

БЮЛЛЕТЕНЬ  
МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА  
ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

Основан в 1829 году

ОТДЕЛ БИОЛОГИЧЕСКИЙ

Том 120, вып. 4 2015 Июль – Август  
Выходит 6 раз в год

---

---

BULLETIN  
OF MOSCOW SOCIETY  
OF NATURALISTS

Published since 1829

BIOLOGICAL SERIES

Volume 120, part 4 2015 July – August  
There are six issues a year

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

С О Д Е Р Ж А Н И Е

Машкин В.И. Адаптивная стратегия размножения у сурков ( <i>Marmota</i> ) . . . . .	3
Валуев В.А., Загорская В.В. Распространение бобра <i>Castor fiber</i> (L.) в северо-западных районах Башкирии . . . . .	14
Романов А.А., Мелихова Е.В., Яковлев В.О. Бурый дрозд ( <i>Turdus eunotus</i> ) на плато Путорана . . . . .	18
Корсуновская О.С. Звуковая коммуникация и распознавание призывного сигнала у кузнечика <i>Isophya gracilis</i> Mir. (Orthoptera, Phaneropteridae) . . . . .	26
Давидьян Г.Э., Савицкий В.Ю. Новый вид подрода <i>Hanibotus</i> Reitter, 1912 рода <i>Otiorhynchus</i> Germar, 1822 (Coleoptera, Curculionidae) из Турции . . . . .	31
Просви́ров А.С. Новые данные о распространении <i>Sericus sulcipennis</i> Buysson, 1893 (Coleoptera: Elateridae) на территории России . . . . .	37
Тоскина И.Н. Дополнение к определительной таблице палеарктических видов рода <i>Xyletinus</i> Latreille, 1809, подрода <i>Xyletinus</i> (S. Str.) (Coleoptera: Ptinidae: Xyletininae) . . . . .	41
Галинская Т.В. Микротрихии на мембране яйцеклада представителей Ulidiidae и Otitidae (Diptera) . . . . .	44
Колесниченко К.А. Выделение лектотипов <i>Melitaea didymoides</i> Eversmann, 1847 и <i>Melitaea didyma</i> var. <i>latonia</i> Grun-Grshimailo, 1891 (Lepidoptera, Nymphalidae) с замечаниями по идентификации синтипов . . . . .	47
Бязров Л.Г. Пространственное распределение на присоединенной в 2012 г. к Москве территории Индекса чистоты атмосферы, определенного по показателям эпифитной лишенобиоты . . . . .	51
Еськов А.К., Дубовиков Д.А. Сообщество мирмекофильных эпифитов формации керангас острова Борнео . . . . .	60
Петрова С.Е. Половая структура популяции двудомного вида зонтичных <i>Trinia multicaulis</i> (Poir.) Schischk. (Umbelliferae) . . . . .	70
Костина М.В., Ясинская О.И., Битюгова Г.В. Интенсивность пыления березы повислой ( <i>Betula pendula</i> Roth.) в зависимости от строения побегов с мужскими сережками . . . . .	79

УДК 691.16; 599.322.2

## АДАПТИВНАЯ СТРАТЕГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ У СУРКОВ (*MARMOTA*)

В.И. Машкин

Половое созревание и вступление в размножение у сурков происходит в возрасте 2–6 лет. Подготовка гонад к ранневесеннему размножению начинается перед уходом в спячку. Спаривание, в некоторых случаях щенение и часть лактации проходят в норе до выхода после спячки на поверхность. Беременность продолжается 31–33 дня. Реальная величина выводка (фактически вышедших на поверхность малышей) составляет 1–15 особей. Потенциальная плодовитость несколько выше фактической, что обусловлено рассасыванием части эмбрионов в матке. Основной репродуктивный вклад вносят самки 2–4 лет, а наименьший – самки старше 8 лет. Детородный период самок до 12–15 лет. Самыми высокими репродуктивными свойствами обладают сурчихи в возрасте 5–8 лет. Во многих семьях размножающиеся пары сурков разновозрастны с разницей в 2–8 лет. Можно предположить, что смена одного из родителей – не частое явление и происходит в случае гибели одного из них. Заменявший его может быть из числа мигрантов или членов своей же семьи, что у всех видов сурков реализуется механизмом регулярной межсемейной перегруппировки особей. Во второй половине сезона активности многие взрослые самки переходят в другие семьи и на следующий год в новой семье приносят приплод. Эти факты дают основание заключить, что в период начала подготовки к спячке по каким-то признакам (реакциям) самки способны определить потенциальную готовность самцов к продуктивному спариванию после спячки и это мотивирует их к внедрению в новую семью. В результате постоянного «перемешивания» особей (сеголетков, годовиков, 2–3-летних и взрослых) увеличивается разнокачественность состава группировок, усложняется общая генетическая структура и формируется устойчивая структура популяции.

**Ключевые слова:** сурки, структура популяции, размножение, плодовитость, смертность, межсемейные перегруппировки.

Все евразийские виды сурков – обитатели открытых пространств, ведущие семейно-колониальный образ жизни. По приуроченности мест обитания к различным ландшафтам этих грызунов делят на «равнинных» и «горных». Считаем, что такие различия должны обуславливать наличие специфических особенностей в биологии разных видов, в частности, в размножении. Проверка этой гипотезы и стала предметом нашего исследования.

### Материал и методы

Материалы по половой, возрастной структуре, межсемейным перегруппировкам особей и размножению получены при исследовании 9600 зверьков на промысле и на стационарах, в том числе и по результатам полного вылова в семьях 542 сурков известного пола и возраста, индивидуально помеченных криометками (Машкин, 1985) и крашением урзолом-Д: в 61 семье степного сурка (*Marmota bobak*), 19 – сурка Мензбира (*M. menzbieri*) и в 27 семьях серого сурка (*M. baibacina*) с последующими многолетними стационарными наблюдениями за этими зверьками.

Репродуктивное состояние самок оценивали по результатам визуальных учетов выводков (Машкин, 1997), состоянию наружных половых органов и молочных желез, наличию зрелых фолликулов и желтых тел беременности, количеству эмбрионов и плацентарных пятен в матке. У самцов участие в размножении определяли по наличию сперматозоидов в семенниках и в семенной придатке, по цвету и размерам семенников.

По результатам визуальных наблюдений за мечеными зверьками устанавливали межсемейные перегруппировки.

### Результаты

#### Процесс размножения

Сурки – сравнительно долго живущие животные. В естественных условиях мы изредка отлавливали размножавшихся сурков Мензбира в возрасте 13–14 лет, а байбаков и серых сурков – в возрасте 15–19 лет (Машкин, 1979; Михайлюта А.А., личное сообщение). Старые особи (9 и более лет) в природе встречаются единично. Во

всех изученных популяций наиболее многочисленная группа – сеголетки (рис. 1). С возрастом число особей каждой генерации уменьшается. Наиболее высока доля старых зверей в популяциях сурка Мензбира – 8,2%, у серого сурка – 3,9, у казахстанского подвида байбака – 4,8%. У европейского байбака из 1570 обследованных зверьков возраст 9 и более лет имели всего 7 особей (0,45%). В ходе взросления число особей в каждой новой возрастной генерации уменьшается (рис. 1). Следует указать, что сурок Мензбира внесен в Красную книгу МСОП и запрещен к добыче. Байбак и серый сурок – охотничьи виды, поэтому прямое преследование может существенно влиять на формирование возрастной структуры популяции.

Изменения, происходящие в семьях в результате рождаемости, смертности, выселения достигших половой зрелости особей и перераспределения зверьков между семьями, существенно

не влияют на структуру популяции в целом. В насыщенных популяциях всех видов сурков рождается больше самок. И только у казахстанского байбака и сурка Мензбира в группе неполовозрелых количественное отклонение от соотношения 1:1 было достоверным ( $P < 0,05$ ), что обусловлено худшими условиями жизни в их местах обитания в весенний период.

В группе взрослых (3 и более лет) зверьков у всех рассматриваемых видов в исследованных пробах преобладали самцы, и только у сурка Мензбира эта разница была достоверна ( $P < 0,05$ ), что объясняется повышенным отходом среди размножавшихся самок, не успевающих набрать необходимое количество жира для благополучной зимовки.

Половое созревание и вступление в размножение сурков обычно происходит в возрасте 2–6 лет. В популяции всегда имеется доля отстающих в развитии особей, половая зрелость которых насту-

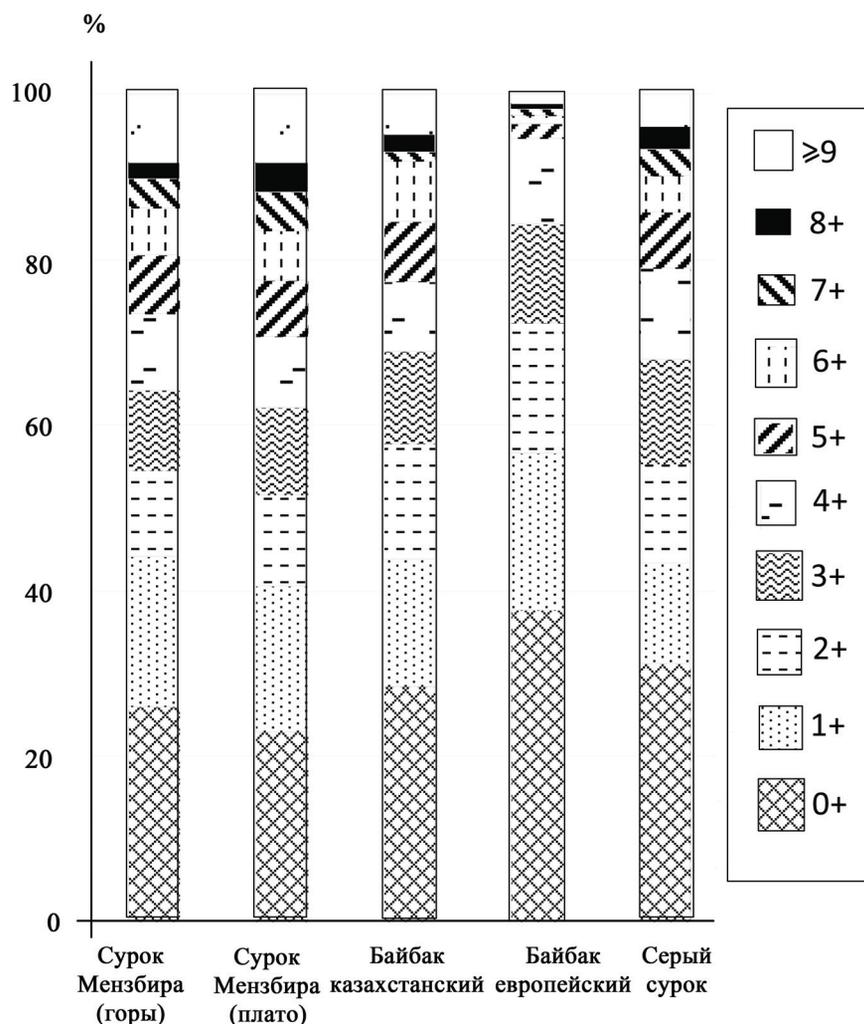


Рис. 1. Возрастная структура популяций разных видов сурков

Т а б л и ц а 1

## Доля половозрелых особей у европейского байбака

Возраст, лет	Самки		Самцы	
	исследовано, особи	доля (%) половозрелых	исследовано, особи	доля (%) половозрелых
2	23	56,5	34	41,2
3	40	88,9	42	85,7
4	18	100,0	11	93,3
5	15	93,7	11	90,9
6–10	15	100,0	10	100,0

пает позднее. Среди отечественных видов сурков байбак европейский самый скороспелый (табл. 1). У него более половины двухгодовалых самок вступает в размножение.

Достижение половой зрелости еще не означает, что в этом возрасте зверек вступит в размножение. В зависимости от физиологических особенностей организма, благополучия спячки, упитанности, повышенной плотности населения зверьков в конкретной популяции и прочих факторов срок первого спаривания животных может задерживаться на много лет.

Периодически у половозрелых самок отмечается прохолостание. Четкой ритмичности участия и пропусков в размножении по годам не установлено. Ежегодная беременность и воспитание молодняка связаны с большими физиологическими и энергетическими нагрузками, что приводит к «физиологической усталости», организм животного требует отдыха и восстановления своих репродуктивных способностей в условиях короткого периода вегетации кормовых растений, что и обуславливает пропуски размножения.

Особенность воспроизводственного процесса сурков в том, что подготовка гонад к ранневесеннему размножению происходит перед уходом в спячку. В августе у самок активизируется фолликулярный аппарат: увеличивается число примордиальных, нормально развивающихся фолликулов. У самцов во второй половине августа (тоже перед уходом на зимовку) начинается подготовка гонад к новому размножению: незначительно возрастает масса семенников и придатков, активизируются их эндокринные структуры, увеличивается диаметр семенных канальцев (Спивакова, Капитонов, 1982; Шевлюк, 1996; Машкин, 1997).

Признаки начала подготовки к спариванию отмечаются одновременно с окончанием глубокой спячки. Начало увеличения температуры тела и

подготовки к размножению в клеточных условиях у байбаков отмечено во второй половине января при температуре воздуха в норе +4–8°C (Рымалов, 1995). У самцов начинают увеличиваться семенники, а у самок набухать наружные половые органы. Только после установления постоянной температуры тела животных (36°C), т.е. через 3,0–3,5 недели после регистрации начала подготовки к размножению, семенники у самцов достигают максимального развития, а во влагалищных мазках самок отмечаются ороговевшие клетки эпителия, типичные для эструса.

Спаривание, в некоторых случаях щенение и часть лактации проходят в норе до выхода зверьков после спячки на поверхность, что наиболее характерно для зверьков «горных» популяций. После окончания периода спаривания семенники и их придатки уменьшаются в размерах, становятся дряблыми. Беременность продолжается 31–33 дня. У самок в конце беременности желтые тела в яичниках имеют размер 1,5–2,0 мм и хорошо видны невооруженным глазом. После родов желтые тела медленно уменьшаются и к концу активного периода жизни зверьков имеют вид черных точек размером 0,1–0,2 мм.

Сурчата рождаются голые и слепые. Лактация длится 38–50 дней. В конце этого периода 6–9 дней малыши питаются и молоком матери, и травой, после чего полностью переходят на питание растительной пищей.

Реальная величина выводка (фактически вышедших на поверхность малышей) составляет 1–15 особей, а потенциальная плодовитость несколько выше (табл. 2). Превышение потенциальной плодовитости над фактической обусловлено рассасыванием части эмбрионов и постнатальной гибелью детенышей в период лактации.

Эмбриональная и постнатальная смертность в выводках самок различного возраста не одинакова

Т а б л и ц а 2

## Воспроизводство и смертность в неэксплуатируемых популяциях сурков

Показатели	Серый сурок	Байбак казахстанский	Байбак европейский	Сурок Мензбира
Численность в семье, особей	$\frac{2-17^*}{6,0\pm 0,23}$	$\frac{2-14}{4,8\pm 0,31}$	$\frac{2-18}{6,1\pm 0,36}$	$\frac{2-10}{6,0\pm 0,17}$
Доля самок с выводками, %	$\frac{28,6-75,0}{50,6\pm 1,82}$	$\frac{26,6-40,8}{32,9\pm 0,53}$	$\frac{29,1-66,7}{57,5\pm 1,42}$	$\frac{30,8-70,1}{56,7\pm 1,48}$
Число плодных пятен в матке (потенциальная плодовитость)	$\frac{2-11}{6,93\pm 0,42}$	$\frac{2-13}{6,55\pm 0,37}$	$\frac{3-18}{7,39\pm 0,49}$	$\frac{3-6}{3,89\pm 0,18}$
Число малышей в выводке после первого их выхода из норы на поверхность	$\frac{1-9}{4,68\pm 0,14}$	$\frac{1-12}{4,78\pm 0,24}$	$\frac{1-15}{5,20\pm 0,44}$	$\frac{1-5}{2,31\pm 0,11}$
Доля сеголетков в популяции, %	$\frac{16,6-47,7}{31,2\pm 0,63}$	$\frac{25,0-32,3}{28,5\pm 0,27}$	$\frac{33,6-40,9}{37,9\pm 0,26}$	$\frac{14,7-28,8}{21,2\pm 0,12}$
Смертность сеголетков, %	$\frac{44,1-78,3}{62,7\pm 1,44}$	$\frac{31,9-62,9}{52,4\pm 0,89}$	$\frac{16,5-76,3}{35,4\pm 1,47}$	$\frac{24,1-49,4}{33,2\pm 0,72}$
Прирост популяции, %	$\frac{19,9-81,2}{45,3\pm 0,47}$	$\frac{33,2-47,7}{39,7\pm 0,53}$	$\frac{50,6-69,2}{61,0\pm 0,69}$	$\frac{17,8-41,4}{29,9\pm 0,54}$

\*Над чертой пределы, под чертой среднее.

(табл. 2, 3) и может меняться в зависимости от физиологического состояния особи, упитанности перед спячкой, устойчивости протекания зимней спячки, благоприятных погодных условий и обеспеченности кормом в период беременности и лактации.

Основной репродуктивный вклад вносят самки в возрасте 2–4 лет (рис. 2), а наименьший – самки старше 8 лет. Самыми высокими воспроизводительными возможностями обладают сурчихи средних возрастных групп, в возрасте 5–8 лет (табл. 3), (Машкин, 1983, 1986; Середнева, 1986; Михайлюта, 1988; Шубин, 1991; Машкин и др., 2010). Они приносят более крупные выводки, чем молодые и старые особи, и, как правило, чаще размножаются. Однако в природе число их незначительно (5,5–10,8% от общего поголовья), следовательно, и доля в воспроизводстве невелика (рис. 2).

Анализ итоговой продуктивности у разных видов сурков показал, что самый высокий воспроизводительный потенциал у байбака европейского (рис. 2). У этого вида самые крупные выводки, очень высокий процент ежегодного участия в размножении самок и низкая смертность молодняка в первый год жизни (табл. 2, 3), но самый короткий детородный период (до 9–10 лет). Из-за малочисленности старых самок доля их потомства не

может существенно влиять на показатели общей продуктивности (для примера, у горных видов: серого сурка и сурка Мензбира детородный период продолжается до 12–15 лет).

Малыши у сурков всех видов выходят из нор, имея массу тела 220–260 г. Развиваются и растут очень быстро и к спячке набирают массу тела 3–5 кг (у сурка Мензбира 1,2–1,3 кг). До спячки у всех сеголетков сменяются молочные предкоренные зубы на постоянные и вырастают все коренные. Позднепометники и малыши из крупных выводков (по 8–15 особей) развиваются медленнее, и масса тела у них обычно не достигает 3 кг в первый год жизни.

В табл. 2 показано большое варьирование показателей ежегодного участия самок в размножении. Наши многолетние наблюдения за мечеными сурками показали существенные перегруппировки зверей в семьях, в том числе и переходы половозрелых самок из одной семьи в другую, и изменчивость участия самок в размножении.

### Перегруппировки

Межсемейные перегруппировки – обычное явление у всех видов сурков: длиннохвостого (*M. caudata*) (Кайзер, 1939), серого (Бибиков и др., 1961; Берендяев, Кулькова, 1965), степного (Машкин, 1997; Шубин, 1988), у сурка Мензбира (Маш-

Т а б л и ц а 3

**Потенциальная и фактическая плодовитость сурков**

Вид (подвид) сурка	Возраст самки, лет	Исследовано самок	Средне число плацентарных пятен, шт.	Число малышей в выводке, особи
Сурок Мензбира	2	3	3,0	2,0
	3	12	4,0	2,7
	4	6	3,88	2,5
	5–6	21	4,20	2,6
	7–8	13	3,75	2,5
	9 и более	9	4,0	2,3
Обобщающие показатели		64	3,89±	2,31±
Серый сурок	2	11	6,54	3,4
	3	50	5,94	4,2
	4	42	7,40	4,9
	5–6	38	7,63	5,3.
	7–8	34	7,41	5,3
	9 и более	16	6,38	3,8
Обобщающие показатели		191	6,93±	4,68±
Казахстанский степной сурок	2	43	6,19	3,8
	3	133	6,17	5,2
	4	57	6,96	4,6
	5–6	42	7,33	4,7
	7–8	11	7,36	5,3
	9 и более	5	6,6	4,6
Обобщающие показатели		291	6,55±	4,78±
Европейский степной сурок	2	23	6,83	4,8
	3	40	7,48	5,4
	4	18	7,4	5,6
	5–6	20	7,7	5,3
	7–8	7	8,57	5,7
	9 и более	3	5,33	3,0
Обобщающие показатели		111	7,39±	5,2±

кин, Батулин, 1993), тарбагана (*M. sibirica*) (Сунцов, 1981), черношапочного (*M. camtschatica*) (Жаров, 1972) и альпийского (*M. marmota*) (Hackländer

et al., 1999). В различных семейных группах альпийского сурка из 364 сеголетков у 57 (15,6%) была установлена неродственность по отцовской

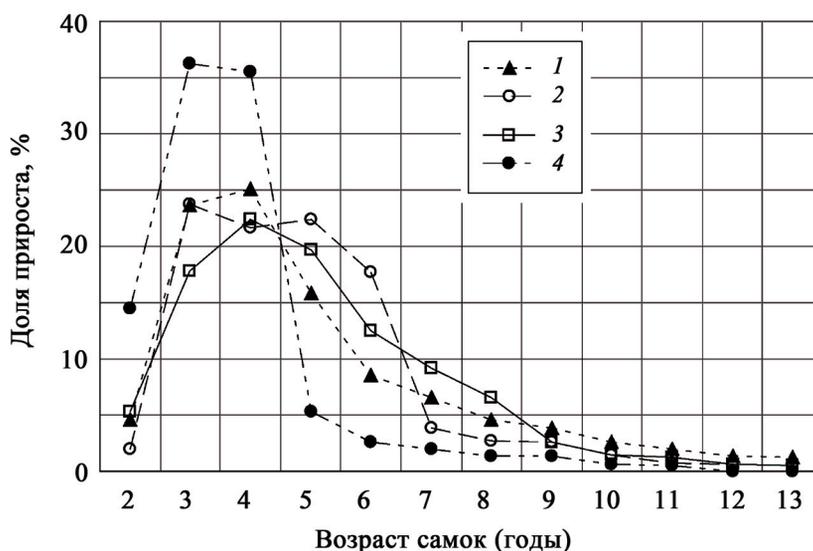


Рис. 2. Структура прироста численности насыщенной популяции сурков из 100 особей: 1 – сурок Мензбира, 2 – байбак казахстанский, 3 – серый сурок, 4 – байбак европейский

линии (с доминантным самцом) методом молекулярно-генетического анализа (на основе ДНК-фингерпринтинга).

Сходство биологии евразийских видов сурков обусловлено семейно-колониальным образом их жизни. В семье могут быть звери неполовозрелые и взрослые, не состоящие в родстве с остальными ее членами, т.е. вселившиеся из других семей сеголетки, годовики и расселяющиеся «полувзрослые» и взрослые. Из широкого спектра перемещений у сурков наименее исследованными являются расселение и межсемейная перегруппировка особей.

Во многих семьях размножающиеся пары сурков разновозрастны с разницей в 2–8 лет. При этом мы не наблюдали распада семей. В образовавшихся новых семьях из расселившихся 2–3-летних особей часто живут и годовички, и сеголетки, которых хозяева принимают без агрессии. Внешне картина внедрения сеголетков и годовиков во вновь сформировавшиеся и в старые семьи у всех исследованных нами видов сурков сходная. По отношению к сеголеткам, зашедшим на территорию соседей, агрессия со стороны хозяев отсутствует. Сеголетки, внедряющиеся в чужие семьи, в первый же день совершают с «местными» детенышами и годовиками ольфакторные и тактильные контакты без боковых угрожающих стоек, а затем и со старшими членами семьи, которые много и часто обнюхивают у них различные участки тела. Это обычный вариант вселения сурчат в состав близлежащих семей (в радиусе 410 м) (табл. 4, рис. 3) и наиболее часто он отмечается в поселениях с высокой плотностью населения. Переходы сеголетков в чужие семьи от-

мечаются уже в первый месяц после их первого появления из нор.

Переход в чужие семьи годовалых зверьков более длителен и характеризуется осторожностью их поведения. Вселяющийся зверек обнюхивает все маркировочные точки на чужой территории (маркировочные «узловые» пункты на границе участка семьи, поковки, скопления экскрементов, тропы, бутаны), держится вне поля видимости хозяев и обычно стремительно убегает при их приближении. Постепенно освоившись, зверек расширяет зону своих перемещений по участку. В отсутствие хозяев посещает их норы и ночует в периферийных норах или в расщелинах камней и осыпях. Контакт с хозяевами избегает, но уже кормится в пределах видимости, в 7–10 м от хозяев. При наличии в семье сеголетков и годовиков на 2–5-й день пытается сблизиться с ними и осуществить ольфакторный контакт. С сеголетками такой контакт обычно сразу же заканчивается миролюбиво. Годовик же при приближении вселенца обычно встает в боковую угрожающую стойку, но через несколько минут между ними обычно совершается обоюдный назо-назальный контакт с последующим обнюхиванием всего тела чужака. В течение дня может состояться еще несколько назо-назальных контактов чужака с годовиками и сеголетками. На второй день – со взрослой самкой, а на третий день чужак уже заходит в постоянную нору и ночует вместе со всеми. В спячку он залегает вместе с членами новой семьи.

Продолжительность внедрения годовиков зависит от плотности населения, численности и состава семьи. Межсемейные переходы сеголетков

Т а б л и ц а 4

Протяженность (в метрах) межсезонных перегруппировок сурков Евразии

Вид (подвид) сурка	Сеголетки		Годовики		2–3-годовалые ♂		2–3-годовалые ♀		Взрослые ♂		Взрослые ♀	
	max	M±m	max	M±m	max	M±m	max	M±m	max	M±m	max	M±m
Байбак казахстанский	410	249±20,9 17*	950	457±101,9 8	5200	3671±382,9 14	3100	1712±331,6 9	1100	450±106,1 10	2100	808±405,5 5
Байбак европейский	380	230±29,7 12	770	364±74,9 9	8300	3570±737,3 2	3020	1561±361,5 8	840	285±128,8 6	1510	412±166,5 9
Сурок Мензбира	290	197±15,5 14	650	323±70,2 8	4300	2238±391,6 12	2900	1563±379,4 7	520	282±62,2 8	1300	470±359,2 4
Красный сурок	320	201±28,6 7	760	382±116,5 6	3300	1720±625,0 5	2600	1263±923,2 3	850	443±188,0 4	1480	727±533,0 3
Серый сурок	310	215±25,0 9	810	410±118,2 6	4800	2311±515,8 9	2740	1551±314,7 7	790	372±90,0 8	1520	585±231,2 6

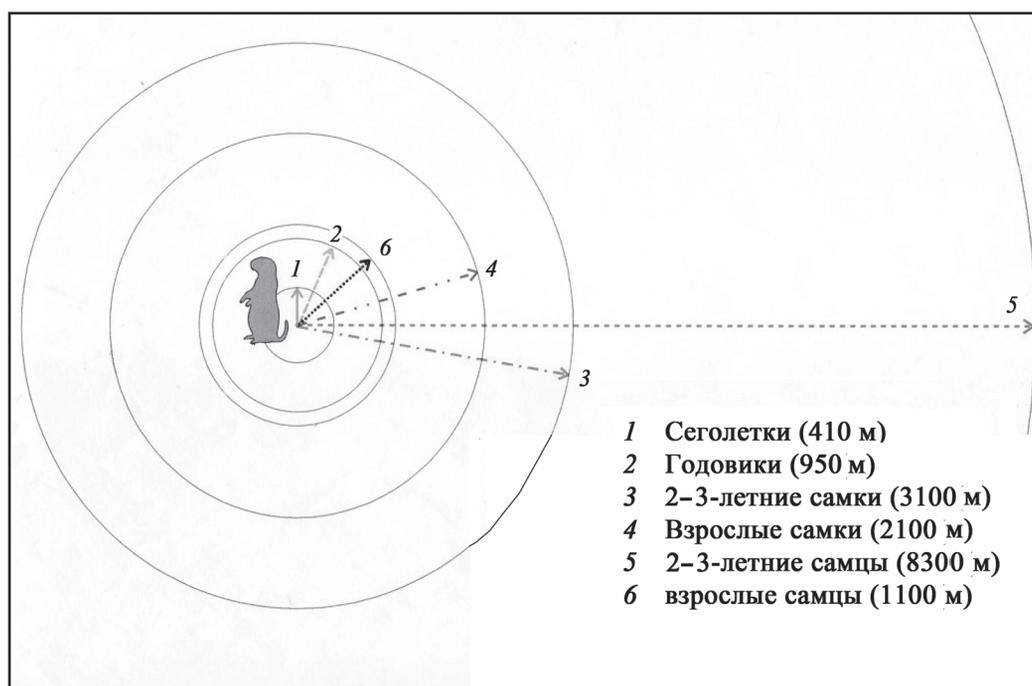


Рис. 3. Дальность (в метрах) радиуса перемещений байбаков различного пола и возраста

и годовиков реализуются в течение всего сезона активности зверей. Наиболее эффективно внедрение в чужие семьи отмечается в последние два месяца перед залеганием в спячку, когда снижается маркировочная и сторожевая деятельность зверей на территории обитания семьи, и начинаются продолжительные «отлежки» в норах (по 3–8 дней) наиболее упитанных взрослых особей.

Из помеченных весной 84 годовиков 37 зверьков на следующий год жили в других семьях в радиусе 950 м от родительской, а другие обособлялись как «квартиранты» на периферии родительского участка. Встречаются такие перегруппировки в поселениях как с оптимальными, так и пессимальными условиями обитания.

Внедрение расселяющихся 2–3-летних самцов отмечено в течение всего сезона наземной активности. Из 52 помеченных зверьков в течение последующих двух месяцев создали новые семьи на распаханых участках (7 случаев), на целинных неудобьях (15 случаев), внедрились в чужие семьи (16 случаев) и жили одиночно (4 зверя). Еще 10 особей не были обнаружены. Удаленность выселений у достигших половой зрелости самцов оказалась наибольшей среди всех наблюдаемых зверей. За сезон они преодолевали расстояние до 15,2 км (измеренное по прямой) от родной семьи. Формирование новой семьи происходит путем закрепления территории за самцом, к которому присоединяются самки. Нередко в новых семьях было по 2 самца и

одной самке. Внедрение во вновь образованные семьи самцов обычно сопровождается агонистическими контактами. Основа семьи сохраняется длительное время. Можно предположить, что смена одного из родителей – нечастое явление и происходит в случае гибели одного из них. Заменить его может мигрант или неродственный член своей семьи.

По основным элементам поведенческого репертуара (контакты, маркировка, охрана семейного участка, заготовка подстилки, чистки, игры и копание нор) 3–6-летние самцы нередко значительно активнее старого самца той же семьи. Потенциально они готовы стать «главой семьи» и способны заменить старого самца в случае его гибели. Мы 38 раз отлавливали в чужих семьях 4–11-летних меченых самцов, приходящих не только в соседние, но и в отдаленные семьи (на расстояние 1,1 км от своей семьи). После выпуска 27 из них возвратились обратно в родные семьи, поскольку за сохранность семейного участка в основном ответственны взрослые самцы, т.е. они поддерживают устойчивость территориальной структуры популяции. Первые 1–2 дня все члены семьи к отсутствовавшему несколько дней самцу относятся враждебно, но впоследствии отношения в семье нормализуются. Вероятно, при таких регулярных «проверках» соседних семей возможен обмен самцами, особенно если нет главного самца и 2–5-летних субдоминантов (не размножающихся) из этой семьи.

Из 54 помеченных взрослых самок зарегистрировано 36 переходов, в том числе и двухгодичных (19 случаев), на расстояние до 3,1 км от места выпуска. Поведение самок при внедрении напоминает таковое у годовичков. В новых семьях на следующий год все наблюдаемые самки принесли приплод. Интересен факт перехода из семьи меченой трехлетней самки байбака европейского, у которой в 2003 г. было 9 малышей. В 2004 г. эта самка в новой семье из 9 зверей (в 180 м от предыдущей) весной принесла 6 малышей (старая 9-летняя самка куда-то исчезла). На следующий 2005 г. с новым партнером в 150 м она вновь принесла 7 малышей. На четвертый (2006) год в новой семье из 5 зверей (в 300 м) она родила 6 детенышей. В 2007 г. мы эту самку не обнаружили. Во всех случаях перехода самок в новые семьи на следующий год они приносили приплод. Факты рождения детенышей после прихода самок в другие семьи дают основание заключить, что в период начала подготовки к спячке по каким-то признакам (реакциям) самки способны определить потенциальную готовность самцов к продуктивному спариванию после спячки, что мотивирует их к внедрению в семью этого самца. Пришедшая самка принимается в новую семью также из-за отсутствия в ней взрослой самки.

Интенсивное перераспределение зверей в семьях установлено и при экспериментальном опромышлении. Из 63 закартированных семей байбаков (за 1,5 месяца до спячки сурков) в 18 было отловлено по 1–7 зверьков. На следующий год численность в этих семьях не уменьшилась, а если и снизилась, то не на число отловленных. Здесь в ловушки попадались звери из соседних семей (по материалам наблюдений и мечения), посещавшие норы пограничных участков. Во второй половине сезона активности сурки регулярно посещают гнездовые норы соседей в целях внедрения в семью или отторжения части территории. В числе отловленных пришельцев было 8 взрослых самок и 4 взрослых самца.

Целесообразность интенсивной перегруппировки взрослых зверей (особенно половозрелых самок) в семьях во второй половине сезона активности обусловлено поиском желаемых (готовых к спариванию) партнеров в предстоящем размножении. При разведении в неволе сурка Мензбира было установлено, что перед спячкой при предоставлении зверькам свободы выбора полового партнера происходила интенсивная перегруппировка особей в семьях, и доля размножившихся самок возрастала до 71%, чего не отмечается даже в природе (табл. 2).

Из всех рассмотренных видов сурков особенно велик размах перегруппировок у европейского байбака. Через 4 года из помеченных в 10 семьях 77 сурков 89,6% их состава обновилось, т.е. в родных семьях осталось только 10,4% особей. Из числа помеченных 20 основателей семей (родительских пар) осталось лишь 5 самцов (25%). Все остальные зверьки ушли в другие семьи или погибли.

Наиболее устойчивы семьи у сурка Мензбира – через 5 лет обновилось 67,8% состава семей, а среди родительских пар в родных семьях осталось 66,7%, т.е. основатели семей обновились лишь на 33,3%.

Таким образом, в семейную группу рассмотренных видов сурков могут входить отдельные вселившиеся особи, не состоящие в родстве с остальными членами. Перегруппировку зверьков в семьях сурков можно назвать обычным явлением, но она существенно не влияет на динамику численности особей в семьях.

Малый размах переходов в другие семьи взрослых самцов обусловлен тем, что они в основном поддерживают устойчивость территориальной структуры семей и популяции.

Дальние перемещения 2–3-летних особей, наиболее протяженные в молодых растущих территориальных группировках, обеспечивают расширение внешних границ колонии или поселения.

### Заключение

Подведение итогов анализа структуры популяций и воспроизводства указанных видов сурков, позволяет сделать несколько выводов.

1. Возрастная структура популяции формируется путем постоянной саморегуляции и представляет собой продукт своеобразного компромисса между рождаемостью и смертностью. У всех видов сурков число особей в каждой новой генерации с течением времени уменьшается, поэтому демографическая пирамида имеет широкое основание: сеголетки – 23% у сурка Мензбира, 28,5% у казахстанского байбака, 31,2% у серого сурка и наибольшее (37,9%) у байбака европейского; острую вершину возрастной пирамиды (звери старше 9 лет) составляют 8,2% от общего поголовья у сурка Мензбира, 3,9–4,8% у серого сурка и байбака казахстанского и лишь 0,45% у байбака европейского.

2. Воздействие неблагоприятных факторов среды – важная, но не единственная причина естественной смертности, которая выше всего в группе сеголетков. У сурка Мензбира в первый год жизни отход составляет около 33% от числа всех малы-

шей, у байбака европейского – 29,5%. Наибольшая смертность у серого сурка (62,7%) и казахстанского байбака (52,4%), что можно объяснить менее благоприятными условиями обитания.

3. Все виды сурков приносят приплод один раз в году весной (редко летом). Подготовка годнад к весеннему размножению начинается перед уходом в спячку. В августе у самок начинается активизация фолликулярного аппарата, а у самцов возрастает масса семенников и придатков, увеличивается диаметр семенных канальцев и их число.

4. Наибольшей скороспелостью, самой высокой плодовитостью и наименьшей смертностью молодняка среди рассматриваемых видов отличается европейский подвид байбака, что объясняет феномен быстрого восстановления его численности. Самая низкая плодовитость и прирост поголовья у сурка Мензбира.

5. Самки сурков периодически пропускают деторождение. Четкой ритмичности в размножении

не отмечено у самок всех видов. «Отдых» от размножения нужен зверькам для восстановления истощенного предыдущим деторождением организма и репродуктивных способностей в условиях короткого периода вегетации.

6. Семейную группу всех рассматриваемых видов сурков составляют взрослые моногамные самец с самкой и их дети различного возраста (иногда могут быть отдельные вселившиеся особи, не состоящие в родстве с остальными членами).

7. У всех рассмотренных видов сурков обычны межсемейные перегруппировки, в которых переход взрослых самок в другие семьи во второй половине наземной активности обусловлен поиском желаемых (готовых к размножению) партнеров.

8. В результате постоянных перегруппировок особей в семьях (сеголетков, годовиков, 2–3-летних и взрослых) разнокачественность состава семейных групп увеличивается, усложняется общая генетическая структура и формируется устойчивая структура популяции.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берендяев С.А., Кулькова Н.А. О внутривидовых отношениях серых сурков // Зоол. журн. 1965. Т. 44. № 1. С. 110–116.
- Бибииков Д.И., Червякова В.П., Червяков В.Д. Наблюдения за передвижением серых сурков в Тянь-Шане // Труды Среднеазиатского научно-исслед. противочумн. ин-та. Алма-Ата, 1961. Вып. 7. С. 221–232.
- Жаров В.П. Семья и территориальная структура поселений черношапочных сурков (*Marmota camtschatica*) на Баргузинском хребте // Зоол. журн. 1972. Т. 51. № 9. С. 1387–1394.
- Кайзер Г.А. Экология длиннохвостого сурка (*Marmota caudata* Jaeg.) // Вестн. микробиологии, эпидемиологии и паразитологии. 1939. Т. 18. Вып. 1–4. С. 168–402.
- Машкин В.И. Методика определения возраста сурка Мензбира // Зоол. журн. 1979. Т. 58. Вып. 4. С. 585–591.
- Машкин В.И. Внутривидовые отношения сурка Мензбира (*Marmota menzbieri* Kasck.) // Фауна и экология грызунов. 1983. Вып. 15. С. 204–224.
- Машкин В.И. Метод криомечения млекопитающих // Зоол. журн. 1985. Т. 64. Вып. 5. С. 766–768.
- Машкин В.И. Размножение сурков // IV съезд Всесоюз. териологического об-ва. Тез. докл. Т. III. М., 1986. С. 203–204.
- Машкин В.И. Европейский байбак: экология, сохранение и использование. Киров, 1997. 160 с.
- Машкин В.И., Батурин А.Л. Сурок Мензбира. Киров, 1993. 144 с.
- Машкин В.И., Батурин А.Л., Колесников В.В. Экология, поведение и использование сурков Евразии. Киров, 2010. 254 с.
- Михайлюта А.А. Структура популяции серого сурка в высокогорье Тянь-Шаня // Автореф. канд. дис. М., 1988. 20 с.
- Рымалов И.В. Эколого-физиологические основы зоокультуры степных сурков. Автореф. канд. дис. М., 1995. 23 с.
- Середнева Т.А. Определение абсолютной плотности населения и численности сурков // Зоол. журн. 1986. Т. 65. Вып. 10. С. 1559–1566.
- Спивакова Л.В., Капитонов В.И. Сезонные изменения половых желез взрослых байбаков в Целиноградской области // Животный мир Казахстана и проблемы его охраны. Алма-Ата, 1982. С. 166–169.
- Суицов В.В. Территориальная структура популяции и внутривидовые отношения тарбаганов (*Marmota sibirica*) в Туве // Зоол. журн. 1981. Т. 60. Вып. 9. С. 1394–1405.
- Шевлюк Н.Н. Морфофункциональная характеристика эндокринных и герминативных структур семенников байбака перед залеганием в спячку (на материале из Оренбургской области) // Сурки северной Евразии: сохранение биологического разнообразия. Тез. докл. М., 1996. С. 89–90.
- Шубин В.И. Особенности взаимоотношений в семейных группах байбака // Экология и поведение млекопитающих Казахстана. Тр. ин-та зоологии АН Каз. ССР. Т. 44. Алма-Ата, 1988. С. 112–132.
- Шубин В.И. Структура популяции и размножение байбака в северной части Казахского мелкосопочника // Структура популяций сурков. М., 1991. С. 98–118.
- Hackländer K, Bruns U., Arnold W. Reproduktion und Paarungssystem bei Alpenmurmeltieren (*Marmota marmota*) // Stafia. N 146. 1999. S. 21–32.

## ADAPTIVE STRATEGY OF REPRODUCTION IN MARMOTS

*(MARMOTA)**V.I. Mashkin*

Puberty and reproduction in marmots begin at 2–6 years of age. Preparation of gonads for early spring reproduction begins before hibernation. Mating, occasionally parturition and part of lactation period occur in a den, before coming out to the surface after hibernation. The major reproductive contribution is made by 2–4-year-old females while females over 8 years old make the least contribution. Females are able to reproduce until 12–15 years of age. The highest reproductive abilities are possessed by marmot females aged 5–8 years. In many families breeding couples of marmots are multiple-aged, the difference being 2–8 years. It can be assumed that substitution for one of the parents is uncommon and occurs if one of them dies. The substituting individual may be a migrant or a member of the same family, which is realized by the mechanism of regular interfamily regrouping in all marmot species. In the second part of their active season many adult females move to new families to produce young there in the following year. This suggests that during the early period of preparation for hibernation females, by certain signs (reactions), are able to determine potential readiness of males for productive mating after hibernation and it encourages them to enter a new family. Permanent mixing of individuals (the young of the current season, yearlings, 2-year-olds, and adults) increases multiplicity of group composition, makes genetic structure more complicated and forms stable population structure.

**Key words:** marmots, population structure, reproduction, fertility, mortality, interfamily regroupings.

**Сведения об авторе:** *Машкин Виктор Иванович* – профессор кафедры биологии диких животных и охотоведения Вятской государственной сельскохозяйственной академии, докт. биол. наук (mashkin\_v\_i@mail.ru).

УДК 598.2/9

## РАСПРОСТРАНЕНИЕ БОБРА *CASTOR FIBER* (L.) В СЕВЕРО-ЗАПАДНЫХ РАЙОНАХ БАШКИРИИ

В.А. Валуев, В.В. Загорская

Проведен учет численности и распространения речного бобра в северо-западных районах Республики Башкортостан. Выяснено, что бобры расселились по всему региону и предпочитают бассейн р. Быстрый Танып левобережным притокам р. Белая.

**Ключевые слова:** бобр, поселения, численность, притоки.

Научные изыскания по распространению бобра *Castor fiber* (L.) на территории Республики Башкортостан за всю ее историю не проводились. Согласно П.А. Положенцеву, Л.А. Васильеву (1977), этот зверь был истреблен в Башкирии к середине XIX столетия. В 1963–1967 гг. бобр был завезен в Белокатайский р-н северо-восточного региона республики в бассейн р. Уфа. Звери были выпущены в бассейне р. Ик правого притока р. Ай, являющейся левым притоком р. Уфа, которая, в свою очередь, под г. Уфа впадает в р. Белая. Две другие партии бобров выпустили в горах Южного Урала – в Гафурийском (левобережная пойма р. Белая) и Архангельском (пойма р. Сим, правобережного притока р. Белая) районах. В 70-е годы XX в. П.А. Положенцев и Л.А. Васильев (1977), ссылаясь на данные охотинспекции, указывали, что бобры начали расселяться. А.В. Бурзянцев и Л.А. Едренкина (1995) в издании «Животный мир Башкортостана» сообщали, что бобров выпустили также под г. Уфа, и к 1995 г. этот вид расселился по территории 21 из 54 административных районов республики, при этом его численность составила 1,7 тыс. особей. Для выяснения численности и распространения бобра в северо-западной части Республики Башкортостан (в бассейнах р. Кама и нижнего течения р. Белая) в 2013 г. Башкирским государственным университетом была организована экспедиция. В задачи этой экспедиции входило исследование территорий охотничьих угодий общего пользования Бураевского, Дюртюлинского и Калтасинского административных районов Республики Башкортостан.

Экспедиции организованы при финансовой поддержке Башкирского государственного университета и гранта Министерства природопользования и экологии Республики Башкортостан.

