морфологические признаки доступных нам образцов с коротким индузием очень точно совпадают и с описанием *Dictyophora sibirica*. Однако вопрос, являются *P. ultraduplicatus* и *D. sibirica* самостоятельными видами или синонимами, не может быть решен без молекулярно-генетического анализа типового материала последнего. Сравнение таксономически значимых признаков обсуждаемых видов приведено в таблице.

Имеющиеся в личной коллекции Ю. Ребриева образцы рода *Phallus* позволяют сделать вывод, что обнаруженный вид может быть достаточно широко распространен в азиатской части России. Так, морфологически идентичные образцы собраны не только в Новосибирской обл., но и в Красноярском, Приморском, Хабаровском краях, в Иркутской и Томской областях. Тем не менее, делать уверенные выводы преждевременно до проведения более масштабных молекулярных исследований с привлечением доступного материала.

Работа Ю.А. Ребриева подготовлена в рамках реализации госзадания ЮНЦ РАН (проект № АААА-А19-119011190176-7).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Васильков Б.П. О некоторых интересных и новых видах гастеромицетов в СССР // Тр. БИН им. В.Л. Комарова АН СССР. 1954. Сер. 2. Вып. 9. С. 447–464 [Vasil'kov B.P. O nekotorykh interesnykh i novykh vidakh gasteromitsetov v SSSR // Trudy BIN im. V.L. Komarova AN SSSR, 1954. Ser. 2. Vyp. 9. S. 447–464].
- Дудка І.О. Гелюта В.П., Тихоненко Ю.Я., Андріанова Т.В., Гайова В.П., Придюк М.П., Джэган В.В., Ісіков В.П. Гриби природних зон Криму. Київ, 2004. 452 с. [Dudka I.O. Gelyuta V.P., Tikhonenko Yu.Ya., Andrianova T.V., Gaiova V.P., Pridyuk M.P., Dzhang V.V., Isikov V.P. Gribi prirodnikh zon Krimu. Kiïv, 2004. 452 s.].
- Лавров Н.Н. Новый представитель сибирской микологической флоры *Dictyophora sibirica* n. sp. // Тр. биологического научно-исследовательского института, 1936. Т. 2. С. 41–47 [Lavrov N.N. Novyi predstavitel' sibirskoi mikologicheskoi flory *Dictyophora sibirica* n. sp. // Trudy biologicheskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta, 1936. T. 2. S. 41–47].
- Перова Н.В., Горбунова И.А. Макромицеты юга Западной Сибири. Новосибирск, 2001. 157 с. [Perova N.V., Gorbunova I.A. Makromitsety yuga Zapadnoi Sibiri. Novosibirsk, 2001. 157 s.].
- Ребриев Ю.А. Сетконоска сдвоенная – *Dictyophora duplicata* (Bosc) E. Fisch. Красная книга Российской Федерации (Растения и грибы). М., 2008. С. 775 [Rebriev Yu.A. Setkonoska sdvoennaya – *Dictyophora duplicata* (Bosc) E. Fisch. Krasnaya kniga Rossiiskoi Federatsii (Rasteniya i griby). M., 2008. S. 775].
- Светашева Т.Ю., Ребриев Ю.А., Воронина Е.Ю., Коваленко А.Е., Булах Е.М., Горбунова И.А., Кияшко А.А., Кудашова Н.Н., Морозова О.В., Переведенцева Л.Г., Саркина И.С., Ширяева О.С. Предложения в новое издание Красной книги РФ: агарикоидные и гастероидные базидиомицеты // Современная микология в России. Мат-лы IV Съезда микологов России, 2017. Т. 6. С. 156–157 [Svetasheva T.Yu., Rebriev Yu.A., Voronina E.Yu., Kovalenko A.E., Bulakh E.M., Gorbunova I.A., Kiyashko A.A., Kudashova N.N., Morozova O.V., Perevedentseva L.G., Sarkina I.S., Shiryayeva O.S. Predlozheniya v novoe izdanie Krasnoi knigi RF: agarikoidnye i gasteroidnye bazidiomitsety // Sovremennaya mikologiya v Rossii. Materialy IV S'ezda mikologov Rossii, 2017. T. 6. S. 156–157].
- Adamčík S., Cai L., Chakraborty D., Chen X.-H., Cotter H. Van T., Dai D.-Q., Dai Y.-C., Das K., Deng C., Ghobad-Nejhad M., Hyde K.D., Langer E., Latha K.P.D., Liu F., Liu S.-L., Liu T., LV W., LV S.-X., Machado A.R., Pinho D.B., Pereira O.L., Prasher I.B., Rosado A.W. C., Qin J., Qin W.-M., Verma R.K., Wang Q., Yang Z.-L., Yu X.-D., Zhou L.-W. & Buyck B. Fungal Biodiversity Profiles 1–10. Cryptogamie, Mycologie. 2015. Vol. 36. N 2. P. 21–166.
- Andersson O. The distribution and ecology of *Phallus impudicus* in the Nordic countries // Svensk Botanisk Tidskrift. 1989. Vol. 83. N 4. P. 219–41.
- Calonge F.D. Clave provisional para identificar las especies de *Phallus* [A tentative key to identify the species of *Phal-*