### Материал и методы

На территории трех северо-западных районов республики нами проведены исследования пойм

18 рек с впадающими в них ручьями. В Бураевском р-не изучались четыре реки (Быстрый Танып и его притоки: Сибирган, Уйа, Шулия) и пойменные озера р. Быстрый Танып; в Дюртюлинском р-не пять рек (Большая Евбаза, Евбаза, Куваши, Нази, Саламкуш – левобережные притоки р. Белая) и пруд в окрестностях дер. Куккуяново; в Калтасинском р-не 8 рек: Амзя, Гарейка, Исанбайка, Калтаса, Качмаш, Киекбак, Орья – притоки р. Буй (левобережный приток р. Кама) и Тыхтем – левобережный приток р. Быстрый Танып. Всего пройдено 430 км учетных маршрутов, из них 235 км – по руслам рек и 195 км – по ручьям (их притокам).

Для исследований использовали полевые бинокли 7×50 339 FT/1000YDS, подзорную трубу «Ultima 80ED-45°», «80 мм ED-апохромат» с увеличением 20×–60×, карандаши, карты, JPS-навигатор.

Учеты численности бобра проводили в соответствии с Методическими указаниями по определению численности бобра речного, утвержденными ЦНИЛ Главохоты РСФСР 15.09.1986 г. с третьей декады сентября по 1 ноября 2013 г. Границы поселения семьи определяли по интенсивности поеди. Обнаружив поеди бобра, учетчик отмечал поселение, присваивая ему порядковый номер по ходу маршрута, указывал его местонахождение и продолжал обход водоема. Кроме поеди на маршруте, отмечались и другие следы его деятельности – выдолбы, отпечатки лап, плотины. Это помогало установить границы поселения. Берега рек с крутыми ярами осматривали с противоположной стороны с помощью бинокля. Данное действие проводилось по двум причинам: во-первых, это уменьшало шанс пропуска поедов одним учетчиком, во-вторых, позволяло наблюдать за следами жизнедеятельности бобров в тех случаях, когда учетчику (на противоположном берегу) невозможно было рассматривать урез берега из-за крутого яра.

Обработку собранного материала проводили в лабораторных условиях, после всех проведен-

ных учетов; количество бобров выявляли путем суммирования числа поселений, умноженных на пересчетный коэффициент (среднее число бобров в одном поселении). Так, получали общую численность вида на каждом водоеме. Пересчетный коэффициент составлял 4,5. Экстраполяцию не проводили в связи с полным обследованием всех водоемов Бураевского, Дюртиюлинского и Калтасинского районов. Учеты проводили с утра до наступления темноты.

### Результаты и обсуждение

Исследования показали, что практически во всех местообитаниях бобры предпочитают кормиться травянистыми растениями – на территории исследуемых районов это, в основном, листья и стебли различных осок; в меньшей мере употребляются наземные части крапивы двудомной, таволги вязолистной, окопника лекарственного, рогоза и камыша. Другие травы используются в пищу значительно реже. Употребление в пищу корневой части травяной растительности не отмечено.

Наблюдения показали совершенную лояльность зверей к человеку. Порой они живут непосредственно на краю населенных пунктов. Например, одно поселение бобра на р. Уйа между почти соединившимися деревнями Каинлыково и Сайтбаево Бураевского р-на отмечено в 50–70 м от дер. Каинлыково и в 100 м от дер. Сайтбаево. Другая семья бобров на этой же речке живет непосредственно за плотиной пруда; третья – соорудила запруду в 200–300 м от моста. На одном из правобережных притоков р. Киекбак, в окрестностях дер. Малокуразово, бобры соорудили запруду в 90 м от обустроенного родника, на который каждый день приезжают за водой десятки людей. Та же картина наблюдается и на р. Тыхтем в Бураевском р-не. В непосредственной близости от деревни бобры устроили норы и занимаются валкой деревьев. На одном из притоков этой речки (в 1,0–1,5 км от деревни) они устроили запруду в 5 каскадов. Наибольшая ширина плотины составила около 20 м. На одной площадке повалено 6 деревьев диаметром более 20 см, и это не в лесных дебрях, а в пойме ручья, протекающего по открытой местности и имеющего древесную растительность только на территории своей поймы. Многочисленное стадо сельскохозяйственного предприятия, использующее этот водоем как водопой, несколько не пугает бобров. То же наблюдается и в Дюртиюлинском р-не. Посреди дер. Таймурзино на р. Саламкуш живет семья бобров; эти звери живут также на пруду дер. Ивачево, обрванного р. Евбаза.

Бобры широко пользуются результатами деятельности человека, такими как искусственные запруды и защитные древесные насаждения. В то же время бобры своей деятельностью способствуют распространению водоплавающей дичи. Наблюдения показывают, что утки предпочитают обитать на территории запруд, построенных именно бобрами, а не человеком. Это объясняется тем, что водоемы, созданные этими животными, имеют в большинстве случаев, заросшую древесной и кустарниковой растительностью акваторию, что наиболее удовлетворяет условиям пребывания водоплавающей и околородной дичи. Со временем от «спиленных» стволов отходят побеги, и лес омолаживается, создавая среду, благоприятную для копытных (кормовая база для лосей, укрытие для кабанов), но труднодоступную для человека (пешком и на лодке по таким зарослям передвигаться трудно, так как мешают мелководные участки, пеньки и поросль). Бобры углубляют и расширяют русла ручьев, тем самым увеличивая площадь зеркала водоемов. Поэтому во многих деревнях, где по соседству обитают бобры, начинают разводить гусей и уток (например, в деревнях Назитамак Дюртиюлинского р-на, Кушманаково Бураевского р-на, Калегино и Кушня Калтасинского р-на). Кроме того, на открытых местах, где расположены пастбища, бобры помогают в становлении водопоя для скотины, поэтому местные жители не трогают их.

В настоящее время бобры расселились практически по всем водоемам на исследуемой территории (Бураевский, Дюртиюлинский и Калтасинский районы). Наибольшая численность бобра отмечается на территории охотничьих угодий общего пользования Калтасинского р-на (561 особь). Реальную оценку численности бобра можно проверить только после контрольных отловов нескольких семей. По крайней мере, можно утверждать, что на этой территории бобров больше, чем в резервных фондах двух других районов. Отчасти это объясняется тем, что протяженность рек и ручьев в Калтасинском р-не (231 км) выше, чем в других районах (132 и 67 км в Бураевском и Дюртиюлинском районах соответственно).

Сопоставление данных по длине водоемов и численности семей бобров показывает разницу в плотности заселения рек и ручьев, позволяя прогнозировать дальнейшее распространение вида при условии стабильности создавшейся ситуации (имеется в виду отсутствие эпидемии и массового отлова или отстрела). Так, в Бураевском р-не количество особей бобров на один погонный километр водоема больше, чем на территории охотничьих

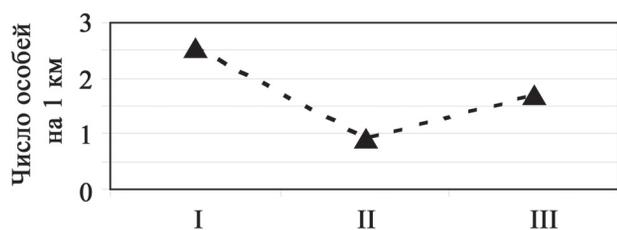


Рис. 1. Средняя плотность населения бобра на водоемах в районах: I – Бураевском, II – Дюртюлинском, III – Калтасинском

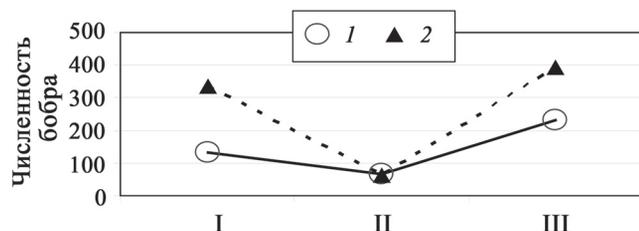


Рис. 2. Корреляция длины водоемов и численности бобра в районах: I – Бураевском, II – Дюртюлинском, III – Калтасинском (1 – длина водоемов, км; 2 – число бобров)

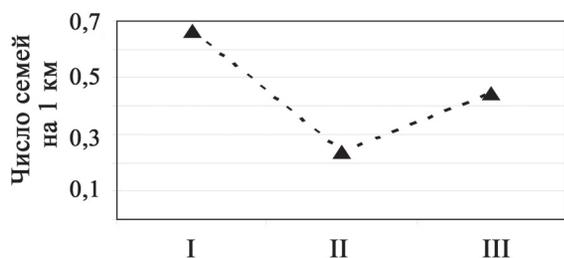


Рис. 3. Число семей на 1 погонный километр русла водоема в районах: I – Бураевском, II – Дюртюлинском, III – Калтасинском

угодий общего пользования Дюртюлинского и Калтасинского районов (рис. 1).

Однозначного ответа на вопрос о причине неравномерного распространения бобра мы получить не смогли. Очевидно, для ответа на него потребуются новые экспедиции с участием ботаников и отстрел (отлов) бобров на вскрытие, так как одной из причин могут быть величина и состав

кормовой базы. Другой причиной могут быть гидробиологические характеристики воды и физические параметры местности. Не исключено и наличие таких факторов, о которых человек пока не догадывается. В любом случае необходимы комплексные круглогодичные исследования.

На рис. 2 показано соотношение общей длины водоемов каждой из трех рассматриваемых территорий охотничьих угодий общего пользования с числом особей, где видно, что протяженность водных артерий практически не коррелирует с численностью бобров.

Анализ представленных на рис. 1, 2 данных показывает, что на территории охотничьих угодий общего пользования критическая ситуация еще не назрела, т.е. плотность семей бобров еще не достигла той точки напряжения, когда может вспыхнуть эпидемия (рис. 3).

На рис. 3 видно, что наименее заселены реки и ручьи Дюртюлинского р-на, а в Бураевском, через два-три года, возможно, наступит ситуация, когда необходимо будет принимать меры к регулированию численности, иначе наступит перенаселение вида, что может вызвать эпидемию. Неравномерное распространение бобров по районам можно объяснить тем, что в Бураевском р-не все реки и ручьи на территории охотничьих угодий общего пользования принадлежат бассейну р. Быстрый Танып, для которого характерно обилие заболоченных почв. То же можно сказать и о большинстве рек и ручьев (кроме рек Амзя и Орья) на территории охотничьих угодий общего пользования Калтасинского р-на. В Дюртюлинском р-не речная сеть территории охотничьих угодий общего пользования принадлежит непосредственно р. Белая. Несмотря на то что р. Быстрый Танып является притоком р. Белая, гидрологический режим этих рек различается весьма значительно, что и может обуславливать разницу в распространении бобров по исследуемым территориям. Данные по возрастному составу, численности и распространению бобров на территориях охотничьих угодий общего пользования

Т а б л и ц а 1

**Сводная ведомость численности бобров по районам Республики Башкортостан**

Район	Число поселений	Число бобров	Число пригодных «семейных ниш», не заселенных бобрами
Бураевский	91	419	21
Дюртюлинский	16	72	7
Калтасинский	124	561	21

Бураевского, Дюртюлинского и Калтасинского районов приведены в табл. 1, 2.

Как показано в табл. 1, бобры предпочитают притоки бассейна р. Быстрый Танып, вероятно, благодаря богатой кормовой базе. Несмотря на более низкую численность бобров в реках Дюртюлинского р-на, число сеголетков не так сильно отличается от такового в семьях, обитающих в бассейне р. Быстрый Танып (табл. 2).

Таким образом, на основе проведенных исследований можно с большой долей вероятности предполагать, что бобр расселился практически по всему северо-западу республики, достигнув рек

Т а б л и ц а 2

**Процентное соотношение числа бобровых поселений, имеющих сеголетков**

Район	Число поселений с сеголетками, %
Бураевский	81
Дюртюлинский	76
Калтасинский	85

бассейна р. Кама и его можно не только считать охотничьим видом, но и обязательно открывать на него охоту.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Бурзянцев А.В., Едренкина Л.А.* Класс Млекопитающие, или Звери // Животный мир Башкортостана. Уфа, 1995. С. 277–306.

Методические указания по учету речного бобра на больших территориях. М., 1986. 20 с.

*Положенцев П.А., Васильев Л.А.* Класс млекопитающие // Животный мир Башкирии. Уфа, 1977. С. 312–338.

Поступила в редакцию 23.09.14

**SPREAD BEAVER *CASTOR FIBER* (L.) (CASTORIDAE HEMPRICH, 1820)  
IN THE NORTH-WESTERN REGION OF BASHKIRIA**

*V.A. Valuev, V.V. Zagorskaya*

The accounting of number and distribution of a river beaver in the northwest regions of the Republic of Bashkortostan is carried out. It is found out that beavers were settled on all region and prefer the basin of the river Fast Tanyp to left-bank inflows of river White.

**Key words:** beaver, settlements, population, inflows.

**Сведения об авторах:** *Валуев Виктор Алексеевич* – соотр. Башкирского государственного университета (ValuyevVA@mail.ru); *Загорская Валерия Викторовна* – соотр. Башкирского государственного университета (Valeria76@mail.ru).

УДК 598.217

## БУРЫЙ ДРОЗД (*TURDUS EUNOMUS*) НА ПЛАТО ПУТОРАНА

А.А. Романов, Е.В. Мелихова, В.О. Яковлев

Плато Путорана целиком лежит в пределах гнездового ареала бурого дрозда. Бурый дрозд обитает по всей территории плато. Гнездится преимущественно в лесном поясе и существенно реже в подгольцовом поясе. Среднее обилие бурых дроздов по всему лесному поясу Путорана в гнездовой период составляет 21,9 ос./км<sup>2</sup>, по подгольцовому поясу – 9,2 ос./км<sup>2</sup>, а по гольцовому – 0,9 ос./км<sup>2</sup>. В пределах лесного пояса размещение птиц неравномерно. Подавляющее их большинство населяет нижнюю часть лесного пояса (на высотах 100–250 м над ур. моря). Средняя плотность гнездования в наиболее благоприятных лесных местообитаниях составляет 50,0 ос./км<sup>2</sup>. Часто бурые дрозды гнездятся компактными группами с другими видами птиц. Предпочитают устраивать гнезда на лиственницах и елях. Средний размер полной кладки ( $n = 25$ ) составил 5,4 яйца. Окраска яиц бурого дрозда имеет две вариации.

**Ключевые слова:** бурый дрозд, *Turdus eunomus*, экология, гнездовой ареал, распространение, гнездование, численность, плато Путорана, подгольцовый пояс, лесной пояс.

Бурый дрозд (*Turdus eunomus* Temminck, 1831) населяет обширные территории северной Азии, в том числе и горные области от плато Путорана к востоку до Чукотского хребта, низовьев Анадыря и Камчатки (Степанян, 2003). В пределах обширного ареала, вид распространен неравномерно (Рябицев, 2014). Наиболее характерен для равнинных и горных ландшафтов азиатской части бореальной зоны и гипоарктики, где в большинстве регионов относится к обычным или многочисленным видам. В частности, бурый дрозд обычен в Колымском нагорье (Андреев и др., 2006), на Верхоянском хребте (Воробьев, 1963; Борисов и др., 1996), на плато Путорана (Романов, 1996, 2004). Особенности распространения и экологии бурого дрозда на плато Путорана и Верхоянском хребте свидетельствуют о достаточно активном освоении им горных ландшафтов. Несмотря на все сказанное, накопленные сведения скудны в отношении экологии вида в разных зональных и высотно-ландшафтных условиях. Бурого дрозда справедливо относят к видам, границы гнездовых ареалов которых слабо изучены и весьма изменчивы (Рябицев, 2014). Имеющиеся немногочисленные весьма разрозненные данные сосредоточены по фаунистическим статьям и монографиям. Специальных исследований экологии вида почти нет. Имеются лишь очерки в монографиях А.В. Андреева и др. (2006), К.А. Воробьева (1963), А.А. Кищинского (1988), Э.В. Рогачевой (1988), Э.В. Рогачевой и др. (2008), А.А. Романова (1996, 2004, 2013 а), В.К. Рябицева (2014)

и сведения в статьях А.В. Кречмара (1966), В.В. Морозова (1984), А.А. Романова (2006а, 2006б, 2013б), А.А. Романова и др. (2007, 2014).

### Районы исследований и методика

Материалы по экологии бурого дрозда собраны нами в 1988–1991 и 1999–2007 гг. на плато Путорана – крайней северо-западной оконечности Восточно-Сибирского плоскогорья и одновременно в северо-западной части гнездового ареала вида. Район исследований расположен между 65°00′–71°00′ с.ш. и 90°00′–100°00′ в.д. Обследованная территория лежит в подзоне северной тайги. В связи с распространением горного ландшафта здесь хорошо развита вертикальная поясность. При этом растительность принято подразделять на три горных пояса: северотаежный (лесной), подгольцовый (горные редколесья и кустарники) и гольцовый (горнотундровый) (Куваев, 2006).

Сведения, приведенные в настоящем сообщении, получены на пеших учетных маршрутах (Равкин, 1967), суммарная протяженность которых составила 8857 км, из них 4063 км – в лесных ландшафтах лесного пояса, 2553 км – в береговой полосе рек и озер лесного пояса, 238 км – в горных редколесьях подгольцового пояса, 587 км – в горных тундрах гольцового пояса. Максимальная высота, на которой проводились исследования, составляла 1450 м над ур. моря. Высоту местности определяли по приборам глобального позиционирования (GPS), а длину пройденных маршрутов – по крупномасштабным картам, показаниям

шагомера, космическим фотоснимкам. Исследованиями, проводившимися с мая по август в вышеуказанные сезоны, были охвачены северные, южные, центральные, западные и восточные районы плато Путорана. Полевые работы продолжались в сентябре лишь в 1989 и 1999 гг. Для обследованных участков рек и озер плато Путорана, упоминаемых в тексте, в таблице приведены уточненные данные по их местоположению.

**Географическое положение упоминаемых в тексте пунктов, обследованных на плато Путорана и Верхоянском хребте**

Пункт	Географические координаты
Север плато	
Р. Аян	69°50′–69°55′ с.ш., 94°00′–94°15′ в.д.
Центр плато	
Оз. Аян	69°00′–69°20′ с.ш., 93°30′–94°30′ в.д.
Оз. Капчуг	69°00′ с.ш., 94°30′ в.д.
Юг плато	
Оз. Някшингда	67°00′ с.ш., 93°30′ в.д.
Бассейн р. Северная (озера Агата Верхняя, Агата Нижняя, Северное)	66°58′–67°23′ с.ш., 91°55′–93°00′ в.д.
Запад плато	
Оз. Накомьякен	68°55′ с.ш., 91°00′ в.д.
Оз. Кутарамакан	68°35′–68°50′ с.ш., 91°30′–92°30′ в.д.
Оз. Кета	68°45′ с.ш., 91°00′ в.д.
Оз. Собачье	69°00′ с.ш., 91°00′ в.д.
Оз. Дюпкун	67°43′–68°30′ с.ш., 91°45′–94°15′ в.д.
Р. Курейка	68°21′ с.ш.; 94°00′ в.д.
Оз. Лама	69°33′–69°55′ с.ш., 90°15′–90°25′ в.д.
Оз. Глубокое	69°19′–69°32′ с.ш., 89°41′–89°80′ в.д.
Верхоянский хребет	
Р. Нямни	64°30′ с.ш., 132°32′ в.д.

Для сравнения приведены дополнительные материалы, собранные в гнездовой сезон 2014 г. в центральной части Верхоянского хребта, в долине р. Нямни (второстепенный приток р. Алдан) (таблица). Допуская возможность сравнения данных по бурым дроздам, обитающим на плато Путорана и в Центральном Верхоянье, мы исходили из почти полной идентичности параметров внешней среды и исключительно высокого сходства господствующих в этих регионах ландшафтов (Голубчиков, 1996; Куваев, 2006; Романов, 2013).

**Распространение в пределах региона и высотно-ландшафтное размещение**

Наблюдения, проведенные нами и другими исследователями, указывают на то, что это обычный, местами многочисленный, гнездящийся вид, повсеместно распространенный по территории плато Путорана (Сыроечковский, 1961; Кречмар, 1966; Морозов, 1984; Зырянов, 1988; Романов, 1996, 2003, 2004, 2006а, 2006б; Романов и др., 2007; Лисовский, Лисовская, 2002а, 2002б; Рупасов, Журавлев, 2006). Бурый дрозд встречен во всех районах плато. По нашим данным, на плато Путорана бурый дрозд гнездится преимущественно в лесном поясе, существенно реже в подгольцовом, и вероятно, единично – в гольцовом.

В гнездовой период бурый дрозд населяет весь лесной пояс вплоть до верхней его границы (500–650 м над ур. моря). Этот вид обитает на западе и юго-западе плато, в котловинах озер Кета, Дюпкун, Агата Верхняя, Агата Нижняя, Северное, а также в подгольцовом поясе (среди лиственничных редин и зарослей ольховника на высоте 700–750 м над ур. моря). В тех же районах Путорана не исключено гнездование в гольцовом поясе, где в гнездовой период 2003 г. в небольших куртинах ольховников отмечались территориальные пары и поющие самцы, а в низких ивняках по долинкам ручьев – много плохо летающих слетков (Романов, 2004; 2006а; 2006б; Романов и др., 2007).

В пределах лесного пояса размещение птиц неравномерно. Подавляющее их большинство населяет нижнюю часть лесного пояса (на высотах 100–250 м над ур. м.): берега наиболее крупных рек и озер (поймы и приозерья), низовья и устья ручьев и небольших речек, впадающих в них, а также речные и приозерные террасы. Значительно меньше птиц населяет более высокие уровни лесного пояса, представляющие собой и склоны плато различной крутизны. Эту закономерность подтверждают проведенные учеты, в

соответствии с которыми обилие птиц в нижней части лесного пояса достигает 50,0 ос./км<sup>2</sup>, а в средней и верхней частях обычно не превышает 15,0 ос./км<sup>2</sup>.

В пределах подгольцового пояса региона бурый дрозд распространен локально. Основным лимитирующим фактором, препятствующим более широкому распространению вида в этом поясе, скорее всего, следует считать ничтожно малую в условиях столовых вершин плато площадь пригодных для вида местообитаний: участков более или менее высокоствольной древесной растительности.

В центральной части Верхоянского хребта бурый дрозд – многочисленный гнездящийся вид. Здесь в отличие от плато Путорана он повсеместно распространен не только по всему лесному, но и по всему подгольцовому поясу.

### Местообитания взрослых птиц в сезон размножения

Северотаежные лесные местообитания вида на западе и юго-западе плато формируют ель (*Picea obovata*), береза (*Betula tortuosa*), лиственница сибирская (*Larix sibirica*). Господствующая порода на плато – лиственница Гмелина (*Larix gmelinii*). На западе она формирует чистые древостои или входит в состав широко распространенных там елово-березово-лиственничных лесов, а на востоке является единственной лесообразующей породой. На западе (оз. Кутарамакан) и юго-западе (озера Дюпкун и Някшингда) плато бурые дрозды гнездятся в лесах с сомкнутостью крон 0,3–0,6, а в центре, на севере и востоке региона – в редкостойных лесах с сомкнутостью крон 0,2–0,3 (Куваев, 2006). В подлеске лесов всех типов обычен ольховник (*Alnus fruticosa*), в виде примеси встречаются шиповник (*Rosa acicularis*), ивы (*Salix glauca*, *S. phylicifolia*), ерник (*Betula nana*). Обилен травяно-кустарничковый ярус. Напочвенный покров слагают лишайники и зеленые мхи. В лесном поясе наряду с господствующим лесным типом растительности мозаично вкраплены редины, заросли кустарников (ольховники, ерники, ивняки), болота, каменные россыпи и скалы. При всем многообразии занимаемых лесных местообитаний бурые дрозды предпочитают селиться в густой, высокоствольной еловой или лиственничной тайге с пышным ольховниковым подлеском, покрывающей нижние части склонов плато, а также поймы и устья рек.

В пределах лесного пояса на севере и в центре плато территориальные пары населяют

только нижнюю часть лесного пояса: различные типы лиственничников на речных и озерных террасах. Причем в котловине оз. Аян они явно предпочитают участки сухих редколесий, а в долине одноименной реки – устьевые высокоствольные леса с развитым подлеском из ольховника и ивняка. На западе, юго-западе и юге Путорана в гнездовой период встречаются как в лиственничных, так и в смешанных лесах, поднимаясь по горным склонам до самой верхней границы древесной растительности. В котловинах озер Дюпкун, Агата Верхняя, Агата Нижняя, Северное в пределах лесного пояса территориальные пары держатся во всех типах смешанных и лиственничных лесов, в редколесьях, в средне- и высокоствольных ивняках с ольховниковым подлеском, покрывающих дельты рек и ручьев. В бассейне р. Северная большинство пар гнездится в смешанных березово-елово-лиственничных лесах. Там же зарегистрировано гнездование на старой гари, заросшей молодым березняком и ольховником. У оз. Лама птицы гнездятся в елово-лиственничных, лиственнично-еловых и пойменных лесах (Морозов, 1984), у оз. Кутарамакан – в смешанных лесах, покрывающих надпойменные или приозерные террасы, а также речные поймы у оз. Някшингда, в высокоствольных густых лесах на склонах плато (на высоте до 100 м от подножия склона), на средних и верхних приозерных и надпойменных террасах. В котловине оз. Кета гнезда были найдены на опушках разреженных лиственничников, на границе массивов смешанных лесов и высокоствольных ивняков. В долине р. Курейка гнездящиеся пары зарегистрированы в разных типах лиственничных лесов: от разреженных средневысотных без подлеска до густых высокоствольных с обильным подлеском из ольховника и древовидных ивняков.

В пределах подгольцового пояса гнездятся отдельные изолированными очагами в зарослях ольховника, в небольших «островках» лиственничных редиин (Зырянов, 1988) или даже на одиночно стоящих деревьях (Морозов, 1984). Общий облик гнездовых местообитаний бурого дрозда в подгольцовом поясе формируется сложным кружевом лиственничных редиин из лиственницы Гмелина (сомкнутость крон 0,1–0,2; высота деревьев 2–8 м; диаметр ствола 5–16 см), зарослей кустарников (ерника, ольховника, ивняка), участков горных тундр, пятен мерзлотных форм рельефа, россыпей щебня.

В пределах гольцового пояса в бассейнах рек Северная и Курейка беспокоящиеся территори-

альные пары и поющие самцы были неоднократно отмечены в небольших куртинках ольховника и ивняка.

### Взаимодействие бурого дрозда с другими видами птиц в гнездовой период

Мозаичное (локальное) размещение бурого дрозда, равно как многих других видов птиц, на плато Путорана поддерживается горно-котловинным характером местности, пространственным чередованием оптимальных биотопов, субоптимальных, а также непригодных для обитания. Эффект подобного размещения усиливается склонностью бурого дрозда и других неколонизальных видов образовывать гнездовые поселения, когда их территориальные пары занимают территории недалеко друг от друга. Моновидовые гнездовые ассоциации в лесных местообитаниях плато Путорана образуют галстучник (*Charadrius hiaticula*), кроншнеп-малютка (*Numenius minutus*), средний кроншнеп (*Numenius phaeopus*), береговая ласточка (*Riparia riparia*), воронок (*Delichon urbica*), пеночка-зарничка (*Phylloscopus inornatus*), рябинник (*Turdus pilaris*). На плато известны также поливидовые ассоциации, относящиеся к территориальным взаимодействиям птиц в гнездовой период. Из взаимодействий такого рода выявлены случаи гнездования птиц разных видов под защитой видов-покровителей. В разных районах северной тайги плато Путорана в качестве вида-покровителя для обыкновенных чечеток (*Acanthis flammea*) выступает бурый дрозд, защищающий свои гнезда от кукушек (*Perisoreus infaustus*) и других разорителей. Ежегодно мы находили 3–6 таких «совместных поселений», где чечетки устраивали свои гнезда в 1–2 м от гнезд бурого дрозда (Романов, 1996, 2003, 2004, 2006а, 2006б). Особо активно защищали свои гнезда дрозды, гнездившиеся в редколесьях на узких террасах озер Капчуг и Аян, где птицам некуда было скрыться. В лесных массивах других районов плато, где нетрудно найти укрытие среди деревьев, большинство птиц вели себя более спокойно. Задолго до приближения человека к гнезду, они старались незаметно отлететь от него на 30–50 м (Романов, 2004). Чечетки охотно гнездятся и рядом с рябинниками, что было отмечено на крайнем севере Европы (Slagsvold, 1982) и на Ямале (Рябицев, 1993). Кроме того, мы сочли необходимым акцентировать внимание на одном мало известном типе поливидовых ассоциаций с участием бурого дрозда, который, как оказалось, весьма широко распространен в горно-субарктических условиях плато Путорана. Поливидовые ассоциации образуют 1–2 территориальные пары

3–5 видов (воробьинообразных) на одном небольшом участке лесных местообитаний, вокруг которого на значительном расстоянии (0,3–2,0 км) в пределах абсолютно сходных условий этих видов нет. Ассоциации образуют мелкие виды воробьинообразных, ни один из которых не выступает в роли покровителя по отношению к остальным. Их объединяет лишь компактное расположение наиболее подходящих для гнездования и кормодобывания местообитаний. Как показали наблюдения на плато Путорана, подобного рода поливидовые ассоциации ( $n = 447$ ) встречаются более чем в 3 раза чаще, чем моновидовые ( $n = 131$ ). Разница в пользу поливидовых ассоциаций высоко достоверна ( $P = 0,0001$ ). В лесном поясе поливидовые «микроассоциации» наряду с бурым дроздом обычно составляют сибирская завирушка (*Prunella montanella*), пеночка-таловка (*Phylloscopus borealis*), пеночка-зарничка, выюрок (*Fringilla montifringilla*). Возможно, причина преимущественного формирования поливидовых ассоциаций заключается в существовании определенной самоорганизации птичьих сообществ – тенденции поддерживать экологически закрепленную плотность населения, определенное сочетание и интенсивность взаимодействия между разными видами даже при минимальном числе особей в условиях «недонаселенности» горно-субарктических ландшафтов.

### Обилие

По данным учетов, среднее обилие бурых дроздов по всему лесному поясу Путорана в гнездовой период составляет  $21,9 \text{ ос./км}^2$ , по подгольцовому поясу –  $9,2 \text{ ос./км}^2$ , а по гольцовому –  $0,9 \text{ ос./км}^2$ .

В разных районах плато Путорана в пределах лесных ландшафтов лесного пояса обилие бурых дроздов в гнездовой период варьировало в пределах  $13,5\text{--}29,8 \text{ ос./км}^2$ . Наиболее высокая плотность населения вида в лесном поясе обнаружена в густых, высокоствольных березово-елово-лиственничных и елово-лиственничных лесах запада и юго-запада региона: в долине р. Курейка ( $28,3 \text{ ос./км}^2$ ) и котловине оз. Агата Верхняя ( $29,8 \text{ ос./км}^2$ ). Самая низкая плотность населения вида в лесном поясе зарегистрирована в лиственничных редколесьях, господствующих в центре плато, – котловине оз. Аян ( $13,5 \text{ ос./км}^2$ ).

Локальные показатели обилия вида в некоторых районах подгольцового пояса ничуть не меньше, чем в лесном поясе. Это подтверждают данные из долины р. Курейка ( $27,6 \text{ ос./км}^2$ ), котловин озер Агата Верхняя ( $21,0 \text{ ос./км}^2$ ) и Някшингда ( $24,0 \text{ ос./км}^2$ ).

В центральной части Верхоянского хребта обилие бурого дрозда выше, чем на плато Путорана. Средняя плотность населения вида в лесном поясе составила  $57,96 \text{ ос/км}^2$ , в подгольцовом поясе –  $20,19 \text{ ос/км}^2$ .

### Сроки миграций

Во время весеннего пролета бурых дроздов встречали их стайки, в основном из 10–15 птиц, и лишь изредка из 30–50 особей. Первые особи появляются в конце мая – начале июня, а массовый прилет происходит обычно несколькими днями позже. Наиболее ранние даты встреч – 28 мая 1988 г. и 23 мая 2007 г. В весенний период других полевых сезонов ( $n = 8$ ) первые особи появлялись в период с 30 мая по 2 июня. В 1958–1964 гг. А.В. Кречмар (1966) регистрировал появление птиц 24 мая – 4 июня. Хорошо выраженный пролет отмечен 8–10 июня 1958–1964 гг. (Кречмар, 1966), 3–7 июня 1980 г. (Морозов, 1984), 29 мая – 9 июня 1988 г., 2–9 июня 1990 г., 3–9 июня 1991 г., 7–12 июня 2003 г., 6–13 июня 2006 г. Во время весеннего пролета птицы охотно кормятся ягодами, собирая их на проталинах среди лесов и редколесий.

Большинство птиц отлетает из региона к концу августа (Кречмар, 1966; Романов, 1996, 2003, 2004). При этом слабо выраженный осенний пролет идет до конца сентября (Кречмар, 1966; Романов, 1996), а самые поздние встречи птиц зарегистрированы А.В. Кречмаром (1966) 1 октября. На оз. Кутарамакан в 1990 г. пролет шел 3–25 августа (наиболее интенсивно 13–14 и 18–19 августа), на оз. Някшингда в 1991 г. – 7–29 августа, на озерах Собачье и Глубокое в 1999 г. – с 8 августа по 5 сентября (наиболее интенсивно 14 августа). На оз. Дюпкун в 2001 г. резкий отлет почти всех местных дроздов наблюдался 30 июля, а последующие мощные пролетные волны – 1, 7 и 12 августа. Осенью бурые дрозды перемещаются дисперсными группами по 3–30 особей. В это время они кормятся на лесных опушках, в прибрежных ольховниках, на галечниках, заросших осокой и ивняком, на ягодниках среди леса до высоты 300 м (Романов, 2004).

В центральной части Верхоянского хребта весенний пролет и прилет бурых дроздов происходит раньше, чем на плато Путорана, и приходится, вероятно, на начало мая (например, в 2014 г. территориальные пары регулярно отмечали с 14 мая (первого дня наблюдений).

### Характеристика гнездования

Территориальные пары в весенний период большинства полевых сезонов ( $n = 8$ ) становятся заметны 7–13 июня. Но самые первые территориальные

пары появляются, вероятно, еще раньше – в третьей декаде мая, что подтверждается регистрацией окончания строительства гнезд у двух пар 4 и 9 июня 2006 г. (Романов и др., 2007). Самцы бурых дроздов обычно начинают петь со дня прилета или в первые два дня после этого. По нашим наблюдениям, начало пения синхронизировано с занятием гнездовых участков. Пение птиц более или менее регулярно отмечали до конца июня (Кречмар, 1966; Морозов, 1984; Романов, 2004, 2006а, 2006б). Сроки и длительность периода максимальной вокальной активности весьма изменчивы, они зависят от года и, по-видимому, района. В 1988 г. этот период продлился до 13 июня, в 1989 г. он пришелся на 9–18 июня, в 1990 г. – на 14–21 июня, в 1991 г. продлился с 19 июня по 5 июля, в 2001 г. – до 20 июля, в 2003 г. – пришелся на 13–18 июня, в 2004 г. – на 14–23 июня, в 2006 г. – продлился с 3 июня по 3 июля. Иногда, как например в 1990 г., короткое исполнение песен можно было услышать и позднее – до конца июля.

В центральной части Верхоянского хребта в 2014 г. самцы бурого дрозда пели с 14 мая по 3 июля, наиболее интенсивно – с 24 мая по 3 июня.

На плато Путорана бурый дрозд устраивает гнезда в основном на лиственницах ( $n = 23$ ) и елях ( $n = 17$ ), реже – на ивах ( $n = 2$ ), березах ( $n = 1$ ), в кустах ольховника ( $n = 2$ ). Гнезда ( $n = 45$ ) находились на высоте 0,1–7 м, в среднем – 2,0 м.

Из всех найденных на плато Путорана гнезд ( $n = 45$ ) большинство было устроено более или менее одинаково: на основании ветвей вплотную к стволу дерева ( $n = 19$ ), на корнях и стволах поваленных деревьев ( $n = 12$ ). Варианты расположения меньшей части осмотренных гнезд были значительно разнообразнее: на торце сломанного ствола ( $n = 3$ ), в развилках стволов ( $n = 2$ ) и толстых ветвей ( $n = 2$ ), в основании кустов ( $n = 2$ ), в расщепе ( $n = 1$ ) и на верхушке пня ( $n = 1$ ), на земле ( $n = 1$ ), на ветви в 20 см от ствола ( $n = 1$ ), на сильно наклонном стволе ( $n = 1$ ).

Основным материалом для гнезд служили сухие побеги осок и злаков. Для некоторых гнезд в качестве строительного материала птицы использовали веточки лиственницы, ели, ивы, ерника. В качестве вспомогательных материалов во всех гнездах использовались глина, веточки ели, лиственницы, ивы, кусочки лишайников, небольшое количество мха, древесной трухи. В одном гнезде было встречено много сухих стеблей хвоща, в другом – сухих стеблей зонтичных.

Многие гнезда ( $n = 17$ ) имели хорошо выраженное нижнее основание, состоявшее преимущественно из веточек, глины и кусочков лишайника,

при этом стенки самого гнезда были сделаны почти исключительно из сухой травы. Внешний диаметр нижней части некоторых гнезд ( $n = 8$ ) был больше диаметра верхней на 2,5–8,0 см, из-за чего гнезда имели форму усеченного конуса. Одно гнездо имело совершенно нестандартное (гипертрофированно увеличенное) основание диаметром 30 см.

Лоток в большинстве гнезд был обильно обмазан глиной и выстлан мелкой тонкой осокой. Внешний диаметр гнезд ( $n = 36$ ) 12–20, в среднем 15,3 см, а их высота ( $n = 32$ ) – 9–18, в среднем 11,6 см. Диаметр лотка ( $n = 36$ ) 9–11, в среднем 10,1 см, а его глубина ( $n = 36$ ) 5,5–10, в среднем 7,5 см.

В центральной части Верхоянского хребта устройство гнезд и размеры самих построек в целом весьма сходны или даже идентичны соответствующим параметрам с плато Путорана. В долине р. Нямни гнезда ( $n = 6$ ) были размещены на лиственницах на высоте 1,5–3,5 (в среднем 2,1 м), и располагались на основании ветвей у ствола дерева ( $n = 6$ ), на толстой ветке в удалении от ствола на 30 см. Все гнезда ( $n = 6$ ) были сформированы из сухих стеблей злаков и осок. В качестве вспомогательного материала в большей или меньшей степени использовались веточки лиственницы, а также кусочки лишайника, режее мха, в двух гнездах снаружи имелась небольшая примесь глины. В двух гнездах глиной был обильно вымазан лоток. Внешний диаметр гнезд на Верхоянском хребте ( $n = 4$ ) составил 12,5–13 см, в среднем 12,9 см, а их высота ( $n = 4$ ) – 10,5–13 см, в среднем 11,8 см. Диаметр лотка ( $n = 4$ ) – 8,5–10 см, в среднем 9,5 см, а его глубина ( $n = 4$ ) 5,5–8,5 см, в среднем 6,3 см.

На плато Путорана полная кладка ( $n = 25$ ) содержала 5–6, в среднем 5,4 яйца. Размеры яиц: длина ( $n = 102$ ): 22,1–29,1, в среднем 27,0 мм; ширина ( $n = 102$ ): 18,0–21,0 мм, в среднем 19,5 мм. Вес ненасиженных яиц ( $n = 16$ ): 4,8–5,8, в среднем 5,3 г. По различиям в окраске яиц все кладки можно разделить на две группы. Для первой характерны ярко-зеленые яйца с более или менее четким коричневым крапом. Для второй – серозеленые яйца с множеством мелких размытых штрихов, образующих густой рисунок (Романов, 2004; Романов, 2006а; 2006б; Романов и др., 2007).

В центральной части Верхоянского хребта показатели числа яиц в полных кладках и размеры яиц в целом весьма сходны или полностью перекрываются с соответствующими показателями с плато Путорана. На р. Нямни полная кладка ( $n = 4$ ) содержала 5–6, в среднем 5,6 яиц. Размеры яиц:

длина ( $n = 23$ ): 24,5–28,5, в среднем 26,5 мм; ширина ( $n = 23$ ): 19,3–24,5, в среднем 20,1 мм. Откладку первого яйца на плато Путорана зарегистрировали 19 июня 1989 г., 14 июня 1990 г., полные ненасиженные кладки – 14–15 июня 1988 г., сильно насиженные кладки – 28 июня 1988 г. Вылупление птенцов у подавляющего большинства пар в 1988 г. зарегистрировали 27–28 июня, в 1989 и 1990 г. – с 27 июня по 3 июля, в 2003 г. – с 27 июня по 4 июля, в 2004 г. – с 24 июня, в 2006 г. – с 22 июня. При этом почти ежегодно выявляли значительную разницу в сроках гнездования отдельных пар. Например, 28 июня 1988 г. в одном из найденных гнезд обнаружено 5 сильно насиженных яиц, а в другом – 5 птенцов с полностью сформированными контурными перьями, раскрывшимися наполовину маховыми и рулевыми перьями в стадии трубочек; 27 июля 2001 г., уже в разгар кочевок, было найдено гнездо с тремя птенцами в возрасте около 10 дней. Последний случай можно, вероятно, объяснить повторным гнездованием пары. Сразу после вылупления птенцов взрослые особи становятся очень заметны на берегах крупных рек и озер, куда они иногда улетают в поисках корма на расстояние более 1 км от гнезда.

Выводки, покинувшие гнезда, появились в 1988 г. 13 июля, в 1989 г. 15 июля, в 1990 г. 14 июля, в 1991 г. 12 июля, в 1999 г. 16 июля, в 2001 г. 8 июля, в 2003 и 2006 г. 11–12 июля.

В центральной части Верхоянского хребта в 2014 г. в отличие от плато Путорана вылупление птенцов и их вылет из гнезд зарегистрированы в более ранние сроки (7 и 17 июня соответственно).

### Послегнездовое поведение

Выводки со слетками и с постепенно подрастающими птенцами держатся в таких местах, как низкие берега озер и речных пойм с разной степенью покрытия травянистой и кустарниковой растительностью, мохово-осоковые болота среди лиственничников на приозерных террасах, прибрежные опушки леса, а также различные участки подгольцового и гольцового поясов. В этих же местообитаниях в августе проходят активные послегнездовые кочевки и пролет птиц. В процессе послегнездовых кочевок бурые дрозды объединяются в стаи численностью до 20–30 особей. Зачастую птицы перемещаются дисперсными стаями по всему лесу широким фронтом. Кормятся они при этом, как растительной (ягоды шикши), так и животной (гусеницы, жуки) пищей.

### Заключение

Из сказанного можно заключить, что бурый дрозд распространен на плато Путорана почти повсеместно. В гнездовой период подавляющее большинство птиц населяет лесной пояс, и лишь незначительная их часть – подгольцовый и гольцовый пояса.

Наблюдаемая неравномерность высотно-ландшафтного распределения бурых дроздов на плато Путорана обусловлена орографическими и геоморфологическими особенностями региона. На плато Путорана верхний предел распространения вида ограничен высотами, близкими к 800 м над ур. моря, а восточнее (в Центральном Верхоя-

нье) – высотами, близкими к 1200 м над ур. моря. Как в путоранском, так и в центральноверхоянском секторе своего ареала бурый дрозд экологически наиболее тесно связан с северо-таежными и лесотундровыми ландшафтами, формирующимися в условиях высотной поясности горных стран северной Азии.

Гнезда бурый дрозд устраивает преимущественно на хвойных породах деревьев (лиственница, ель), на высоте около 2 м. Величина кладки, размеры гнезд и яиц почти абсолютно одинаковы как на плато Путорана, так и в Центральном Верхоянье.