- lus] // Boletín de la Sociedad Micológica Madrid. 2005. Vol. 29. P. 9–18.
- Cunningham G.H. The Gasteromycetes of Australia and New Zealand. John Mcindoe, Dunedin, N.Z. 1944. P. 90–98.
- Flora ČSR. B. 1. Gasteromycetes (Ed. A. Pilat). Praha, 1958. 836 p.
- Kreisel H. A preliminary survey of the genus *Phallus* sensu lato // Czech Mycology. 1996. Vol. 48. P. 273–81.
- Kreisel H., Hausknecht A. The gasteral Basidiomycetes of Mascarenes and Seychelles 3. Some recent records. Österreichische Zeitschrift für Pilzkunde. 2009. Vol. 18. P. 149–159.
- Pegler D.N., Laessøe T., Spooner B.M. British puffballs, earthstars and stinkhorns. An account of the British Gasteroid fungi. mRoyal Botanic Gardens. Kew, 1995. 255 p.
- Ulbrich E. *Dictyophora duplicata* (Bosc) E.Fischer, ein für Europa neuer Vertreter der Phallaceae. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1932. Vol. 50. P. 359–366.

Поступила в редакцию / Received 29.05.2019

Принята к публикации / Accepted 16.01.2020

THE FIRST RECORD OF *PHALLUS ULTRADUPLICATUS* (PHALLACEAE, BASIDIOMYCETES) IN RUSSIA

Y.A. Rebriev¹, D.V. Ageev², L.Y. Kokaeva³, O.N. Yaroslavtseva⁴

The paper is devoted to the first record of *Phallus ultraduplicatus* in Russia. Some views on the taxonomic position of *Phallus* specimens with indusium collected in Europe and Russia are discussed. Short description of *Phallus ultraduplicatus* is given with the differences from morphology similar species. This species looks like broadly distributed in Asian part of Russia. *Dictyophora sibirica* described in 1936 and very similar in morphology with *Phallus ultraduplicatus*. For clarification of taxonomic relationships of *Dictyophora sibirica* and *Phallus ultraduplicatus* further studies using molecular-genetic methods are needed.

Key words: *Dictyophora*, *Phallaceae*, gasteromycetes, genetic identification, new finds.

Acknowledgement. The Yu. Rebriev's research was carried out within the frame of the government assignment for South Science Center RAS (project AAAA-A19-119011190176-7 «Structural and functional organization and dynamics of plane landscape biocoenoses of the south part of Russia in the conditions of climate change and anthropogenic impact»).

¹ Rebriev Y.A., Southern Scientific Center, Russian Academy of Sciences, (rebriev@yandex.ru); ² Ageev D.V., “Signatek” (dim@diamondsteel.ru); ³ Kokaeva L.Y., Lomonosov Moscow State University (kokaeval@gmail.com); ⁴ Yaroslavtseva O.N., Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS (yarosl@inbox.ru).

Biological series
Volume 125. Part 1
2020

C O N T E N T S

<i>Erdakov L.N., Pereyaslovets V.M.</i> Long-term Cycle of the Sable (<i>Martes zibellina</i> (L.)) Population Dynamics	3
<i>Kiseleva N.V., Zakharov V.D.</i> Experience of Using Camera Trapping to Study Birds	15
<i>Poltarukha O. P.</i> Materials to the Barnacle (Cirripedia, Thoracica) Fauna of Seamounts of the North-Western Part of the Indian Ocean	19
<i>Zhirenko N.G.</i> <i>Ancylis mitterbacheriana</i> is a New Species of Tortricidae for Teller-manovsky Forest Area	27
<i>Evstigneeva I.K., Tankovskaya I.N.</i> General Characteristics of Macroalgae Communities as Colonizers of Artificial Constructions in the Black Sea	36
<i>Ukrainskaja U.A., Terentieva E.I., Samigullin T.H., Kljuykov E.V.</i> Taxonomic Revision of Endemic Species of the Genus <i>Semenovia</i> (Umbelliferae-Apioideae) Distributed in Northern Pamir-Alay Based on Analysis of Morphological and Molecular Data	48
<i>Varlygina T.I., Degtjareva G.V., Efimov S.V., Samigullin T.H., Terentieva E.I.</i> Update of the Northern Border of Areal <i>Dactylorhiza baltica</i> (Klinge) Orlova (Orchidaceae)	58
<i>Rebriev Y.A., Ageev D.V., Kokaeva L.Y., Yaroslavtseva O.N.</i> The First Record of <i>Phallus ultraduplicatus</i> (Phallaceae, Basidiomycetes) in Russia	66

**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.

Рукописи по ботанике следует направлять Ниловой Майе Владимировне по электронной почте на адрес: moir_secretary@mail.ru. Печатный вариант рукописи отправлять не нужно.

Контактный телефон: (495)629-48-73 (Свиридов).

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:

Боброев Е.Г. Лесобразующие 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.