Публикация подготовлена при поддержке РНФ (проект № 14-50-00029).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев А.В., Докучаев Н.Е., Кречмар А.В., Чернявский Ф.Б. Наземные позвоночные Северо-Востока России. Магадан, 2006. 313 с.
- Борисов З.З., Исаев А.П., Яковлев Ф.Г., Борисов Б.З. Видовой состав летнего населения птиц в горах Центрального Верхоянья // Популяционная экология животных Якутии. Якутск, 1996. С. 80–91.
- Воробьев К.А. Птицы Якутии. М., 1963. 336 с.
- Голубчиков Ю.Н. География горных и полярных стран. М., 1996. 304 с.
- Зырянов В.А. Орнитофауна окрестностей оз. Нерангда // Животный мир плато Путорана, его рациональное использование и охрана. Новосибирск, 1988. С. 88–96.
- Кищинский А.А. Орнитофауна Северо-Востока Азии. М., 1988. 288 с.
- Кречмар А.В. Птицы Западного Таймыра // Биология птиц. М.; Л. 1966. С. 185–312.
- Куваев В.Б. Флора субарктических гор Евразии и высотное распределение ее видов. М., 2006. 568 с.
- Лисовский А.А., Лисовская Е.В. Материалы по авифауне долины озера Глубокого (плато Путорана) // Изучение биологического разнообразия на Енисейском экологическом трансекте. М., 2002а. С. 342–347.
- Лисовский А.А., Лисовская Е.В. Дополнение к материалам по авифауне окрестностей озера Кутарамакан (плато Путорана) // Изучение биологического разнообразия на Енисейском экологическом трансекте. М., 2002б. С. 348–352.
- Морозов В.В. Орнитофауна окрестностей оз. Капчук, плато Путорана // Орнитология. Вып. 19. 1984. С. 30–40.
- Равкин Ю.С. К методике учета птиц лесных ландшафтов // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск, 1967. С. 66–75.
- Рогачева Э.В. Птицы Средней Сибири. Распространение, численность, зоогеография. М., 1988. 309 с.
- Рогачева Э.В., Сыроечковский Е.Е., Черников О.А. Птицы Эвенкии. М., 2008. 754 с.
- Романов А.А. Птицы плато Путорана. М., 1996. 297 с.
- Романов А.А. Орнитофауна озерных котловин запада плато Путорана. М., 2003. 144 с.
- Романов А.А. Орнитофауна плато Путорана // Фауна позвоночных животных плато Путорана. М., 2004. С. 92–286.
- Романов А.А. Видовой состав, численность и ландшафтно-биотопическое размещение птиц в бассейне р. Северной // Изучение и охрана животных сообществ плато Путорана. Сб. научных трудов. М., 2006а. С. 9–70.
- Романов А.А. Фауна и население птиц центральной части котловины оз. Кета // Изучение и охрана животных сообществ плато Путорана. Сб. научных трудов. М., 2006 б. С. 71–102.
- Романов А.А. Авифауна гор Азиатской Субарктики: закономерности формирования и динамики. М., 2013 а. 360 с.
- Романов А.А. Географические аспекты фаунистического разнообразия птиц в горах Азиатской Субарктики // Вестн. Моск. ун-та. 2013б. Сер. 5. География № 1. С. 61–67.
- Романов А.А., Голубев С.В., Мелихова Е.В. Закономерности пространственной дифференциации фауны и населения птиц плато Путорана // Сибирский экологический журнал. 2014. № 6. С. 831–843.
- Романов А.А., С.В. Рупасов, Е.А. Журавлев, С.В. Голубев. Птицы бассейна р. Курейки // Биоразнообразие экосистем плато Путорана и сопредельных территорий. Сборник научных трудов. М., 2007. С. 7–70.
- Рупасов С.В., Журавлев Е.А. Орнитофауна долины р. Микчангда и сопредельных территорий // Изучение и охрана животных сообществ плато Путорана. Сб. науч. тр. М., 2006. С. 122–154.
- Рябицев В.К. Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике. Екатеринбург, 1993. 296 с.
- Рябицев В.К. Птицы Сибири: справочник-определитель. М., Екатеринбург, Т. 2. 2014. 452 с.
- Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий. М., 2003. 727 с.
- Сыроечковский Е.Е. Птицы Хантайского озера и

прилегающих гор Пutorана (Средняя Сибирь). // Уч. записки Красноярск. пед. ин-та. Т. 20. Вып. 2. Красноярск, 1961. С. 89–119. // *Slagsvold T.* Clutch size variations in passerine birds: the nest predation hypothesis // *Oecologia*. Vol. 54. N 2. 1982. P. 159–169.

Поступила в редакцию 26.02.15

## DUSKY THRUSH (*TURDUS EUNOMUS*) ON THE PUTORANA PLATEAU

*A.A. Romanov, E.V. Melikhova, V.O. Yakovlev*

The whole territory of Putorana Plateau lies within the Dusky Thrush breeding range. Dusky Thrush inhabits the whole area of the plateau. It breeds mostly in the forest altitudinal belt and more rarely in the subalpine altitudinal belt. The average abundance of Dusky Thrush in breeding season in the forest belt is 21,9 ind./km<sup>2</sup>, in the subalpine belt – 9,2 ind./km<sup>2</sup>, in the alpine belt – 0,9 ind./km<sup>2</sup>. Distribution of thrushes within the forest belt is uneven. Most of them inhabit lower part of the belt (at an altitude of 100–250 m amsl). The average nesting density is 50,0 ind./km<sup>2</sup> in the most congenial forest habitats. Dusky Thrush often nests in compact groups with other bird species. It prefers to make nests on larch and spruce. Lays on the average 5,4 eggs. The color of thrush's eggs has two variations.

**Key words:** Dusky Thrush, *Turdus eunomus*, ecology, breeding range, distribution, nesting, numerosity, Putorana Plateau, subalpine altitudinal belt, forest altitudinal belt.

**Сведения об авторах:** Романов Алексей Анатольевич – профессор кафедры биогеографии географического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, докт. биол. наук (putorana05@mail.ru); Мелихова Евгения Владимировна – аспирант кафедры биогеографии географического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (max-kup@yandex.ru); Яковлев Владимир Олегович – ученый секретарь Русского общества сохранения и изучения птиц им. М.А. Мензбира (cuks66@yandex.ru).

УДК 595.728:591.582.2

**ЗВУКОВАЯ КОММУНИКАЦИЯ И РАСПОЗНАВАНИЕ  
ПРИЗЫВНОГО СИГНАЛА У КУЗНЕЧИКА  
*ISOPHYA GRACILIS* MIR.  
(ORTHOPTERA, PHANEROPTERIDAE)**

О.С. Корсуновская

Самцы кузнечика *Isophya gracilis* Mir. издают призывный сигнал, состоящий из двух пульсов длительностью 46–70 мс (в среднем 59 мс, SD = 13,7) и 128 мс (SD = 10,6) соответственно. Пауза между ними продолжается 138–209 мс (в среднем 160 мс, SD = 32) (Ставропольская популяция, запись при 26°C). Самки отвечают на конспецифический сигнал (КС) самца короткими щелчками после окончания второго пульса КС. В этологических экспериментах изучали фонотаксис и звуковые ответы самок при стимуляции моделями КС с изменяемыми временными параметрами. Было показано, что однокомпонентные сигналы, длительность которых вдвое превышает соответствующий параметр второго пульса КС, или модели КС, в которых второй пульс вдвое превышает по длительности второй пульс естественного сигнала, не вызывают фонотаксиса. Другие модели КС вызывают фонокинетическую реакцию самок, но ее длительность превышает таковую при стимуляции КС. Стимулы, представленные только первыми пульсами КС или первым пульсом КС и вторым, еще более коротким (20 мс) пульсом, как правило, не вызывают фоноответа самок. Предполагается, что распознавание КС в центральной нервной системе самок *I. gracilis* основывается на временной и(или) пространственной суммации возбуждения и активности тормозных элементов, которые активируются пульсами большей, чем в КС, длительности. Последние могут срабатывать либо с временной задержкой, либо как off-элементы, в результате чего подавляется ответная реакция самки.

**Ключевые слова:** прямокрылые, кузнечики, *Isophya gracilis*, звуковые сигналы, акустическое поведение, распознавание.

Древнесредиземноморский род *Isophya* (Phaneropteridae) включает около 80 видов, распространенных преимущественно в Центральной и Южной Европе и на Кавказе. Необходимость тщательного исследования звуковых сигналов обусловлена сложностью дискриминации этих кузнечиков по морфологическим признакам. У представителей рода *Isophya* акустические сигналы издают как самцы (призывные звуки), так и самки (ответные сигналы). Сигналы самцов изученных видов, обитающих в Восточной Европе и на Кавказе, представлены одним пульсом – звуковой посылкой, возникающей при полном сдвигании надкрылий, либо состоят из двух компонентов: двух пульсов, пульса и щелчков (одиночного или серии).

Самцы *Isophya gracilis* Mir., распространенной в Предкавказье и на Северном Кавказе, продуцируют призывный сигнал в виде двух пульсов разной длительности (рис. 1). Самки отвечают самцам одним или несколькими щелчками с задержкой относительно окончания второго пульса. В результате экспериментов на

*I. modesta rossica* (Жантiev, Дубровин, 1977; Жантiev, Корсуновская, 1986) было установлено, что для опознания конспецифического сигнала достаточно только первого пульса. Самка выходит к самцу, не издавая, однако, ответных сигналов. Ее звуковой ответ запускается вторым компонентом призывного сигнала самца. Подобная специализация разных частей сложного акустического сигнала известна также у представителей североамериканских и австралийских родов листовых кузнечиков (Spooner, 1964, 1995; Bailey, Field, 2000; Walker et al., 2003; Walker, 2004).

Цель нашей работы состояла в выяснении информативного значения временных параметров призывного сигнала *I. gracilis* при его опознании самками.

#### Материал и методы

Самцы и самки *Isophya gracilis* Mir. для поведенческих экспериментов и аудиозаписи были собраны в Ставрополе, окрестностях Крымска и в Цейском заповеднике (Северная Осе-



Рис. 1. Осциллограммы призывного сигнала самца из окрестностей Крымска при разных скоростях развертки (температура при записи 25°C)

тия). Звуки самцов регистрировали с помощью микрофона «4135» фирмы «Bruel&Kjaer» или «МК-301» фирмы «RFT» и усилителей «2604» («Bruel&Kjaer») и «000017» («RFT»). Микрофон устанавливали в 10 см от поющего самца. Цифровые записи осуществляли с помощью АЦП L305 и L 14-440 фирмы «L-card» (Россия) (частота дискретизации 58 864, 14 2857 и 100 000 Гц). Обработку сигналов и результатов этологических опытов проводили на компьютере в программах CoolEdit Pro, MiniAnalysis и Origin 6.0.

При изучении фонотаксиса использовали сетчатый садок 30×30×150 см, разделенный подъемными перегородками на 3 камеры длиной 60, 30 и 60 см. Насекомых помещали в среднюю камеру (30×30×30 см), где находился букет травянистых растений в качестве источника корма и убежища. У одного из торцов садка устанавливали громкоговоритель, через который транслировали записи конспецифических призывных сигналов и их моделей, сформированных в программе CoolEdit Pro. После того как перегородки были убраны, насекомые получали возможность двигаться вдоль продольной оси садка. Кузнечикам один раз в 2–3 с предъявляли звуковой сигнал и регистрировали их ответную реакцию – как звуковую, так и локомоторную. Интенсивность звука, измеренная у выхода из центральной камеры садка, составляла 100 дБ, что соответствовало интенсивности призывного сигнала самца на расстоянии 10 см.

В качестве моделей использовали следующие сигналы:

- 1) конспецифический сигнал (КС) с длительностью первого пульса 50 мс, второго пульса 140 мс, интервала между ними 190 мс;
- 2) только первый пульс КС;
- 3) два пульса, первый из которых и межпуль-

совый интервал соответствуют КС, второй пульс укорочен (20 мс);

4) один пульс, длительность которого вдвое (270 мс) превышает длительность второго пульса КС;

5) два пульса (длительность которых соответствует продолжительности первого пульса КС), разделенные увеличенным вдвое по сравнению с КС интервалом (394 мс);

6) два пульса с длительностью, соответствующей длительности первого пульса КС, разделенные таким же интервалом как в КС;

7) только второй пульс КС;

8) два пульса, длительность первого из которых соответствует длительности первого пульса КС, а второго – удвоенной длительности второго пульса КС (270 мс); длительность интервала между ними равна соответствующему параметру КС;

9) два вторых пульса КС, разделенные интервалом, равным по длительности соответствующему параметру КС.

При выполнении работы было использовано 12 особей кубанской изофии, запись звуков производилась при температуре 23–26°C, поведенческие эксперименты – при 25°C.

## Результаты и обсуждение

### Фонотаксис самок

Призывный сигнал у самцов из разных популяций несколько различается. Так, у насекомых из окрестностей Крымска при 25°C длительность первого, второго пульсов и интервала между ними составляет в среднем 50 мс (SD = 13,2), 128 мс (SD = 12,9) и 202 мс (SD = 22,7) соответственно, длительность данных параметров при 26°C у ставропольских особей составляла от 46 до 70 мс (среднее значение 59 мс, SD = 13,7),

128 мс (SD = 10,6) и 138–209 мс (среднее значение 160 мс, SD = 32) соответственно. Доминирующая частота в спектре ~18 кГц.

КС и все тестовые модели, за исключением четвертой и восьмой, вызывают фонотаксис самок, однако их эффективность различна. При предъявлении КС и моделей из двух первых пульсов, один из которых может быть укорочен, или из первых пульсов, разделенных удвоенным интервалом (модели 3, 5, 6), к источнику сигнала идут все самки, причем минимальное зарегистрированное время в пути увеличивается по сравнению с аналогичным параметром при предъявлении КС незначительно (24, 32 и 17 с соответственно).

При стимуляции моделями, представленными либо только первым, либо только вторым пульсом КС, фонотаксис регистрируется не у всех реактивных самок, при этом время в пути до источника может превышать 2 мин. Сходная картина наблюдается и при предъявлении модели, состоящей из двух вторых пульсов КС: фонотаксис демонстрируют не все самки, а время, затрачиваемое для достижения источника звукового сигнала, увеличивается как минимум до 50 с.

### Звуковые ответы самок

Как было указано ранее, самка *Isophya modesta rossica*, услышав КС самца, выходит ему навстречу и, приблизившись к нему на такое расстояние, чтобы стал слышен более тихий второй компонент сигнала, начинает отвечать ему. После этого самец, установив с ней акустический контакт, также начинает двигаться в ее сторону (Жантиев, Дубровин, 1977). У *I. gracilis* интенсивность обоих компонентов КС одинакова, поэтому самка одновременно начинает издавать ответные щелчки и двигаться к самцу. Для того чтобы выяснить, какой именно элемент сигнала стимулирует фоноответ самки, мы провели эксперименты с моделями, в которых по очереди исключали первый и второй компоненты сигнала и меняли длительность его структурных элементов. В результате были получены данные, обобщенные на рис. 2.

Оказалось, что только первый (короткий) пульс КС, так же как и модель из двух пульсов, второй из которых короче первого по длительности, как правило, не вызывают ответа самок. Более эффективными оказываются модели,

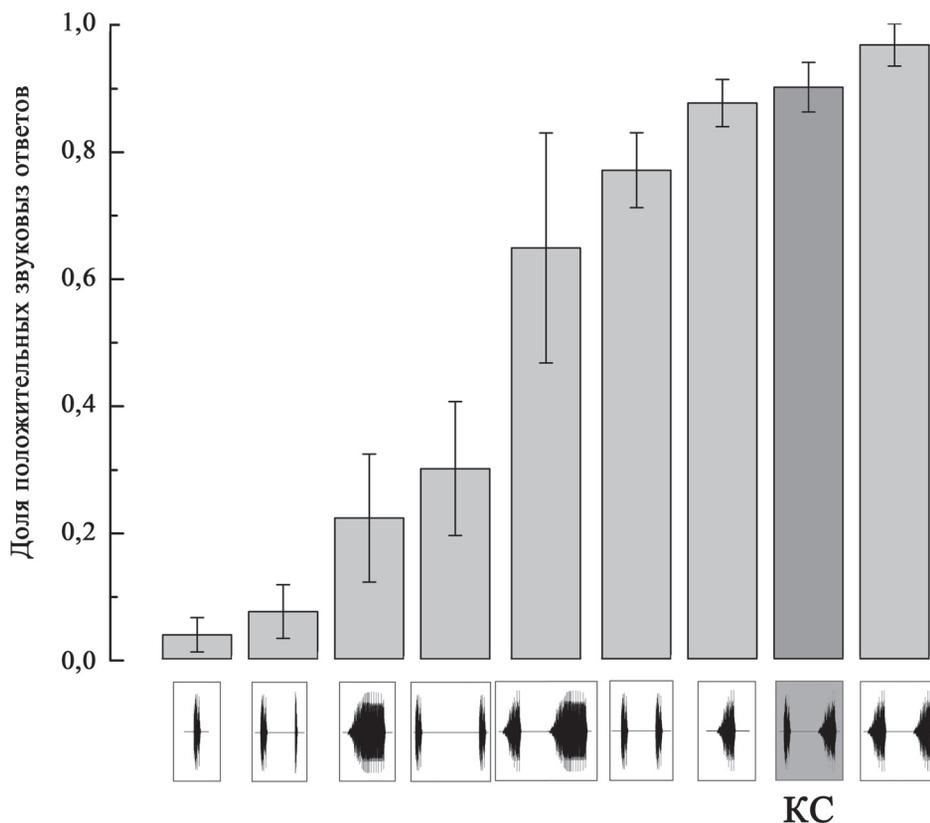


Рис. 2. Звуковые ответы трех самок на призывный сигнал (КС) и его модели. Вертикальные отрезки на колонках – ошибки средней (число предъявлений стимула не менее 20)

представленные продолжительным одиночным пульсом (вдвое длиннее второго пульса КС), и двухкомпонентные сигналы, состоящие из звуковых посылок с длительностью первого пульса КС, но разделенные удвоенным по сравнению с КС интервалом. Однако среднее число ответов в этих случаях не превышает 30–45% от соответствующего показателя при предъявлении КС. Только второй пульс и сигналы из двух одинаковых пульсов, соответствующих по длительности либо первому, либо второму пульсу КС, разделенные интервалом видоспецифической длительности, вызывают ответ самок так же эффективно, как и КС. Самки при стимуляции двухкомпонентными моделями с длительными пульсами могут отвечать как на вторую в сигнале, так и (реже) на каждую звуковую посылку.

Анализ эффективности моделей КС показывает следующее.

1. Для запуска звукового ответа самки необходима достаточно длительная акустическая стимуляция. Продолжительности одного первого пульса КС недостаточно для запуска фонореакции. Опыты с изменением длительности тестовой звуковой модели свидетельствуют о том, что необходимая и достаточная продолжительность одиночного пульса составляет 80–90 мс.

2. Однокомпонентные сигналы, длительность которых существенно (в наших опытах вдвое) превышает соответствующий параметр второго пульса КС, неэффективны.

3. Тестовые двухкомпонентные сигналы даже с увеличенным межпульсовым интервалом более эффективны, чем однокомпонентные, но только в том случае, если длительность второго пульса более 20 мс. Увеличение межпульсового интервала снижает эффективность модели.

4. Двухкомпонентная модель, в которой длительность первого пульса и межпульсового интервала соответствуют КС, а второй пульс вдвое продолжительнее второго пульса КС, не вызывает фонотаксиса, что указывает, вероятно, на определенный диапазон длительностей структурных элементов сигнала, за пределами которого модель не опознается самкой как КС.

5. Предъявление только второго, двух вторых или первого и второго пульсов, соответствующих по длительности КС, с увеличенным интервалом вызывает ответы в 90–100% случаев.

Результаты экспериментов по изучению фонотаксиса свидетельствуют о сравнительно низкой избирательности фонокинетической реакции самок. Для эффективной коммуникации важны все параметры призывного сигнала самца, на что указывает снижение числа звуковых ответов самки при изменении временных параметров его структурных элементов.

Различия в фоноответах на модели с изменяемыми параметрами указывают на то, что для запуска поведенческой реакции необходима некая «эффективная длительность» сигнала, которой может обладать как первый пульс в однокомпонентной модели, так и сумма длительностей двух последовательных пульсов в двухкомпонентных тестовых сигналах. Отсутствие ответа или резкое снижение доли положительных реакций на модель с укороченными пульсами указывает на существование временной и(или) пространственной суммации возбуждения, приводящей в конечном итоге к срабатыванию звукового аппарата самки. В свою очередь отсутствие локомоторной реакции и снижение доли звуковых ответов на сигналы с существенно увеличенной продолжительностью пульсов предполагает наличие тормозного элемента, который срабатывает либо с временной задержкой, либо как off-элемент, в результате чего подавляется ответная реакция самки.

В природных биотопах вместе с *Isophya gracilis* могут обитать другие представители *Phaneropteridae*, а именно *Poecilimon similis* или *P. scythicus*, издающие серии, состоящие из 2–3 одинаковых пульсов длительностью около 350 и 500 мс, разделенных паузой в 250–300 мс или 1,5–2,0 с соответственно. Другой симпатрический вид *Poecilimon* – *P. schmidtii* – продуцирует призывный сигнал в виде коротких щелчков (Zhantiev, Korsunovskaya, 2005), длительность которых явно недостаточна для запуска звукового ответа самки *I. gracilis*. Таким образом, наличие временной или пространственной суммации и активность специфического тормозного элемента в системе распознавания *I. gracilis* позволяют исключить или, по крайней мере, снизить вероятность ошибки в процессе акустической коммуникации.

Автор благодарит профессора Р.Д. Жантиева за ценные советы при подготовке рукописи, Д.Н. Лапшина, А.Н. Семенова и Д.Ю. Тишечкина за сбор живых насекомых.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (Russian Science Foundation), грант № 14-50-00029 – «Научные основы создания национального банка-депозитария живых систем» (Scientific basis of the national biobank – depository of the living systems).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Жантиев Р.Д., Дубровин Н.Н. Звуковая сигнализация кузнечиков рода *Isophya* W.-W. (Orthoptera, Tettigoniidae) // Зоол. журн. 1977. Т. 56. С. 38–51.
- Жантиев Р.Д., Корсуновская О.С. Звуковая коммуникация листовых кузнечиков (Tettigoniidae, Phaneropterinae) европейской части СССР // Зоол. журн. 1986. Т. 65. С. 1151–1163
- Bailey W.J., Field G. Acoustic satellite behaviour in the Australian bushcricket *Elephantodeta nobilis* (Phaneropterinae, Tettigoniidae Orthoptera) // Animal Behavior. 2000. Vol. 59. P. 361–369.
- Spooner J.D. The texas bush crickets – its sounds and their significance // Animal Behavior. 1964. Vol. 12. P. 235–244.
- Spooner J.D. Pair-forming phonotactic strategies of phaneropterine katyids (Tettigoniidae: Phaneropterinae) // J. Orthoptera Research. 1995. Vol. 4. P. 127–129.
- Walker T. J. The *uhleri* group of the genus *Amblycorypha* (Orthoptera: Tettigoniidae): extraordinarily complex songs and new species // J. Orthoptera Research. 2004. Vol. 13. P. 169–183.
- Walker T.J., Forrest T.G., Spooner J.D. The *rotundifolia* complex of the genus *Amblycorypha* (Orthoptera: Tettigoniidae): songs reveal new species // Annals of Entomological Society of America. 2003. Vol. 96. P. 433–447
- Zhantiev R.D., Korsunovskaya O.S. 2005. Acoustic signals of the bushcrickets of tribe Barbitistini (Orthoptera: Tettigoniidae: Phaneropterinae) from eastern Europe and Caucasus. I. *Poecilimon* Fisch., *Isoimon* B.-Bienko // Russian Entomological Journal. Vol. 14. P. 101–111.

Поступила в редакцию 14.04.15

**SOUND COMMUNICATION AND RECOGNITION OF THE CALLING SONG IN BUSH-CRICKET *ISOPHYA GRACILIS* MIR. (ORTHOPTERA, PHANEROPTERIDAE)**

*O.S. Korsunovskaya*

Males of bush-cricket *Isophya gracilis* Mir. produce calling song (CS) consisting of two syllables (pulses) of 46–70 ms (mean 59 ms, SD = 13.7) and 128 ms (SD = 10.6) respectively. Pauses between them last 138–209 ms (mean 160 ms, SD = 32) (Stavropol population, recording at 26°C). Females respond to male call by short clicks after the end of the second syllable. In behavioral experiments the female phonotaxis and sound reply were studied when duration of diverse components of the calling song were changed. It was shown that the single long pulse of double duration of the second pulse of CS or model of CS where the second pulse is twice the duration of corresponding unit in CS do not elicit phonotaxis. Other models of male song elicit positive phonotaxis but its duration exceeds that which occurs during stimulation by natural calling song. Stimuli containing only one first pulse or two pulses the first of them is as the first pulse of CS and the second one is shorter than the first in CS are no or low effective to elicit the sound reply of females. It is assumed that the recognition of the CS in the central nervous system of *I. gracilis* females is based on temporal and/or spatial summation of excitation and activity of inhibitory units. The last ones are activated by pulses which duration exceeds corresponding parameter of CS. These elements can operate with temporal delay or as off-elements and so suppress female reaction.

**Key words:** Orthoptera, bush-cricket, *Isophya gracilis*, sound signals, acoustic behavior, recognition.

**Сведения об авторе:** Корсуновская Ольга Сергеевна – ст. науч. сотр. кафедры энтомологии Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова, докт. биол. наук, доцент (korsuno@mail.ru).

УДК 595.768.23

## НОВЫЙ ВИД ПОДРОДА *HANIBOTUS* REITTER, 1912 РОДА *OTIORHYNCHUS* GERMAR, 1822 (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE) ИЗ ТУРЦИИ

Г.Э. Давидьян, В.Ю. Савицкий

Описан новый вид *Otiorhynchus (Hanibotus) nabozhenkorum* Davidian et Savitsky, sp. n. из Юго-Восточной Турции. Он наиболее близок к *O. sulcibasis* Reitter, 1895 и *O. angustifrons* Stierlin, 1883, от которых отличается наличием склеротизованной пластинки на вентральной стенке вагины между кокситам, развитым опушением надкрылий и слабо выпуклым в продольном направлении диском надкрылий с отчетливо вдавленными в средней части пришовными промежутками. Приведена определительная таблица видов группы *sulcibasis*.

**Ключевые слова.** Curculionidae, *Otiorhynchus*, *Hanibotus*, новый вид, Турция.

До настоящего времени подрод *Hanibotus* Reitter, 1912 рода *Otiorhynchus* Germar, 1822 насчитывал 13 видов, распространенных в Южном Закавказье, сопредельных районах Турции и Северном Иране (Давидьян, Савицкий, 2012). Виды этого подрода редко встречаются в природе, представлены в коллекциях немногими экземплярами и, за исключением *O. auripes* Stierlin, 1875, известны только по самкам. Повидимому, для большинства из них характерен партеногенетический способ размножения. Эта особенность биологии заметно отличает подрод *Hanibotus* от других довольно хорошо изученных подродов рода *Otiorhynchus*, распространенных на Кавказе, в Турции, Иране и Средней Азии. В составе последних преобладают виды, представленные только обоеполами популяциями или как обоеполами, так и партеногенетическими популяциями (Давидьян, 2013; Давидьян, Коротяев, 2012; Давидьян, Савицкий, 2005а, 2005б, 2006а, 2006б, 2015; Давидьян, Юнаков, 2002; Савицкий, Давидьян, 2007; Magnano, 1999а, 1999б, 2005).

Вероятно, преобладание партеногенетического способа размножения у видов подрода *Hanibotus* – следствие их значительной специализации, связанной с обитанием в аридных полупустынных, горнопустынных и горностепных сообществах. Высокую специализацию этой группы также отражает необычная для рода *Otiorhynchus* морфологическая особенность, характерная для всех видов подрода *Hanibotus*: куколочные мандибулярные придатки самки сохраняются целиком или частично в течение всей жизни.

В этой статье мы описываем новый вид подрода *Hanibotus* из Юго-Восточной Турции, а так-

же приводим новые данные о распространении *O. angustifrons* Stierlin, 1883. Отметим, что оба вида представлены в изученных материалах только самками.

Материалом для настоящей работы послужили сборы, любезно предоставленные нам для изучения М.В. Набоженко и С.В. Набоженко (Южный научный центр РАН, Ростов-на-Дону). Длину тела измеряли окуляр-микроскопом от переднего края глаз до вершины надкрылий. Фотографии гениталий и терминалий выполнены с препаратов в глицерине на микроскопе «Axio Imager M-1» фирмы «ZEISS» в лаборатории биометода Всероссийского НИИ защиты растений (Санкт-Петербург). Используемая нами терминология деталей строения гениталий и терминалий соответствует принятой нами ранее (Давидьян, Савицкий, 2005а, 2005б; 2012).

Род *Otiorhynchus* Germar, 1822

Подрод *Hanibotus* Reitter, 1912

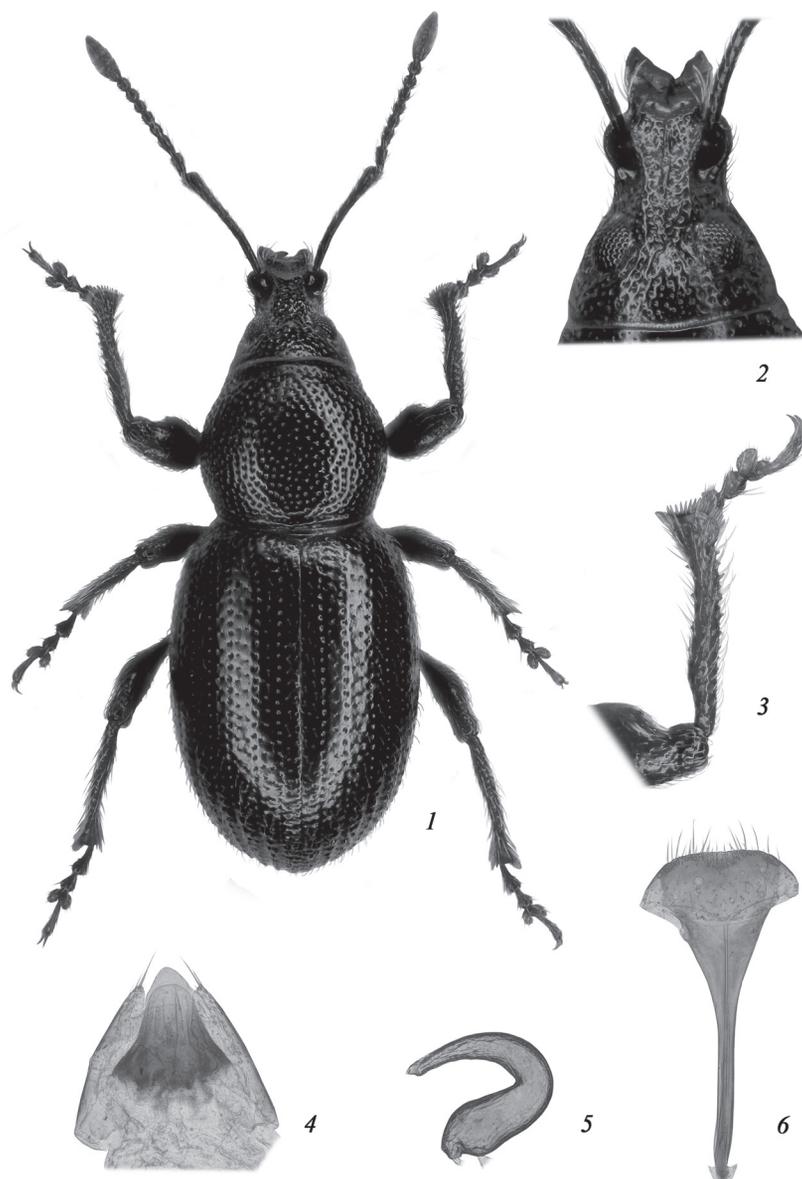
***Otiorhynchus nabozhenkorum* Davidian et Savitsky, sp. n.** (рисунок).

**Материал.** Г о л о т и п. ♀, Turkey, Hakkari Prov., Beççelan Yayla, 2700 m, 37°38'11.6" N, 043°45'20.2" E, 3.VI.2013 (M.V. Nabozhenko, S.V. Nabozhenko, B. Keskin, A. Pektaş).

**Паратипы:** 6 ♀, собраны вместе с голотипом.

Голотип наклеен на прямоугольную картонную пластинку, в правом заднем углу которой отдельно подклеены отчлененные вентриты брюшка, а в левом заднем углу в каплю водорастворимого фиксатора помещены отпрепарированные гениталии и терминалии.

Голотип и 2 паратипа хранятся в коллекции Зоологического института РАН (Санкт-Петербург; ЗИН), по одному паратипу – в коллекциях В.Ю.



*Otiorhynchus nabozhenkorum* Davidian et Savitsky, sp. n., парагип. 1 – габитус; 2 – голова; 3 – передняя правая нога; 4 – кокситы, вид снизу; 5 – сперматека; 6 – spiculum ventrale, вид снизу

Савицкого (Москва), Зоологического музея Московского государственного университета, Энтомологического музея Университета Ататюрка (Atatürk University, Erzurum, Turkey) и Департамента Зоологии Эгейского Университета (Ege University, Bornova-İzmir, Turkey).

**Описание.** Самка. Тело вальковатое, умеренно блестящее, черное или темно-коричневое, спинка головотрубки, усики и ноги темно-коричневые или коричневые.

Куколочные мандибулярные придатки частично обломаны, по-видимому, сохраняются в течение всей жизни в виде более или менее широко-клиновидных, заостренных на вершине выростов, левые из них обычно более длинные и в основной

части шире по сравнению с правыми. Мандибулы на внешней стороне с 4–5 щетинками. Эпистом узкий, по вершинному краю широко вырезан. Эпистомальный киль дуговидно или тупоугольно изогнут, в средней части более или менее сглажен. Головотрубка слабо поперечная, в 1,04–1,14 раза шире своей длины и в 1,56–1,63 раза уже головной капсулы, едва или слабо расширена от птеригий к головной капсуле, по бокам на нижней стороне отграничена от нее поверхностной бороздкой. Спинка головотрубки выпуклая в продольном направлении, перед эпистомом слабо вдавлена, в средней части отчетливо окаймлена по бокам, в основной части слегка расширяется ко лбу, почти параллельно-сторонняя, от основания птеригий почти равно-

мерно расширена к вершине, с тонким срединным килем, обычно неясным в основной части. Птеригии средней величины, умеренно выступающие, почти равномерно закруглены.

Головная капсула ширококоническая, ее бока слабо выпуклые или почти прямолинейно сходятся к головотрубке. Глаза округлые, дорсолатеральные, умеренно выпуклые, не выступают из контуров головы, едва крупнее птеригий. Расстояние от глаз до основания птеригий заметно меньше продольного диаметра глаза. Лоб отчетливо поперечно вдавлен, шире спинки головотрубки в самой ее узкой части, ширина его также немного больше продольного диаметра глаза.

Усики тонкие, рукоять слабо дуговидно изогнута и слабо булавовидно расширена в вершинной четверти. 1-й членик жгутика усиков в 2,0–2,2 раза длиннее своей ширины и едва шире 2-го, 2-й – такой же длины как 1-й или едва короче, 3-й и 4-й – слабо удлиненные, 5–7-й – почти круглые, 5-й – слегка меньше 4-го и 6-го. Булава усиков широко веретеновидная, в 2,5–3,0 раза длиннее своей ширины и примерно в 1,5 раза шире жгутика.

Переднеспинка слабо поперечная, в 1,07–1,11 раза шире длины, наиболее широкая посередине. Бока переднеспинки равномерно округлены, со слабой плавной предвершинной перетяжкой. Вершинный край переднеспинки в средней части едва выемчатый, иногда почти прямой, основной край слабо выпуклый, окаймлен тонкой бороздкой наиболее отчетливой по бокам, и довольно слабой в средней части. Диск переднеспинки густо и равномерно пунктирован, промежутки между точками примерно одинакового размера с точками или немного крупнее.

Надкрылья узкояйцевидные, почти удлиненно-овальные, в 1,32–1,40 раза длиннее своей ширины и в 1,32–1,38 раза шире переднеспинки. Бока надкрылий равномерно округлены, вершинный скат сильно подогнут, диск слабо выпуклый в продольном направлении, пришовные промежутки в средней части обычно явственно вдавлены. Точечные бороздки надкрылий тонкие, промежутки между точками в бороздках примерно одинакового с ними размера или меньше, лежат в одной плоскости с промежутками надкрылий. Точки в бороздках примерно одинакового размера с точками на диске переднеспинки. Промежутки надкрылий плоские, в 2,0–2,5 раза шире бороздок, в довольно густой пунктировке, образованной 1–2 спутанными рядами точек, меньшего, реже одинакового раз-

мера с точками в бороздках. Надкрылья на вершинном скате с рядами отчетливых сглаженных зернышек. Эпистернальный шов развит в передней трети заднегруди.

Передние бедра толще средних и задних, с очень маленьким зернышковидным зубчиком. Средние бедра с зернышковидным зубчиком или простые, задние бедра простые. Передние голени в вершинной трети явственно изогнуты внутрь, средние и задние – почти прямые. Наружный край передних голеней в довольно крупных зернышках и зубчиках, внутренний край голеней слабо S-образно изогнут, дистальнее основной четверти или трети с рядом зубчиков такого же или меньшего размера по сравнению с зубчиками по наружному краю. Наружный вершинный угол передних голеней слабо или умеренно расширен и широко закруглен. Передние и средние голени рядом с мукро без шпоры, задние – без шпоры или со шпорой. Лапки узкие, их 1-й членик удлиненный, немного шире 2-го, 2-й – слабо удлинен, 3-й – двухлопастной, умеренно поперечный, в 1,7–1,9 раза шире 2-го, коготковый членик (без коготков) в 2,0–2,3 раза длиннее 3-го.

Брюшко в 1,14–1,22 раза длиннее ширины. Вентриты отчетливо негусто пунктированы, 1-й из них в слабо бугорчатой скульптуре. Анальный вентрит посередине вершинного края слегка угловидно оттянут, его вершинный край тонко окантован. 7-й тергит по вершинному краю прямо обрезан. Ламелла *spiculum ventrale* примерно в 2 раза шире своей длины, ее вершинный край тонкий в продольном сечении, в средней части более или менее выемчатый. Дорсальная пластина ламеллы склеротизована, примерно такой же длины как вентральная, соединена с основанием кокситов простой мембраной. Манубриум в 3,1–3,6 раза длиннее ламеллы, в дистальной четверти или трети сильно расширен к ее основанию, *sarut* маленький или отсутствует. Сочленовная мембрана, соединяющая 8-й тергит с основанием кокситов, без следов склеротизации. Кокситы равномерно умеренно склеротизованы, короткие, сильно сужены к вершине, с довольно длинными щетинками на конце, стилусы отсутствуют. Вентральная стенка вагины между кокситами склеротизована значительно сильнее чем кокситы, в виде широкой, почти треугольной пластинки с тонкими продольными складками. Пластинка широко закруглена на вершине, ее боковые края вогнуты и подогнуты вентрально. Дорсальная стенка вагины между кокситами с более узкой, очень слабо склеротизованной пла-

стинкой. Ramus сперматеки широкий и слабовыпуклый, маленький collum немного подогнут к ramus, cornu серповидный.

Промежутки надкрылий с 1–2 спутанными рядами очень тонких косо торчащих, слабо дуговидно изогнутых, светлых волосков, длина которых на диске надкрылий в 1,5–2 раза меньше ширины промежутков. Верхняя сторона головы и переднеспинка в коротких, слабо заметных волосках. Опушение нижней стороны тела, ног и усиков из более густых прижатых, приподнятых и косо торчащих волосков.

Длина тела 4,3–5,2; ширина – 2,0–2,4 мм, у голотида соответственно 4,5 и 2,0 мм.

Самец неизвестен.

**Изменчивость.** У голотида обе задние голени рядом с мукро со шпорой, у одного паратипа левая задняя голень со шпорой, а правая – без нее, у остальных паратипов обе задние голени без шпор.

**Дифференциальный диагноз.** Новый вид хорошо отличается от всех видов подрода *Hanibotus* мелкими размерами тела и наличием сильно склеротизованной пластинки на вентральной стенке вагины между кокситам. Он наиболее близок к *O. sulcibasis* Reitter, 1895 и *O. angustifrons* Stierlin, 1883, от которых также отличается явственным развитым опушением надкрылий, слабовыпуклым в продольном направлении диском надкрылий с отчетливо вдавленными в средней части пришовными промежутками и довольно густой пунктировкой промежутков надкрылий. Кроме того, от *O. angustifrons* он отличается более широким лбом.

**Таксономические замечания.** *O. nabozhenkorum* sp. n. мы относим к видовой группе *sulcibasis* подрода *Hanibotus*, включающей *O. sulcibasis* и *O. angustifrons* (Давидьян, Савицкий, 2012). С этими видами его сближают наличие крупных зернышек на наружном крае передних голеней, тонкая пунктировка переднеспинки, сильно подогнутый вершинный скат надкрылий, характер опушения мандибул, строение ламеллы *spiculum ventrale* и сперматеки, простая мембрана, соединяющая дорсальную пластину ламеллы с основанием кокситов и другие признаки. С *O. sulcibasis* новый вид сближают также узкойцевидные надкрылья, относительно более узкая голова и более широкий лоб, с *O. angustifrons* – соотношение длины 1-го и 2-го члеников усиков, более широкие промежутки надкрылий, явственно изогнутые внутрь в вершинной трети передние голени и более широкие лапки.

Этимология. Новый вид назван в честь наших коллег Максима Витальевича Набоженко и Светланы Васильевны Набоженко, собравших в Турции интересные материалы по долгоносикам рода *Otiorhynchus*.

### *Otiorhynchus angustifrons* Stierlin, 1883

Материал. 1 ♀, Turkey, Bitlis Prov., Nemrut volcan, 2330 m, 38°36'21" N, 042°15'23" E, 7–8.VI.2013 (M.V. Nabozhenko, S.V. Nabozhenko, A. Pektaş); 6 ♀, Hakkari Prov., Berçelan Yayla, 2700 m, 37°38'11,6" N, 043°45'20.2" E, 3.VI.2013 (M.V. Nabozhenko, S.V. Nabozhenko, B. Keskin, A. Pektaş).

Распространение. Наиболее широко распространенный вид подрода *Hanibotus*, населяющий Южное Закавказье, Восточную Турцию на запад до Эрзурума и Северный Иран на восток до вулкана Демавенд (Давидьян, Савицкий, 2012). Новые находки значительно расширяют известный ареал *O. angustifrons* до гор Хакяри в Юго-Восточной Турции.

### Определительная таблица видов группы *sulcibasis* подрода *Hanibotus*

1(2). Промежутки надкрылий с 1–2 спутанными рядами коротких, косо торчащих волосков. Диск надкрылий слабовыпуклый в продольном направлении, пришовные промежутки в средней части вдавлены. Вентральная стенка вагины между кокситам с сильно склеротизованной широкой пластинкой. Лоб примерно такой же ширины как спинка головотрубки у места прикрепления усиков. Надкрылья узкойцевидные, в 1,3–1,4 раза длиннее ширины и в 1,3–1,4 раза шире переднеспинки. Промежутки надкрылий в 2,0–2,5 раза шире бороздок, на вершинном скате с сильно сглаженными зернышками. Задние голени рядом с мукро без шпоры или со шпорой. 1-й членик жгутика усиков едва длиннее или такой же длины как 2-й. Передние голени в вершинной трети явственно изогнуты внутрь. Длина тела 4,3–5,2 мм. . . . . *O. nabozhenkorum* Davidian et Savitsky, sp. n.

2(1). Надкрылья почти голые, лишь на боках и вершинном скате в коротких, прижатых или слабо приподнятых волосках. Диск надкрылий умеренно или сильно выпуклый в продольном направлении, пришовные промежутки не вдавлены. Стенки вагины между кокситам без склеротизованных структур или со слабо скле-

ротизованными продольными пластинками. Длина тела 5,1–7,3 мм.

3(4). Лоб примерно такой же ширины как спинка головотрубки у места прикрепления усиков. Надкрылья узкояйцевидные, в 1,3–1,4 раза длиннее ширины и в 1,3–1,4 раза шире передне-спинки. Промежутки надкрылий в 1,5–2,0 раза шире бороздок, на боках и вершинном скате со сглаженными зернышками. Задние голени рядом с мукро со шпорой. 1-й членик жгутика усиков примерно в 1,5 раза длиннее 2-го. Передние голени прямые. Лапки более узкие. . . . . *O. sulcibasis* Reitter

4(3). Лоб примерно в 1,5 раза уже спинки головотрубки у места прикрепления усиков. Надкрылья широкояйцевидные, в 1,2–1,3 раза

длиннее ширины и в 1,45–1,6 раза шире передне-спинки. Промежутки надкрылий в 2–3 раза шире бороздок, на боках и вершинном скате с явственными мелкими зернышками. Задние голени рядом с мукро без шпоры. 1-й членик жгутика усиков едва длиннее или такой же длины как 2-й. Передние голени в вершинной трети обычно явственно изогнуты внутрь. Лапки более широкие. . . . . *O. angustifrons* Stierlin

Авторы выражают благодарность М.В. Набоженко и С.В. Набоженко за очень интересные сборы из Турции, переданные нам для изучения, а также Б.А. Коротяеву, предоставившего возможность для работы с коллекционными фондами ЗИН.

Работа первого автора поддержана РФФИ и Турецким советом по технологическим исследованиям (Technological Research Council of Turkey, = TÜBİTAC) в рамках проекта 14-04-91373; работа второго автора поддержана Российским научным фондом (грант № 14–50–00029).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Давидьян Г.Э. К познанию жуков-долгоносиков подрода *Nubidanus* Rtt., близких к *Otiorhynchus impexus* Schh. (Coleoptera, Curculionidae) // Энтомологическое обозрение. 2013. Т. 92. Вып. 2. С. 376–397.
- Давидьян Г.Э., Коротяев Б.А. Новые данные по систематике, распространению и экологии жуков-долгоносиков группы *Otiorhynchus morosus* Fst. (Coleoptera, Curculionidae) // Энтомологическое обозрение. 2012. Т. 91. Вып. 2. С. 352–371.
- Давидьян Г.Э., Савицкий В.Ю. Обзор жуков-долгоносиков подрода *Rimenostolus* рода *Otiorhynchus* и замечания по таксономии подрода *Dibredus* (Coleoptera, Curculionidae) // Зоологический журнал. 2005а. Т. 84. № 4. С. 433–447.
- Давидьян Г.Э., Савицкий В.Ю. Обзор кавказских жуков-долгоносиков рода *Otiorhynchus* (Coleoptera, Curculionidae), близких к *O. siewersi* // Зоологический журнал. 2005б. Т. 84. № 11. С. 1325–1338.
- Давидьян Г.Э., Савицкий В.Ю. Обзор жуков-долгоносиков подродов *Namertanus* Reitter и *Troglonamertanus* subgen. n. рода *Otiorhynchus* Germar (Coleoptera: Curculionidae) фауны Кавказа // Труды Русского энтомологического общества. 2006а. Т. 77. С. 48–84.
- Давидьян Г.Э., Савицкий В.Ю. К познанию долгоносиков рода *Otiorhynchus* Germar (Coleoptera, Curculionidae) Кавказа и сопредельных регионов // Russian Entomological Journal. 2006б. Vol. 14 (2005). № 4. P. 283–328.
- Давидьян Г.Э., Савицкий В.Ю. Обзор жуков-долгоносиков подрода *Hanibotus* Reitter, 1912 рода *Otiorhynchus* Germar, 1822 (Coleoptera, Curculionidae) // Кавказский энтомологический бюллетень. 2012. Т. 8. Вып. 1. С. 71–99.
- Давидьян Г.Э., Савицкий В.Ю. К познанию жуков-долгоносиков рода *Otiorhynchus* Germ. (Coleoptera, Curculionidae) фауны Туркмении и сопредельных территорий // Энтомологическое обозрение. 2015. Т. 94. Вып. 1. С. 149–183.
- Давидьян Г.Э., Юнаков Н.Н. К познанию жуков-долгоносиков из подродов *Nilepolemis* Rtt., *Udoneus* Rtt., *Otismotilus* Rtt. и *Motilacanus* Rtt. рода *Otiorhynchus* Germ. (Coleoptera, Curculionidae) фауны Кавказа и Турции // Энтомологическое обозрение. 2002. Т. 81. Вып. 1. С. 128–173.
- Савицкий В.Ю., Давидьян Г.Э. Новые данные по таксономии, распространению и экологии жуков-долгоносиков рода *Otiorhynchus* Germar (Coleoptera, Curculionidae) Кавказа // Энтомологическое обозрение. 2007. Т. 86. Вып. 1. С. 185–217.
- Magnano L. Gli *Otiorhynchus* del sottogenere *Podopelmus* Reitter, 1912 (Coleoptera, Curculionidae) (XXXV contributo alla conoscenza dei Curculionidi) // Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona. 1999а. Vol. 23. P. 247–307.
- Magnano L. Revisione degli *Otiorhynchus* del sottogenere *Sulcorhynchus* (Coleoptera, Curculionidae) (36 contributo alla conoscenza del genere *Otiorhynchus*) // Bollettino della Società Entomologica Italiana. 1999б. Vol. 131. № 2. P. 125–138.
- Magnano L. Revisione di *Otiorhynchus* (*Pseudoprovadilus*) subg. n. (Coleoptera, Curculionidae) // Fragmenta Entomologica. 2005. Vol. 37. Fasc. 1. P. 99–128.

**NEW SPECIES OF THE SUBGENUS *HANIBOTUS* REITTER, 1912  
OF THE GENUS *OTIORHYNCHUS* GERMAR, 1822 (COLEOPTERA,  
CURCULIONIDAE) FROM TURKEY**

*G.E. Davidian, V.Yu. Savitsky*

A new species *Otiorhynchus* (*Hanibotus*) *nabozhenkorum* Davidian et Savitsky, sp. n. is described from Southeastern Turkey. It is closely related to *O. sulcibasis* Reitter, 1895 and *O. angustifrons* Stierlin, 1883, from which differs in the following characters: ventral wall of vagina between of the coxites with markedly sclerotized plate, elytra with distinct hair-like vestiture, disk of elytra slightly convex in lateral view, its sutural interstriae impressed in the middle part. A key to species from species group *sulcibasis* is given.

**Key words.** Curculionidae, *Otiorhynchus*, *Hanibotus*, new species, Turkey.

**Сведения об авторах:** *Давидьян Генрик Эдисонович* – ст. науч. сотр. Всероссийского научно-исследовательского института защиты растений (ФГБНУ ВИЗР), канд. биол. наук (gdavidian@yandex.ru); *Савицкий Владимир Юрьевич* – ст. науч. сотр. кафедры энтомологии биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, канд. биол. наук (alophus@gmail.com).

УДК 595.765.4:574.9

## НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАСПРОСТРАНЕНИИ *SERICUS SULCIPENNIS* BUYSSON, 1893 (COLEOPTERA: ELATERIDAE) НА ТЕРРИТОРИИ РОССИИ

А.С. Просви́ров

*Sericus sulcipennis* впервые отмечен на территории европейской части России и впервые указывается для территории Эстонии. Наряду с новыми данными о распространении показано, что наиболее надежными признаками, отличающими *S. sulcipennis* от близкого вида *S. brunneus* (Linnaeus, 1758), являются скульптура надкрылий и строение эдеагуса. Прочие признаки подвержены сильной индивидуальной изменчивости и не могут быть использованы в качестве диагностических для этих двух видов.

**Ключевые слова:** Coleoptera, Elateridae, жесткокрылые, жуки-щелкуны, географическое распространение, европейская часть России, Эстония, морфология.

*Sericus sulcipennis* Buysson, 1893 был описан и долгое время рассматривался как вариация широко распространенного на территории Палеарктики *S. brunneus* (Linnaeus, 1758) (Buysson, 1893; Leseigneur, 1972; Гурьева, 1979; Долин, 1988). Лишь недавно (Leseigneur, Piguët, 2011) была установлена видовая самостоятельность *S. sulcipennis* и отмечена его идентичность с *S. clarus* Gurjeva, 1972, описанным из Восточной Сибири (Гурьева, 1972).

В настоящее время *S. sulcipennis* указан для территории Австрии, Чехии, Словакии, Франции, Германии и Швейцарии (Cate et al., 2007; Leseigneur, Piguët, 2011). В России он был известен только из Иркутской обл. (Гурьева, 1979).

При изучении многочисленных материалов по роду *Sericus* из разных регионов России наряду с *S. brunneus* нами был обнаружен и *S. sulcipennis*. Эти находки значительно расширяют данные о распространении этого вида.

В работе использован материал из коллекций Зоологического института РАН (Санкт-Петербург; далее – ЗИН); Зоологического Музея МГУ (Москва, далее – ЗММУ) и кафедры энтомологии МГУ (Москва, далее – ККЭ, в том числе, материалы из личной коллекции автора).

При перечислении материала в большинстве случаев текст этикеток приведен дословно, при необходимости дополнительно указаны современные названия точек, где были собраны экземпляры.

Фотографии жуков-щелкунов были сделаны фотоаппаратом «Canon EOS-40D» с объективом «Canon MP-E 65 mm». При съемке использовалась технология extended focus. Рисунки полового ап-

парата были выполнены с препаратов, находящихся в глицерине.

### Изученный материал

**Ленинградская обл.:** 7 ♂♂, 2 ♀♀.

**ЗИН:** [Ломоносовский р-н, пос. Лебяжье]: «д. Лебяжье, Петергоф. уезда. Бианки, 11.V.97» (2 ♂♂, 1 ♀). [Лужский р-н, дер. Николаевское]: «Николаевское, Луж. у., 1913» (1 ♀); «Николаевское, Лужск. у., 7.VI.912» (1 ♂). [Кингисеппский р-н, дер. Серёжино]: «Серёжино, Ямбургск. у., Бианки, 12.V.95» (1 ♂). [Санкт-Петербург, муниципальный округ Шувалово-Озерки]: «Озерки, окр. Петербурга, А. Бируля, 14.V.96» (1 ♂). «Петроград, Лесной, 26.V.917» (1 ♂). «Петроп.» (1 ♂; колл. А.П. Семёнова-Тян-Шанского).

**Псковская обл.:** 2 ♀♀.

**ЗИН:** «Псков, Чистовский» (2 ♀♀).

**Ярославская обл.:** 4 ♂♂, 3 ♀♀.

**ЗИН:** «Ярославль, Н. Кокуев», (1 ♂, колл. А. Яковлева). «Jaroslawl, ♀ var. с Kiesw., N. Kokuiew» (1 ♀, колл. А. Яковлева). [Ярославский р-н, дер. Бердицыно]: «Ярославск. у., Бердицыно, бол. травы, 3.VI.1891» (1 ♂; колл. А. Яковлева); «Ярославск. у., Бердицыно, на ивах, 8.V.1891» (1 ♂; колл. А. Яковлева). «Ярославск. у., Б. Сл. гора, под корой берез. пней, 29.V.99» (1 ♀; колл. А. Яковлева). «Ярославск. у., цветки ивы, 20.IV.96» (1 ♂; колл. А. Яковлева). «Ярославск. у.» (1 ♀; колл. А. Яковлева).

**Московская обл.:** 17 ♂♂, 12 ♀♀.

**ЗММУ:** [городской округ Королев, станция Болшево]: «Болшево», 19.IV/VI.1909 (1 ♀); «Болшево, у ст.», 19.IV/VI.1909 (2 ♀♀). [Новомосковский АО, с. Остафьево]: «Остафьево, Под. у.»,

14.V.1903 (1 ♀). [Одинцовский р-н, пос. Николина Гора]: «Никол. гора», 12.V.1936, С. Никулин leg. (1 ♂); там же, 18.VI.1950, С. Никулин leg. (1 ♂). [Пушкинский р-н]: г. Пушкино, К.Ф. Флеров leg. (1 ♂). [Раменский р-н]: окр. платф. Отдых, 12–14.V.1969, Н.Б. Никитский leg. (1 ♂); ст. Раменское, 14.VI.1905, Кожевн. (1 ♀); «Ильинская, Брон. у.», 18.V.1922, Б.Б. Родендорф leg. (1 ♀). [Шатурский р-н]: «Кривандинск. р-н, 10.V.1954, Б. Мамаев leg.» (1 ♂).

«Mosqua, VI.1925, К. Arnoldi» (1 ♂). «Московск.», VI.1926, Арнольди leg. (1 ♀). «Останкино», 2.VI.1902, Б.К. Гиндце leg. (1 ♂). «Петр. раз., VI.1902, М. Золост. [неразборчиво]» (1 ♀). «ст. Пионерская», 18.V.1984 (1 ♀).

**ККЭ:** [Одинцовский р-н]: с. пос. Никольское, 29.VI.1973, Шатохина leg. (1 ♂); ст. Жаворонки, 5.VI.1987, В.Г. Грачев leg. (1 ♂). [Серпуховской р-н]: Приокско-террасный зап-к., пойма р. Ока, V.1990, В.Ю. Савицкий leg. (1 ♀; колл. А.С. Просвинова); Серпуховской р-н, окр. пос. Лужки, пойма р. Ока, 4.VI и 8.VI.2010, В.Ю. Савицкий leg. (1 ♂, 1 ♀; колл. А.С. Просвинова). [Солнечногорский р-н]: дер. Чашниково, 18.VI.1973, Шур leg. (1 ♂). [Шаховской р-н]: дер. Гольцово, 8.VI.1924 (1 ♂). [г. Химки]: «Сходня», 8.V.1905, И. Щукин leg. (1 ♀); там же, 22.V.1906, И. Щукин leg. (1 ♂); там же, И. Щукин leg. (1 ♂); там же, 11.V.1906 (1 ♂).

**ЗИН:** [Клинский р-н]: «Боблово, Клин. у., Моск. г., 9.VI.1904, Д. Смирнов» (1 ♂); «Боблово, Клинск. у., Московск. г., Д. Смирнов» (1 ♂).

**Ивановская обл. :** 2 ♂♂.

**ЗММУ:** г. Иваново, р-н Харинка, парк Харинка, на молодой березе, 13.V.1992, А.А. Гусаков leg. (2 ♂♂).

**Нижегородская обл. :** 2 ♀♀.

**ККЭ:** Нижний Новгород, 17.V.1996, Д.В. Потанин leg. (1 ♀, колл. А.С. Просвинова).

**ЗИН:** [Кстовский р-н, дер. Волчиха]: «Волчиха, Горбатовск. у., Якобсон, 7–14.VI.94» (1 ♀).

**Белгородская обл. :** 1 ♀.

**ЗММУ:** Старооскольский р-н, «Казацкая степь», 8.VI.1957, К.В. Арнольди leg. (1 ♀).

**Республика Чувашия. :** 1 ♀.

**ЗИН:** [Алатырский р-н]: «№ 3, Чуваш. респ., Алатыр. л-во, Зооэксп. 4.VII.928» (1 ♀). Указанный экземпляр относится к сборам Зоологической экспедиции Казанского университета под руководством Н.А. Ливанова (устное сообщение Л.В. Егорова).

**Республика Татарстан. :** 1 ♀.

**ЗИН:** «Kasan» (1 ♀, колл. И. Фауста).

**Кировская обл. :** 2 ♂♂.

**ЗММУ:** Свечинский р-н, пос. Свеча, 9.V.1977,

Г.И. Юферев leg. (1 ♂; колл. Г.И. Юферева); там же, на сосне, 15.V.1978, Г.И. Юферев leg. (1 ♂; колл. Г.И. Юферева).

**Алтайский край:** 1 ♀.

**ККЭ:** г. Бийск, 8.VI.1952 (1 ♀).

**Тюменская обл. :** 2 ♂♂.

**ЗИН:** «Тобольск, Бурково, болото, 24.V.925, Фридолин» (2 ♂♂).

### Дополнительный материал

**Эстония:** «Юрьев [ныне – Тарту], 8.V.97, Г. Сумаков» (1 ♀). Этот экземпляр был обнаружен при изучении коллекции ЗИН. Это первое указание *S. sulcipennis* для территории Эстонии.

Из приведенного списка видно, что большая часть новых находок *S. sulcipennis* относится к территории европейской части России. По всей видимости, этот вид распространен главным образом на территории Европы и европейской части России, а на восток его ареал доходит до Среднесибирского плоскогорья.

Не исключено, что часть литературных указаний для *S. brunneus* в действительности может относиться к *S. sulcipennis*, поэтому распространение последнего на территории России и Европы требует дальнейшего изучения.

### Замечания по морфологии *S. sulcipennis*

В качестве диагностических признаков, надежно отличающих *S. sulcipennis* от *S. brunneus*, следует указать характер скульптуры надкрылий и строение эдеагуса. У *S. brunneus* ямки в бороздках надкрылий узкие, едва или не превышают ширину бороздок, слабо или совсем не углублены, междуядья плоские (рис. 1, а). У *S. sulcipennis* ямки в бороздках надкрылий широкие, явственно превышают ширину бороздок, сильно углублены, междуядья слабо выпуклые (рис. 1, б). Параметры эдеагуса у этих двух видов сильно отличаются по общей форме и строению вершинной части, кроме того, заметные различия имеются и в строении пениса (рис. 2, а, б).

Самцы этих двух видов также отличаются и по строению первых члеников усиков: у *S. brunneus* 3-й членик усиков обычно примерно в 1,5 раза длиннее 2-го, а у *S. sulcipennis* он едва превышает длину 2-го членика или равной с ним длины. Кроме того, у *S. brunneus* первый (а иногда также второй и третий) членики усиков, как правило, частично или полностью красновато-коричневые, тогда как у всех изученных нами экземпляров *S. sulcipennis* усики одноцветно черные. В целом, особи *S. sulcipennis* обычно имеют несколько меньшие размеры, чем *S. brunneus*.

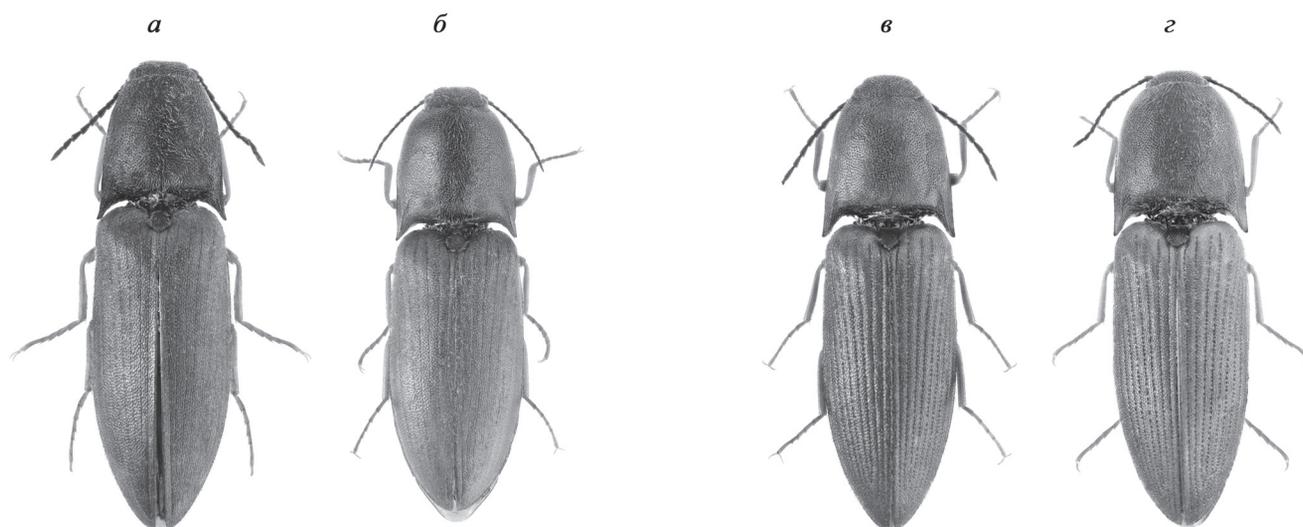


Рис. 1. *Sericus* spp., общий вид: *S. brunneus* (а – самец, б – самка); *S. sulcipennis* (в – самец, г – самка)

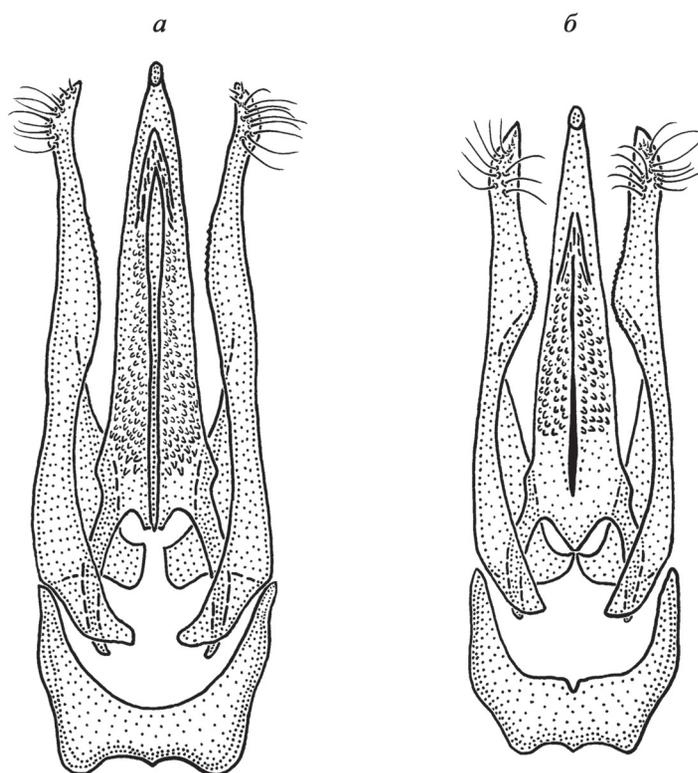


Рис. 2. *Sericus* spp., эдеагус, вид снизу: а – *S. brunneus*; б – *S. sulcipennis*

Как показал анализ материала, другие признаки, указанные в литературе для разделения этих видов (строение проплевр и задних углов переднеспинки, форма переднеспинки, окраска переднеспинки у самок), подвержены довольно сильной индивидуальной изменчивости и не могут быть использованы в качестве диагностических.

Автор выражает искреннюю благодарность С.В. Андреевой, Б.А. Коротяеву (ЗИН) и Н.Б. Никитскому (ЗММУ) за предоставленную возможность работы с коллекциями соответствующих учреждений. Я очень признателен В.Ю. Савицкому (Москва) и Д.В. Потанину (Н. Новгород) за предоставленные для изучения материалы, К.В. Макарову (Москва) за неоценимую

помощь при подготовке фотографий, Д. Платиа (G. Platia; Gatteo, Италия) за содействие в получении необходимой литературы и Л.В. Егорову (Чебоксары) за предоставленные сведения о материале, собранном на территории Республики Чувашия.

Исследование поддержано грантом РНФ № 14-50-00029.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гурьева Е.Л. Новые виды жуков-щелкунов (Coleoptera, Elateridae) фауны СССР и сопредельных стран // Труды Зоологического института АН СССР. Новые виды морских и наземных беспозвоночных. 1972. Т. 52. С. 299–308.
- Гурьева Е.Л. Жуки-щелкуны (Elateridae). Подсем. Elaterinae. Трибы Megapenthini, Physorhinini, Ampedini, Elaterini, Pomachiliini // Фауна СССР. Жесткокрылые. Т. 12, вып. 4. Л., 1979. 453 с.
- Долин В.Г. Жуки-щелкуны. Кардиофорины и элатерины // Фауна Украины. Т. 19. Жуки. Вып. 4. Киев, 1988. 204 с.
- Buysson H. du. Coléoptères. Т. 5. In: Fauvel C.A.A. Faune Gallo-Rhénane ou species des Insectes qui habitent la France, la Belgique, la Hollande, le Luxembourg, la Prusse Rhénane, le Nassau & le Valais // Revue d'Entomologie. 1893. Т. 12. Supplément. P. 9–72.
- Cate P.C., Sánchez-Ruiz A., Löbl I., Smetana A. Elateridae // Catalogue of Palaearctic Coleoptera. 2007. Vol. 4. Stenstrup. P. 89—209.
- Leseigneur L. Coléoptères Elateridae de la faune de France continentale et de Corse // Supplément au Bulletin mensuel de la Société Linnéenne de Lyon. 1972. 41<sup>e</sup> année. Lyon. 379 p.
- Leseigneur L. & Piguet H. *Sericus sulcipennis* Buysson, 1893 (*S. brunneus* var. *sulcipennis* Buysson), espèce valide, synonyme de *Sericus clarus* Gurjeva, 1972, nouvelle pour la faune de France (Coleoptera Elateridae) // L'Entomologiste. 2011. Т. 67 N 2. P. 61–66.

Поступила в редакцию 14.04.15

#### NEW DATA ON THE DISTRIBUTION OF *SERICUS SULCIPENNIS* BUYSSON, 1893 (COLEOPTERA: ELATERIDAE) IN RUSSIA

A.S. Prosvirov

*Sericus sulcipennis* is reported for the territory of European Russia for the first time. In addition, this species is also recorded from the territory of Estonia for the first time. Morphological differences between *S. sulcipennis* and *S. brunneus* (Linnaeus, 1758) are discussed. It is shown, that best distinctive characters for these species are the structure of elytra and aedeagus, while other characters vary significantly and haven't diagnostic value.

**Key words:** Coleoptera, Elateridae, beetles, click-beetles, distribution, European Russia, Estonia, morphology.

**Сведения об авторе:** Просви́ров Алекса́ндр Серге́евич – мл. научн. сотр. кафедры энтомологии биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, канд. биол. наук (carrabus69@mail.ru).

УДК 595.766.44

**ДОПОЛНЕНИЕ К ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНОЙ ТАБЛИЦЕ  
ПАЛЕАРКТИЧЕСКИХ ВИДОВ РОДА *Xyletinus*  
LATREILLE, 1809, ПОДРОДА *Xyletinus* (S. STR.)  
(COLEOPTERA: PTINIDAE: XYLETININAE)**

И.Н. Тоскина

Дополнены описания *Xyletinus* (s.str.) *ornatus ornatus* Gebler, 1822, и *X. o. sericeus* Morawitz, 1861 – пункты 62–66 определительной таблицы палеарктических видов подрода *Xyletinus* (Coleoptera: Ptinidae: Xyletininae: род *Xyletinus*).

**Ключевые слова:** *Xyletinus*, Xyletininae, Ptinidae, Coleoptera, Палеарктика, определительная таблица, дополнения.

В 2006 г. в журнале «Elytron», Vol. 20, p. 55–98, мы опубликовали большую определительную таблицу палеарктических видов рода *Xyletinus* Latreille, 1809, subgenus *Xyletinus* s.str. (Coleoptera: Ptinidae: Xyletininae) (Toskina, 2006). В дальнейшем при работе с различным коллекционным материалом, оказалось, что в таблице необходимо дать более подробную цветовую характеристику самок *X. (s.str.) ornatus ornatus* Germar, 1822 и его подвида *X. o. sericeus* Morawitz, 1861, в соответствии с описанием этих подвигов (или видов, по Арнольди) в определительной таблице семейства Anobiidae, составленной Л.В. Арнольди (Арнольди, 1965). Также из таблицы Арнольди добавили описания последних члеников челюстных щупиков этих подвигов, хотя подвидовая разница между ними не очень четкая.

Ниже даем новую редакцию пунктов 62–66 определительной таблицы палеарктических видов *Xyletinus* s. str.

- (1) – Опушение направлено косо от шва на 1-м (пришовном) и 2-м междурядьях, иногда на базальной половине 3-го междурядья; редко (у *X. o. sericeus*) только на базальной половине 1-го междурядья ..... 62
- 62. Каждое надкрылье с рыжей вершиной или пятном ..... 63
  - Надкрылья без рыжей вершины или пятна ..... 68
- 63. Переднеспинка, усики (кроме 1-го членика), голени, лапки рыже-красные. Последние членики челюстных и губных щупиков топорovidные. Усики: 4–8-й членики поперечные, 5-й членик в 1,66 раза, 6-й членик в 1,6 раза шире своей длины. Переднеспинка в 1,6 раза шире своей длины, боковые края

уплощенные, задние углы сильно закруглены. Надкрылья в 1,67 раза длиннее своей ширины и в 2,7 раза длиннее переднеспинки. Между-рядья на диске плоские. Переднеспинка матовая. Длина 4,0–4,4 мм. Россия: Южный Урал .....  
..... *X. amphitelus* Reichardt, 1965.

– Переднеспинка, усики, голени, лапки черные или темно-бурые ..... 64

64. 4–8-й членики усиков сильно поперечные, с вогнутыми верхним и нижним краями; 6-й членик в 2,3 раза шире своей длины. Переднеспинка похожа на шапочку с высоким горбом, в 1,47 раза шире своей длины, с продольными морщинами на диске. Надкрылья в 1,5 раза длиннее своей ширины и в 2,3 раза длиннее переднеспинки. Нечетные междурядья немного шире четных и слабо выпуклые. Эдегус: эндофаллус пениса с 5 мелкими крючками в апикальной части пениса и 3 большими туплеобразными склеритами в его базальной трети. Дистальные выросты 9-го брюшного сегмента очень короткие, игловидные, подвернуты внутрь. Рыжее пятно на вершине надкрылий распространяется в виде узкой полосы вдоль бокового края надкрылья до его боковой выемки. Опушение плотное, серое, прижатое. Жук матовый. Длина 5,2 мм, ширина 2,6 мм. Россия: Волгоградская обл. ....  
..... *X. (s.str.?) gibberosus* Toskina, 2006.

– Средние членики усиков менее чем в 1,5 раза шире своей длины ..... 65

65. Вершина надкрылий с рыжим или светло-желтым пятном (самцы). Иногда надкрылья с красно-желтой боковой каймой и вершиной (самки) ..... 66

– Вершинная четверть надкрылий целиком рыжая ..... 67

66. Переднеспинка в 1,4 раза шире своей длины, без бугров, поверхность в однородной, мелкой пунктировке. Последний членик челюстных щупиков удлинённый, с заостренной вершиной. Усики: у 4–6-го члеников ширина равна длине, 7-й членик в 1,1 раза шире своей длины, остальные членики продольные. Надкрылья в 1,5 раза длиннее своей ширины и в 2,3 раза длиннее переднеспинки. Междурядья слабо выпуклые в базальной четверти надкрылий. Эдеагус: конец пениса с короткими, тупыми выступами. Эндофаллус с 7 мелкими крючками, 2 длинными и тонкими и 1 широким склеритом в базальной половине пениса. Парамеры с угловидным вдавлением в середине наружного края. Дистальные выступы 9-го брюшного сегмента очень короткие, широкие, тупые (Kofler, 1969, Fig. 4). Переднеспинка сплошь черная (самцы) или красно-бурая, посередине часто темная (самки); надкрылья от черных до красновато-черных, с резким рыжим пятном на каждой вершине (самцы), или надкрылья с красно-желтой боковой каймой и вершиной, бурым швом (самки). Голени бурые, лапки черновато-коричневые. Опушение светло-серое, прилегающее или слегка при-

поднятое. Жуки блестящие. Длина 4–5 мм. Степи северо-восточной Европы . . . . .  
. . . . . *X. ornatus ornatus* Germar, 1822.

– Переднеспинка в 1,56 раза шире своей длины, диск с двумя выпуклостями и средней линией, задние углы сильно уплощенные; поверхность в двойной пунктировке. Последний членик челюстных щупиков топоровидный (Арнольди, 1965, рис. 77,5). Усики: 4–8-й членики поперечные, 6-й членик в 1,3 раза шире своей длины, 5–9-й членики с вогнутым нижним краем. Надкрылья в 1,6 раза длиннее своей ширины и в 2,4 раза длиннее переднеспинки, междурядья почти плоские. Эдеагус: конец пениса в мелких шипиках. Эндофаллус с более чем десятком мелких крючьев и 2 большими крючками в базальной части. Надкрылья сплошь желто-коричневые с нерезким светло-рыжим пятном или от темно-бурых до черных с ясным светло-рыжим пятном. Голени и лапки желто-коричневые. Длина 5 мм, ширина 2,4 мм. Россия: Волгоградская обл. . . . .  
. . . . . *X. o. sericeus* Morawitz, 1961.

Автор сердечно благодарит канд. биол. наук И.Н. Проворову и Н.Л. Клепикову (Москва) за большую помощь в работе.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арнольди Л. В. Семейство Anobiidae – Точильщики / Определитель насекомых европейской части СССР (под ред. Г.Я. Бей-Биенко). 1965. Т. 2. Жесткокрылые и Веерокрылые (Coleoptera and Strepsiptera). С. 244–257.
- Kofler A. Zur Systematik und Verbreitung europäischer *Xyletinus*-Arten (Col., Anobiidae) // Mitt. Abt. Zool. Bot. Landesmuseum “Joanneum“, Graz. 1969. Bd 35. S. 61–74.
- Toskina I.N. Some new species and key to Palaearctic species of the genus *Xyletinus* Latreille, 1809, subgenus *Xyletinus* s.str. (Coleoptera: Anobiidae) // Elytron. 2006. Vol. 20. P. 55–98.

Поступила в редакцию 12.01.15

#### ADDITION TO THE KEY TO PALAEARCTIC SPECIES OF THE GENUS *XYLETINUS* LATREILLE, 1809, SUBGENUS *XYLETINUS* S.STR. (COLEOPTERA: PTINIDAE: XYLETININAE)

I.N. Toskina

We propose a new text for the points 62–66 of the key to palaeartic species of the genus *Xyletinus* Latreille, 1809, subgenus *Xyletinus* (“Elytron”, 2006, Vol. 20, p. 55–98):

- (1) – Pubescence is directed obliquely from suture on the 1st (near-suture) and the 2nd, sometimes on basal half of the 3rd interstria, rarely (in *X. o. sericeus*) on basal half of the 1st interstria only . . . . . 62
62. Every elytron with rufous apex or spot . . . . . 63
- Elytra without rufous apex or spot . . . . . 68
63. Pronotum, antennae, tibiae, tarsi rufous-red. Last segments of maxillary and labial palpi are dolabriform. Antennae: 4–8th segments transverse, 5th segment 1.66, 7th segment 1.6 times

as wide as long. Pronotum 1.6 times as wide as long, lateral margins flattened, posterior angles strongly rounded. Elytra 1.67 times as long as wide and 2.7 times as long as pronotum. Interstriae flat on disc. Pronotum matte. Length 4.0–4.4 mm. Russia: Southern Ural . . . . .

. . . . . *X. amphilus* Reichardt, 1965.

– Pronotum, antennae, tibiae, tarsi black or blackish-brown . . . . . 64

64. 4–8th antennomeres strongly transverse, with concave upper and lower margins; 6th segment 2.3 times as wide as long. Pronotum looks like a high gibbous cap, 1.47 times as wide as long, with longitudinal wrinkles on disc. Elytra 1.5 times as long as wide and 2.3 times as long as pronotum. Odd interstriae a little wider than the even ones, and slightly convex. Aedeagus: internal penial sac with 5 minute spines in its apical part and 3 large shoe-shaped sclerites in the basal third. Distal projections of the 9th abdominal segment are very short, needle-shaped, turned inside. Apical rufous spot extends to side notch as a narrow stripe along lateral margin. Pubescence dense, grey, appressed. Beetle dull. Length 5.2 mm, width 2.6 mm. Russia: Volgograd Prov . . . . .

. . . . . *X. (s.str.?) gibberosus* Toskina, 2006.

– Middle antennomeres less than 1.5 times as wide as long . . . . . 65

65. Elytral apex with rufous or light yellow spot (male). Sometimes elytra with red-yellow lateral brim and apex (female) . . . . . 66

– Apical quarter of elytra is wholly rufous . . . . . 67

66. Pronotum 1.4 times as wide as long, without elevation; surface with uniform, fine punctation. Last segment of maxillary palpi is elongated, with acuminate top. Antennae: 4–6th segments as wide as long, 7th segment 1.1 times as wide as long, the rest of segments are oblong. Elytra 1.5 times as long as wide, and 2.3 times as long as pronotum; interstriae slightly convex in basal quarter of elytra. Aedeagus: end of the penis with blunt, short prominence. Internal penial sac with 7 minute spines, 2 long and thin and 1 broad sclerites in basal half. Parameres with angular impression in the middle of outside. Distal projections of the 9th abdominal segment are very short, broad, blunt (Kofler, 1969, Fig. 4). Pronotum black wholly (male) or red-brown, often dark in the middle (female); elytra black to reddish-black, every elytron with clear rufous spot on apex (male) or elytron with red-yellow lateral margin and apex and brown suture (female). Tibiae brown, tarsi black-brown. Pubescence light grey, appressed or slightly raised. Beetles shining. Length 4–5 mm. Steppe in north-east Europe . . . . .

. . . . . *X. ornatus* Germar, 1822

– Pronotum 1.56 times as wide as long, with 2 elevations and median line on disc; posterior angles strongly flattened; surface with dual punctation. Last segment of maxillary palpi is dolabriform (Arnoldi [in Russian], 1965, Fig. 77.5). Antennae: 4–8th segments transverse, 6th segment 1.3 times as wide as long, 5–9th segments with concave lower margin. Elytra 1.6 times as long as wide, and 2.4 times as long as pronotum; interstriae almost flat. Aedeagus: penial end with delicate spines. Internal penial sac with more than ten of small spines and two large spines in basal part. Distal projections of the 9th abdominal segment look like acute angles. Elytra yellow-brown as a whole, with unclear light rufous spot or dark brown to black with clear light rufous spot. Tibiae and tarsi yellow brown. Length 5 mm, width 2.4 mm. Russia: Volgograd Prov. . . . .

. . . . . *X. o. sericeus* Morawitz, 1861.

**Key words:** *Xyletinus*, Xyletininae, Ptinidae, Coleoptera, Palaearctica, key, additions.

**Сведения об авторе:** *Тоскина Ирина Николаевна* – канд. биол. наук (nina\_11235813@mail.ru).

УДК 595.773.4

## МИКРОТРИХИИ НА МЕМБРАНЕ ЯЙЦЕКЛАДА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ULIDIIDAE И OTITIDAE (DIPTERA)

Т.В. Галинская

У семейств Ulidiidae и Otitidae впервые с помощью методов сканирующей электронной микроскопии были изучены такие тонкие детали морфологии как микротрихии на выворачивающейся мембране яйцекладов. Строение микротрихий связано с особенностями биологии личинок. Показано, что микротрихии помогают достоверно различать самок близких видов.

**Ключевые слова:** Diptera, Ulidiidae, Otitidae, СЭМ, систематика.

Брюшко тефритоидных мух состоит из 1–11-го сегментов. У самок сегменты 1–6-й составляют преабдомен (у самцов преабдомен составляют 1–5-й сегменты). Первый и второй тергиты брюшка слиты с образованием синтергита. Первый и второй стерниты не слиты. Постабдомен самок тефритоидных мух состоит из видоизмененных 7–11-го сегментов, образующих телескопический невтяжной яйцеклад. Яйцеклад состоит из 7-го синтергостернита, выворачивающейся мембраны (покрытой чешуйками или шипиками, с двумя парами склеротизированных тяжей) и вершинного членика, акулеуса, или лезвия яйцеклада (состоящего из производных 8–11-го сегментов и включающего 2 части – удлинненного основания и церкального членика). Мембрана яйцеклада считается производной 7-го сегмента.

Мембрана яйцеклада в проксимальной части имеет четыре склеротизированных тяжа: по два с дорзальной и вентральной сторон. С проксимальной стороны мембрана покрыта различными кутикулярными структурами – микротрихиями или шипиками. В спокойном состоянии мембрана втянута внутрь основного членика яйцеклада (7-го синтергостернита). При откладке яиц она полностью или частично выворачивается под давлением жидкости в брюшке.

В дистальной части мембрана несет различные кутикулярные выросты, вероятно, микротрихии (Richards, Richards, 1979). Предполагают (Корнеев, 2004), что эти выросты создают неравномерно направленную силу трения, что препятствует сворачиванию яйцеклада. Микротрихии на выворачивающейся мембране яйцеклада часто рассматриваются в систематических целях. Кутикулярные выросты были изучены у многих представителей Tephritidae (Han, Freidberg, 1994; Korneyev, 1994) с помощью световой микроскопии. Также они были изучены у Platystomatidae (*Furcamyia* – Whittington,

2003: Figs 310, 317; *Micronevrina* – Permkam, Hancock, 1995: Fig. 144). Мухи этих групп – облигатные фитофаги, и наиболее вероятной является «якорная» функция этих шипов при введении яйцеклада в растительную ткань. Гистологических данных по кутикулярным выростам на выворачивающейся мембране яйцеклада не имеется.

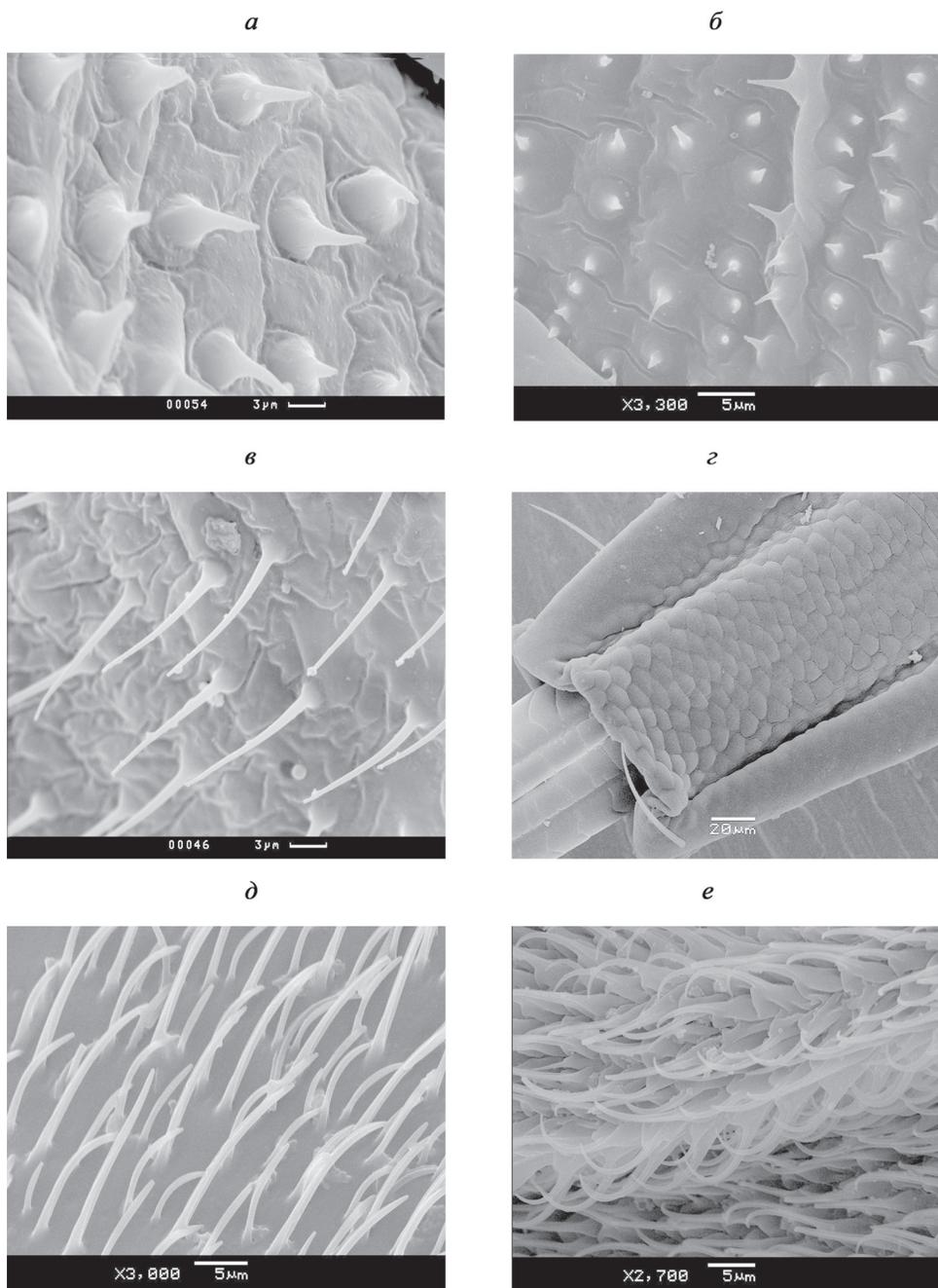
Нами впервые было рассмотрено строение поверхности выворачивающейся мембраны яйцеклада представителей Ulidiidae и Otitidae с помощью методов СЭМ (сканирующей электронной микроскопии).

Материал, изученный в ходе данной работы, хранится в Зоологическом музее МГУ (Москва) и в Зоологическом институте РАН (Санкт-Петербург).

У семейств Ulidiidae и Otitidae нами впервые были исследованы щетинки и микроскульптура яйцекладов с помощью методов сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) и выявлены некоторые закономерности. На жестких участках яйцеклада обнаружены и щетинки, и шипики.

На мягкой выворачивающейся мембране яйцеклада обнаружены только микротрихии или мембрана является голой. Широкие конические микротрихии выявлены у *Physiphora alceae* (Preysler, 1791) (рисунок, а), *Homalocephala apicalis* (Wahlberg, 1839) (рисунок, б), *Ceroxys cinifera* (Loew, 1846), *Ceroxys munda* (Loew, 1869), *Seioptera vibrans* (Linnaeus, 1758). Узкие конические сенсиллы характерны для представителей родов *Timia* и *Ulidia* (рисунок, в). Голая мембрана была нами отмечена для видов: *Euxesta pechumani* Curran, 1938 (рисунок, з), *Otites formosa* (Panzer, 1798). У *Meliera omissa* (Meigen, 1826) они специфической листовидной формы (рис 1, д), а у *Meliera crassipennis* (Fabricius, 1794) – листовидной с крючками на вершине (рисунок, е).

Представители примитивных родов Tephritidae являются сапрофагами, а продвинутые – фито-



Микротрихии на выворачивающейся мембране яйцеклада Ulidiidae и Otitidae: *a* – *Physiphora alceae* (Preyssler, 1791); *б* – *Homalocephala apicalis* (Wahlberg, 1839); *в* – *Ulidia erythroptalma* Meigen, 1826; *г* – *Euxesta pechumani* Curran, 1938; *д* – *Melieria omissa* (Meigen, 1826); *е* – *Melieria crassipennis* (Fabricius, 1794)

фагами на стадии личинки. Ulidiidae и Otitidae, в отличие от сестринской и более продвинутой группы Terphritidae, на личиночной стадии в основном являются сапрофагами или копрофагами (Каменева, 2000). Тем не менее наблюдается видоспецифичность микротрихий на мембране видов улидиид и отитид. Виды родов *Physiphora*, *Timia*, *Ulidia* и *Euxesta* являются копрофагами на личиночной стадии. Личинки развиваются на экскрементах широкого круга животных. Самка откла-

дывает яйца непосредственно внутрь субстрата. Выворачивающаяся мембрана яйцеклада самок изученных представителей этих родов не несет кутикулярных выростов или несет разреженные небольшие (5–10 мкм длиной) микротрихии. Такое строение мембраны не препятствует свободному проникновению яйцеклада под поверхность различного субстрата и позволяет этим мухам оставаться полифагами. Личинки рода *Homalocephala* развиваются под корой листвен-

ных и хвойных деревьев; мембрана яйцеклада несет короткие (3–5 мкм) микротрихии. Личинки рода *Melieria* развиваются на стеблях и корнях растений, причем имеют видовые предпочтения по субстрату. Мембрана яйцеклада видов этого рода несет длинные (15–20 мкм) микротрихии. Вероятно, откладка яиц в разлагающиеся растительные субстраты связана с большей необходимостью закоривать яйцеклад. Специфичность формы микротрихий на выворачивающейся мембране яйце-

клада, обусловленная, вероятно, тем, что разные виды *Melieria* развиваются на разных видах растений, может служить надежным определительным признаком при изучении близких видов рода. Например, у *Melieria omissa* микротрихии имеют специфическую листовидную форму (рис 1, *д*), а у *Melieria crassipennis* – листовидную с крючками на вершине (рисунок, *е*). Это перспективный вывод, так как определение видов Ulidiidae сейчас с большей достоверностью производят по самцам.

Сбор материала для данной статьи был профинансирован грантами РФФИ № 13-04-01638 и № 14-04-31932\_мол\_а. Обработка материала и получение изображений были профинансированы грантом РНФ № 14-50-00029 «Научные основы создания национального банка-депозитария живых систем».

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Каменева О.П.* Мухи-стричкокрилки (Diptera, Ulidiidae) Палеарктики (фауна, морфология, систематика). Дис. ... канд. биол. наук. Київ, 2000. 332 с.
- Корнеев В.О.* Мухи тефритоидного комплекса (Diptera, Platystomatidae, Pyrgotidae, Tephritidae) Палеарктики (філогенія, систематика, трофічні зв'язки, поширення). Дис. ... докт. біол. наук. Київ, 2004. 789 с.
- Han H.-Y., Freidberg A.* *Pseudomyoleja*, a new Afrotropical genus of Tephritidae (Diptera) // Journal of African Zoology. 1994. Vol. 108. N 6. P. 547–554.
- Korneyev V.A.* Monophyly, groundplan and sister-groups in the families Pyrgotidae, Platystomatidae and Tephritidae / O'Hara J.F. (Ed.), Third International Congress of Dipterology. Abstract volume. Guelph: University of Guelph. 1994. P. 112–113.
- Permkam S., Hancock D.L.* Australian Trypetinae (Diptera: Tephritidae) // Invertebrate Taxonomy. 1995. Vol. 9. P. 1047–1209.
- Richards, A.G., Richards P.A.* The cuticular protuberances of insects // International Journal of Insect Morphology and Embryology. 1979. Vol. 8. P. 143–157.
- Whittington A.E.* Taxonomic revision of the Afrotropical Platotephritinae (Diptera, Platystomatidae) // Studia Dipterologica. Supplement. 2003. Vol. 12. 300 p.

Поступила в редакцию 24.04.15

### MICROTRICHIA ON THE OVIPOSITOR EVERSI- BLE MEMBRANE OF ULIDIIDAE AND OTITIDAE (DIPTERA)

*T.V. Galinskaya*

Microtrichia, situated on the ovipositor eversible membrane of Ulidiidae and Otitidae were studied using SEM (scanning electronic microscope) for the first time. Microtrichia structure is correlated with the larvae biology. Microtrichia structure can authentically distinguish females of closely related species.

**Key words:** Diptera, Ulidiidae, Otitidae, SEM, systematics.

**Сведения об авторе:** *Галинская Татьяна Владимировна* – науч. сотр. кафедры энтомологии биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, канд. биол. наук (nuha\_1313@list.ru).

УДК 595.789

**ВЫДЕЛЕНИЕ ЛЕКТОТИПОВ *MELITAEA DIDYMOIDES*  
EVERSMANN, 1847 И *MELITAEA DIDYMA* VAR.  
*LATONIA GRUM-GRSHIMAILO*, 1891 (LEPIDOPTERA,  
NYMPHALIDAE) С ЗАМЕЧАНИЯМИ  
ПО ИДЕНТИФИКАЦИИ СИНТИПОВ**

К.А. Колесниченко

На основании материалов, хранящихся в коллекции Зоологического института (Санкт-Петербург) нами найдены и идентифицированы типовые серии, на основании которых описаны *Melitaea didymoides* Eversmann 1847 и *M. didyma* var. *latonia* Grum-Grshimailo, 1891 (Lepidoptera, Nymphalidae). Выделены лектотипы и паралектотипы указанных таксонов.

**Ключевые слова:** *didymoides* Eversmann, *latonia* Grum-Grshimailo, *Melitaea*, лектотип, паралектотип, синтип, типовая серия.

В рамках проводимой ревизии таксонов, систематически близких к *Melitaea didymoides* Eversmann, 1847, в коллекциях Зоологического института Российской академии наук (Санкт-Петербург) нами найдены и исследованы типовые серии экземпляров *didymoides* и *latonia* Grum-Grshimailo, 1891. Ниже приведены описания лектотипов и паралектотипов упомянутых форм.

В тексте приняты следующие сокращения: ЗИН – Зоологический институт Российской академии наук (Санкт-Петербург); BMNH – British Museum Natural History (Лондон).

*Melitaea didymoides* описан Э.А. Эверсманном (Eversmann, 1847) в качестве самостоятельного вида. Типовое место указано как «...ad Kiachtam Sibiria orientalis» [Забайкалье, окрестности г. Кяхта]. В работе не упоминается число экземпляров, с которыми имел дело автор при описании. Известно, что Русскому энтомологическому обществу в Петербурге была передана коллекция Э.А. Эверсманна с тремя экземплярами *didymoides* (Бремер, 1870). Поскольку автор осуществлял активный обмен материалом с коллегами, часть синтипов из коллекции Э.А. Эверсманна могла сохраниться в коллекциях других специалистов того времени (Гептнер, 1940).

В коллекции ЗИН нами найдены четыре самца, которые являются частью типовой серии *Melitaea didymoides*. Два синтипа снабжены рукописными этикетками «Kiachta», а также печатной этикеткой «coll. Eversmann». Другие два синтипа имеют аналогичные рукописные этикетки «Kiachta». Один из синтипов, судя по этикетке, имеет отношение к коллекции Н.Г. Ершова,

другой – имеет рукописную этикетку «Butlerow». Попасть к А.М. Бутлерову данный экземпляр мог только от Э.А. Эверсманна, поскольку их связывали тесные дружеские отношения (Гептнер, 1940). Как известно, после смерти Э.А. Эверсманна часть его материалов по чешуекрылым перешла к А.М. Бутлерову (Гептнер, 1940), однако в каталоге коллекции бабочек последнего название *didymoides* не значится (Мельников, 1887). Вероятно, данный синтип является третьим упомянутым экземпляром из каталога коллекции Э.А. Эверсманна, составленного О.В. Бремером. Четвертый экземпляр мог попасть к Н.Г. Ершову через обмен дублей до составления упомянутого каталога.

Для стабилизации номенклатуры в соответствии со статьями 61.1 и 74.1 Международного кодекса зоологической номенклатуры (2004) в данной работе мы производим выделение лектотипа *Melitaea didymoides*.

**Лектотип**, самец (рис. 1, Г–Е) со следующими этикетками: «*Didymoides*» – рукописная на белом прямоугольном отрезке бумаги, «Kiachta» – рукописная на белом прямоугольном отрезке бумаги, «coll. Eversmann» – печатная на белом прямоугольном отрезке бумаги. Данный экземпляр несомненно происходит из сборов, на основании которых Э.А. Эверсманн сделал описание, о чём свидетельствуют этикетки. Выделенный лектотип по внешним признакам совпадает с изображением *M. didymoides* в работе Эверсманна (рис. 1). Гениталии лектотипа изображены на рис. 2 (А, Б).

**Паралектотипы:** самец с этикетками «Kiachta» – рукописная на белом прямоугольном отрезке бумаги, аналогичным с лектотипом, «coll.

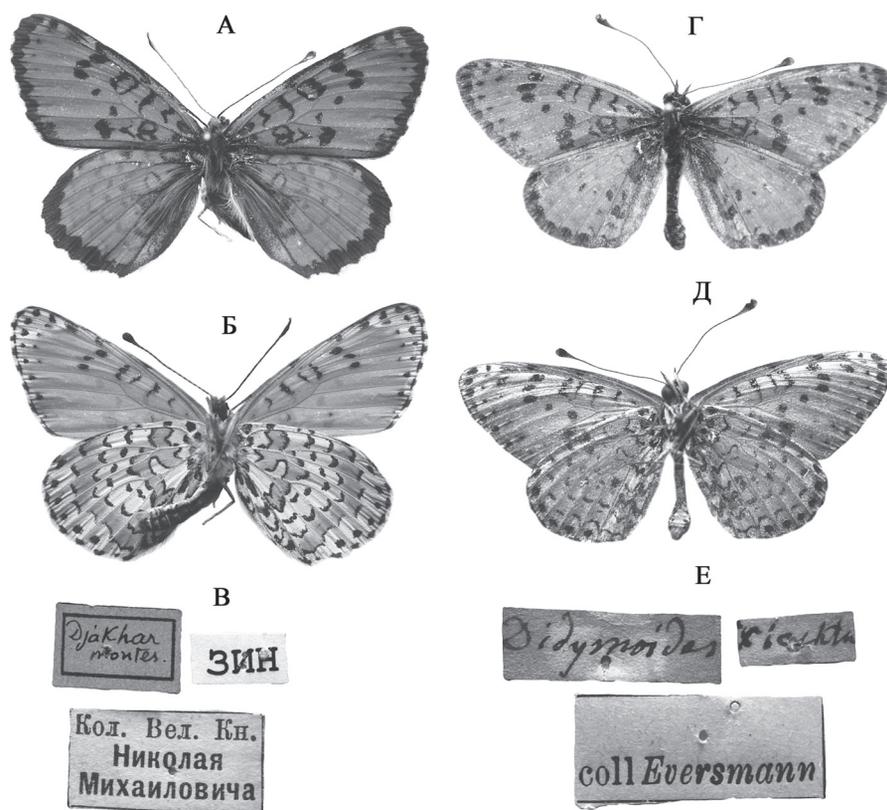


Рис. 1. Лектотип *Melitaea didyma* var. *latonia* Grum-Grshimailo: А – верхняя сторона крыльев, Б – нижняя сторона крыльев; лектотип *Melitaea didymoides* Eversmann: Г – верхняя сторона крыльев, Д – нижняя сторона крыльев; Этикетки лектотипа *Melitaea didymoides* Eversmann (Е), этикетки лектотипа *Melitaea didyma* var. *latonia* Grum-Grshimailo (В)

Eversmann» – печатная на белом прямоугольном отрезке бумаги; самец с этикетками «Kiachta» – рукописная на белом прямоугольном отрезке бумаги, аналогичным с лектотипом, «*Didimoides* [sic!] Evers.» – рукописная на белом прямоугольном отрезке бумаги (окаймленная двойной черной рамкой), «Butlerow» – рукописная на белом прямоугольном отрезке бумаги, «coll. Acad. Petrop.» – печатная на белом прямоугольном отрезке бумаги; самец с этикетками «Kiachta» – рукописная на белом прямоугольном отрезке бумаги, аналогичным с лектотипом, «к. Ершова» – печатная на белом прямоугольном отрезке бумаги.

Таксон *latonia* описан Г.Е. Грумм-Гржимайло (Grum-Grshimailo, 1891) в качестве вариации *Melitaea didyma* в работе, посвященной бабочкам Центральной Азии. Известно, что эта шашечница собрана на р. Муджик (китайское

Си-Хе) при впадении ее в р. Хуанхэ на склонах горы Джакхар. Сборы были сделаны с 29 июня по 10 июля 1890 г. по старому стилю (Грумм-Гржимайло, 1899; Grieshuber, Churkin, 2003).

В коротком описании не указано количество собранного материала. О нахождении восьми синтипов таксона *latonia* с этикетками «Moudjik, Hoang-No», хранящихся в BMNH сообщил Л.Д. Хиггинс (Higgins, 1941)<sup>1</sup>. Известно, что большую часть своей коллекции Г.Е. Грумм-Гржимайло продал Г. Элузэ, и вместе с коллекцией Г. Элузэ многие типовые экземпляры (синтипы), описанные Г.Е. Грумм-Гржимайло, попали в BMNH. Однако часть своих сборов Григорий Ефимович передал великому князю Н.М. Романову (Korolev, Murzin, 1997; Horn et al., 1990). 1 самец и 2 самки из типовой серии (синтипов) таксона *latonia* была обнаружена нами в коллекции ЗИН.

<sup>1</sup>Л.Д. Хиггинс считал хранящиеся в BMNH экземпляры паратипами, по-видимому, полагая, что типовой экземпляр выделен Г.Е. Грумм-Гржимайло. Однако, как для исследователей того времени, так и для самого Г.Е. Грумм-Гржимайло выделение типовых экземпляров было не свойственно. Ни на одной из этикеток среди найденных нами экземпляров нет никаких пометок или надписей, указывающих на принадлежность экземпляра к типовому.

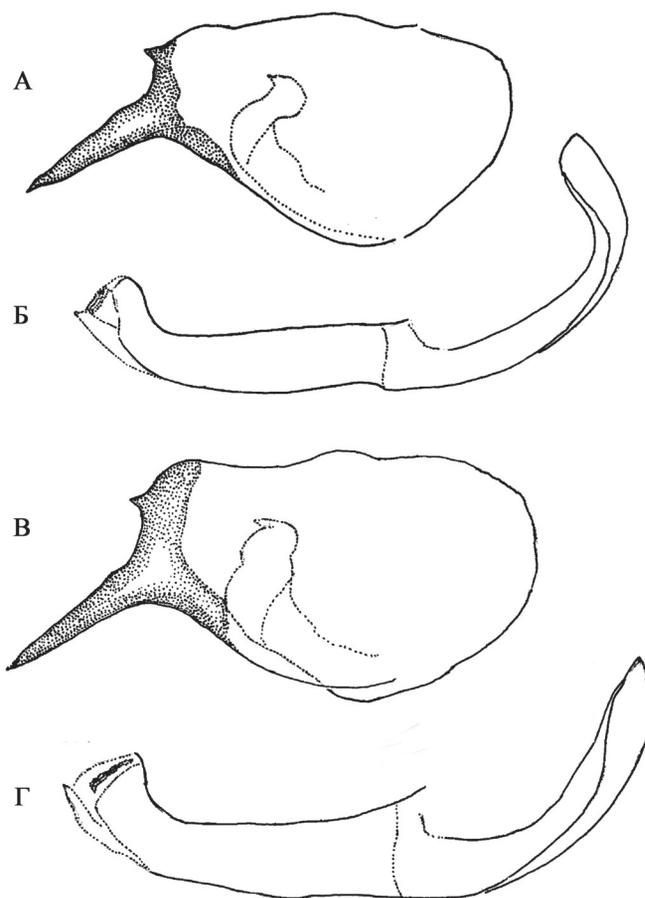


Рис. 2. Генитальные аппараты лектотипов *Melitaea didymoides* Eversmann и *Melitaea didyma* var. *latonia* Grum-Grshimailo: А – лектотип *Melitaea didymoides* Eversmann (вальва, вид сбоку); Б – лектотип *Melitaea didymoides* Eversmann (эдеагус, вид сбоку); В – лектотип *Melitaea didyma* var. *latonia* Grum-Grshimailo (вальва, вид сбоку); Г – Лектотип *Melitaea didyma* var. *latonia* Grum-Grshimailo (эдеагус, вид сбоку)

Для стабилизации номенклатуры в соответствии со статьями 61.1 и 74.1 Международного кодекса зоологической номенклатуры (2004) в данной работе мы производим выделение лектотипа *Melitaea didyma* var. *latonia*.

**Лектотип**, самец (рис. 1, рис. А, В) со следующими этикетками: «Djakhar montes» – рукописная на зеленом прямоугольном отрезке бумаги в черной рамке (на обратной стороне тушью написано «G[rum]. G[rshimailo].»), «Кол. Вел. Кн. Николая Михайловича» – печатная на белой бумаге, «ЗИН» – печатная на белом прямоугольном отрезке бумаги. Данный экземпляр происходит из коллекции Н.М. Романова, финансировавшего экспедицию Г.Е. Грум-Гржимайло в Западный Китай. Изображение формы *latonia* не было дано в работе Г.Е. Грум-Гржимайло, однако основные черты, указанные автором при описании таксона хорошо выражены у выделенного нами лектотипа: узкая форма передних крыльев и узкая прерванная

оранжевая перевязь на исподе заднего крыла. Гениталии лектотипа изображены на рис. 2 (В, Г).

**Паралектотипы**: самка с этикетками: «Djakhar 1890» – рукописная на зеленом прямоугольном отрезке бумаги в черной рамке, «Кол. Вел. Кн. Николая Михайловича» – печатная на белом прямоугольном отрезке бумаги, «ЗИН» – печатная на белом прямоугольном отрезке бумаги.; самка с этикетками: «Djakhar montes» – рукописная на зеленом прямоугольном отрезке бумаги в черной рамке (на обратной стороне тушью написано «G[rum]. G[rshimailo].»), «Кол. Вел. Кн. Николая Михайловича» – печатная на белом прямоугольном отрезке бумаги, «ЗИН» – печатная на белом прямоугольном отрезке бумаги.

**Примечание.** В коллекции ЗИН найдено большое число бабочек, идентифицированных ранее, как форма *latonia*. Все указанные экземпляры имеют одинаковые рукописные этикетки на грубо оборванных кусочках пакетиков, в которых были

упакованы бабочки, с датами начала и середины июля 1891 г. Указанные экземпляры рассматривались как часть типовой серии (синтипы), собранной Г.Е. Грум-Гржимайло (устное сообщение С.В. Чуркина и др.), благодаря наличию у некоторых определительной этикетки «*Mel. didyma* var *latonia* Gr. Gr. », написанной тушью на белой бумаге. Однако указанный на этикетках год не соответствует времени проведения экспедиции Г.Е. Грум-Гржимайло в Западный Китай. Некоторые бабочки имеют печатную этикетку «из сбора

Путяты». Сборы экспедиции генерал-губернатора Амурской обл. Д.В. Путяты 1891 г. происходят с Большого Хингана (Кержнер, 1972) и, соответственно, все упомянутые экземпляры не могут рассматриваться в качестве синтипов формы *latonia*.

Автор выражает глубокую признательность А.Л. Львовскому (ЗИН, Санкт-Петербург) за возможность работы с коллекциями, А.В. Свиридову (Зоологический музей МГУ, Москва) и С.В. Чуркину (г. Реутов) за помощь и консультации при написании данной статьи.

Работа выполнена при поддержке РФФ (№ 14-50-00029).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бремер О. Каталог коллекции чешуекрылых профессора Эверсмана, принадлежащий Русскому Энтомологическому обществу // Труды русского энтомологического общества (Санкт-Петербург). 1870 (1867–1869). Т. IV. С. 1–29
- Гентнер В.Г. Эдуард Александрович Эверсманн (Eduard Friedrich Eversmann) зоолог и путешественник (1794–1860) // Московское общество испытателей природы. Серия историческая. № 12. Юбилейное издание к 135-летию юбилею Московского общества испытателей природы 1805–1940. 1940. 79 с.
- Грум-Гржимайло Г.Е.. Описание путешествия в Западный Китай. Т. II. Поперек Бэй-шаня и Нань-шаня в долину Желтой реки. СПб., 1899. 445 с.
- Кержнер И.М. К истории изучения энтомофауны Монгольской Народной Республики // Насекомые Монголии. Т. 1. Вып. 1. 1972. С. 57–112.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры. М., 2004. 223 с.
- Мельников Н.М. Каталог коллекции бабочек Александра Михайловича Бутлерова, пожертвванной им зоологическому кабинету Императорского Казанского университета. Казань, 1887. 25 с.
- Eversmann E. Lepidoptera quaedam nova Rossiae et Sibiriae indigena descripsit et delineavit // Bull. Société Impériale des naturalistes de Moscou. 1847. Т. XX. N 3. P. 66–83. Tab. I–VI.
- Grieshuber J., Churkin S. Grum-Grshimailo's journey through China with notes on some *Colias* taxa // Helios. Collection of lepidopterological articles. Vol. IV. 2003. P. 224–243.
- Grum-Grshimailo Gr. Lepidoptera nova Asia Centrali novissime lecta // Horae Soc. Ent. Ross. 1891. Vol. XXV. P. 445–465.
- Higgins L.G. An illustrated catalogue of palearctic *Melitaea* (Lep. Rhopalocera) // Trans. R. entomol. Soc. L. 1941. Vol. 91. N 7. P. 175–365.
- Horn W., Kahle I., Friese G., Gaedike R. Collectiones entomologicae. Ein Kompendium über den Verbleib entomologischer Sammlungen der Welt bis 1960. Teil. II: L bis Z. Berlin, 1990. P. 573.
- Korolev V.A., Murzin V.S. Historical review / Guide to the butterflies of Russia and adjacent territories (Lepidoptera, Rhopalocera). Vol. 1. Hesperiiidae, Papilionidae, Pieridae, Satyridae. Ed. V.K. Tuzov. Sofia, Moscow, 1997. P. 39–103.

Поступила в редакцию 24.04.15

#### LECTOTYPES DESIGNATION OF *MELITAEA DIDYMOIDES* EVERSMANN, 1847 AND *MELITAEA DIDYMA* VAR. *LATONIA* GRUM-GRSHIMAILO, 1891 (LEPIDOPTERA, NYMPHALIDAE) WITH THE COMMENTS ON IDENTIFICATION OF SYNTYPES

K.A. Kolesnichenko

On the base of the collection of Zoological institute (St.-Petersburg) type series of *Melitaea didymoides* Eversmann, 1847 и *M. didyma* var. *latonia* Grum-Grshimailo, 1891 (Lepidoptera, Nymphalidae) were found and identified. Lectotypes of the taxa in question are designated.

**Key words:** *didymoides* Eversmann, *latonia* Grum-Grshimailo, *Melitaea*, lectotype, paralectotype, syntype, type series.

**Сведения об авторе:** Колесниченко Кирилл Анатольевич – науч. сотр. кафедры энтомологии биологического факультета МГУ, канд. биол. наук (kkolesnichenko@gmail.com).

УДК 528.29:502.53:581.5

## ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ НА ПРИСОЕДИНЕННОЙ В 2012 Г. К МОСКВЕ ТЕРРИТОРИИ ИНДЕКСА ЧИСТОТЫ АТМОСФЕРЫ, ОПРЕДЕЛЕННОГО ПО ПОКАЗАТЕЛЯМ ЭПИФИТНОЙ ЛИХЕНОБИОТЫ

*Л.Г. Бязров*

Приведены данные о распределении величин Индекса чистоты атмосферы по показателям эпифитной лишенобиоты, собранным в 2012–2013 гг. на 850 листовых деревьях с 17 участков присоединенной в 2012 г. к Москве территории. Индекс определен для каждого участка. Результаты исследования предлагаются как «точка отсчета» для возможного мониторинга состояния среды обследованной территории по показателям биоты лишайников.

**Ключевые слова:** Москва; мониторинг; точка отсчета; лишайники; индекс чистоты атмосферы.

В 2012 г. к Москве присоединили юго-западную часть территории Московской обл. вплоть до границы с Калужской обл. Эта обширная (около 150 тыс. га) территория, несомненно, будет интенсивно осваиваться в соответствии со столичными функциями города, что приведет к значительному изменению ее природных комплексов. Чтобы в будущем судить о возможном воздействии освоения территории на ее природу, необходимо иметь объективные данные о состоянии природного комплекса до начала освоения, своеобразные «точки отсчета» для будущих мониторинговых исследований. Следствием урбанизации территории, как правило, является ухудшение качества воздуха, что становится причиной многих заболеваний населения ((Шешунов и др., 1999; Климат., 2006; Cislagi, Nimis, 1997; Shukla et al., 2014).

Признанными индикаторами состояния воздушного бассейна считаются лишайники, используемые в биомониторинге загрязнения среды не только газами, но и такими загрязнителями как токсичные металлы и неметаллы, органические соединения, поскольку варьирование ряда показателей лишайников (видовой состав, частота встречаемости и покрытие субстрата, концентрация минеральных и органических веществ в талломах и другое) в пространстве и во времени связывают с изменением свойств среды их обитания (Бязров, 2002, 2005; Пельгунова, Бязров, 2008; Бязров, Пельгунова, 2010, 2012а, 2012б; Шевченко и др., 2013; Kricke, Loppi, 2002). Широкое использование лишайников как биоиндикаторов и биомони-

торов здоровья среды обусловлено особенностями их биологии и физиологии как симбиотических пойкилогидридных организмов, не имеющих приспособлений, препятствующих проникновению в их тела различных загрязнителей, медленный и длительный рост талломов, невыразительность реакций на сезонные явления, географически обширные ареалы многих видов, различная реакция последних на изменение условий среды (Бязров, 2002; Biazrov, 1994; Cislagi, Nimis, 1997; Shukla et al., 2014).

Оценка качества среды по видовому составу лишайников включает:

коллекционирование всех встреченных видов лишайников во всех типах биогеоценозов и на всех субстратах обследуемой территории, если заранее не запланированы какие-либо ограничения, например, учет только эпифитов или только макролишайников;

фиксирование наличия симптомов повреждения слоевищ загрязнителями: обесцвечивание частей слоевища и их отмирание, отмирание талломов чувствительных видов, встречаемость слоевищ без органов плодоношения, ненормальное развитие слоевищ, отсутствие молодых талломов и др.;

идентификация собранных представителей лишенобиоты и составление списка видов с показом особенностей их распределения по сообществам, субстратам и т.д.;

анализ состава лишенобиоты в отношении наличия чувствительных видов и особенностей их распространения, выявленных признаков повреж-

дения слоевищ, изменения репродуктивного потенциала и т.д.;

сравнение собранных данных с историческими материалами, если они имеются, или с составом видов территории с чистым воздухом того же региона для установления возможных изменений как лишенобиоты в целом, так и показателей отдельных видов.

Сравнительное изучение крупных по размерам территорий затруднено из-за отсутствия равноценной информации о составе их лишенобиот, поскольку далеко не во всех регионах были проведены фундаментальные исследования видового состава лишайников и особенностей их экологии. Еще меньше возможностей для сравнения изменений за длительный период, специалист нередко должен выбирать между исследованием лишенобиоты территории, где ранее уже проводились учеты лишайников, и обследованием еще не изученной территории. Как правило, выбирают последнее, поскольку в этом случае при оценке работы вклад в науку считается более весомым, нет нужды затруднять себя сравнительным анализом с данными предшествующих исследований, выводы которого могут вызывать вопросы, да и финансовые средства изыскать легче.

На прежней территории Москвы (в пределах Московской кольцевой автодороги) уже выявлялось значительное изменение состава лишенобиоты в сторону как уменьшения числа видов (Бязров, 1996), так и его увеличения (Бязров, 2009), проведено ранжирование этой территории по особенностям развития эпифитных лишайников (Бязров и др., 1997; Бязров, 1999; Максимова, Бязров, 2000).

Присоединенная в 2012 г. к Москве юго-западная часть территории Московской обл. будет интенсивно осваиваться в соответствии со столичными функциями города, что приведет к значительному изменению ее природных комплексов, как это имело место прежде и в Москве по мере увеличения ее площади (Бязров, 1996, 2002, 2009), и в других городах (Shukla et al., 2014). Проведенное в 2012–2014 гг. исследование на присоединенной к Москве территории предусматривало наряду с другими показателями зафиксировать по характеристикам эпифитной лишенобиоты Индекс чистоты атмосферы на разных ее участках, чтобы эти данные стали «точкой отсчета» последующего мониторинга по этому показателю для суждения о возможных изменениях качества среды в ходе освоения территории.

### Индекс чистоты атмосферы (ИЧА; I.A.P.)

По мере совершенствования исследований «лишайники – качество воздуха» были разработаны эмпирические методы, с помощью которых можно было установить градиент воздействия загрязнителей по сумме характеристик лишенобиоты сравниваемых частей изучаемой территории. Основу этих методов составляет определение индексов загрязнения/чистоты и полеофобии. Индекс представляет собой некое число, результирующее посредством математической формулы формализованные параметры лишайников (число видов, покрытие, встречаемость, ассоциированность с другими видами и т.д.) для конкретного места. Абсолютная величина этого индекса и отражает степень загрязнения/чистоты участка. Значения индексов можно наносить на карту и проводить деление территории по степени загрязнения.

Методы определения индексов предъявляют особые требования к отбору участков и учету лишайников. По возможности все сравниваемые площади должны быть сходными по всем экологическим параметрам. Деревья должны быть зрелыми, стоящими в удалении друг от друга, пряморастущими. Отступления от этих требований могут привести к определению пространственного варьирования свойств лишайниковых группировок, а не к выявлению качественных различий воздушного бассейна. В каждой учетной точке рекомендуется обследовать состав эпифитных лишайников и количественно охарактеризовать параметры каждого вида по меньшей мере на 10 одинаковых деревьях. Если число подходящих деревьев больше, выбирают 10 с наиболее развитым покровом эпифитов. Сведения об участке и лишайниках вносят на стандартный полевой бланк.

Индекс чистоты атмосферы (I.A.P.) впервые предложили DeSloover, LeBlanc (1968). Затем этот индекс был использован многими исследователями в разных странах. Для его определения в каждой точке измеряют ряд показателей лишайниковых группировок, которые затем для этой точки преобразуются с помощью эмпирически выведенной формулы в целое число I.A.P. (ИЧА).

Значение I.A.P. для каждой точки авторы индекса предлагали рассчитывать согласно следующей формуле:

$$I.A.P. (ИЧА) = 1/10 \sum_{i=1}^n Q_i \times F_i,$$

где  $n$  – число видов на учетной площади,  $Q_i$  – экологический показатель вида  $i$  (среднее число видов, растущих вместе с видом  $i$  на учетной площадке),

$F_i$  – оценка встречаемости – покрытия вида  $i$ , согласно балльной шкале (LeBlanc, DeSloover, 1970). Произведение  $Q_i \times F_i$  делится на 10, чтобы получить меньшее и более наглядное число. Чем больше величина индекса, тем лучше условия жизни для лишайников, и соответственно, чище воздух.

В дальнейшем этот оригинальный индекс разные авторы неоднократно модифицировали. Около 20 его модификаций приведены в моей работе (Бязров, 2002). Они были тестированы на участках, где много лет проводилось инструментальное измерение показателей загрязнения (Herzig, Urech, 1991), и оптимальной была признана версия, выбранная мною для присоединенной к Москве территории:

$$I.A.P. (ИЧА) = \sum_{i=1}^n F_i,$$

где  $F$  – частота встречаемости представителя каждого вида на дереве в баллах от 1 до 5, которые соответствовали следующим показателям: 1 – встречаемость до 10%, 2 – (11–20)%, 3 – (21–30)%, 4 – (31–60)%, 5 – >60%. Эту версию индекса сочли корректной и другие лишенологи (Nimis et al., 1991; Kricke, Lorri, 2002). Я также позволил себе дополнить индекс, поскольку виды, слоевища которых покрывали субстрат на 50% или более, получили дополнительно еще 5 баллов, чтобы компенсировать возможное вытеснение ими других видов в силу разрастания.

Значения I.A.P. (ИЧА) всех точек могут наноситься на картосхему обследуемой территории. Их обычно группируют в классы I.A.P. (ИЧА), которые рассматривают как зоны с разным уровнем загрязнения. Однако следует иметь в виду, что эти эмпирически установленные зависимости действительны лишь для местностей, где проводились исследования. Также уместно отметить, что хотя в названии индекса присутствуют слова «чистота атмосферы», все же он прежде всего отражает степень развития эпифитных лишайников, который условно трансформируется в показатель качества среды (Бязров, 1999, 2002). Заключение же о загрязнении делают уполномоченные государственные ведомства на основе установленных нормативов, основу которых составляют предельно допустимые концентрации (ПДК) веществ в продуктах, компонентах среды.

### Территория, материал, методы

Первого июля 2012 г. столица России г. Москва значительно расширила свою территорию за счет присоединения к ее прежней части земель Московской обл., главным образом, сектора, примыкаю-

щего к Московской кольцевой автодороге (МКАД) между Киевским шоссе на западе, Варшавским – на востоке, Большим кольцом Московской железной дороги и границей с Калужской обл. – на юге (всего около 150 тыс. га). Расстояние от МКАД до границы с Калужской обл. по прямой составляет около 55 км, а между крайними западными и восточными точками присоединенной территории – около 45 км. На этой территории находятся населенные пункты разной категории (г. Троицк, городские поселки, сельские поселения), а также садовые и дачные участки, сельскохозяйственные угодья, земли лесного фонда с хвойно-лиственными лесами. В целом это равнина с абсолютными высотами около 200 м, развитой речной сетью (реки Десна, Пахра, Мбча, Лопасня и другие). Территорию в разных направлениях пересекают автомобильные (Калужское, Киевское шоссе, части Симферопольского шоссе и Бетонного кольца) и железные (Курского и Киевского направления, часть Большого кольца Московской железной дороги) дороги; здесь располагается аэропорт «Внуково».

Климат Москвы характеризуют в целом как умеренно-континентальный, с умеренно-суровой и снежной зимой и сравнительно теплым летом. В течение года в потоках преобладающего западного переноса здесь преобладает континентальный воздух умеренных широт (Климат..., 2006, с. 9). Присоединенная к Москве территория в отношении экологической ситуации, главным образом состояния воздушной среды, находится под воздействием прежде всего Москвы в прежних границах, так как столица выступала как единый крупнейший источник загрязнения для прилегающих к ней районов, воздействие которого простиралось на несколько десятков километров от города в толще воздуха до 200 м от поверхности (Обухов, 1982). Также определенное воздействие на состояние воздушной среды присоединенной территории оказывали и промышленные предприятия Подольска, Климовска, Апрелевки, а на прилегающие к автодорогам участки – выбросы транспортных средств. В 2013 г. степень загрязнения воздуха Москвы по принятым показателям оценивалась как очень высокая, а Подольска – как низкая (Бюллетень...). Подольский вариант, вероятно, можно экстраполировать и на присоединенную к Москве территорию.

Для создания сети участков длительного мониторинга за показателями эпифитной лишенобиоты присоединенная территория по результатам рекогносцировочного обследования была разделена на примерно равные по площади участки в целях

более детального обследования каждого из них по единой методике. Границами участков стали каждые 05' широты и 10' долготы, начиная с 55°10' с.ш. на юге и 36°50' в.д. на западе. Всего таких участков оказалось 17 (их рабочие наименования соответствуют наиболее значимым населенным пунктам и ж.-д. платформам в пределах участка): I – Рогово–Бунчиха (между 55°10'–55°15' с.ш. и 37°00'–37°10' в.д.), II – Жохово–Кленово (между 55°15'–55°20' с.ш. и 37°20'–37°30' в.д.), III – свх.Вороново–Ясенки (между 55°15'–55°20' с.ш. и 37°10'–37°20' в.д.), IV – Кресты–Юрьевка (между 55°15'–55°20' с.ш. и 37°00'–37°10' в.д.), V – Курилово–Кисилево (между 55°20'–55°25' с.ш. и 37°20'–37°30' в.д.), VI – Чириково (между 55°20'–55°25' с.ш. и 37°10'–37°20' в.д.), VII – Плесково–Ярцево (между 55°20'–55°25' с.ш. и 37°00'–37°10' в.д.), VIII – Манчихино (между 55°20'–55°25' с.ш. и 36°50'–37°00' в.д.), IX – Яковлево (между 55°25'–55°30' с.ш. и 37°20'–37°30' в.д.), X – Красная Пахра–Поляны (между 55°25'–55°30' с.ш. и 37°10'–37°20' в.д.), XI – Секерино (между 55°25'–55°30' с.ш. и 37°00'–37°10' в.д.), XII – Ожигово–Рассудово (между 55°25'–55°30' с.ш. и 36°50'–37°00' в.д.), XIII – Бутово–Щербинка (между 55°30'–55°35' с.ш. и 37°30'–37°40' в.д.), XIV – Ракитки–Филимонки (между 55°30'–55°35' с.ш. и 37°20'–37°30' в.д.), XV – Птичное–Рогозиново (между 55°30'–55°35' с.ш. и 37°10'–37°20' в.д.), XVI – Картмазово–Московский (между 55°35'–55°40' с.ш. и 37°20'–37°30' в.д.), XVII – Внуково–Мичуринец (между 55°35'–55°40' с.ш. и 37°10'–37°20' в.д.). На каждом из этих участков было обследовано и зафиксировано состояние эпифитной лишайнобиоты на стволах 50 взрослых отдельно стоящих и прямо растущих лиственных деревьев на высоте от 1,0 до 1,5 м от поверхности почвы, используя учетную площадку 20×50 см, которая разделена на квадраты 10×10 см. Обследовались деревья только с наличием эпифитных лишайников на указанном ранее отрезке ствола.

Учетную площадку закладывали на той стороне ствола, где наиболее развит покров эпифитных лишайников. Фиксировали видовой состав лишайников, покрытие, жизнеспособность вида, его встречаемость на учетной площадке (% относительно 10 квадратов по 10×10 см). Сведения о встреченных на площадке видах, их характеристики вносились в специальный бланк. Положение каждого дерева, с которого отбирали пробу, позиционировалось навигатором «Garmin GPS eTrex» (точность <15 м), что позволит через определенный период вновь найти это место и выявить возможные изменения

эпифитного лишайникового покрова, т.е. осуществлять мониторинг. Всего за период исследования на перечисленных 17 участках обследовано 850 деревьев, сделано 850 описаний эпифитного лишайникового покрова, собрано около 500 пакетов с лишайниками для дальнейшей идентификации видов, представителей которых не удалось идентифицировать непосредственно при обследовании участков.

Идентификация собранных образцов лишайников проведена в Лаборатории экологического мониторинга в регионах АЭС и биоиндикации Института проблем экологии и эволюции РАН (Москва) с использованием Учебного определителя лишайников Средней России (Мучник и др., 2011) и выпусков Определителя лишайников СССР и России (1971–2008), с помощью бинокулярной лупы и светового микроскопа, а также реактивов, необходимых для определения лишайников (растворы едкого калия, белильной извести, парафенилендиамина). К сожалению, часто встречающиеся на обследованной территории представители рода *Lepraria*, систематика которых на уровне видов базируется на наличии/отсутствии вторичных метаболитов, идентифицируемых с применением хроматографии, до вида не определены из-за отсутствия возможностей использовать этот инструментарий.

После определения видов в специальную таблицу (формат Microsoft Excel) вносили сведения о каждой учетной площадке: номер учетной площадки, название обследованной древесной породы, координаты дерева, название вида лишайника, его покрытие (%), частота встречаемости (в баллах от 1 до 5, согласно приведенным в предшествующем разделе показателям), величина индекса чистоты атмосферы, определенная как сумма баллов частоты встречаемости всех видов учетной площадки (виды, покрытие которых превышало 50%, получили дополнительно 5 баллов). Индекс чистоты атмосферы всего участка представляет среднюю величину для 50 обследованных на нем деревьев. Эта таблица с фактическими данными доступна в Интернет (Бязров, 2014).

### Результаты и обсуждение

Всего на учетных площадках были зафиксированы представители следующих 62 видов лишайников (вслед за названием таксона в скобках первая цифра означает число деревьев, на которых встречен вид; вторая – число участков, где вид представлен): *Amandinea punctata* (Hoffm.) Coppins (21; 12), *Anaptychia ciliaris* (L.) Körb. (1; 1), *Biatora globulosa*

(Flörke) Fr. (138; 17), *B. helvola* Körb. ex Hellb. (122; 15), *Caloplaca cerina* (Ehrh. ex Hedwig) Th.Fr. (77; 15), *C. pyracea* (Ach.) Th.Fr. (253; 17), *Candelariella xanthostigma* (Pers. ex Ach.) Müll. Arg. (242; 17), *Cetraria sepincola* (Ehrh.) Ach. (4; 4), *Chrysothrix candelaris* (L.) J.R. Laundon (319; 17), *Cladonia chlorophaea* (Flörke ex Sommerf) Spreng. (1; 1), *C. coniocraea* (Flörke) Spreng. (56; 14), *C. fimbriata* (L.) Fr. (49; 12), *C. pyxidata* (L.) Hoffm. (11; 3), *C. squamosa* (Scop.) Hoffm. (5; 4), *Cliostomum corrugatum* (Ach.) Fr. (1; 1), *Evernia mesomorpha* Nyl. (12; 6), *E. prunastri* (L.) Ach. (68; 19), *Hypocnomyce scalaris* (Ach. ex Lilj.) M. Choisy (49; 13), *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. (405; 17), *Lecanora allophana* (Ach.) Nyl. (5; 4), *L. argentata* (Ach.) Malme (153; 17), *L. carpinea* (L.) Vain. (5; 4), *L. hagenii* (Ach.) Ach. (11; 7), *L. populicola* (DC.) Duby (43; 12), *L. symmicta* (Ach.) Ach. (44; 10), *L. varia* (Hoffm.) Ach. (111; 17), *Lecidella euphorea* (Flörke) Hertel (109; 14), *Lepraria* spp. (148; 16), *Melanelia exasperata* (De Not.) Essl. [= *Melanohalea exasperata* (De Not.) O. Blanco et al.] (4; 2), *M. exasperatula* (Nyl.) Essl., [= *Melanohalea exasperatula* (Nyl.) O. Blanco et al.] (7; 5), *M. fuliginosa* (Fr. ex Duby) Essl. [= *Melanolexia fuliginosa* (Fr. ex Duby) O. Blanco et al.] (1; 1), *M. olivacea* (L.) Essl. [= *Melanohalea olivacea* (L.) O. Blanco et al.] (3; 3), *M. subaurifera* (Nyl.) Essl. [= *Melanelixia subaurifera* (Nyl.) O. Blanco et al.] (4; 4), *Micarea lignaria* (Ach.) Hedl. (1; 1), *Parmelia sulcata* Tayl. (786; 17), *Parmeliopsis ambigua* (Wulfen) Nyl. (2; 2), *P. hyperopta* (Ach.) Arnold (1; 1), *Pertusaria albescens* (Huds.) M.Choisy et Werner (6; 4), *P. amara* (Ach.) Nyl. (1; 1), *P. coronata* (Ach.) Th. Fr. (1; 1), *P. leioplaca* DC. (8; 3), *Phaeophyscia nigricans* (Flörke) Moberg (127; 15), *Ph. orbicularis* (Neck.) Moberg (680; 17), *Phlyctis argena* (Spreng.) Flot. (4; 2), *Physcia adscendens* H.Oliver (495; 17), *P. dubia* (Hoffm.) Lettau (194; 17), *P. stellaris* (L.) Nyl. (547; 17), *P. tenella* (Scop.) DC. (98; 15), *P. tribacia* (Ach.) Nyl. (1; 1), *Physconia detersa* (Nyl.) Poelt (60; 12), *Ph. distorta* (With.) J.R. Laundon (365; 17), *Ph. grisea* (Lam.) Poelt (1; 1), *Ramalina farinacea* (L.) Ach. (6; 5), *R. pollinaria* (Westr.) Ach. (4; 2), *Rinodina pyrina* (Ach.) Arnold (17; 7), *R. septentrionalis* Malme (27; 10), *Scoliosporum chlorococcum* (Graewe ex Stenh.) Vezda (15; 8), *Strangospora deplanata* (Almq.) Clauzade et Cl.Roux (3; 1), *Vulpicida pinastri* (Scop.) J.-E. Mattsson (52; 15), *Xanthoria candelaria* (L.) Th. Fr. (17; 11), *X. parietina* (L.) Th. Fr. (752; 17), *X. polycarpa* (Hoffm.) Rieber (14; 5).

Вне учетных площадок на обследованных деревьях были встречены *Cladonia cenotea* (Ach.) Schaer., *C. glauca* Flörke, *C. subulata* (L.) F.H.Wigg.,

*Graphis scripta* (L.) Ach., *Lecania cyrtella* (Ach.) Th.Fr., *L. fuscella* (Schaer.) A. Massal. *Lecanora albella* (Pers.) Ach., *L. albellula* (Nyl.) Th. Fr., *Lecidella elaeochroma* (Ach.) M.Choisy, *Pachyphiale fagicola* (Hepp.) Zwackh., *Peltigera canina* (L.) Willd., *Physcia leptalea* (Ach.) DC, *Usnea hirta* (L.) Weber ex Wigg.

Представители только пяти видов (*Physcia adscendens*, *Ph. stellaris*, *Parmelia sulcata*, *Phaeophyscia orbicularis*, *Xanthoria parietina*) встречены более чем на половине обследованных стволов деревьев, из которых последние три отмечены на >75% стволов (относительно 850); 23 вида представлены на >75% участков, из них 14 видов зафиксированы на всех 17 участках (*Physcia adscendens*, *Ph. stellaris*, *Parmelia sulcata*, *Phaeophyscia orbicularis*, *Xanthoria parietina*, *Biatora globulosa*, *Caloplaca pyracea*, *Candelariella xanthostigma*, *Chrysothrix candelaris*, *Hypogymnia physodes*, *Lecanora argentata*, *L. varia*, *Physcia dubia*, *Physconia distorta*). Большинство этих лишайников принадлежат к видам, высокая частота встречаемости которых и обилие свидетельствуют о значительной эвтрофикации среды за счет пыли, соединений азота (Бязров, 2009; Wirth, 2010), нейтральных и щелочных дождевых осадков в Московском регионе в последние 20 лет (Еремينا, 2004). На обследованных деревьях не зафиксированы представители родов *Bryoria*, *Usnea*, виды которых требовательны к качеству воздуха, а встреченные виды рода *Ramalina* представлены единичными чахлами экземплярами.

Средние величины ИЧА для участков и всей территории показаны в таблице. Они варьируют от 21 на участке Бутово–Щербинка до 43 – в Рогово–Бунчиха. Диапазон конкретных величин ИЧА отдельных деревьев гораздо шире (от 5 на участке Внуково–Мичуринец до 59 – на участке Рогово–Бунчиха). Но значения коэффициентов вариации величин ИЧА на каждом участке низкие, что, вероятно, является следствием большой выборки (50 деревьев на каждом участке и 850 – на всей территории).

Коэффициенты корреляции между числом видов на учетной площадке, заложенной на дереве, и величиной ИЧА для него на каждом отдельном участке очень высокие (от 0,75 до 0,94), что соответствует вероятности  $p = 99\%$ . Однако значение коэффициента корреляции (0,45) между числом видов лишайников на участке и средней величиной ИЧА на нем статистически недостоверно, поскольку меньше величины, соответствующей вероятности  $p = 95\%$ . Это указывает, с одной стороны, на относительно сходные условия в пределах

**Средняя величина ( $M$ ), ошибка средней ( $\pm m$ ) Индекса чистоты атмосферы (ИЧА) и другие его статистические показатели на участках обследованной территории**

Участок (число видов)	$M \pm m$	Стандартное отклонение	Минимальная величина ИЧА	Максимальная величина ИЧА	Коэффициент вариации
I (33)	43±1	6	31	59	14
II (33)	37±1	6	22	53	16
III (35)	34±1	7	21	51	21
IV (38)	33±1	6	15	43	18
V (26)	32±1	6	20	44	19
VI (38)	33±1	6	21	53	18
VII (36)	35±1	5	23	54	14
VIII (31)	28±1	5	13	37	18
IX (27)	30±1	6	13	42	20
X (36)	32±1	8	19	47	25
XI (38)	30±1	6	21	53	20
XII (37)	28±1	6	14	45	21
XIII (25)	21±1	6	8	36	29
XIV (28)	28±1	5	19	44	18
XV (29)	29±2	6	18	44	21
XVI (22)	23±1	5	15	32	22
XVII (35)	24±1	8	5	51	33
Вся терр. (62)	31±1	5	5	59	20

участков, с другой – на разнообразие условий на всей обследованной территории.

Попарное сравнение величин ИЧА на деревьях всех 17 участков с применением критерия Стьюдена ( $t$ ) стало основой пространственного группирования участков по отсутствию статистически значимых ( $p = 95\%$ ) различий между средними величинами ИЧА (рисунок). Один кластер образовали участки с минимальными их значениями (XIII, XVI и XVII), расположенные на севере территории и примыкающие к прежней границе Москвы (МКАД). На самом южном участке Рогово–Бунчиха и юго-восточном (Жохово–Кленово) зафиксированы наиболее высокие значения ИЧА, но различия между их величинами статистически значимы, поэтому каждый из них образовал отдельный выдел (рисунок). Еще два кластера объединили по 6 участков каждый, причем участки с меньшими величинами ИЧА располагаются севернее, ближе к кластеру с минимальными значениями ИЧА, и западнее, примыкая к Киевскому направлению транспортных потоков. Шесть участков другого кластера расположены южнее.

Итак, на обследованной территории наблюдается следующая тенденция: чем ближе участок к прежней границе города (МКАД), тем меньше величина ИЧА. Можно полагать, что это следствие ухудшения качества среды, негативно влияющего на развитие лишайников в северной части присоединенной территории.

Подобное ранжирование территории по величинам ИЧА подтверждает упомянутое ранее суждение о негативном воздействии столицы на состояние среды на многие десятки километров от ее границ (Обухов, 1982).

Ранее я отмечал, что эмпирически установленные зависимости между показателями лишайников и качеством среды действительны лишь для той местности, где проводилось исследование. Также можно сравнивать лишь результаты, полученные одинаковыми методами. Поэтому я воздержусь от сравнения приведенных здесь данных с материалами лихеноиндикационных исследований других авторов, поскольку либо они были получены другими методами, либо имеется значительная разница по срокам сбора материалов, поскольку в по-

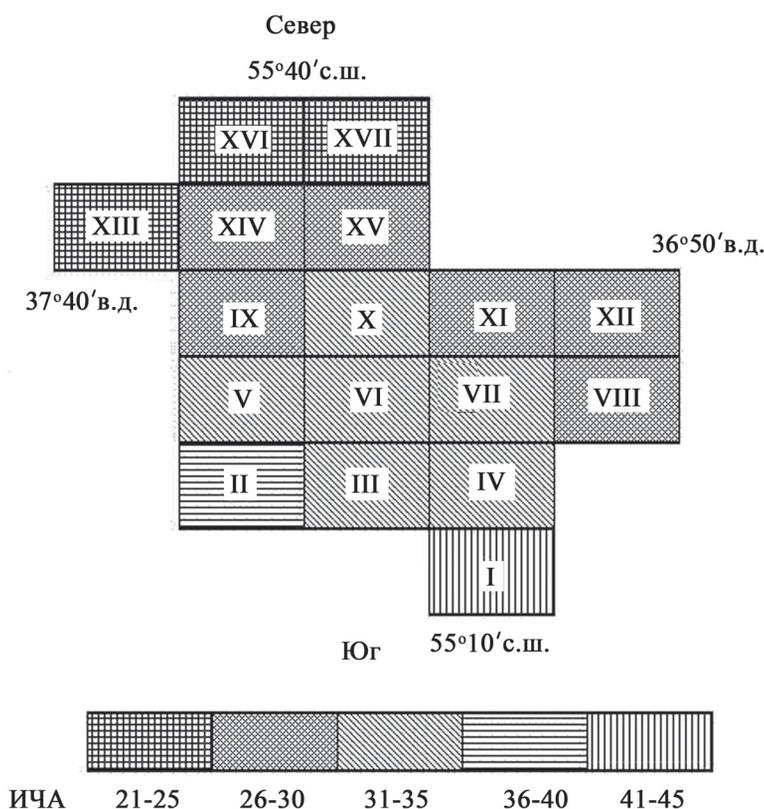


Схема пространственного распределения средних величин ИЧА на участках (I–XVII) присоединенной территории

следние годы наблюдаются относительно быстрые изменения показателей лишенобиоты из-за изменений климата (van Herk et al., 2002) и снижения индустриальной активности. Последнее наглядно было показано для территории Москвы в пределах МКАД (Бязров, 2009).

Следует отметить, что на обследованной территории отсутствуют участки (в использованном масштабе сбора материала), называемые «лишайниковая пустыня», т.е. площади, где лишайники отсутствуют или число их видов единично. Они отсутствовали и в 2006–2007 гг. в пределах МКАД, хотя в начале 1990-х годов «лишайниковая пустыня» в городе занимала значительные площади (Бязров, 1996, 1999, 2002, 2009).

Полученные результаты позволяют оценить обследованную территорию в понятиях концепции «здоровье экосистемы» (Rapport, 1989; McCune, 2000). Я понимаю под «здоровьем экосистемы» степень соответствия выявленных интегральных признаков изучаемой экосистемы ожидаемым в данном месте ее идеальным свойствам, представление о которых складывается либо на основе личного опыта эксперта, либо результатов других исследований аналогичных экосистем. Диагноз может ставиться путем сравнения широкого ком-

плекса показателей обследованной экосистемы с признаками другой, идеализированной, экосистемы (Biazrov, 1994; Бязров, 1995, 2002). В данном случае я ориентируюсь на шкалу степени отклонения обследованных участков от свойств естественных экосистем, не подвергавшихся воздействию хозяйственной деятельности людей (Nimis et al., 2000), или на их окультуренность (гемеробность). Средняя величина ИЧА (31) для всей присоединенной территории свидетельствует о высокой степени ее отличия от естественных экосистем. Даже два участка с высокими значениями ИЧА (Рогово–Бунчиха и Жохово–Кленово) примерно на 40–50% преобразованы в результате многовековой хозяйственной деятельности людей. Три участка с низкими значениями ИЧА отличаются от естественных примерно на 80–85% (Nimis et al., 2000). Остальные участки трансформированы примерно на 50–75%.

Автор, планируя данное исследование, полагал, что представленные результаты о величинах ИЧА, установленные по показателям лишенобиоты, а также одновременно проведенные измерения концентрации ряда элементов в слоевищах *Xanthoria parietina* с тех же участков (Бязров, Пельгунова, 2013), станут «точкой отсчета» в будущем мони-

торинге качества среды обследованной территории. Позволю высказать пожелание, чтобы при планировании распространения на обследованную территорию столичных функций и особенно при осуществлении этих планов, качество среды осталось бы на приемлемом для жизни уровне. А суждение об этом можно будет сделать после сравнения результатов будущих аналогичных исследований с данными, публикуемыми здесь и на сайте ИПЭЭ РАН.

Работа выполнена в Лаборатории экологического мониторинга в регионах АЭС и биоиндикации Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития». Я благодарю анонимного рецензента за доброжелательный отзыв и конструктивные рекомендации, которые были учтены при доработке рукописи.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бюллетень «Состояние загрязнения окружающей среды на территории Московского региона в 2013 году» // Электр. ресурсы. URL: <http://ecomos.ru/kadr22/sostojanieZagrOSgod.asp>
- Бязров Л.Г. (*Biazrov L.G.*). Ecosystem health as a new paradigm for ecological assessment and some aspects of lichens use for ecosystem state control // Проблемы изучения биологического разнообразия водорослей, грибов, мохообразных Арктики. Международная конференция, Санкт-Петербург, 12–16 декабря, 1995 г. Программа и тезисы докладов. СПб., 1995. С. 35–36.
- Бязров Л.Г. Видовое разнообразие лишайников Москвы // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101. Вып. 3. С. 68–77.
- Бязров Л.Г. Индекс развития эпифитных лишайников и оценка состояния воздушного бассейна г. Москвы // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1999. Т. 104. Вып. 6. С. 30–40.
- Бязров Л.Г. Лишайники в экологическом мониторинге. М., 2002. 336 с.
- Бязров Л.Г. Эпифитные лишайники г. Москвы: современная динамика видового разнообразия. М., 2009. 146 с.
- Бязров Л.Г. База данных для определения Индекса чистоты атмосферы по показателям эпифитной лишенобиоты на участках присоединенной в 2012 г. к Москве территории как «точка отсчета» для долговременного мониторинга качества среды // Сайт ИПЭЭ РАН. URL: [http://www.sevin.ru/laboratories/biazrov\\_index\\_of\\_air\\_quality.doc](http://www.sevin.ru/laboratories/biazrov_index_of_air_quality.doc) (2014)
- Бязров Л.Г., Максимова В.Ф., Рухадзе Е.В. Использование эпифитных лишайников для индикации степени загрязнения воздушной среды Москвы // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 5. География. 1997. № 4. С. 32–36.
- Бязров Л.Г., Пельгунова Л.А. Динамика содержания элементов в слоевищах эпифитного лишайника *Hypogymnia physodes* из Подмосковья // Иммунопатология, аллергология, инфектология. 2010. № 1. С. 90.
- Бязров Л.Г., Пельгунова Л.А. Пространственно-временные тренды величин концентрации некоторых элементов в слоевищах эпифитных лишайников из Подмосковья и ряда районов Москвы // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2012а. Т. 117. Вып. 1. С. 59–69.
- Бязров Л.Г., Пельгунова Л.А. Градиентный анализ содержания мышьяка (As) в слоевищах эпифитного лишайника для установления воздействия металлургического завода на окружающую территорию // Современная микология в России. М., 2012 б. Т. 3. С. 243.
- Бязров Л.Г., Пельгунова Л.А. База данных о концентрации элементов в слоевищах лишайника *Xanthoria parietina* с присоединенной в 2012 г. к Москве территории как «точка отсчета» для долговременного мониторинга качества воздушной среды // Сайт ИПЭЭ РАН. URL: [http://www.sevin.ru/laboratories/biazrov\\_Xanthoria\\_parietina.pdf](http://www.sevin.ru/laboratories/biazrov_Xanthoria_parietina.pdf); [http://www.sevin.ru/laboratories/biazrov\\_Xanthoria\\_parietina.xls](http://www.sevin.ru/laboratories/biazrov_Xanthoria_parietina.xls) . (2013)
- Еремич И.Д. Многолетние наблюдения за химическим составом атмосферных осадков // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 5. География. 2004. № 2. С. 21–26.
- Климат, качество воздуха и здоровье москвичей. М., 2006. 246 с.
- Максимова В.Ф., Бязров Л.Г. Карта, текст «Оценка загрязнения воздуха по данным о распространении лишайников» // Экологический атлас Москвы. М., 2000. С. 66–67.
- Мучник Е.Э., Инсарова И.Д., Казакова М.В. Учебный определитель лишайников Средней России: учебно-методическое пособие. Рязань, 2011. 360 с.
- Обухов А.М. Контроль чистоты воздушного океана // Город, природа, человек. М., 1982. С. 91–108.
- Шевченко В.П., Покровский О.С., Стародымова Д.П., Васюкова Е.В., Лисицын А.П., Дровнина С.И., Замбер Н.С., Махнович Н.М., Саввичев А.С., Сонке Й. Геохимия эпигейных лишайников водосборного бассейна Белого моря // Докл. АН. 2013. Т. 450. С. 87–93.
- Шешунов И.В., Гильмиярова Ф.Н., Гергель Н.И., Самыкина Л.Н., Баишева Г.М., Сапрыкина А.Г., Рожкова О.В. Зависимость заболеваемости населения от специфических промышленных выбросов // Гигиена и санитария. 1999. № 3. С. 5–9.
- Biazrov L.G. Lichens as indicators of ecosystem health // Abstracts of 1st International symposium on ecosystem health and medicine: Integrating science, policy and management. June 19–23 1994, Ottawa, Ontario, Canada. 1994. P. 10.
- Cislaghi C., Nimis P.L. Lichens, air pollution and lung cancer // Nature. 1997. Vol. 387. P. 463–464.
- DeSloover J., LeBlanc F. Mapping of atmospheric pollution on the basis of lichen sensitivity // Proceedings of the symposium in recent advances in tropical ecology. International society for tropical ecology, Banaras Hindu University, Varansi / Eds. R. Misra, B. Gopal. 1968. P. 42–56.
- van Herk C.M., Aptroot A., H. F., van Dobben H.F. Long-term monitoring in the Netherlands suggests that lichens

- respond to global warming // *Lichenologist*. 2002. Vol. 34. P. 141–154.
- Herzig R., Urech M.* Flechten als Bioindikatoren // *Bibliotheca lichenologica*. 1991. Bd 43. S. 1–283.
- LeBlanc F., DeSloover J.* Relation between industrialization and the distribution and growth of epiphytic lichens and mosses in Montreal // *Canad. j. bot.* 1970. Vol. 48. P. 1485–1496.
- McCune B.* Lichen communities as indicators of forest health // *Bryologist*. 2000. Vol. 103. P. 353–356.
- Nimis P.L., Lazzarini A., Lazzarini G., Gasparo D.* Lichens as bioindicators of air pollution by SO<sub>2</sub> in the Veneto region (NE Italy) // *Studia geobotanica*. 1991. Vol. 11. N 1. P. 3–76.
- Nimis P.L., Lazzarini G., Lazzarini A., Skert N.* Biomonitoring of trace elements with lichens in Veneto (NE Italy) // *Science of the total environment*. 2000. Vol. 255. P. 97–111.
- Rapport D.J.* What constitutes ecosystem health? // *Perspectives in biology and medicine*. 1989. Vol. 33. P. 120–132.
- Shukla V., Upreti D.K., Bajpai R.* Lichens to biomonitor the environment. New Delhi, 2014. 185 pp.
- Wirth V.* Ökologische Zeigerwerte von Flechten – erweiterte und aktualisierte Fassung // *Herzogia*. 2010. Bd 23. S. 229–248.

Поступила в редакцию 07.10.14

## SPATIAL DISTRIBUTION OF AN INDEX OF ATMOSPHERIC PURITY ON AREA INTEGRATED TO MOSCOW CITY TERRITORY IN 2012 DETERMINED BY PARAMETERS OF EPIPHYTIC LICHEN BIOTA

*L.G. Biazrov*

The data are given on distribution of values of an Index of Atmospheric Purity on parameters of epiphytic lichen biota, collected in 2012–2013 on 850 deciduous trees from 17 plots of area integrated to Moscow city territory in 2012. The index is determined for each plot. The results of research are offered as baseline for possible future monitoring of an environment quality of the territory under study by parameters of lichen biota.

**Key words:** Moscow; monitoring; baseline; lichens; index of atmospheric purity.

**Сведения об авторе:** *Бязров Лев Георгиевич* – вед. науч. сотр. Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, канд.биол.наук. (lev.biazrov@rambler.ru).

УДК 581.524.31: 581.526.44

## СООБЩЕСТВО МИРМЕКОФИЛЬНЫХ ЭПИФИТОВ ФОРМАЦИИ КЕРАНГАС ОСТРОВА БОРНЕО

А.К. Еськов, Д.А. Дубовиков

Керангас – жестколистное редколесье, приуроченное к олиготрофным местообитаниям о. Борнео. Исследованы видовой состав и структура сообщества эпифитов, растущих в керангасе. В эпифитном сообществе количественно преобладают мирмекофилы, однако за истекшие 40 лет число их снизилось, и структура сообщества изменилась. Это можно объяснить воздействием мирмекофильных эпифитов на изменение содержания элементов минерального питания в сторону увеличения азота за счет усвоения и накопления его путем симбиоза с муравьями. С течением времени число мирмекофилов снижается, что можно объяснить ростом конкуренции по мере накопления азота со стороны более зависимых от него растений, а также общими изменениями формации. Сообщество мирмекофильных эпифитов играет скорее положительную роль для биоты в целом, выступая в качестве накопителя азота. Это расходится с традиционным взглядом на эпифиты, который предполагает, что они играют или нейтральную, или отрицательную роль в фитоценозах.

**Ключевые слова:** мирмекофильные эпифиты, керангас, муравьи, о. Борнео.

Формация *керангас*, распространенная на о. Борнео – это разреженное, невысокое, жестколистное редколесье. Таких саванноподобных формаций для тропической Юго-Восточной Азии известно довольно много. Так, только для Бирмы указаны следующие формации подобного типа: полуинданг и инданг, лес тэ, лес ша-дахат, кустарниковая формация ша, лес тха-дахат и разного рода сухие листопадные и полулистопадные леса (Ричардс, 1961). Для о. Фукуок в Южном Вьетнаме можно выделить как минимум две хорошо различающиеся низинные саванноподобные формации: сухую с доминированием *Dipterocarpus* aff. *tuberculatus* Roxb, *Dillenia obovata* (Blume) Hoogland и заболоченную с абсолютным доминированием *Melaleuca leucadendra* (L.) L. (Еськов, 2013). Описанная для того же острова разреженная формация на каменных плато во многом напоминает (во всяком случае, физиономически) рассматриваемый в данной работе керангас. В частности, в ее составе среди эпифитов указаны мирмекофилы *Hydnophytum formicarium* и *Lecanopteris sinuosa* (Кузнецов, Кузнецова, 2011).

Само название формации «керангас» с малайского на русский язык можно перевести как «верещатник». Слово это близко по смыслу аналогичным наименованиям в разных языках: маквис, финбош, скреб, гаррига и т.п. Таким образом, в народном названии зафиксировано главное физиономическое свойство образующих это сообщество древесных пород – мелколистность и жестколистность (рис. 1). Можно предположить, что причи-

ной редколесья формации являются не климатические отличия с дождевым тропическим лесом, с которым керангас повсеместно соседствует, а места произрастания. Керангас встречается на конгломератах песчаника (в Национальном парке Бако скалы имеют характер плато, более или менее плоского на вершине), зачастую с минимумом почвы, так что корни растений уходят в расселины и трещины (рис. 1).

Олиготрофность местообитания формации была показана Katagiri et al. (1991). Исследованные ими почвы керангаса Бако относятся к супесчаным подзолам, они характеризуются переувлажнением, сильной кислотностью и относительным дефицитом макроэлементов. Особенно мало в них содержится общего азота (3,9 т/га), зато много магния (0,97 т/га), это больше чем во всех прочих типах тропических и субтропических почв. Можно предположить подвижность ряда важнейших элементов в условиях почв керангаса, подвергающихся процессу оподзоливания и выщелачивания. На это, в частности, указывает наличие темно-коричневых (цвета кофе) вод в ручьях и лужах *керангаса* (Sanchez, 1989).

Можно также предположить, что именно дефицит азота в почве лимитирует присутствие растений, чувствительных к его содержанию и за счет снижения конкуренции определяет широкое распространение мирмекофильных и мирмекотрофных растений, которые менее чувствительны к дефициту азота за счет активного формирования консортивных связей с насекомыми. Так, извест-



Рис. 1. Общий вид керангаса Национального парка Бако (Bako), Саравак, о. Борнео

но, что эффективность использования хищными растениями азота из тканей насекомых составляет 29–41% (Hanslin, Karlsson, 1996); а мирмекофильные эпифиты порядка 30% азота получают из продуктов жизнедеятельности муравьев (Treseder et al., 1995). Это подтверждается как обилием насекомоядных растений в приземном ярусе (в Бако представлены пятью видами), так и обилием облигатных мирмекофильных эпифитов (четыре вида): те и другие доминируют количественно. Эта особенность может влиять на увеличение общего количества азота в ценозе при отмирании мирмекофильных эпифитов и хищных растений. Состав эпифитного сообщества на фоне специфики местообитания в целом (недостаток азота) позволяет поставить вопрос о характере связей эпифитов и форофитов, не укладывающихся в современные представления о нейтральной или даже отрицательной роли эпифитов (Ричардс, 1961; Работнов, 1998; Онипченко, 2013).

Особенностью исследованного нами местообитания является его относительная изученность: флору керангаса и других формаций штата Саравак, в частности Национального парка Бако, неоднократно рассматривали в литературе (Anderson, 1963; Brunig, 1965; Ashton, 1971; Janzen, 1974). Особенно следует выделить работу D.H. Janzen (1974), описавшего эпифитное сообщество керангаса Бако с доминированием мирмекофитов практически в том же месте, что и мы, но 40 годами ранее. Однако флористические списки, позволяющие сравнить керангас и дождевой лес в одной местности, известны только для штата Сабах. В качестве примера можно указать на совместные малазийско-датские аналитические работы, подготовленные в рамках программы по выявлению потенциальных особо охраняемых территорий (IPRA). В рамках этой программы были состав-

лены возможно и неполные, но достаточно информативные флористические списки для соседствующих массивов дождевого леса и керангаса в Набаване (Nabawan), штат Сабах (Ong et al., 1998; Lamb, 1998; Nabawan Final Report [электронный документ]).

Термин «сообщество» (community) в рамках нашей работы применяется в широком смысле, как совокупность однотипных организмов, например птиц, насекомых или в данном случае эпифитов (Онипченко, 2013). Такой подход предполагает единственным пограничным критерием выделения сообщества здравый смысл и цели исследователя, при этом наличие фитоценологических взаимоотношений не является необходимым (Looijjen, van Angel, 1999).

Цель настоящей работы – исследование динамики и состава мирмекофитного эпифитного сообщества керангаса, обсуждение его биологической роли и анализ литературных данных о флористическом своеобразии формации керангас в целом.

### Материалы и методы

Работа выполнена на о. Борнео в штате Саравак в Национальном парке Бако (Bako), расположенном поблизости от столицы штата г. Кучинга в апреле 2012 г. На территории национального парка четко выделяются три флористическо-экологические зоны: низинный дождевой лес, мангрова и керангас, расположенный на плато из песчаника, высотой около 100–150 м над ур. моря. Материалы собирали по традиционной методике подобных исследований (Алехин, 1938; Вальтер, 1982) с учетом ряда особенностей, предъявляемых спецификой эпифитных сообществ. На всем протяжении маршрута отмечали общий состав и физиономические особенности формации, а также за-

ложили 4 пробные площади размером 0,25 га, на которых провели подробный подсчет числа эпифитов. Учитывали только взрослые экземпляры, стеблевые мирмекофилы подсчитывали при диаметре каудекса от 4 до 5 см. Три пробные площади располагались неподалеку от тропы Lintang, т.е. практически в тех же местах, где собирал свой материал D.H. Janzen (1974), с той, однако, разницей, что местом сбора были не заболоченные, а более скальные участки (направление на Pandan Kecil). Одна пробная площадка была расположена в керангасе на уступе Sari. Сумма всех пробных площадей составила 1 га, что соответствует средней величине участка для тропического леса, на котором число видов репрезентативно отображает его видовое богатство. По П. Ричардсу (1961), таковым для большинства типов тропического дождевого леса является участок 1,5 га, а по Г. Вальтеру (1982) – 1 га. Также на протяжении маршрута мы собирали пробы муравьев, обитающих внутри растений четырех доминантных видов мирмекофильных эпифитов. Для этого каудексы (*Hydnophytum formicarium*, *Myrmecodia tuberosa* и *Lecanopteris sinuosa*) или листья (*Dischidia major*) эпифитов разрезали. Муравьев (20–30 штук) брали с трех разных экземпляров одного вида непосредственно из гнезда, расположенного внутри растения, и фиксировали в 70%-м спирте.

В поле выявляли флористический состав самой формации. Эпифиты учитывали визуально, все подряд, не разделяя их на группы по пространственной локализации, так как все эпифиты в подобных условиях произрастания относятся к одной синузии (Еськов, 2013). Участие эпифитов оценивали как число особей на 1 га. Общественность, густота и высота объединены в характеристике экобиоморфы, к которой принадлежит тот или иной вид (Еськов, 2012). Полученные данные использованы нами для индексной оценки сложности эпифитного сообщества формации. За основу оценки видового разнообразия взята формула Шеннона–Уивера, а для видовой выравненности – индекс Пиелу (Шмидт, 1984; Шитиков, Розенберг, 2005).

Для сравнения сходства древесных флор керангаса и смешанного леса была использована формула Стугруна–Радулеску (Шмидт, 1984):

$$\rho_{sr} = \frac{x + y - z}{x + y + z},$$

где  $x$  – число видов, встречающихся в первой флоре, но отсутствующих во второй;  $y$  – число видов, встречающихся во второй флоре, но отсутствующих в первой;  $z$  – число видов встречающихся

в обеих флорах (т.е. общих видов). Наглядность этого коэффициента заключается в том, что он, в отличие от других, может указывать на характер взаимоотношения флор, изменяясь от  $-1$  до  $+1$ . В пределах от  $-1$  до  $0$  он указывает на сходство, а в пределах от  $0$  до  $+1$  на различие (дискриминацию) флор.

## Результаты

Керангас представляет собой саванноподобное одноярусное сообщество с высотой деревьев около 5–7 м. Среди древесных пород доминируют мелколиственные растения, например *Dacrydium beccarii* (Podocarpaceae), а также представители Casuarinaceae и Myrtaceae. Среди травянистых растений и полукустарников хорошо представлены насекомоядные виды рода *Nepenthes*: *N. albomarginata*, *N. ampullaria*, *N. gracilis*, *N. rafflesiana*, а также росянка *Drosera spatulata*.

Эпифитное сообщество состоит из 13 видов, включая 4 вида мирмекофилов (табл. 1, рис. 2). Среди остальных экобиоморфологических групп они доминируют по численности. Наиболее распространен *Hydnophytum formicarium* (92 экз./ПП), наименее *Dischidia major* (5 экз./ПП). Общий индекс Пиелу ( $E$ ) для мирмекофилов показывает крайнюю невыравненность видового участия (0,273). Вместе с тем суммарное значение  $E$  (0,685) мало отличается от такового для сообществ саванных эпифитов, установленного нами для о. Фукуок (Еськов, 2013). Суммарный индекс разнообразия Шеннона–Уивера ( $H$ ) (2,538) также близок к таковому для сукцессионных формаций о. Фукуок, но отдельно для мирмекофилов значение  $H$  очень мало (1,092).

Все собранные муравьи (обитатели эпифитов) принадлежали к одному виду *Philidris myrmecodiae* (Emery, 1887).

## Обсуждение

Интересно сравнение наших данных с данными D.H. Janzen (1974), собранными на 40 лет раньше. Очень велика численность особей сообщества, которую дает D.H. Janzen (663 экз. эпифитов на 225 м<sup>2</sup>), где абсолютно доминирует *Hydnophytum formicarium* (494 экз.). Если экстраполировать эти данные, то на гектар придется без малого 30 000 экз. мирмекофильных эпифитов. Это очень много даже с учетом того, что D.H. Janzen отмечал все ювенильные экземпляры мирмекофильных эпифитов, начиная с экземпляров, имеющих толщину каудекса от 1 см, а также то, что оценка других исследователей носит приблизительный характер (как правило,

Т а б л и ц а 1

**Сводная таблица сосудистых эпифитов керангаса Национального парка Бако (Вако), Саравак, о. Борнео и информационные индексы сложности эпифитного сообщества**

Экобиоморфа	Вид	Численность (экз. на 1 га)	$p_i$	$-p_i \log_2 p_i$	$H$	$E$
Стеблевые мирмеко- филы	<i>Lecanopteris sinuosa</i> (Hook.) Copel. (Polypodiaceae)	19	0,073	0,275	1,092	0,273
	<i>Hydnophytum formicarium</i> Kurz (Rubiaceae)	92	0,353	0,530		
	<i>Myrmecodia tuberosa</i> Jack (Rubiaceae)	10	0,038	0,179		
Лиственные мирмеко- филы	<i>Dischidia major</i> (Vahl) Merr. (Asclepiadaceae)	5	0,019	0,108		
«Гнездовые» гелио- фиты	<i>Pachycentria</i> sp. (Melastomataceae)	40	0,154	0,415	1,446	0,456
	<i>Huperzia</i> sp. (Lycopodiaceae)	2	0,007	0,050		
Эпифитные лианы– гелиофиты	<i>Dischidia nummularia</i> Blume (Asclepiadaceae)	22	0,084	0,300		
Листовые суккулентные гелиофиты	<i>Acriopsis</i> sp. (Orchidaceae)	5	0,019	0,108		
	<i>Dendrobium crumenatum</i> Sw. (Orchidaceae)	17	0,065	0,256		
	<i>Luisia</i> sp. (Orchidaceae)	12	0,046	0,204		
Куртинообразующие гелиофиты	<i>Bulbophyllum</i> sp. sect. <i>Cir- rhopetalum</i> (Orchidaceae)	10	0,038	0,179		
	<i>Bulbophyllum</i> sp. sect. <i>Monan- thes</i> (Orchidaceae)	25	0,096	0,324		
«Скобочные» гелио- фиты	<i>Platyserium coronarium</i> (Mull.) Desv. (Polypodiaceae)	1	0,003	0,025		
Всего:	13	260	—	—	2,538	0,685

О б о з н а ч е н и я:  $p_i$  – наблюдаемая встречаемость вида (отношение числа экземпляров вида, к общему числу экземпляров сообщества); индекс Шеннона–Уивера  $H = \sum p_i \log_2 p_i$ ; индекс Пиелу  $E = H / H_{\max}$ .

валовой подсчет невозможен без разрушения самих сообществ и зачастую порубок форофитов). Речь идет о тоннах биомассы эпифитов на гектар, ведь *Hydnophytum* – это крупное каудексное растение, достигающее зачастую размера среднего арбуза. Можно только удивляться, что эта оценка прошла малозамеченной в литературе, настолько она расходится с традиционными представлениями о степени участия эпифитов в растительных сообществах.

По одним оценкам, даже масса «гнезд» и «подвешенных почв» (ведь это не биомасса, а гумифицированные остатки жизнедеятельности эпифитов и их консортов) доходит до 277,9 кг/га (Росс,

1976), по другим – может достигать (для Юго-Восточной Азии) даже до 2400 кг/га (Сергеева и др., 1997; Зонн, Ли Чан-Квей, 1962). Наша оценка эпифитного сообщества для низинного дождевого леса Южного Вьетнама (о. Фукуок) дала число порядка 340 экз./га (Еськов, 2013), при этом были выбраны только взрослые куртины, гнезда или розетки.

Для горного сообщества единственного европейского сосудистого эпифита *Polypodium vulgare* отмечается численность 300 экз./га (Zotz, 2002, 2005; Zotz, List, 2003). Биомасса такого средообразующего элемента, как эпифитные мохообразные в низинных тропических ле-

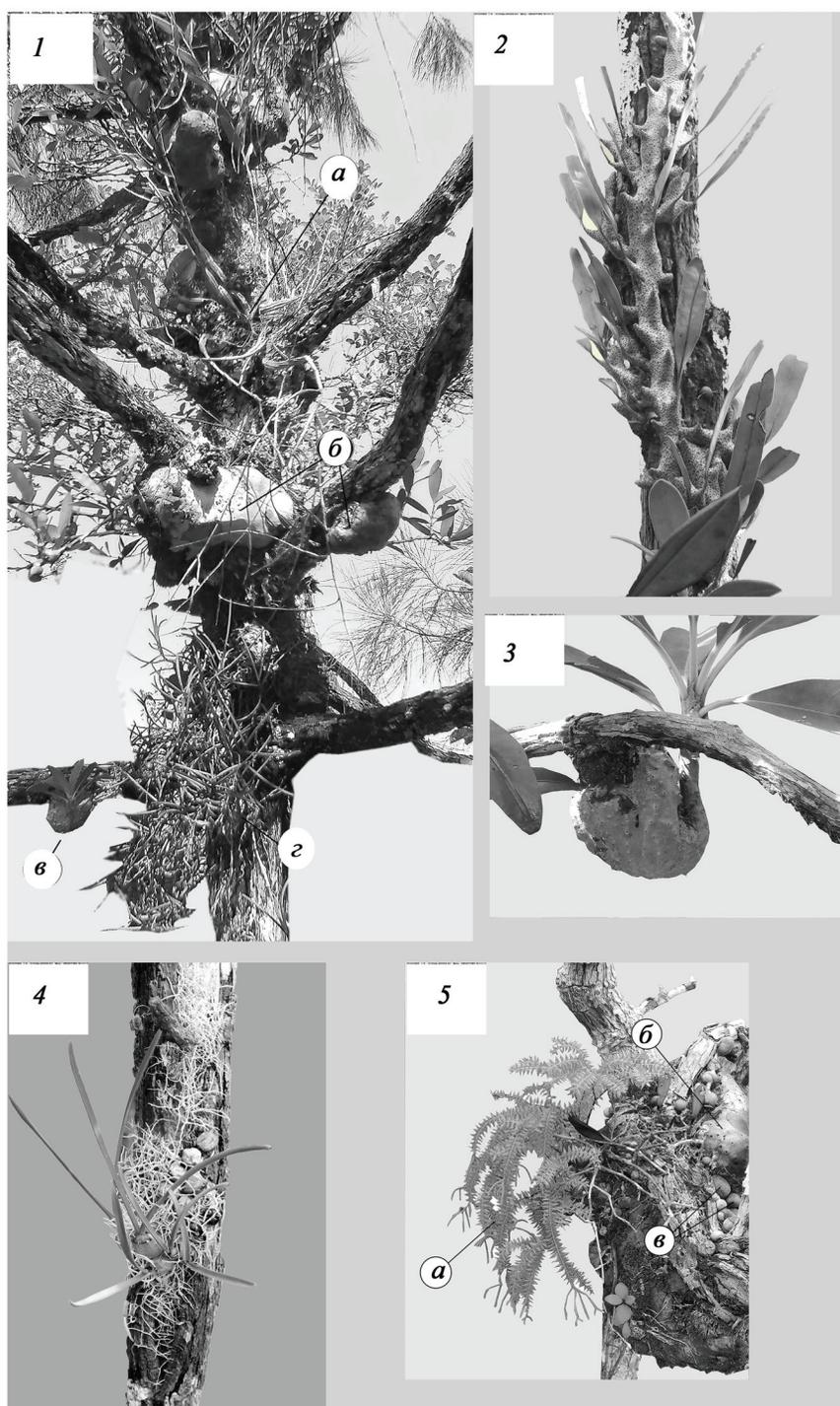


Рис. 2. Эпифиты керангаса Национального Парка Бако (Бако): 1 – эпифитное сообщество на *Gymnostoma nobile* (а – *Dendrobium crumenatum*, б – *Hydnophytum formicarium*, в – *Myrmecodia tuberosa*, г – *Luisia* sp.); 2 – *Lecanopteris sinuosa*; 3 – *Myrmecodia tuberosa*; 4 – *Acriopsis* sp.; 5 – эпифитное сообщество на каудексе *Hydnophytum formicarium* (а – *Huperzia* sp., б – старый каудекс *Hydnophytum formicarium*, в – клубеньки *Pachycentria* sp.)

сах, низкая и оценивается в 1,7 т/га (Gradstein, Pocs, 1989).

Косвенным подтверждением высокой биологической продуктивности эпифитного сообщества в ряде случаев служат оценка опада эпифитов во влажных лесах Коста-Рики, оцениваемая в 50 г/м<sup>2</sup>

сухой массы в год, т.е. 0,5 т/га (Benzing, 1990). Однако керангас не высокоствольный, хорошо структурированный дождевой лес, а разреженная одноярусная низкорослая формация с обедненным (13 видов) эпифитным сообществом. На основании полученных нами данных можно сделать вывод,

что за истекшие десятилетия эпифитное сообщество керангаса Бако подверглось существенной трансформации. Вероятно, природа этих изменений носит сукцессионный характер, а начало трансформации связано с уничтожением и расчисткой керангаса огнем во время японской оккупации в начале 1940-х годов (Janzen, 1974). Масштабы этой экологической катастрофы неясны. Если имело место тотальное сожжение керангаса на большей части прибрежного плато Бако, то можно сделать предположение о пиропитном характере самой формации.

Число эпифитов должно прямо коррелировать с плотностью форофитов. В настоящее время формация разрежена (рис. 1). Можно предположить, что на начальной стадии восстановления формации произошло резкое увеличение поросли молодых форофитов, обильно заселенных мирмекофильными эпифитами. Причем *Hydnophytum formicarium*, являясь эксплерентом среди эпифитов, выступил в роли основного накопителя азота и элементов минерального питания, позволившего формации восстанавливаться за счет мутуалистических связей с муравьями. Это связано с большой биомассой (до 3 кг) и большим объемом внутренних полостей (до 700 мл) *Hydnophytum formicarium*, в которых поселяются муравьи (Janzen, 1974). Учитывая его экстраполированную плотность, составляющую около 22 000 экз./га, можно смело предполо-

жить, что именно *Hydnophytum formicarium* выполнял функции накопителя азота и поставщика его в активно растущую формацию 40 лет назад. К настоящему времени происходит стабилизация выравненности эпифитного сообщества (рис. 3), а также существенное снижение его численности, прежде всего, за счет разрежения древостоя.

Во всех случаях Janzen (1974) указывает один вид муравьев, обитающих в эпифитах – *Iridomyrmex myrmecodiae* Emery, 1887. В настоящее время этот вид относится к роду *Philidris* Shattuck, 1992. Этот же вид отмечен и нами во всех случаях. Трофические и мутуалистические связи с муравьями не исчерпываются только эпифитами. Как было отмечено выше, в керангасе обильны насекомоядные растения, представленные пятью видами. Муравьи в их рационе занимают особое место из-за своей высокой численности. Часто содержимое кувшина *Nepenthes* может состоять почти полностью из муравьев (наши наблюдения). Однако многие крупные муравьи (представители родов *Camponotus* Mayr, 1861 и *Polyrhachis* Smith, 1857) способны избегать попадания в кувшины *Nepenthes*. Также для *Nepenthes rafflesiana*, произрастающего в Бако, было показано, что существуют различные альтернативные стратегии, позволяющие приспосабливаться к улавливанию той или иной группы насекомых. Растения исследовали в условиях керангаса, где наиболее распространен-

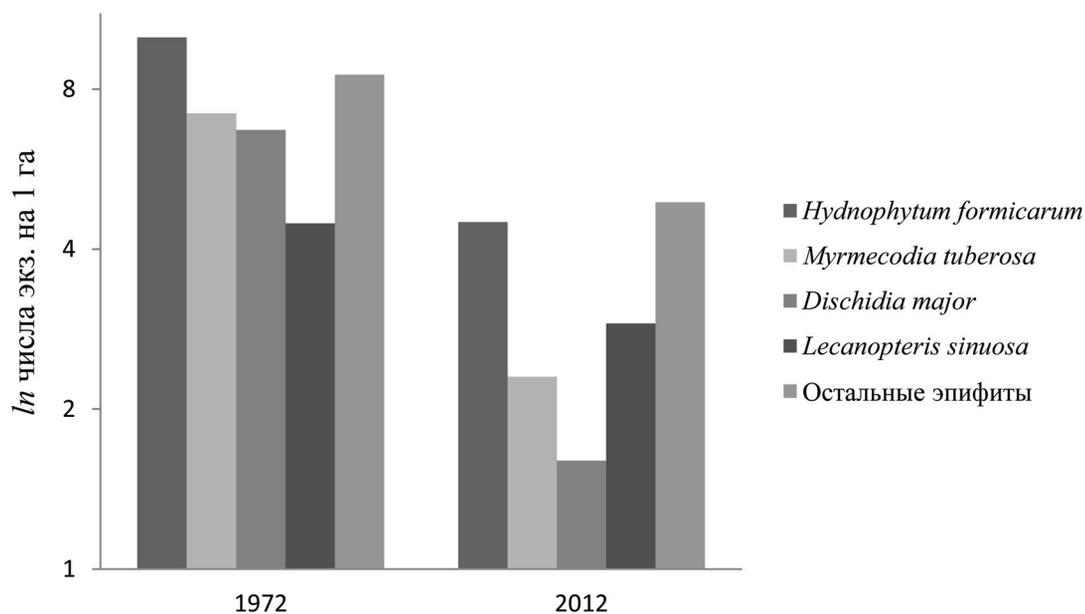


Рис. 3. Численность основных эпифитов керангаса Национального парка Бако (Bako), в 1972 (по данным Janzen, 1974) и в 2012 гг.

ной оказалась типовая форма, кувшины которой выстланы восковыми кристаллами и основным пищевым объектом которой являются именно муравьи (Bauer et al, 2011).

Участие муравьев в жизни эпифитного сообщества определяется не только прямыми мутуалистическими отношениями, но и тем, что они формируют это сообщество, активно распространяя диаспоры (Janzen, 1974). С этим связано наличие постоянных видов – консортов мирмекофилов: *Pachycentria* sp. (Melastomataceae) и *Dischidia nummularia* Blume (Asclepiadaceae), распространение которых Janzen (1974) объясняет привлекательностью их для муравьев, транспортирующих семена в свои «воздушные» муравейники. По поводу второго вида можно не согласиться, так как это обычный рудеральный эпифит, встречающийся в нарушенных местообитаниях по всей Юго-Восточной Азии, в том числе и в городах. Однако *Pachycentria* sp. (Janzen определяет его как *P. tuberosa*, вид, отсутствующий в International Plant Names Index, а также других базах данных ботанической номенклатуры), судя по всему, является настоящим спутником – консортом *Hydnophytum formicarium*, почти всегда присутствуя на взрослых экземплярах. Очевидно, что речь идет все же не о паразитизме, как это понимает Janzen (1974), а о тесном мутуализме, обусловленном мирмекохорией обоих видов. *Pachycentria* sp., поселяясь на крупных каудексах *Hydnophytum formicarium*, образует множество небольших клубеньков размером с голубиное яйцо (рис. 2, 5 в), между которыми легче поселяется мох и накапливаются частицы гумуса. Происходит формирование эпифитного сообщества, организованного по принципу «гнезда». В свою очередь, на такое «гнездо» уже способны поселяться эпифиты, более чувствительные к режиму влажности (рис. 2, 5 а).

После всего вышесказанного уместно задаться вопросом, насколько в целом флора керангаса самобытна и не представляет ли эта формация своего рода сукцессионную «ступеньку» для влажных дождевых лесов Юго-Восточной Азии или хотя бы пациентный «анклав» на границе экологического оптимума. Для Бако сделать подобный анализ трудно ввиду отсутствия флористических списков. Однако они доступны для массивов Набавана (Nabawan), штат Сабах (Ong et al., 1998; Lamb, 1998; Nabawan Final Report [электронный документ]). Анализ доминирующей древесной флоры керангаса и расположенного рядом с ним дождевого леса показал существенные отличия между ними (табл. 2).

Коэффициент сходства (Стугруна–Радулеску) двух древесных флор ( $p_{sr} = 0,906$ ) свидетельствует о существенном различии. Фактически можно говорить об их полной самостоятельности. К примеру, такое ключевое для древесных формаций Юго-Восточной Азии семейство как Dipterocarpaceae существенно отличается по своему долевному участию во флорах керангаса (3%) и дождевого леса (27%) и не имеет ни одного общего вида в их составе. Вообще не представлены в керангасе семейства Bomdaceae, Sterculiaceae, Combretaceae, столь характерные для тропических лесов Юго-Восточной Азии, но обильны Myrtaceae (7 видов), Euphorbiaceae (11 видов), Annonaceae (6 видов). Представлены также Podocarpaceae (2 вида), Proteaceae (1 вид), Ericaceae (3 вида). Складывается впечатление, что керангас – это анклав видов Австралонезийской флоры, вклинивающийся из-за линии Уоллеса по местам, малопригодным для широкого развития видов флоры Юго-Восточной Азии. В качестве примера подобной тенденции уместно вспомнить о влажной саванне Южного Вьетнама, где доминирует совершенно не характерный для местного тропического леса вид *Melaleuca leucadendra*, представитель рода австралийского происхождения (Еськов, 2013).

Надо отметить, что вид муравьев-мутуалистов (*Philidris myrmecodiae*), отмеченный для мирмекофильных эпифитов керангаса в условиях тропиков Юго-Восточной Азии (Малезийской флоры), очевидно, является узкоспециализированным обитателем эпифитных сообществ керангаса, что также может рассматриваться как аргумент в пользу самобытного происхождения формации, мало связанной с окружающими ее тропическими лесами.

Таким образом, керангас представляется крайне самостоятельной формацией с большим потенциалом к самовосстановлению и должен рассматриваться как эдафический климакс олиготрофных местообитаний, флористически мало связанный с Малезийской тропической флорой.

### Выводы

Мирмекофитное сообщество эпифитов формации керангас может рассматриваться как фактор эндоэкогенеза в ходе сукцессии. В силу олиготрофности местообитаний керангаса именно мирмекофилы (эпифиты) и мирмекотрофы (наземные растения) становятся важным звеном аккумуляции элементов минерального питания, особенно азота. По мере накопления азота в «общем банке» элементов минерального питания биоты численность мирмекофильных эпифитов снижается, скорее всего, из-за растущей конку-

Т а б л и ц а 2

**Структура древесных флор керангаса и дождевых лесов Набавана (Nabawan), Сабах, о. Борнео**

Семейство	Число видов		Общие виды
	керангас	смешанный лес	
Anacardiaceae	2	3	1
Annonaceae	6	–	–
Apocynaceae	–	1	–
Aquifoliaceae	1	–	–
Burseraceae	1	1	–
Combretaceae	–	1	–
Convolvulaceae	1	–	–
Chrysobalanaceae	1	–	–
Dipterocarpaceae	3	21	–
Ebenaceae	1	–	–
Elaeocarpaceae	1	1	–
Ericaceae	3	–	–
Euphorbiaceae	11	1	–
Fagaceae	1	1	1
Guttiferae	3	1	–
Hypericaceae	1	–	–
Icacinaceae	1	–	–
Laureaceae	2	2	–
Leguminosae	3	2	1
Magnoliaceae	1	–	–
Malvaceae	–	5	–
Melastomataceae	1	–	–
Meliaceae	–	1	–
Moraceae	5	1	–
Myristicaceae	1	–	–
Myrtaceae	7	2	1
Myrsinaceae	2	–	–
Ochnaceae	2	–	–
Oleaceae	1	–	–
Oxalidaceae	2	–	–
Palmae	5	11	2
Podocarpaceae	2	–	–
Polygalaceae	1	1	1
Proteaceae	1	–	–
Rosaceae	1	–	–
Rubiaceae	4	–	–
Sapindaceae	2	–	–
Sapotaceae	2	–	–
Simaroubaceae	1	–	–
Tetrameristaceae	1	–	–
Theaceae	2	–	–
Всего	86	56	7

ренции со стороны других видов за местообитания на форофитах. Таким образом, сообщество мирмекофильных эпифитов за счет снижения олиготрофности играет скорее положительную

роль для формации в целом. Это расходится с традиционным взглядом на эпифиты, который предполагает, что их роль в фитоценозах или нейтральная, или отрицательная.

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (проект № 15-29-02525)

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алехин В.В.* Методика полевого изучения растительности и флоры. М., 1938. 207 с.
- Вальтер Г.* Общая геоботаника. М., 1982. 261 с.
- Еськов А.К.* Экофизиологическая классификация сосудистых эпифитов как теоретическая предпосылка формирования коллекций и сообществ эпифитных растений в условиях оранжерейной культуры // Естественные и технические науки. 2012. № 4. С. 93–98.
- Еськов А.К.* Эпифитные сообщества древесных формаций Южного Вьетнама: анализ видового состава и строения синузид в зависимости от степени антропогенного влияния // Журн. общ. биол. 2013. Т. 74. № 5. С. 386–398.
- Зонн С.В., Ли Чан-Квей.* Некоторые вопросы генезиса и классификации тропических почв Китая // Почвоведение. 1958. № 6. С. 58–69.
- Кузнецов А.Н., Кузнецова С.П.* Лесная растительность острова Фу-Куок // Мат-лы зоолого-ботанических исследований на о. Фу-Куок, Южный Вьетнам. Сб. работ. М., 2011. 142 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С.*, 1983. Толковый словарь современной фитоценологии. М., 134 с
- Онипченко В.Г.*, 2013. Функциональная фитоценология: Синэкология растений. М., 576 с.
- Работнов Т.А.* Экспериментальная фитоценология. М., 1998. 238 с.
- Ричардс П.В.* Тропический дождевой лес. М., 1961. 447 с.
- Сергеева Т.К., Компанцев А.В., Компанцева Т.В., Второва В.Н.* Разнообразие биоты «подвешенных» почв в тропических лесах Вьетнама (на примере папоротника *Asplenium nidus* L.) // Тропцентр-98, Книга 1. Биологическое разнообразие и современное состояние тропических экосистем Вьетнама. Москва, Ханой, 1997. С. 261–279.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С.* Оценка биоразнообразия: попытка формального обобщения // Структурный анализ экологических систем. Количественные методы экологии и гидробиологии. Тольятти, 2005. С. 91–129.
- Шмидт В.М.* Математические методы в ботанике. Л., 1984. 288 с.
- Anderson J. A. R.* The flora of the peat swamp forests of Sarawak and Brunei, including a catalogue of all recorded species of flowering plants, ferns and fern allies // Gdns. Bull. Singapore, 1963. N 20. P. 131–228.
- Ashton P. S.* The plants and vegetation of Bako National Park // Malay. Nat. J. 1971. N 24. P. 151–162.
- Bauer U., Grafe U. T., Federie W.* Evidence for alternative trapping strategies in two forms of the pitcher plant, *Nepenthes rafflesiana* // J. of Ex. Bot. 2011. Vol. 62. N 10. P. 3683–3692.
- Benzing D. H.* Vascular epiphytes. General biology and related biota. Cambridge, 1990. 354 p
- Brunig E. F. W. O.* A guide and introduction to the vegetation of the kerangas forests and the padangs of the Bako National Park // UNESCO Symp. Ecol. Res. Humid Trop. Vegetation. Kuching. 1965. P. 289–313.
- Gradstein, S. R., Pocs T.* Bryophytes // Tropical Rainforest Ecosystems / Amsterdam, 1989. P. 311–325.
- Janzen D.H.*, 1974. Epiphytic Myrmecophytes in Sarawak: Mutualism Through the Feeding of Plants by Ants // Biotropica. Vol. 6. N 4. P. 237–259.
- Hanslin H.M., Karlsson P.S.* Nitrogen uptake from prey and substrate unaffected by prey capture level and plant reproductive status in four carnivorous plant species // Oecologia. 1996. Vol. 106. N 3. P. 370–375.
- Katagiri S., Yamakura T., Lee S.H.*, 1991. Properties of Soils in Kerangas Forest on Sandstone at Bako National Park, Sarawak, East Malaysia // Southeast Asian Studies. Vol. 29. N 1. P. 35–48.
- Lamb A.* The Kerangas Forest Of Nabawan: A Botanical Assessment of the Non-Tree Flora and Recommendations For Conservation // Sabah Biodiversity Conservation Project – Identification of Potential Protected Areas. Sabah. 1998. 37 p.
- Looijen R.C., van Andel J.* Ecological communities conceptual problems and definitions // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. 1999. Vol. 2. N 2. P. 210–222.
- Nabawan Final Report [электронный документ] // <http://www.sabah.gov.my/jpas/programs/biodiversity/nabawan.pdf>. (Дата обращения 05.01.2014).
- Ong R. C., Petol G. H., Nilus R., Pereira J. T., Ping L. S.* The Kerangas Forest Of Nabawan: A Botanical Assessment And Recommendations For Conservation // Sabah Biodiversity Conservation Project – Identification of Potential Protected Areas. Sabah. 1998. 22 p.
- Pocs T.* The role of the epiphytic vegetation in the water balance and humus production of the rain forests of the Uluguru Mountains, East. Africa // Boissiera. 1976. Vol. 24. P. 499–505.
- Sanchez P.A.* Soils. In Tropical Rain Forest Ecosystems. Amsterdam, 1989. P. 73–88.
- Treseder K.K., Davidson D.W., Ehleringer J.R.* Absorption of ant-provided carbon dioxide and nitrogen by a tropical epiphyte // Nature. 1995. Vol. 375. N 6527. P. 137–139.
- Zotz G.* Gefäsepiphyten in temperaten Wäldern // Bauhinia. B. 2002. Vol. 16. S. 13–22.

- Zotz G. Vascular epiphytes in the temperate zones – a review // Plant Ecology. 2005. Vol. 176. N 2. P. 173–183.
- Zotz G., List C., Zufallsepiptyten – Pflanzen auf dem Weg nach oben // Bauhinia. B. 2003. Vol. 17. S. 25–37.

Поступила в редакцию 27.11.14

## COMMUNITY OF MYRMECOPHILOUS EPIPHYTES OF KERANGAS FORMATION OF BORNEO

*A.K. Eskov, D.A. Dubovikoff*

Kerangas is sclerophyllous woodland, typical of oligotrophic habitats of Borneo Island. Species composition and community structure of epiphytes growing in kerangas were investigated. Epiphytic community has a quantitative predominance of myrmecophiles. However, over the past 40 years, their number has decreased and community structure has changed. This can be explained by the influence of myrmecophilous epiphytes on changing the content of mineral nutrients in the direction of increasing nitrogen through absorption and accumulation by symbiosis with ants. Over time the number of myrmecophilous plants is reduced, which can be explained by the growth of competition from more dependent on nitrogen plants, as it accumulates, as well as in general changes in the formation. Thus, the community of myrmecophilous epiphytes plays a more positive role for the biota as a whole, acting as the storage of nitrogen. This is at odds with the traditional views on epiphytic communities, which suggests their role as neutral or negative.

**Key words:** myrmecophilous epiphytes, Kerangas, ants, Borneo.

**Сведения об авторах:** *Еськов Ален Кямалович* – науч. сотр. отдела тропических и субтропических растений ГБС им Н.В. Цицина РАН (A.K.Eskov@yandex.ru); *Дубовиков Дмитрий Александрович* – ст. преподаватель кафедры прикладной экологии СПбГУ, канд. биол. наук (dubovikoff@gmail.com).

УДК 581.522.4

## ПОЛОВАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ ДВУДОМНОГО ВИДА ЗОНТИЧНЫХ *TRINIA MULTICAULIS* (POIR.) SCHISCHK. (UMBELLIFERAE)

С.Е. Петрова

Изучена половая структура популяции двудомного вида зонтичных *Trinia multicaulis*. В трех выборочных ценопопуляциях гендерное соотношение женских и мужских особей различается и составляет 0,7; 1,2 и 1,5. Суммарно для популяции отмечено 409 генеративных особей, из которых 198 мужских, 211 женских, общее соотношение полов ~1:1. На изученных площадках отмечено около 40 сопутствующих *T. multicaulis* видов. Плотность особей в местообитаниях с разным флористическим составом и мезорельефом существенно различается. Наибольшая плотность особей отмечена на меловых выходах пониженных участков склона с разреженным низкотравным растительным покровом. Перекрестное опыление достаточно эффективно, число зрелых плодов составляет 480–1603 шт./особь; семенная продуктивность соответственно равна 960–3206 шт./особь. Значимой связи между мужскими и женскими особями в расположении не обнаружено. Наблюдается некоторая тенденция к компактному расположению особей одного пола на расстояниях 5–8 м друг от друга. Характер геометрического распределения особей на площадках является, вероятно, отражением структурных особенностей флористического состава сообщества и отчасти особого способа распространения семян по типу перекасти-поле. Проведенный анализ указывает на сложность интерпретации полученных в природе статистических данных по распределению гендерных типов в популяциях двудомных видов растений.

**Ключевые слова:** *Trinia multicaulis*, двудомность, ценопопуляция, пространственное распределение, семенная продуктивность.

В процессе эволюции у цветковых растений выработались наследственно устойчивые морфофизиологические различия, связанные с дифференциацией пола цветков, способствующие успеху перекрестного опыления и расширению ареалов видов. У многих растений половой диморфизм проявляется в физическом разделении мужских и женских цветков. Крайним случаем такого разделения является двудомность. Становление того или иного полового типа регулируется генетическими, эпигенетическими и физиологическими механизмами (Aryal, Ming, 2014). Нередко развитие цветка по мужскому или женскому типу зависит от природы сигнального фактора детерминации: эндогенного, чаще всего это фитогормональный сигнал (Чайлахян, Хрянин, 1982; Dellaporta, Calderon-Urrea, 1993; Diggle P.K. et al., 2011) или экзогенного – освещенность, температура, увлажнение, минеральное питание (Aryal, Ming, 2014). Экзогенные факторы не исключают запуск гормональных механизмов, а возможно, индуцируют их. Эти факторы тесно связаны с экологическими условиями произрастания растений, учет которых необходим при изучении путей возникновения полового диморфизма (Lloyd, Webb, 1977).

В семействе зонтичных мало истинно двудомных представителей (Renner, Ricklefs, 1995). Однако процесс редукции в цветках весьма распространенное явление. Наиболее часто он выражается в недоразвитии пестика в некоторых цветках гермафродитных особей и соответственно в образовании андромоноэтичных растений. Наиболее интересен вопрос о происхождении двудомности. Поскольку настоящие половые хромосомы у зонтичных не обнаружены, не исключено что половой диморфизм у них, также как и у некоторых других двудомных видов, поддерживается гомоморфными примитивными половыми хромосомами, имеющими пол-специфические аллели. В этом случае первичное соотношение полов в популяциях должно определяться числом аллелей и подчиняется менделевским закономерностям (Dorken, Barrett, 2004). Выявление таких закономерностей невозможно без всестороннего изучения популяций двудомных видов. Особенно интересен тот факт, что некоторые двудомные представители зонтичных, в частности, из рода *Trinia* и близкородственного *Rumia*, это обитатели открытых степных или каменистых, часто меловых экотопов (Флора ..., 2004), т.е. эволюция двудомности в семействе вполне мо-

жет быть связана непосредственно с изменением экологических условий произрастания.

Одним из интересных модельных объектов для подобных исследований является рассмотренный нами в данной работе малолетний монокарпик, двудомный степной вид *Trinia multicaulis* (Poir.) Schischk. Основные предположения, сделанные при изучении статистического распределения разнополых особей *T. multicaulis* и горизонтальной структуры популяции, были следующие:

1) конкретное соотношение мужских и женских особей близко к одному из известных среди двудомных высших растений;

2) случайное распределение особей на площадках в связи со случайным перемещением диаспор (побегов с плодами) по горизонту во время диссеминации;

3) наличие корреляции в расположении мужских и женских особей как проявление экологического механизма детерминации пола.

### Методы и материалы

Анализ популяции *T. multicaulis* проводили на базе музея-заповедника Дивногорье в верхней части мелового крутого склона долины р. Тихая Сосна. Дивногорский участок хорошо обособлен на местности в виде высокого плато, обрамленного почти 70-метровым меловым уступом. Исследование проводили в верхней части склона, напротив с. Дивногорское недалеко от группы меловых столбов, входящих в комплекс Большие Дивы. Склон в районе исследования включает более крутую (наклон около 30–35° на протяжении ~20 м) часть и более пологий (наклон около 15°) участок, постепенно переходящий в плато. На этом более пологом участке закладывались выборочные площадки для подсчета мужских и женских особей *T. multicaulis*.

Все отмеченные на изучаемой территории особи данного вида, несмотря на неравномерность их встречаемости, можно считать частью одной популяции (все они находились в пределах, доступных для перекрестного опыления). Однако, поскольку на протяжении экспериментального участка флористический состав сообщества менялся, и на границе разных фитоценозов были отмечены хиатусы в непрерывном расположении вида, можно говорить о том, что в пределах одной популяции нами были изучены несколько ценопопуляций.

Работу проводили с 6 по 10 июня 2013 г. Генеративные особи находились в фазе зрелых плодов (женские) и начала отмирания (мужские). Для изучения половой структуры популяции было вы-

брано конкретное время – середина июня, когда у вида начинается фаза плодоношения. В этот период женские особи можно легко отличить от мужских по наличию плодов. На стадии цветения распознавание мужских и женских особей более трудоемко и требует пристального морфологического анализа. На ранних этапах органогенеза цветки обеих половых форм развиваются как обоеполые, лишь на более поздних фазах в женских цветках тычинки полностью абортируются, а в мужских происходит недоразвитие завязи. Степень редукции в тычиночных цветках может быть выражена в разной степени.

Мы проводили подсчет только генеративных особей. Прегенеративные растения первого года жизни, изредка встречаемые на площадках, в анализ не включали. Такие особи на ранних этапах развития могут вести себя как эфемероиды и рано уходить в состояние покоя.

Всего была заложена 51 площадка (8×3 м каждая), общая площадь составила 1224 м<sup>2</sup>. Площадки, на которых проводили подсчет особей, образуют трансекты: А (площадки 1–7), В (площадки 8–29), С (площадки 30–51). Площадки 1–7 (трансекта А) закладывались в верхней части крутого мелового склона южной экспозиции. Площадки 8–29 (трансекта В) закладывались на расстоянии 10 м от трансекты А на переходном к плато участке меловой возвышенности. Площадки 30–51 (трансекта С) располагались на расстоянии 20 м от предыдущих на подъеме к разнотравно-кустарниковому плато, в направлении к комплексу Большие Дивы.

На 29 площадках (трансекты А+В) изучали пространственное размещение особей, картируя их взаимное положение относительно друг друга. Среднее число генеративных особей *T. multicaulis* на единицу площади трансекты вычисляли как среднее из суммы генеративных особей на всех элементарных площадках (3×8 м). Плотность особей на трансекте определяли делением числа всех встреченных на ней генеративных особей *T. multicaulis* на площадь данной трансекты. Определяли общее проективное покрытие в изученных фитоценозах, учитывали все виды, произрастающие совместно с *T. multicaulis*, и выявляли доминантов.

Математическую обработку данных о пространственном размещении особей проводили по специальной методике (Грбарник, 2010) с использованием *L*-функции Рипли; «коридор типичности» для нулевой гипотезы совершенно случайного распределения особей строили по 99 реализациям.

На четырех женских особях с наименьшей, наибольшей и средней выборочной степенью разветвленности считали число лучей всех зонтиков синфлоресценции (как показатель исходного количества потенциально плодущих цветков) и число образовавшихся плодов и семян в целях дальнейшей оценки эффективности перекрестного опыления.

### Экологическая характеристика района исследования

Радиационный баланс на территории музея-заповедника почти 8 месяцев в году положительный. Самым теплым, со среднемесячной температурой  $+20,5^{\circ}$ , является июль. Годовое количество осадков на территории Дивногорья составляет около 470 мм, наибольшее их количество выпадает в летний период (от 150 до 175 мм). Летом обычно стоит солнечная жаркая погода. Наблюдаются суховеи, которые интенсивно иссушают территорию, образуют пыльные бури. Периодически происходят засухи, вызывающие резкое снижение влажности воздуха в течение длительного времени (Бережной, Мильков, Михно, 1994).

В формировании современного рельефа района изучения с *T. multicaulis* большую роль играют карстующиеся мело-мергельные породы. Почвы коренных склонов долины р. Тихая Сосна, а также крутых меловых склонов балок и оврагов принадлежат к типу литосолей (к подтипу субгумидных почв на мелу). Многочисленные обнажения мела на территории заповедника практически лишены почвенного покрова, и лишь пятнами под пологом кальцефитной растительности появляются первые признаки почвообразования. На меловом субстрате формируются, как правило, маломощные, щебнистые почвы, характеризующиеся щелочной средой, небольшим содержанием гумуса, низкой теплоемкостью, пониженной влажностью и повышенной теплопроводностью (Бережной, Мильков, Михно, 1994).

Жизненная форма *T. multicaulis*, особенности онтогенеза, характер распространения диаспор по типу перекасти-поле, описанные в предыдущей работе (Петрова, 2014), глубоко адаптивны и соответствуют экологическим условиям произрастания вида.

### Результаты

**Трансекта А (площадки 1–7).** Общая площадь  $168 \text{ м}^2$ . Почвенный покров развит слабо и представлен преимущественно мелом или меловым щебнем. Видовое разнообразие относительно небогатое. Общее проективное покрытие около 55%.

В растительном покрове доминируют *Androsace koso-poljanskii*, *Carex humilis*, *Linum ucrainicum*, *Vincetoxicum hirundinaria*, довольно многочисленны особи *Thymus calcareus*, *Alyssum gmelinii*, *Euphorbia seguieriana*. Данная растительная группировка, вероятно, наиболее близка ассоциации *Carex humilis+Androsace koso-poljanskii+Linum flavum* формации *Cariceta humilis*, выделенной для Дивногорья М.И. Чернобыловой, К.Ф. Хмелевым (Бережной, Мильков, Михно, 1994; Чернобылова, 1997). На всех площадках видовой состав оставался постоянным, лишь на последних пограничных площадках (6–7) обильной стала *Festuca valesiaca*, что знаменовало переход к другой ассоциации. Таким образом, анализ проводили в хорошо очерченном почти однотипном фитоценозе. На всем протяжении участка встречено 102 генеративные особи *T. multicaulis* (женских – 41, мужских – 61). Гендерное соотношение ж/м = 0,7. Среднее число генеративных особей на площадку 15 шт. Плотность особей на трансекте составляет около  $0,6 \text{ шт./м}^2$ . На двух мужских особях были отмечены единичные плоды, т.е. исходно некоторые цветки на них были гермафродитными.

**Трансекта В (площадки 8–29).** Общая площадь  $528 \text{ м}^2$ . Полидоминантный, относительно богатый как кальцефитным, так и степным разнотравьем участок. Доминируют *Thymus calcareus*, *Teucrium polium*, *Carex humilis*, *Linum ucrainicum*, *Alyssum gmelinii*, *Asperula tephrocarpa*. Наиболее близкой ассоциацией, вероятно, является *Thymus cretaceus+Teucrium polium* формации *Thymeta stetaeae*, выделенная для Дивногорья М.И. Чернобыловой, К.Ф. Хмелевым (Бережной, Мильков, Михно, 1994). В растительном покрове краевых площадок значительна доля ковыля. Общее проективное покрытие около 70%. Естественные границы трансекты – ассоциация с преобладанием ковыля и обрыв (крутая часть склона). Всего на площадках отмечено 209 генеративных особей *T. multicaulis*, из которых 112 женских и 97 мужских. Гендерное соотношение ж/м = 1,2. Среднее число генеративных особей на площадку 10 шт. Плотность генеративных особей на трансекте около  $0,4 \text{ шт./м}^2$ .

**Трансекта С (площадки 30–51).** Общая площадь  $528 \text{ м}^2$ . Видовой состав во многом сходен с таковым для трансекты В. Общее проективное покрытие около 65–75%. Здесь встречено всего 98 генеративных особей *T. multicaulis*, из которых 58 женских и 40 мужских. Гендерное соотношение ж/м = 1,5. Среднее число генеративных особей на площадку около 5 шт. Плотность особей на трансекте низкая (около  $0,2 \text{ шт./м}^2$ ).

На площадках 8-51 видовой состав был весьма разнообразным, всего встречено около 40 сопутствующих тринии видов. Помимо указанных выше явных доминантов, встречены *Carex humilis*, *Linum ucrainicum*, *Thymus calcareus*, *Teucrium polium*, довольно многочисленны особи *Thalictrum minus*, *Alyssum gmelinii*, *Crambe tatarica*, *Erysimum cretaceum*, *Matthiola fragrans*, *Eremogone bieberstenii*, *Gypsophila altissima*, *Astragalus onobrychis*, *Coronilla varia*, *Genista tinctoria*, *Medicago falcata*, *Onobrychis arenaria*, *Oxytropis pilosa*, *Potentilla heptaphylla*, *Acinos*

*arvensis*, *Salvia nutans*, *Stachys recta*, *Euphorbia subtilis*, *E. seguieriana*, *Asperula tephrocarpa*, *A. cynanchica*, *Galium octonarium*, *Reseda lutea*, *Thesium arvense*, *Pedicularis kaufmanii*, *Vincetoxicum hirundinaria*, *Scabiosa ochroleuca*, *Campanula sibirica*, *Polygala sibirica*, *Centaurea ruthenica*, *Hieracium echiodes*, *Anthericum ramosum*, *Agropyron pectinatum*, *Festuca valesiaca*, *Koeleria talievii*, *Stipa pennata*.

Число растений *T. multicaulis* разного пола на изученных площадках, а также их соотношение представлены в таблице, где показано, что на ма-

Число особей *T. multicaulis* на выборочных площадках (3×8 м)

Номер площадки	ж	м	ж+м	ж/м	Номер площадки	ж	м	ж+м	ж/м
1	4	7	11	0,6	27	3	2	5	1,5
2	5	8	13	0,6	28	6	4	10	1,5
3	7	6	13	1,2	29	4	5	9	0,8
4	8	6	14	1,3	30	5	3	8	1,7
5	5	17	22	0,3	31	1	0	1	—
6	4	4	8	1,0	32	2	0	2	—
7	8	13	21	0,6	33	6	2	8	3,0
8	4	4	8	1,0	34	5	9	14	0,6
9	6	3	9	2,0	35	3	3	6	1,0
10	6	5	11	1,2	36	3	4	7	0,7
11	11	3	14	3,7	37	2	4	6	0,5
12	12	5	17	2,4	38	2	0	2	—
13	8	8	16	1,0	39	4	1	5	4,0
14	4	6	10	0,7	40	0	2	2	—
15	2	6	8	0,3	41	3	1	4	3,0
16	2	6	8	0,3	42	6	3	9	2,0
17	5	4	9	1,2	43	1	0	1	—
18	4	5	9	0,8	44	2	0	2	—
19	4	1	5	4,0	45	2	3	5	0,7
20	6	2	8	3,0	46	3	2	5	1,5
21	7	8	15	0,9	47	1	1	2	1,0
22	3	4	7	0,7	48	1	0	1	—
23	2	2	4	1,0	49	2	0	2	—
24	8	5	13	1,6	50	3	2	5	1,5
25	3	4	7	0,7	51	1	0	1	—
26	2	5	7	0,4	Сумма	211	198	409	—
—	—	—	—	—	Среднее	4	4	8	—

лых площадках (8×3 м) соотношение полов резко колеблется даже на протяжении одной трансекты. Для достоверного анализа необходимо оперировать большими по площади участками или большим числом особей. На всей площади трансекты А преобладают мужские особи, а на трансектах В и С – женские, но при этом общее соотношение с учетом всех площадок ~1:1.

Число завязанных плодов у выборочных растений составило 480, 550, 608 и 1603 зрелых плодов на особь. С учетом строения плодов, включающих два односемянных мерикарпия, семенная продуктивность у этих растений составила соответственно 960, 1100, 1216 и 3206. По предварительным данным, судя по числу лучей (которые в принципе соответствуют числу заложённых цветков) у этих особей во всех зонтиках синфлоресценции, в среднем около 70–85% от распускающихся на женских особях цветков затем формируют зрелые плоды.

Характер пространственного размещения генеративных особей *T. multicaulis* на 29 площадках (А и В трансекты проанализированы по отдельности и суммарно) с учетом всех расстояний между особями представлен в виде схемы (рис. 1, 2). Визуальный анализ позволяет говорить о наличии некоторой неравномерности в расположении растений и отсутствии какой-либо связи в размещении мужских и женских особей относительно друг друга. Математический расчет показывает, что корреляции в относительном расположении особей разного пола действительно не наблюдается. Наши данные (жирная кривая) лежат полностью в так называемом (Грабарник, 2010) «коридоре типичности», соответствующем модели «полной пространственной случайности» (рис. 3, а; 4, а).

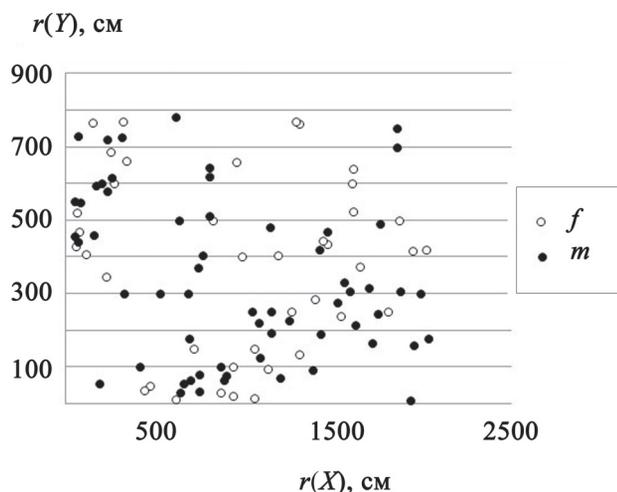


Рис. 1. Карта пространственного размещения женских (f) и мужских (m) особей на трансекте А, площадью 168 м<sup>2</sup>

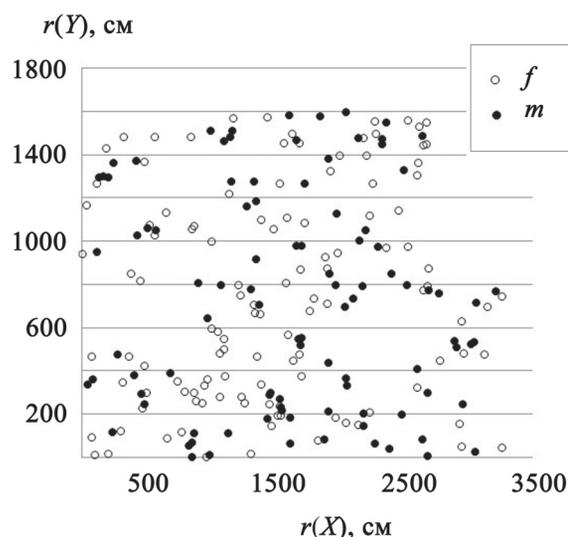


Рис. 2. Карта пространственного размещения женских (f) и мужских (m) особей на трансекте В, площадью 696 м<sup>2</sup>

Анализ общего характера размещения, проведенный в отношении мужских особей, указывает на тенденцию (очень слабо проявленную) к групповому расположению особей одного пола на расстоянии до 5–8 м друг от друга. Наши данные (жирная кривая) прилегают к верхней границе «коридора типичности» (рис. 3, б; 4, б).

### Заключение

В трех выборочных ценопопуляциях гендерное соотношение женских и мужских особей различается: на трансекте А площадью 168 м<sup>2</sup> преобладают мужские особи (ж/м = 0,7); на трансектах В и С площадью 528 м<sup>2</sup> каждая преобладают женские особи (ж/м = 1,2 и ж/м = 1,5 соответственно). Различия могут быть связаны как с меньшим числом изученных особей, так и с действительно разным соотношением полов в разных по рельефу и флористическому составу местообитаниях. Нас в первую очередь интересовало гендерное соотношение в более общих масштабах, поскольку все изученные особи принадлежали одной популяции. Для подсчета результативного соотношения мы анализировали суммы числа особей разных полов на всех площадках. Таким образом, на всей изученной площади размером 1224 м<sup>2</sup> отмечено 409 генеративных особей *T. multicaulis*, из которых 198 мужских и 211 женских, т.е. в данном случае гендерное соотношение близко к 1:1.

На изученных площадках выявлено около 40 сопутствующих *T. multicaulis* видов, почти на всех площадках доминируют *Carex humilis*, *Linum ucrainicum*, *Thymus calcareus* и *Vincetoxicum hirsutinaria*. Плотность особей на площадках с

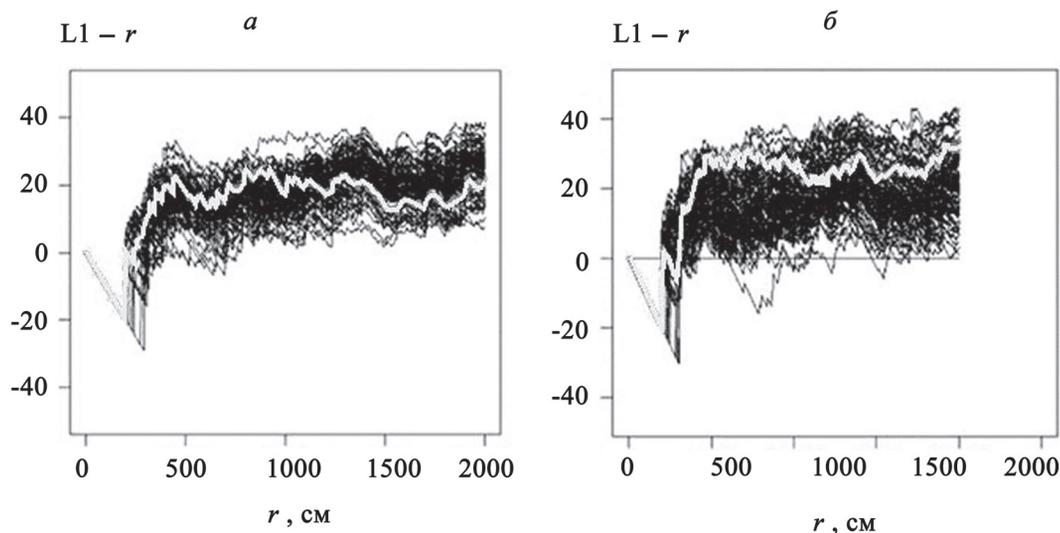


Рис. 3. Анализ зависимости относительного расположения мужских и женских особей (а) и размещения мужских особей (б) *T. multicaulis* на трансекте А (площадки 1–7) с помощью *L*-функции Рипли

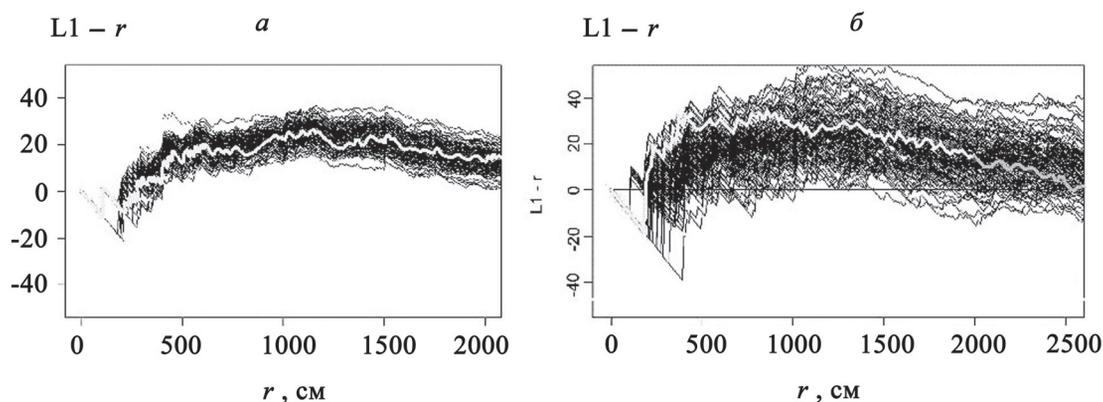


Рис. 4. Анализ зависимости относительного расположения мужских и женских особей (а) и размещения мужских особей (б) *T. multicaulis* на трансекте В (8–29 площадки) с помощью *L*-функции Рипли

разным флористическим составом и мезорельефом значительно различается. Наибольшая плотность на единицу площади отмечалась на более или менее оголенных меловых участках с разреженным (общее проективное покрытие около 55%) низкотравным маловидовым растительным покровом в нижней части пологого склона (трансекта А), меньшая плотность особей на единицу площади отмечена в высокотравных сообществах с богатым флористическим составом (около 40 видов, общее проективное покрытие 70–75%), на более крутых участках склона на подъеме к плато (трансекты В, С). Резкое уменьшение числа особей *T. multicaulis* вплоть до полного исчезновения наблюдалось в сообществах с преобладанием ковыля. Вероятно, такое неравномерное распределение можно объяснить тем, что на открытых участках более активно происходит перенос диаспор по типу перекасти-поле, что проблематично в густом травостое, а также большей вероятностью прорас-

тания семян *T. multicaulis* на открытых участках с низким конкурентным давлением.

Опыление достаточно эффективно, число зрелых плодов составляет в среднем 810 шт. (480–1603) на женскую особь; семенная продуктивность соответственно равна 1620 шт. (960–3206) на особь. Визуальный анализ карт распределения особей на малых площадках и на всей исследованной площади, а также соотношение мужских и женских экземпляров указывает на не строгую диффузность их размещения, а на некоторую «очаговость». Малые площадки («локусы популяции») нередко различаются по размещению половых форм, но эти различия нивелируются в общей популяции.

Значимой связи между мужскими и женскими особями в расположении не обнаружено. Если рассматривать положение особей одного пола, то можно говорить о некоторой тенденции к групповому расположению особей на расстояниях до 5–8 м друг

от друга. Таким образом, наши исходные предположения о случайном характере размещения растений подтвердились лишь отчасти, а о наличии связи между особями разного пола на исследованном материале оказались неверными.

Характер геометрического распределения особей на площадках, вероятно, является отражением структурных особенностей флористического состава сообщества и отчасти особого способа распространения семян по типу перекасти-поле. Так, преобладающими на площадках являются дерновинные и сильно кустящиеся травы (*Carex humilis* и *Androsace koso-poljanskii*); там, где располагаются их куртины, семена *T. multicaulis* прорасти не могут, поэтому данные локусы образуют пустоты в картине пространственного размещения *T. multicaulis*. Стремление к групповому расположению особей может быть связано с тем, что даже при отрыве побегов с семенами, по ходу движения всегда встречаются препятствия, задержка у которых ведет к большим объемам обсеменения, чем при равномерном поступательном движении; нужно учитывать также неодновременное созревание плодов на зонтиках разных порядков.

Отсутствие зависимости во взаимном расположении мужских и женских особей указывает на то, что выборочные экологические факторы конкретных локусов не являются определяющими при феминизации и маскулинизации растений. Полученная картина не дает возможности точно определить генетические механизмы детерминации пола. Показательным является также наличие полноценных (впоследствии завязывающих плоды) женских цветков на мужских растениях, что еще более маскирует возможные механизмы полоопределения у вида.

Сам факт приблизительно равного соотношения половых форм в изученной ценопопуляции может трактоваться по-разному. Распределение 1:1 может быть локальным, что отмечается, в частности, для ряда других двудомных и гинодиэичных видов (Демьянова, 2013), или характерным для популяций *T. multicaulis* лишь в конкретных экологических условиях, а может оказаться устойчивым для вида в целом в разных местообитаниях на протяжении всего ареала. Соотношение 1:1 может свидетельствовать о сходном с XY-генетическом полоопределении, а может быть результатом совершенно иных механизмов. Важно также учитывать, что поскольку на малых площадках и в разных ценопопуляциях соотношение полов было разным, суммарное соотношение 1:1 (претендующее в нашем понимании на некий конечный результат, т.е. «sex ratio» данной популяции) может

оказаться только промежуточным результатом и изменится, например, при увеличении площади исследования или при воздействии других внешних факторов. Для выяснения закономерностей распределения гендерных форм необходим дальнейший анализ популяций *T. multicaulis* в разных точках ее ареала и сопоставление новых данных с полученными в этой работе.

В серии статей по гендерному соотношению в популяциях двудомных новозеландских видов из семейства Umbelliferae (Lloyd, 1973; Webb, 1979; Webb, Lloyd, 1980) соотношение близкое к 1:1 отмечено для некоторых видов, однако для большинства из них характерно преобладание (иногда значительное, почти в 16 раз!) мужских особей. D.G. Lloyd и C.J. Webb (1980) приводят следующие данные о соотношении мужских и женских особей (sex ratio, ♂/♀) у некоторых видов зонтичных (в скобках число изученных растений обоих полов): *Lignocarpa diversifolia* (64 и 72) – 1,78 и 1,48, *Anisotome deltoidea* (103) – 16,17; *A. filifolia* (140) – 4,00; *A. aromatica* (101 и 106) – 7,42 и 3,42; *A. flexuosa* (119, 107, 140 и 136) – 5,61; 5,29; 2,50 и 1,57; *A. haastii* (102 и 103) – 5,80 и 2,81, *Aciphylla monroi* (117) – 3,03; *A. scott-thomsonii* (157) – 1,62; *A. poppelwellii* (103) – 1,24; *A. aurea* (152 и 135) – 1,45 и 1,08; *A. pinnatifida* (202) – 0,98. К сожалению, эти данные сложно сравнивать с полученными для *T. multicaulis*, так как большинство изученных новозеландских видов в отличие от нашего объекта являются многолетними растениями, у которых соотношение полов в популяциях, вероятно, может меняться на протяжении жизни особей, возраст изученных популяций авторами не отмечен.

Как известно, распределение половых генов и хромосом в процессе редукционного деления создает условия для образования при оплодотворении равного числа мужских и женских особей. На данный момент половые хромосомы обнаружены не более чем у 10 видов растений (Асланян, Солдатов, 2010). Именно гетероморфность половых хромосом обеспечивает первичное соотношение 1:1 мужских и женских особей, которое в дальнейшем меняется и определяется жизнеспособностью, продолжительностью жизни и сроками цветения растений. У остальной части растений половой диморфизм поддерживается гомоморфными примитивными половыми хромосомами, имеющими пол-специфические аллели, при этом соотношение полов в популяциях у них также должно подчиняться определенным закономерностям. В обзоре В.Б. Волкович (1980) приведены следующие оригинальные данные: отношение мужских растений к женским у облепихи составляет 1:1, у

осины – 1,3:1, у кошачьей лапки двудомной – 0,8:1, у волжанки обыкновенной – 1,4:1, у дремы белой – 1,6:1, в посевах конопли – 0,92:1. Таким образом, соотношение полов близкое к 1:1 в данном исследовании наблюдается у облепихи и конопли. Отклонения от этого соотношения установлены для природных популяций кошачьей лапки, волжанки и дремы. Причем, если у первого вида стабильно преобладают женские растения, то у двух других наблюдается столь же стабильное преобладание мужских. Соотношения особей двух гендерных типов в разных условиях произрастания могут колебаться, но всегда сохраняется преобладание одного пола.

Изучение половой структуры природных популяций, проведенное Е.И. Демьяновой, А.Н. Пономаревым (1979) в течение пяти лет у восьми двудомных видов, произрастающих в Троицком заповеднике, показало, что процент женских и мужских особей может резко различаться и что из года в год эта цифра изменяется. Так, у *Rumex thyrsoiflorus*, *R. acetosella* и *Cirsium arvense* содержание женских особей в популяциях весьма высоко (78,5–88,3; 68,1; 74,7–78,9% соответственно). У *Hydrocharis morsus-ranae* и *Stratiotes aloides*, наоборот, преобладают мужские особи, женские составляют всего около 4,6–16,8 и 1,7–11% соответственно. Соотношение половых форм, близкое к 50%, отмечается у *Asparagus officinalis*, *Silene alba*, *Silene wolgensis*.

К приведенным выше литературным данным можно сделать несколько комментариев. Большинство изученных авторами видов – многолетние поликарпики, подвергающиеся в течение длительной жизни воздействию множества факторов, влияющих на соотношение полов в популяции. Среди изученных видов гетероморфные половые хромосомы к настоящему времени отмечены лишь у *Silene*, *Rumex* и *Canabis*, причем только у дремы имеется активная Y-хромосома, у щавеля и конопли наблюдается балансовый механизм полоопределения. У ближайшего родственника осины – тополя белого – половые хромосомы гомоморфные, а механизмом детерминации пола служат специфические аллели или локусы половых хромосом (Асланян, Солдатов, 2010). Исследованный нами объект *T. multicaulis* малолетний, чаще двулетний, монокарпик (Петрова, 2014), т.е. воздействие меняющихся из года в год экологических условий на растения, вступившие в репродуктивный период, минимально. Число хромосом  $2n = 18$  (Федорончук, 1977, 1979; Флора ..., 2004; Pimenov

et al., 2002), при специальном изучении кариотипа представителей рода *Trinia*, в том числе *T. multicaulis*, гетероморфные хромосомы выявлены не были, каждая пара хромосом набора состоит из идентичных гомологов (Федорончук, 1977, 1979). Не исключено, что в данном роде половые хромосомы находятся на начальной стадии формирования (пока известно всего около 20 видов с гомоморфными половыми хромосомами (Charlesworth, 2002)), когда различить их цитологически еще невозможно. В этом свете дальнейшее изучение рода представляется весьма перспективным, оно может способствовать выявлению ранних стадий эволюции половых хромосом, ведущих к их гетероморфности, а также определению конкретных локусов и связанных с ними генов, влияющих на стерильность мужских и женских половых органов. В роде *Trinia* возможен также эпигенетический или гормональный контроль полоопределения. В настоящее время известно, что эпигенетическая регуляция формирования тычиночных и пестичных цветков происходит на транскрипционном уровне – за счет модификации гистонов или ДНК или на посттранскрипционном уровне за счет РНК, нередко механизмом запуска таких процессов служат внешние условия среды (Aryal, Ming, 2014). Поскольку эпигенетические процессы (в частности, ДНК-метелирование) считаются первым шагом в эволюции двудомности (Aryal, Ming, 2014), а до конца молекулярные механизмы их запуска до сих пор неясны, всестороннее изучение модельных объектов типа *Trinia* остается весьма актуальным.

В заключение следует отметить, что приведенные сведения указывают на сложность интерпретации полученных в природе статистических данных по распределению гендерных типов в популяциях двудомных видов растений. Чтобы приблизиться к решению вопроса о механизмах формирования двудомности, в частности в роде *Trinia*, необходимо дальнейшее изучение массового материала в природе и эксперименте, а также привлечение генетических методов исследования.

Автор глубоко признателен администрации музея-заповедника Дивногорье за возможность проведения данного исследования, а также старшему научному сотруднику музея-заповедника И.Н. Шиловой за помощь в сборе и определении материала. Автор выражает искреннюю благодарность докт. физ.-мат. наук П.Я. Грабарнику за математическую обработку данных по пространственному распределению.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Асланян М.М., Солдатова О.П. Генетика и происхождение пола. М., 2010. 114 с.
- Бережной А.В., Мильков Ф.Н., Михно В.В. Дивногорье: природа и ландшафты. Воронеж, 1994. 128 с.
- Волкович В.Б. Возможные биологические механизмы формирования соотношения полов у двудомных растений // Вопросы ботаники. Нальчик, 1980. С. 103–119.
- Грбарник П.Я. Анализ горизонтальной структуры древостоя: модельный подход // Лесоведение. 2010. № 2. С. 77–85.
- Демьянова Е.И. Половой полиморфизм некоторых степных растений Центрально-черноземного заповедника // Вестн. Пермского ун-та. 2013. Вып. 2. С. 11–18.
- Демьянова Е.И., Пономарев А.Н. Половая структура природных популяций гинодиэцичных и двудомных растений лесостепи зауралья // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 7. С. 1017–1024.
- Петрова С.Е. Онтоморфогенез и анатомия двудомного вида зонтичных *Trinia multicaulis* (Poir.) Schischk. (Umbelliferae) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2014. Т. 119. Вып. 3. С. 53–61.
- Федорончук Н.М. Цитотаксономическая характеристика двух видов рода *Trinia* Hoffm. (Ariaceae) // Бот. журн. 1977. № 9. С. 1305–1309.
- Федорончук Н.М. Сравнительно-кариологическая характеристика видов *Trinia* Hoffm. и *Rumia crithmifolia* (Ariaceae) // Бот. журн. 1979. № 3. С. 390–398. Флора Восточной Европы. Т. 11. Род. 7. Триния – *Trinia* Hoffm. / [авт. В.Н. Тихомиров]. М.; СПб., 2004. С. 347–349.
- Чайлахян М.Х., Хрянин В.Н. Пол у растений и его гормональная регуляция. М., 1982. 172 с.
- Чернобылова М.В. Растительный покров музея-заповедника Дивногорье. Автореф. канд. дис. Воронеж, 1997. 21 с.
- Aryal R., Ming R. Sex determination in flowering plants: Papaya as a model system // Plant Sci. 2014. Vol. 217–218. P. 56–62.
- Charlesworth D. Plant sex determination and sex chromosomes // Heredity. 2002. Vol. 88. P. 94–101.
- Dellaporta' S. L., Calderon-Urrea A. Sex determination in flowering plants // The Plant Cell. 1993. Vol. 5. P. 1241–1251.
- Diggle P.K. et al. Multiple developmental processes underlie sex differentiation in angiosperms // Trends in Genetics. 2011. Vol. 27. Iss. 9. P. 368–376.
- Dorken M.E., Barrett S.C.H. Sex determination and the evolution of dioecy from monoecy in *Sagittaria latifolia* (Alismataceae) // Proc. R. Soc. Lond. B. 2004. Vol. 271. P. 213–219.
- Loyd D.G. Sex ratios in sexually dimorphic Umbelliferae // Heredity. 1973. Vol. 31. P. 239–249.
- Loyd D.G., Webb C.J. Secondary sex characters in plants // Bot. Rev. 1977. Vol. 43. N 2. P. 177–216.
- Pimenov M.G., Vassiljeva M.G., Leonov M.V., Daushkevich Ju. V. Karyotaxonomical analysis of the Umbelliferae. L., 2002. 468 p.
- Renner S.S., Ricklefs R.E. Dioecy and its correlates in the flowering plants // Am. J. Bot. 1995. Vol. 82. P. 596–606.
- Webb C.J. Breeding Systems and the Evolution of Dioecy in New Zealand Apioideae Umbelliferae // Evol. 1979. Vol. 33. P. 662–672.
- Webb C.J., Loyd D.G. Sex ratios in New Zealand apioideae Umbelliferae // New. Zeal. J. Bot. 1980. Vol. 18. P. 121–126.

Поступила в редакцию 10.04.14

## SEX RATIOS IN THE POPULATION OF DIOECIOUS SPECIES *TRINIA MULTICAULIS* (POIR.) SCHISCHK. (UMBELLIFERAE)

S.E. Petrova

Sex ratios in the population of the dioecious species *Trinia multicaulis* (Umbelliferae, Ariaceae) have been studied. In three coenopopulations sex ratios were significantly different, f/m was 0,6; 1,2 and 1,5. In total 409 generative individuals have been found: 198 male and 211 female. Sex ratio is close to 1:1. At the studied sites besides *Trinia* about 40 species are growing. Density of individuals at the sites with different floristic composition and topography varies significantly. The highest density of *T. multicaulis* individuals are observed at the decreasing part of the slope with the low number of other species. Cross-pollination is relatively effective, the number of mature fruits is 480–1603 units per plant; seed production is 960–3206 seeds per plant respectively. Significant correlation between males and females in the location is not found. Some trends to compact arrangement of one gender at distances 5–8 meters apart can be revealed. The geometric figure of the distribution of *T. multicaulis* individuals is probably a reflection of the floristic composition in the community and partly of the special type of seed dispersal (by tumbleweed type). The analysis indicates the complexity of the interpretation of the statistical data on the distribution of gender types in populations of dioecious plants.

**Key words:** *Trinia multicaulis*, dioecy, coenopopulation, spatial arrangement, seed production

**Сведения об авторе:** Петрова Светлана Евгеньевна – сотр. кафедры высших растений биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (petrovasveta@list.ru).

УДК 581.44:581.34]:582.632.1

## ИНТЕНСИВНОСТЬ ПЫЛЕНИЯ БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ (*BETULA PENDULA* ROTH.) В ЗАВИСИМОСТИ ОТ СТРОЕНИЯ ПОБЕГОВ С МУЖСКИМИ СЕРЕЖКАМИ

М.В. Костина, О.И. Ясинская, Г.В. Битюгова

У березы повислой помимо типичного расположения мужских сережек, завершающих собой годовые побеги, существует большое разнообразие реже встречающихся вариантов, возникающее за счет силлептического и пролептического ветвления. Установлено, что между массовым появлением таких вариантов в кроне у большого числа растений и пыльцевой продуктивностью березы повислой существует положительная корреляция. Показано, что высокая интенсивность пыления березы повислой в 2012 г. была ответной реакцией березы повислой на аномально жаркое и сухое лето 2010 г.

**Ключевые слова:** пыльца, мужские сережки, силлептическое и пролептическое ветвление, пыльцевая продуктивность, сезонное развитие, климат.

Для многих древесных пород умеренной зоны, в том числе и для *Betula pendula* Roth. (березы повислой), характерны значительные годовые колебания пыльцевой продуктивности (Sarvas, 1952; El-Chazafy G. et al., 1993; Emberlin et al., 2007; Ranta et al., 2005; Ranta, Satri, 2007). Во многом этот показатель определяется погодными условиями в первую очередь температурой воздуха. Для сосны и ели, у которых закладка генеративных органов происходит в середине лета, достоверно установлена корреляция интенсивности пыления со средней температурой июля предыдущего вегетационного сезона (Huusko, Hicks, 2009). В этом отношении для Средней России весьма показателен аномально жаркий и сухой 2010 г., повлекший за собой резкое увеличение пыльцевой продуктивности этих видов в 2011 г. (Носова и др., 2013).

По данным многих исследователей (Dahl, Strandhede, 1996; Masaka, Maguchi, 2001), пыльцевая продуктивность определяется также характером цветения в предшествующий сезон. При интенсивном цветении обычно образуется много соцветий, что нередко приводит к ослаблению вегетативной сферы и в свою очередь отрицательно сказывается на формировании соцветий в следующем сезоне. Этот процесс лежит в основе эндогенной ритмики пыления. Береза – один из немногих древесных таксонов, у которых выявлена отчетливая эндогенная ритмика пыления с двух- или трехлетним циклом в зависимости от географического региона (Северова и др., 2001; Emberlin et al., 1993; Latalowa M. et al., 2002; Severova, 2006). Для выяснения зависимости между числом мужских сережек и интенсивностью пыления подсчет

сережек проводится обычно с помощью бинокля путем подсчета их осенью или зимой по методике Т. Hokkanen (2000).

Из литературных источников известно, что у березы повислой мужские сережки (от одной до четырех) располагаются на концах удлинённых побегов (Серебряков, 1962; Михалевская и др., 2006; Jäger, 1980; Atkinson, 1992). На более мощных побегах непосредственно под мужскими сережками развиваются вегетативные почки или почки, дающие начало будущим генеративным побегам с мужскими сережками (рис. 1, а), а на более слабых побегах формируются только почки с женскими сережками.

Женские сережки (одна, реже две) завершают собой укороченные побеги, которые несут обычно по два зеленых листа (Серебряков, 1962; Михалевская и др., 2006; Jäger, 1980; Atkinson, 1992). В пазухе верхнего листа закладывается почка с женской сережкой (рис. 1, б), реже – почка, из которой на следующий год образуется удлинённый побег с мужскими сережками.

Женские сережки, в отличие от мужских, зимуют в почках и защищены почечными чешуями. Цветки мужских сережек зимой прикрыты только элементами соцветия – прицветниками и прицветничками (Михалевская и др., 2006; Jäger, 1980).

По нашим предварительным данным, описанное в литературе расположение мужских сережек является наиболее распространенным, но далеко не единственным (Костина, Битюгова, Дубах, 2011).

Цель настоящего исследования состояла в выявлении всего спектра возможных вариантов

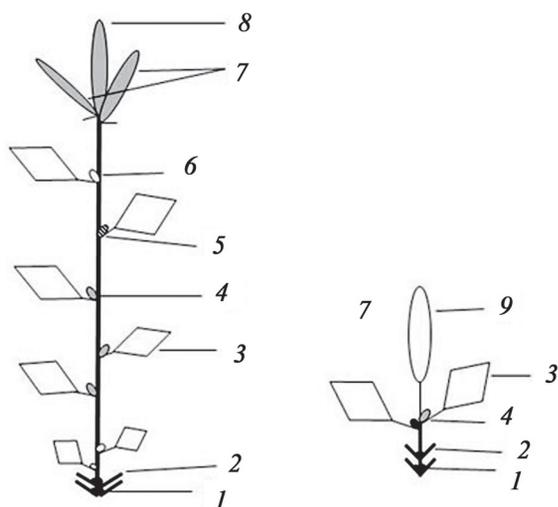


Рис. 1. Типичное расположение мужских и женских сережек у березы повислой: 1 – спящая почка; 2 – почечная чешуя; 3 – лист срединной формации; 4 – почки с женскими сережками; 5 – почка, из которой образуется побег с мужскими сережками; 6 – вегетативная почка; 7 – боковые мужские сережки; 8 – терминальная мужская сережка; 9 – женская сережка

расположения мужских сережек и в сопоставлении интенсивности пыления березы повислой в Москве и Московской обл. с частотой появления этих вариантов в кроне деревьев.

### Объекты и методы

Наблюдения проводили в Москве и Московской обл. в 2011–2014 гг. Ежегодно изучали строение и динамику формирования генеративных побегов в нижней части кроны более чем у 200 деревьев березы повислой и составляли схемы их строения. Кроме того, по фотографиям изучаемых деревьев выявляли некоторые особенности строения побегов с мужскими сережками в верхней части кроны.

### Результаты исследования и обсуждение

#### *Варианты расположения мужских сережек у березы повислой*

Многие исследователи обращали внимание на то, что у березы повислой удлиненные вегетативные побеги в процессе развития нередко силлептически ветвятся (Серебряков, 1964; Михалевская, Костина, 1996; Антонова, Руднева, 2010). Для данного ритмологического варианта ветвления характерно то, что у силлептических побегов обычно формируется удлиненный гипоподий (расстояние от основания бокового побега до первого узла) и отсутствуют листья низовой формации (Михалев-

ская, 2002; Tomlinson, Gill, 1973). Развитие силлептических побегов у березы повислой происходит в акропетальной последовательности, т.е. первым на оси материнского побега образуется нижний силлептический побег, а затем – вышерасположенные (Михалевская и др., 2006).

Результаты исследования позволили установить, что у березы повислой длина побегов с мужскими сережками колеблется от 5 до 50 см. В Московском регионе мужские сережки становятся заметными на коротких побегах длиной 5–15 см в конце мая, а на более длинных – с начала июня. В процессе развития побеги с мужскими сережками могут силлептически ветвиться. В результате этого процесса возникают не описанные в литературе варианты расположения мужских сережек.

1. Под мужскими сережками формируется силлептический вегетативный побег длиной до 50 см, перевершинивающий материнский побег (рис. 2).

2. Под мужскими сережками развиваются силлептические побеги с мужскими сережками, один из которых обычно перевершинивает материнский побег (рис. 3). Развитие описанных выше разветвленных побегов происходит следующим образом.

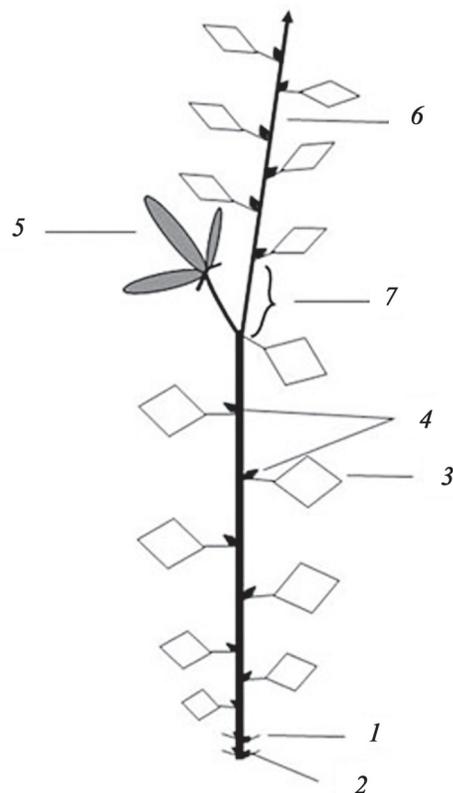


Рис. 2. Разветвленный побег с мужскими сережками и силлептическим побегом под сережками: 1 – почечная чешуя; 2 – спящая почка; 3 – лист срединной формации; 4 – почки возобновления; 5 – мужские сережки; 6 – вегетативный силлептический побег, 7 – гипоподий

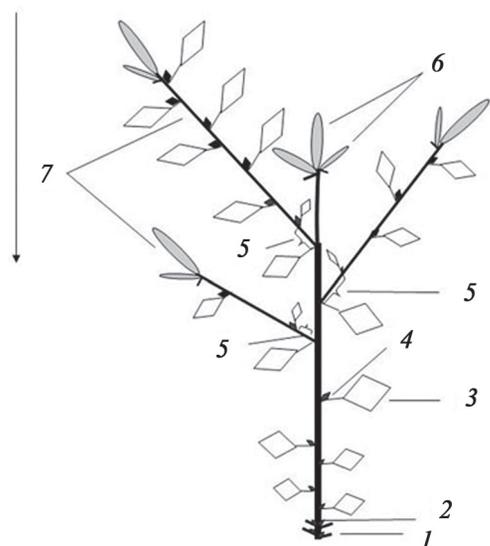


Рис. 3. Разветвленный побег с мужскими сережками и силлептическими побегами: 1 – почечная чешуя; 2 – спящая почка; 3 – лист срединной формации; 4 – почка возобновления; 5 – гипоподий; 6 – мужские сережки; 7 – силлептические побеги с мужскими сережками. Стрелкой показана базипетальная последовательность развития силлептических побегов

Под мужскими сережками, которые, как уже отмечалось выше, формируются в конце весны – начале лета, в середине июня начинают образовываться в базипетальной последовательности силлептические побеги, т.е. первым в рост трогается побег, находящийся непосредственно под сережками.

3. Разветвленный побег устроен так же, как и в предыдущем варианте, но ближайший к сережкам побег остается вегетативным.

4. Под мужскими сережками развивается силлептический побег I порядка, под мужскими сережками которого в свою очередь формируется силлептический побег II порядка (рис. 4).

5. Нетипичное расположение мужских сережек может возникать и при силлептическом ветвлении вегетативных побегов. В этом случае развитие силлептических побегов, завершающихся сережками, происходит в акропетальной последовательности (рис. 5). Еще один вариант расположения мужских сережек связан с пролептическим ветвлением. При пролеписе боковые побеги развиваются в том же сезоне, что и материнский, но после некоторого периода покоя. В основании таких побегов обычно формируются почечные чешуи (Михалевская, 2002; Tomlinson, Gill, 1973).

6. Под мужскими сережками генеративного побега в пазухах практически всех листьев развиваются укороченные побеги с мужскими сережками (рис. 6). На пролептический характер ветвления

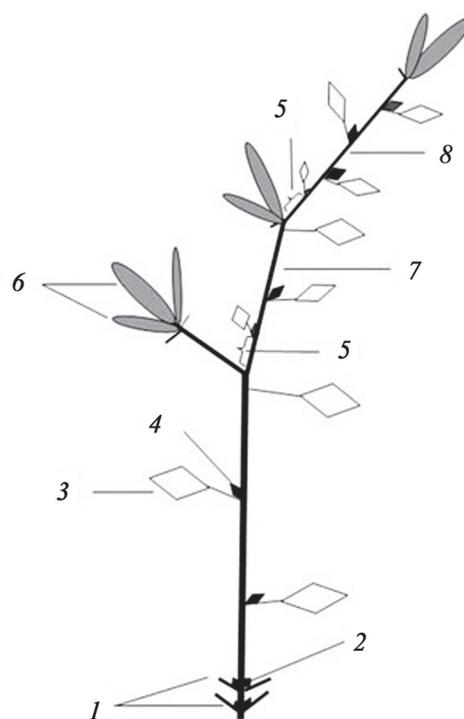


Рис. 4. Симподий, образующийся в результате силлептического ветвления: 1 – почечные чешуи; 2 – спящая почка; 3 – лист срединной формации; 4 – почка возобновления; 5 – гипоподий; 6 – мужские сережки; 7 – силлептический побег с мужскими сережками I порядка; 8 – силлептический побег II порядка

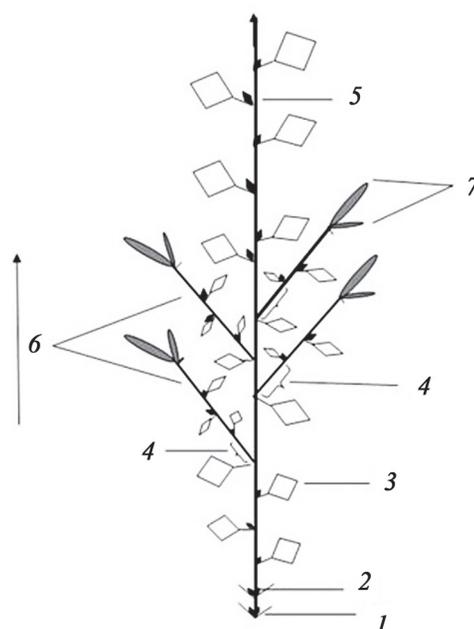


Рис. 5. Разветвленный вегетативный побег с мужскими сережками: 1 – почечная чешуя; 2 – спящая почка; 3 – лист срединной формации; 4 – гипоподий; 5 – почка возобновления; 6 – силлептические побеги с мужскими сережками; 7 – мужские сережки. Стрелкой показана акропетальная последовательность развития силлептических побегов

указывают почечные чешуи, находящиеся в основании боковых побегов. В пазухах этих почечных чешуй могут формироваться почки.

7. Встречаются также структуры, для которых характерно как перевершинивание главной оси боковыми силлептическими побегами, так и развитие в пазухах листьев в результате пролепсиса укороченных побегов, завершающихся терминальной мужской сережкой (рис. 7). Наше исследование показало, что мужские сережки могут формироваться не только на удлиненных, но и на укороченных побегах.

8. На укороченном побеге с женской сережкой в пазухе верхнего листа формируется не генеративная почка, а мужская сережка (8, а).

9. Мужская сережка завершает собой укороченный побег (8, б).

Полученные нами данные подтверждают выводы Н.П. Кренке (1933–1935) о том, что при больших выборках в пределах одного растения и в определенные годы можно обнаружить такие состояния признаков, которые выходят за рамки не только вида, но и рода. Так укороченные боковые побеги с мужскими сережками, развивающиеся пролептически в пазухах листьев на побегах текущего года у березы повислой (рис. 3), имеют сходное строение с годовичными структурами видов рода *Corylus* L., Разветвленные системы сережек характерны для видов подрода *Gymnothyrsus* рода *Alnus* В. Ehrh. (Костина, 2001; Jäger, 1980).

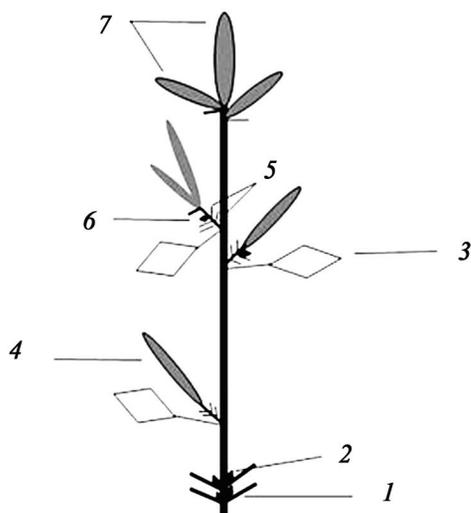


Рис. 6. Разветвленный побег, образующийся в результате пролептического ветвления: 1 – почечная чешуя; 2 – спящая почка; 3 – лист срединной формации; 4 – укороченный пролептический побег с мужской сережкой; 5 – почечные чешуи в основании укороченного побега; 6 – почка возобновления; 7 – мужские сережки

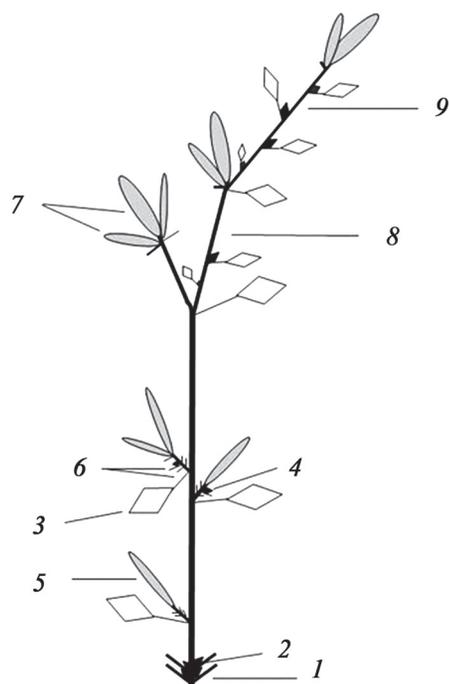


Рис. 7. Структура, формирующаяся в результате силлептического ветвления с многократным перевершиниванием, и пролептическим формированием укороченных побегов с мужскими сережками: 1 – почечная чешуя; 2 – спящая почка; 3 – лист срединной формации; 4 – почка возобновления; 5 – укороченный пролептический побег с терминальной мужской сережкой; 6 – почечные чешуи в основании укороченного побега; 7 – мужские сережки; 8 – силлептический побег I порядка; 9 – силлептический побег II порядка

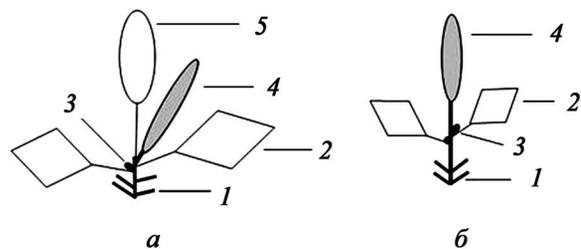


Рис. 8. Формирование мужских сережек на укороченных побегах: а – на укороченном побеге с женской сережкой в пазухе верхнего листа; б – мужская сережка завершает собой укороченный побег (1 – почечная чешуя; 2 – лист срединной формации; 3 – почка возобновления; 4 – мужская сережка; 5 – женская сережка)

#### Взаимосвязь между частотой встречаемости разных вариантов расположения мужских сережек у березы повислой и интенсивностью ее пыления

За время проведения исследования наибольшее число силлептически разветвленных побегов с мужскими сережками у березы повислой наблюдали в 2011 г. Такие побеги, образовавшиеся вес-

ной 2011 г., были обнаружены у 100 из 200 просмотренных нами деревьев. На некоторых деревьях в нижней части кроны можно было обнаружить более 100 разветвленных побегов с мужскими сережками. Чаще они встречались у деревьев с выраженной плакучестью кроны. У двух декоративных привитых деревьев с плакучими кронами высотой 3–4 м практически все побеги с мужскими сережками ветвились различным образом. За счет того, что побеги, перевершинивающие материнский, нередко достигали в длину 30 см, общая длина всей системы, формирующейся за один сезон, могла превышать 70 см. Генеративные побеги с пазушными почти сидячими мужскими сережками (варианты 6, 7) были обнаружены только у 10 деревьев из всех, просмотренных нами. На трех деревьях из этих десяти большая часть мужских сережек в нижней части кроны, доступной для наблюдения, располагалась практически только таким образом.

Следует отметить, что на разветвленных побегах может сформироваться до 10–12 сережек общим весом до 3 г, в то время как на типичных побегах число мужских сережек обычно не превышает трех-четырёх. Под тяжестью мужских сережек такие побеги сильно наклоняются вниз.

Увеличение числа разветвленных побегов в 2011 г. позволило предположить возможность обильного пыления этой древесной породы в 2012 г. (Костина и др., 2012). Весной 2012 г. суммарная концентрация пыльцы березы за год составляла 118 057 пыльцевых зерен в кубометре воздуха. Для сравнения мы приводим данные по другим годам, предоставленные Е.Э. Северовой (база данных EAN Pollen Database <https://ean.polleninfo.eu>).

Обильное пыление многих деревьев березы повислой, которое по нашим визуальным наблюдениям совпало с обильным плодоношением, привело в 2012–2013 гг. к истощению их ресурсов, что проявилось в усыхании даже мощных ветвей, отходящих от ствола. Следует отметить, что интен-

сивное пыление и плодоношение в 2012 г. наблюдалось у многих, но не у всех берез, т.е. полной синхронизации этих событий не было.

Последствия столь интенсивного пыления сказались не только на общем состоянии деревьев, но и на их генеративной сфере в 2013 г. Так, по нашим данным, на многих деревьях в конце июня того же года происходила абортация молодых сережек, образовавшихся в конце мая. Кроме того, на тех деревьях, на которых в 2011 г. мы находили разветвленные побеги, в 2012 г. такие побеги не были обнаружены или встречались крайне редко. Снижение репродуктивной активности деревьев проявилось также и в низком уровне пыления березы повислой весной 2013 г. (таблица). Особенно наглядно угнетение генеративной сферы продемонстрировали привитые декоративные формы березы повислой, у которых в 2012 г. образовались только единичные мужские сережки на коротких побегах. Вегетативные побеги у этих деревьев также имели небольшие размеры.

В 2013 г. не наблюдалось преждевременного опадения мужских сережек. На 50 из 200 просмотренных деревьев были найдены разветвленные побеги, но не в таком количестве, как в 2011 г. Наиболее распространенными вариантами из нетипичных являлись укороченные побеги с мужскими сережками (рис. 8, а), а также разветвленные побеги, у которых под мужскими сережками пролептически формировались укороченные побеги (рис. 6, 7).

На привитых декоративных формах березы повислой в 2013 г. образовалось большее по сравнению с 2012 г. число побегов с мужскими сережками, но разветвленных побегов практически не было. В отличие от 2012 г. у этих деревьев сформировалось много удлиненных вегетативных побегов.

На двух деревьях березы повислой с невыраженной плакучестью кроны были в большом количестве обнаружены практически все редко

Суммарная концентрация пыльцы березы за год

Год	2010	2011	2012	2013	2014
Число пыльцевых зерен в 1 м <sup>3</sup> воздуха	61280	9937	118 057	6268	60 143

встречающиеся варианты расположения мужских сережек.

Полученные нами данные позволили предположить, что интенсивность пыления березы повислой в Москве и Московской обл. в 2014 г. будет более высокой, чем в 2013 г., но не достигнет уровня 2012 г. Это было подтверждено данными станции аэропалинологического мониторинга (Sauliene, Kusiene, Severova, Kalnina, 2014).

### Обсуждение

Отсутствие в литературе упоминания о разнообразии вариантов расположения мужских сережек указывает на то, что в массовом количестве они появляются только в отдельные годы, и их образование спровоцировано экстремальными факторами. Силлептическое и пролептическое ветвление побегов с мужскими сережками увеличивает общее число этих сережек и соответственно пыльцевую продуктивность березы повислой.

Интенсивное пыление, зарегистрированное в 2012 г., было обусловлено, вероятно, аномальными погодными условиями 2010 г. Столь запоздалый ответ березы повислой на погодный фактор объясняется особенностями формирования мужских сережек, которые закладываются не в начале июля (Новикова, 1970), а в конце весны – начале июня, а цветут в мае следующего года. Погодные условия весны 2010 г. мало отличались от обычных. В это время процвели мужские сережки, образовавшиеся в 2009 г., и сформировались сережки, которые должны были пылить в 2011 г. Поскольку аномально жаркая и сухая погода в 2010 г. установилась с

середины июня, она не могла повлиять на процесс заложения сережек в 2010 г., однако отразилась на общем состоянии деревьев, на развитии сережек весной 2011 г. и на интенсивности пыления весной 2012 г.

Такие древесные породы, как сосна обыкновенная и ель обыкновенная, у которых мужские шишки закладываются во второй половине лета, среагировали на погодные условия 2010 г. более оперативно, массово пропылив уже в 2011 г. (Носова и др., 2013). Появление нетипичных вариантов расположения мужских сережек в 2014 г., правда, не такое массовое, как в 2012 г., обусловлено эндогенной ритмикой березы повислой, проявляющейся в интенсивном развитии генеративной сферы.

Полной синхронизации в появлении редко встречающихся вариантов расположения мужских сережек у деревьев березы повислой не наблюдается. По всей видимости, массовое появление редко встречающихся вариантов расположения мужских сережек может быть обусловлено не только высокой температурой и эндогенными ритмами, но и внутривидовой изменчивостью, возрастом, почвенными факторами, микроклиматом и т.п., на что указывали в своих работах V. Koski, R. Tallqvist, (1978) и R. Sarvas (1952).

Поскольку в каждом сезоне можно обнаружить отдельные деревья с большим количеством редко встречающихся вариантов расположения мужских сережек, то только массовое их образование у большого числа деревьев является признаком, позволяющим прогнозировать высокую пыльцевую продуктивность березы повислой.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антонова И.С., Руднева М.В. Строение побеговых комплексов верхушки дерева *Betula litwinowii* Doluch и *Betula pendula* Roth. на виргинильной стадии развития // Биологические типы Х. Раункиера и современная ботаника. Всерос. науч. конф. «Биоморфологические чтения к 150-летию со дня рождения Х. Раункиера». Киров, 2010. С. 301–307.  
База данных EAN Pollen Database [https:// ean.pollen-info.eu](https://ean.pollen-info.eu)
- Костина М.В. Взаимное расположение и ритм развития мужских и женских сережек у представителей семейства *Betulaceae* // Бюл. Гл. бот. сада. 2001. Вып. 182. С. 97–113
- Костина М.В. Битюгова Г.В., Дубах А.М. Строение генеративных побегов с мужскими сережками у березы повислой (*Betula pendula* Roth.) и их роль в построении кроны // II Всерос. с междунар. участием школа-семинар «Актуальные проблемы современной биоморфологии» (к 90-летию со дня рождения Т.И. Серебряковой). Киров, 2012. С. 46–51.
- Кренке Н.П. Феногенетическая изменчивость. Т.1 // Тр. Биол. ин-та им. К.А. Тимирязева. М., 1933–1935. 860 с.
- Михалевская О.Б., Костина И.Б. Структура, развитие и силлептическое ветвление вегетативных побегов *Betula pendula* Roth. // Бюл. Гл. бот. сада. 1997. Вып. 174. С. 73–79.
- Михалевская О.Б. Морфогенез побегов древесных растений. Этапы морфогенеза и их регуляция. М., 2002. 66 с.
- Михалевская О.Б., Костина М.В., Скалепова Л. В. Структура и динамика развития вегетативных и генеративных побегов у некоторых представителей семейства *Betulaceae*. // Бюл. Гл. бот. сада, 2006. Вып. 191. С. 140–149.
- Новикова А.А. Рост и развитие почек у некоторых древесных растений. Минск, 1976. 120 с.
- Носова М.Б., Северова Е.Э., Волкова О.А. Воздействие экстремально-высоких температур на скорость аккумуляции пыльцы в средней полосе Европейской России // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2013. Т. 118. Вып. 4. С. 55–63.
- Северова Е.Э., Кувыкина О.В., Полевова С.В. Анализ особенностей пыления некоторых таксонов аэропалинологического спектра // Мат-

- лы I Междунар. семинара «Пыльца как индикатор состояния окружающей среды и палеоэкологические конструкции». СПб., 2001. С. 177–181.
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.
- Atkinson M.D. *Betula pendula* Roth. (*B. verrucosa* Ehrh.) and *B. pubescens* Ehrh. // J. Ecol. 1992. Vol. 80. P. 837–870.
- Dahl A., Strandhede S.-O. Predicting the intensity of the birch pollen season // *Aerobiologia*. 1996. Vol. 12. P. 97–170.
- El-Chazafy G., El-Chazaly P.-K., Nilsson S. Comparison of airborne pollen grains in Huddinge and Stockholm, Sweden // *Aerobiologia*. 1993. Vol. 9. N 1. P. 53–67.
- Emberlin J., Smith M., Close R., Adams-Groom B. Changes in the pollen season of the early flowering trees *Alnus* spp. and *Corylus* spp. in Worcester, United Kingdom, 1996–2005 // *Int. J. Biometeorol.* 2007. Vol. 51. P. 181–191.
- Hokkanen T. Seed crops and seed crop forecasts for a number of tree species. Finn. // *For. Res. Inst., Res. Papers* 790. 2000. P. 87–97.
- Huusko A., Hicks S. Conifer pollen abundance provides a proxy for summer temperature: evidence from the latitudinal forest limit in Finland // *J. of Quaternary Science*. 2009. Vol. 24. Is. 5. P. 522–528.
- Jäger E.J. Progressionen im Synfloreszenzbau und in der Verbreitung bei den Betulaceae // *Flora*, 1980. Vol. 170. S. 91–113.
- Koski V., Tallqvist R. Tuloksia monivuotisista kukinnan ja sieminsadon määrittämisen mittauksista metsäpuilla (in Finnish). Summary: results of longtime measurements of the quantity of flowering and seed crop of forest trees // *Folia For.* 1978. Vol. 463. P. 1–60.
- Latalowa M., Mietus M., Uruska A. Seasonal variations in the atmospheric *Betula* pollen count in Gdansk (southern Baltic coast) in relation to meteorological parameters // *Aerobiologia*. 2002. Vol. 18. P. 33–43.
- Masaka K., Maguchi S. Modelling the masting behaviour of *Betula platyphylla* var. *japonica* using the resource budget model // *Ann. Bot.* 2001. Vol. 88. P. 1049–1055.
- Ranta H., Satri P. Synchronized inter-annual fluctuation of flowering intensity affects the exposure to allergenic tree pollen in North Europe // *Grana*. 2007. Vol. 46. P. 274–284.
- Ranta H., Hokkanen T., Linkosalo T., Laukkanen L., Bondes-tam K., Oksanen A. Male flowering of birch: Spatial synchronization, year-to-year variation and relation of catkin numbers and airborne pollen counts // *Forest Ecology and Management*, 2008. Vol. 255. P. 643–650.
- Sarvas R. On the flowering of birch and the quantity of seed crop // *Commun. Inst. Forest. Fennica*. 1952. Vol. 40. P. 1–38.
- Severova E. Statistical analysis of *Betula* season in Moscow // *The 8th International Congress on Aerobiology «Towards a comprehensive vision»* (Neuchatel, Switzerland 21–25 August 2006). P. 247.
- Sauliene I., Kusiene L., Severova E., Kalnina L. Comparison of *Alnus*, *Corylus*, *Betula* pollen seasons in Riga, Moscow and Vilnius // *Aerobiologia*. 2014. P. 1–12.
- Tomlinson P.B., Gill A.M. Growth habits of tropical trees: some guiding principles // *Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review. a comparative review*. Wash. (D. C.): Smithsonian Inst., 1973. P. 129–143.

Поступила в редакцию 13.11.14

## INTENSITY OF POLLEN DISPERSION DEPENDS ON THE STRUCTURE OF SHOOTS BEARING MALE CATKINS IN DROOPING BIRCH (*BETULA PENDULA* ROTH.)

*M.V. Kostina, O.I. Yasinskaya, G.V. Bityugova*

Drooping birch usually bears male catkins at the end of annual shoots. However, it may possess a variety of untypical catkin-bearing shoots originating from sylleptic and proleptic branching. We have found a positive correlation between outbreaks of untypical shoot formation in a drooping birch crown and its pollen production. We have demonstrated that intensive pollen dispersion of drooping birch in 2012 was its late response to anomalously hot and dry summer 2010.

**Key words:** pollen, male catkins, sylleptic and proleptic branching, pollen dispersion, seasonal growth, climate.

**Сведения об авторах:** *Костина Марина Викторовна* – профессор кафедры биологии и биотехнологии МГТУ им. М.А. Шолохова, докт. биол. наук (mkostina@listl.ru); *Ясинская Оксана Игоревна* – аспирант кафедры биологии и биотехнологии МГТУ им. М.А. Шолохова (yasinka@land.ru); *Битюгова Галина Владимировна* – аспирант кафедры биологии и биотехнологии МГТУ им. М.А. Шолохова (bityugova\_g@mail.ru).

**Biological series**  
**Volume 120. Part 4**  
**2015**

C O N T E N T S

<i>Mashkin V.I.</i> Adaptive Strategy of Reproduction in Marmots ( <i>Marmota</i> ) . . . . .	3
<i>Valuev V.A., Zagorskaya V.V.</i> Spread Beaver <i>Castor fiber</i> (L.) (Castoridae Hemprich, 1820) in the North-Western region of Bashkiriya . . . . .	14
<i>Romanov A.A., Melikhova E.V., Yakovlev V.O.</i> Dusky Thrush ( <i>Turdus eunomus</i> ) on the Putorana Plateau . . . . .	18
<i>Korsunovskaya O.S.</i> Sound Communication and Recognition of the Calling Song in Bush-cricket <i>Isophya gracilis</i> Mir. (Orthoptera, Phaneropteridae) . . . . .	26
<i>Davidian G.E., Savitsky V.Yu.</i> New Species of the Subgenus <i>Hanibotus</i> Reitter, 1912 of the Genus <i>Otiorhynchus</i> Germar, 1822 (Coleoptera, Curculionidae) from Turkey . . . . .	31
<i>Prosvirov A.S.</i> New Data on the Distribution of <i>Sericus sulcipennis</i> Buysson, 1893 (Coleoptera: Elateridae) in Russia . . . . .	37
<i>Toskina I.N.</i> Addition to the Key to Palaearctic Species of the Genus <i>Xyletinus</i> Latreille, 1809, Subgenus <i>Xyletinus</i> s.str. (Coleoptera: Ptinidae: Xyletininae) . . . . .	41
<i>Galinskaya T.V.</i> Microtrichia on the Ovipositor Eversible Membrane of Ulidiidae and Otitidae (Diptera) . . . . .	44
<i>Kolesnichenko K.A.</i> Lectotypes Designation of <i>Melitaea didymoides</i> Eversmann, 1847 and <i>Melitaea didyma</i> var. <i>latonia</i> Grun-Grshimailo, 1891 (Lepidoptera, Nymphalidae) with the Comments on Identification of Syntypes . . . . .	47
<i>Biazrov L.G.</i> Spatial Distribution of an Index of Atmospheric Purity on Area Integrated to Moscow City Territory in 2012 determined by Parameters of Epiphytic Lichen Biota . . . . .	51
<i>Eskov A.K., Dubovikoff D.A.</i> Community of Myrmecophilous Epiphytes of Kerangas Formation of Borneo . . . . .	60
<i>Petrova S.E.</i> Sex Ratios in the Population of Dioecious Species <i>Trinia multicaulis</i> (Poir.) Schischk. (Umbelliferae) . . . . .	70
<i>Kostina M.V., Yasinskaya O.I., Bityugova G.V.</i> Intensity of Pollen Dispersion Depends on the Structure of Shoots Bearing Male Catkins in Drooping Birch ( <i>Betula pendula</i> Roth.) . . . . .	79

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

1. 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. Правильно оформленные и подобранные рукописи следует направлять ПРОСТЫМ (НЕ заказным и НЕ ценным) почтовым отправлением по адресу: 125009, Москва, ул. Б. Никитская, 6, комн. 9, редакция «Бюллетеня МОИП. Отдел биологический» или по электронной почте на адрес: [moip\\_secretary@mail.ru](mailto:moip_secretary@mail.ru). секретарю редколлегии Ниловой Майе Владимировне (ботаника); рукописи по зоологии — куратору зоологии Свиридову Андрею Валентиновичу на адрес редакции. Контактные телефоны: (495)-939-27-21 (Нилова, ботаника), (495)-629-48-73 (Свиридов, зоология), (495)-697-31-28 (ведущий редактор издательства). Звонить в середине дня.

2. **Рукописи**, включая список литературы, таблицы 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 индекс УДК**. Подписи к рисункам 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.

3. **Текст работы должен быть набран на компьютере**. В редакцию представляется электронный вариант статьи и 2 экземпляра распечатки. Распечатка через 2 интервала шрифтом 12 кегля в WIN-WORD. Электронный вариант рукописи может быть представлен на CD-диске или по электронной почте. Текст можно сохранить с расширением .doc или .rtf.

**Редакция оставляет за собой право не рассматривать рукописи, превышающие установленный объем или оформленные не по правилам.**

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

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

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

*Нечаева Т.И.* Конспект флоры заповедника Кедровая Паадь // Флора и растительность заповедника Кедровая Паадь. 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 // Журн. Русск. бот. об-ва. 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.

5. **Рисунки** предоставляются на отдельных листах в 2 экз. Рисунки не должны превышать формата страницы журнала (с учетом полей). **Фотографии** размером 6 x 9 или 9 x 12 см принимаются в 2 экземплярах на глянцевого бумажке с накатом. Изображение должно быть четким, без серых тонов. На обороте одного из экземпляров карандашом следует указать номер иллюстрации, фамилию первого автора статьи, название статьи, **верх** и **низ**. В статье не должно быть более трех иллюстраций (включая и рисунки, и фотографии). Цветные иллюстрации не принимаются. Электронный вариант иллюстрации принимается в формате TIFF, JPG или CDR. Подписи к иллюстрациям даются только на отдельной странице.

6. **Резюме и название работы** даются на английском и русском языках. Приводится английское написание фамилий авторов. Редакция не будет возражать против пространныго резюме (до 1,5 страниц), если оно будет написано на хорошем научном английском языке; в противном случае резюме будет сокращено и отредактировано. Для рецензий и заметок следует привести только перевод заглавия и английское написание фамилий авторов.

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

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

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

10. **Оттиски** статей авторы могут получить после выхода выпуска в Редакции журнала. Оттиски не высылаются, редакционная переписка ограничена.